

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



JOSÉ EDUARDO LAHOZ DA SILVA RIBEIRO

**“ESTUDOS SOBRE A FILOGENIA, TAXONOMIA E
EVOLUÇÃO DE CARACTERES REPRODUTIVOS EM
MORACEAE GAUDICH.”**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
José Eduardo Lahoz da S. Ribeiro
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Doutor em Biologia Vegetal, na área de
Botânica.

Orientador: Prof. Dr. George John Shepherd

Campinas, 2007

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

R354e	Ribeiro, José Eduardo Lahoz da Silva Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich / José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro. – Campinas, SP: [s.n.], 2007. Orientador: George John Shepherd. Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia. 1. Moraceae. 2. Plantas neotropicais. 3. Plantas - Filogenia. I. Shepherd, George John. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título. (rcdt/lb)
--------------	--

Título em inglês: Studies on phylogeny, taxonomy and evolution of reproductive characters in Moraceae Gaudich.

Palavras-chave em inglês: Moraceae; Neotropical plants; Plants - Phylogeny.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: George John Shepherd, Ana Maria Goulart de Azevedo Tozzi, Volker Bitrich, André Olmos Simões, Julie Henriette Dutilh.

Data da defesa: 18/12/2007.

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal.

Campinas, 18 de dezembro de 2007

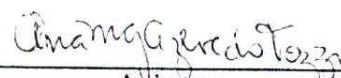
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. George John Shepherd (Orientador)



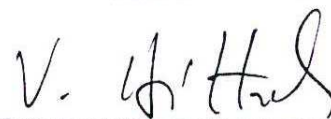
Assinatura

Profa. Dra. Anna Maria Goulart de Azevedo Tozzi



Assinatura

Prof. Dr Volker Bitrich.



Assinatura

Prof. Dr. André Olmos Simões.



Assinatura

Profa. Dra. Julie Henriette A. Dutilh

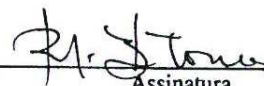


Assinatura

Profa. Dra Maria do Carmo E. do Amaral

Assinatura

Profa. Dra. Roseli Buzanelli Torres



Assinatura

Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita

Assinatura

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. George J. Sepherd pela orientação e forma entusiasmada com que sempre recebeu minhas idéias e descobertas. À Profa. Dra. Maria do Carmo E. do Amaral e ao Prof. Dr. Volker Bittrich, pelo apoio constante, antes e durante a execução deste trabalho. Aos colegas e docentes do Depto. de Botânica da Unicamp, pela convivência agradável e aprendizado. Aos curadores dos herbários INPA e UEC. Ao curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Depto. de Botânica da UNICAMP. À Profa. Dra. Anete P. de Souza, do Laboratório de Biologia Molecular do Instituto de Biologia da UNICAMP, e à Dra Maristerra Rodrigues Lemes, do Laboratório de Genética Vegetal e Ecologia de Plantas (LABGEN), do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), por permitirem que parte das análises para o desenvolvimento do presente trabalho fosse realizada nos laboratórios sob suas responsabilidades, e por disponibilizarem sua equipe técnica para auxiliar na resolução dos eventuais problemas surgidos. À minha esposa, Dra. Aparecida Donisete de Faria, pelo apoio dedicado em todas as etapas deste trabalho. Aos mateiros Everaldo da Costa Pereira e Kleuto Moraes da Silva pelo companheirismo e dedicação durante as atividades de campo. Ao CNPq, pela concessão de bolsa, e à Fapesp pelo apoio financeiro (Processo 2001/08950-0).

Índice Geral

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. OBJETIVOS.....	11
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3.1. ESPÉCIMES AMOSTRADOS	13
3.2. ANÁLISE MORFOLÓGICA.....	14
3.2.1. Caracterização dos sistemas reprodutivos	14
3.2.2. Levantamento de caracteres vegetativos e reprodutivos para a análise filogenética	15
3.3. ANÁLISE MOLECULAR	16
3.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA	17
3.4. EVOLUÇÃO DE CARACTERES	18
4. RESULTADOS	18
4.1. CARACTERIZAÇÃO DOS SISTEMAS REPRODUTIVOS EM MORACEAE NEOTROPICAIS.....	18
4.2. CARACTERES NÃO MOLECULARES UTILIZADOS NA ANÁLISE FILOGENÉTICA	21
4.2.1. Hábito	21
4.2.2. Estípulas	21
4.2.3. Estípulas amplexicaules.....	21
4.2.4. Tipo de exsudados	22
4.2.5. Laticíferos.....	22
4.2.6. Local de ocorrência dos laticíferos	22
4.2.7. Cor do látex	22
4.2.8. Inserção do pecíolo na lâmina	23
4.2.9. Espinhos axilares	23
4.2.10. Glândulas globosas a elípticas com conteúdo amarelo na inflorescência.....	23
4.2.11. Sexualidade das flores	24
4.2.12. Tépalas nas flores estaminadas.....	24
4.2.13. Fusão das tépalas na flor estaminada.....	24
4.2.14. Grau de fusão das tépalas na flor estaminada	24
4.2.15. Tépalas na flor pistilada.....	25
4.2.16. Fusão das tépala na flor pistilada.....	25
4.2.17. Grau de fusão das tépalas na flor pistilada	25
4.2.18. Caracterização da sexualidade das inflorescências	25
4.2.19. Formas das inflorescências bissexuadas (Figs. 19 e 20).....	26
4.2.20. Presença de brácteas interflorais nas inflorescências bissexuadas.....	26
4.2.21. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência bissexuada	26
4.2.22. Imersão das flores pistiladas no receptáculo da inflorescência bissexuada	27

4.2.23. Imersão das flores estaminadas no receptáculo da inflorescência bissexuada.....	27
4.2.24. Coesão entre flores estaminadas na inflorescência bissexuada	27
4.2.25. Presença de brácteas externas ao receptáculo da inflorescência bissexuada	28
4.2.26. Presença de brácteas externas imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada.....	28
4.2.27. Disposição das brácteas externas não imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada	28
4.2.28. Forma da inflorescência estaminada.....	29
4.2.29. Presença de pedúnculo da inflorescência estaminada.....	29
4.2.30. Presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência estaminada.....	30
4.2.31. Presença de bráctea interfloral na inflorescência estaminada	30
4.2.32. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência estaminada.....	30
4.2.33. Presença de brácteas involucrais petalóides na inflorescência estaminada.....	30
4.2.34. Coesão entre flores estaminadas na inflorescência estaminada	31
4.2.35. Imersão no receptáculo das flores estaminadas na inflorescência estaminada	31
4.2.36. Coesão de filetes na flor estaminada	31
4.2.37. Forma dos filetes	31
4.2.38. Deiscência das anteras	32
4.2.39. Pistilódio na flor estaminada	32
4.2.40. Forma do pistilódio.....	33
4.2.41. Forma da inflorescência pistilada	33
4.2.42. Presença de pedúnculo na inflorescência pistilada	33
4.2.43. Presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada	34
4.2.44. Presença de brácteas interflorais na inflorescência pistilada	34
4.2.45. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência pistilada.....	34
4.2.46. Coesão entre flores pistiladas na inflorescência pistilada.....	35
4.2.47. Grau de coesão entre flores pistiladas na inflorescência pistilada	35
4.2.48. Imersão no receptáculo das flores pistiladas na inflorescência pistilada.....	35
4.2.49. Grau de imersão no receptáculo das flores pistiladas na inflorescência pistilada.....	35
4.2.50. Fusão do perianto ao ovário na inflorescência pistilada	36
4.2.51. Grau de fusão do ovário ao perianto na inflorescência pistilada	36
4.2.52. Número de ramos do estilete	36
4.2.53. Posição do estilete	36
4.2.54. Formas entre ramos do estilete	37
4.2.55. Posição do óvulo.....	37
4.2.56. Presença de frutos múltiplos.....	37
4.2.57. Região carnosa e/ou vistosa do fruto ou infrutescência.....	38
4.2.58. Tamanho da semente	38
4.2.59. Presença de endosperma.....	39
4.2.60. Simetria de cotilédones.....	39
4.2.61. Caracterização dos sistemas reprodutivos	39

4.3. ANÁLISE MOLECULAR	40
4.3.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA COM UTILIZAÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS E REPRODUTIVOS	40
4.3.2 ANÁLISE FILOGENÉTICA COM UTILIZAÇÃO DE CARACTERES MOLECULARES	42
4.3.3. ANÁLISE FILOGENÉTICA COM UTILIZAÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS, REPRODUTIVOS E MOLECULARES, COMBINADOS	44
4.4. EVOLUÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS E REPRODUTIVOS	46
4.4.1. Evolução da forma do filete (caráter 37 na matriz de dados morfológicos e reprodutivos)	46
4.4.2. Deiscência das anteras (caráter 38 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)	47
4.4.3. Sexualidade das inflorescências (caráter 18 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos).....	47
4.4.4. Sistemas reprodutivos (caráter 61 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos).....	52
4.4.5. Forma das inflorescências	55
4.4.5.1. Forma das inflorescências bissexuadas (caráter 19 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos).....	55
4.4.5.2. Forma das inflorescências unissexuadas.....	55
4.4.5.2.1. Forma das inflorescências estaminadas (caráter 28 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)	55
4.4.5.2.2. Forma das inflorescências pistiladas (caráter 41 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos).....	56
4.4.6. Brácteas externas no receptáculo das inflorescências pistiladas (caráter 43 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos).....	57
5. DISCUSSÃO	62
5.1. ANÁLISE MOLECULAR	62
5.2. SEXUALIDADE DA INFLORESCÊNCIA	63
5.3. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM MORACEAE	66
5.4. MODIFICAÇÕES NAS INFLORESCÊNCIAS DE CASTILLEAE.....	71
5.5. ESTAMES URTICÁCEOS E ANEMOFILIA.....	74
6. IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS	76
6.1. CHAVE PARA AS TRIBOS DE MORACEAE.....	78
6.2. CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DAS TRIBOS DE MORACEAE	79
6.2.1. Tribo Artocarpeae Lam & DC., Syn. Pl. Fl. Gall.: 183. 1806	79
6.2.2. Tribo Moreae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 17. 1829.....	79
6.2.3. Tribo Maclureae Ribeiro & Shepherd, nom. nov.	80
6.2.4. Tribo Dorstenieae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 16. 1829.....	80
6.2.5. Tribo Antiarideae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 16. 1829	81
6.2.6. Tribo Ficeae Dumort., Fl. Belg.: 24. 1827.....	81
7. LITERATURA CITADA	87
8. ANEXOS	93

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1. Relações filogenéticas de Urticales segundo Humphries & Blackmore (1989)	5
Fig. 2. Relações filogenéticas em Urticales segundo Judd <i>et al.</i> (1994)	7
Fig. 3. Relações em “Urticalean Rosids” segundo Sytsma <i>et al.</i> (2002)	8
Fig. 4. Relações filogenéticas em Moraceae segundo Zerega <i>et al.</i> (2005)	12
Fig. 5. Árvore de consenso gerada a partir de dados morfológicos e reprodutivos	41
Fig. 6. Árvore de consenso gerada a partir de dados moleculares	43
Fig. 7. Árvore de consenso gerada a partir de dados morfológicos e reprodutivos combinados aos dados moleculares	45
Fig. 8. Evolução da forma do filete no botão floral	49
Fig. 9. Evolução do modo de deiscência das anteras	50
Fig. 10. Evolução da sexualidade da inflorescência	51
Fig. 11. Evolução de sistemas reprodutivos	54
Fig. 12. Evolução da forma da inflorescência bissexuada	58
Fig. 13. Evolução da forma da inflorescência unissexuada	59
Fig. 14. Evolução das brácteas involucrais na inflorescência pistilada	60
Fig. 15. Frutos simples e múltiplo	61
Fig. 16. Sincéfalos em <i>Naucleopsis caloneura</i>	73
Fig. 17. Tribo Artocarpeae, Maclureae e Moreae.....	82
Fig. 18. Tribo Antiarideae.....	83
Fig. 19. Tribo Dorstenieae.....	85
Fig. 20. Tribo Ficeae.....	86

ÍNDICE DE ANEXOS E TABELA

Anexo 1. Relação do material coletado para extração de DNA	93
Anexo 2. Espécimes de Moraceae examinados para o levantamento de caracteres morfológicos	95
Anexo 3. Caracteres, e seus estados, de dados não moleculares	99
Anexo 4. Matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos	102
Anexo 5 – Matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos para as espécies estudadas por Zerega <i>et al.</i> (2005)	104
Anexo 6. Sistemas reprodutivos em Moraceae neotropicais	106
Anexo 7. Tabela comparativa entre sistemas de classificação de Moraceae	109
 Tabela 1. Resultados obtidos na análise filogenética de caracteres morfológicos e reprodutivos, moleculares e combinados	 46
Tabela. 2. Síntese dos sistemas reprodutivos levantados para as espécies neotropicais de Moraceae	69

RESUMO

A família Moraceae é extremamente bem representada em número de indivíduos e espécies em florestas neotropicais de baixa altitude. Entretanto, a maior parte das informações disponíveis sobre o grupo, até o presente, refere-se apenas as espécies de *Ficus*. São raros os trabalhos sobre a evolução dos caracteres presentes nas diferentes inflorescências que ocorrem na família, que, em alguns casos, estão entre as mais complexas dentro das Angiospermae, e as informações sobre o relacionamento filogenético infrafamiliar, assim como as delimitações de suas tribos, precisam ser enriquecidas com mais dados para serem melhor compreendidas. Neste contexto, foi desenvolvido o presente trabalho, que teve como objetivos o estudo da filogenia de Moraceae, especialmente, as neotropicais, a partir de dados moleculares do segmento *trnL-F* do *cloroplasto* e de 50 caracteres morfológicos; o levantamento e análise da evolução de caracteres relacionados às inflorescências do grupo, e a caracterização morfológica das tribos da família. Além da árvore filogenética gerada a partir das análises realizadas para desenvolvimento do presente trabalho, cladogramas disponíveis na literatura, gerados a partir de informações moleculares de outros segmentos gênicos, também foram utilizados para avaliação da delimitação das tribos de Moraceae e estudo da evolução dos caracteres analisados. Os resultados das análises realizadas permitiram a proposição de uma nova tribo, Maclureae; uma nova delimitação para as tribos Dorstenieae e Moreae, correntemente aceitas; a elaboração de uma chave de identificação; a caracterização morfológica de todas as tribos apresentadas, e inferências sobre a evolução de alguns caracteres reprodutivos. Além disso, o sistema reprodutivo das 278 espécies neotropicais foi inferido a partir da observação em campo de 40 espécies, entre essas 28 espécies arbóreas, indicando que monoiccia é o sistema reprodutivos mais comum no grupo, seguido de dioiccia e androdioiccia. As inflorescências de Antiarideae (Castilleae) bem como estruturas associadas a elas receberam novas interpretações após estudos morfológicos.

ABSTRACT

The Moraceae family is extremely well represented in individual and species number, in lowland neotropical forests. However, the most expressive part of the available information about this group, up to now, refers to *Ficus* species. There are few studies focusing on character evolution of the different types of inflorescences in this family, which are, in some cases, among the most complexes in the *Angiospermae*, and information on within-family phylogenetic relationship, as well as its tribes's delimitation, must be enhanced with more data, in order to be better understood. The present work was developed bearing in mind this context and aiming i) the study of the Moraceae phylogeny, especially the neotropical species, using molecular data from the chloroplast trnL-F region and from 50 morphological data; ii) the cataloging and evolutionary analysis of characters related to inflorescences of this group, and iii) the morphological characterization of the tribes. In addition to the phylogenetic tree generated from analysis carried out for the development of the present work; cladograms available in the literature, based on information of different DNA segments, were also used to evaluate the delimitation of Moraceae tribes and to study the evolution of the analyzed characters. The results of the performed analysis allowed the proposition of a new tribe, Maclureae; a new delimitation of Dorstenieae and Moreae, currently accepted; the elaboration of an identification key; the morphological characterization of all depicted tribes, and inferences about the evolution of some reproductive characters. Additionally, the reproductive system of the 278 neotropical species was inferred from field observation of 40 species, 28 of which were tree species, indicating that monoecy is the most common reproductive system in the group, followed by dioecy and androdioecy. After morphological studies, Antirideae (Castilleae) inflorescences, as well as related structures, have received new interpretation.

ESTUDOS SOBRE FILOGENIA, TAXONOMIA E EVOLUÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS E REPRODUTIVOS EM MORACEAE GAUDICH.

1. INTRODUÇÃO

A família Moraceae compreende 38 gêneros e mais de 1.000 espécies, sendo que destas, aproximadamente 750 são do gênero *Ficus*. O grupo está melhor representado em florestas tropicais pluviais de baixa altitude na Região Neotropical e, geralmente, está entre os três primeiros em diversidade e abundância na região amazônica (Berg & Ribeiro, 2008). Nos neotrópicos, a família é representada por cerca de 278 espécies distribuídas em 19 gêneros, 14 dos quais endêmicos da região. Ao todo, 27% das espécies e 50% dos gêneros de Moraceae são encontrados na região neotropical. Aproximadamente 17% das espécies neotropicais são herbáceas, aproximadamente 42% são hemiepífitas, e cerca de 40% são arbóreas e algumas, arbustivas. Na Amazônia Central brasileira, a importância florística da família já foi evidenciada em diversos trabalhos, como os de Prance *et al.* (1976), Alencar (1986), Milliken (1998) e Ferreira & Prance (1998).

Espécies de Moraceae são caracterizadas por apresentarem estípulas terminais bem desenvolvidas e presença de látex, mas são as estruturas reprodutivas as mais informativas para a delimitação de tribos e gêneros. A família apresenta espécies monóicas, dióicas ou androdioicas, com inflorescências bi- ou unissexuadas. As inflorescências podem ser racemosas ou cimosas até complexamente capitadas sendo que, as inflorescências pistiladas são, às vezes, reduzidas a uma flor. Com frequência, a inflorescência toda se transforma em um fruto múltiplo. As flores são unissexuadas com o perianto simples, quando presente, com 4-10 tépalas livres ou ausentes, unidas, valvadas ou imbricadas. As flores estaminadas possuem, mais frequentemente, 4-6 estames (raramente um), sendo os filetes eretos ou curvos; livres ou unidos; com pistilódio presente ou ausente. As flores pistiladas não possuem estaminódios; o ovário é unilocular, súpero a ínfero, com 1-2 estiletos e/ou estigmas e um óvulo subapical que pode ser anátropo ou campilótropo. Os frutos são, geralmente, drupáceos, frequentemente, envoltos por um perianto e/ou receptáculo carnoso. As sementes são grandes e sem endosperma ou pequenas com endosperma.

Nos últimos anos, a família foi exaustivamente estudada do ponto de vista taxonômico (Berg, 1972, 1977b, 1989, 1990, 2001; Carauta *et al.*, 1996; Romaniuc Neto, 1998, 1999), passando a existir uma concordância maior em relação a sua classificação em nível genérico (Berg, 1998a; Romaniuc Neto, 1999).

Os resultados de uma análise cladística de Urticales baseada em caracteres morfológicos e anatômicos (Humphries & Blackmore, 1989; Judd *et al.*, 1994) indicaram Moraceae, como delimitada na época, como um grupo parafilético. Entretanto, resultados de trabalhos com utilização de dados moleculares (APG II, 2003; Datwyler & Weiblen, 2004; Judd *et al.*, 1999; Soltis *et al.*, 2000; Sytsma *et al.*, 2002; Zerega *et al.*, 2005), forneceram evidências sobre a monofilia da família com a exclusão de *Cecropia* e gêneros afins, considerada, até então, como parte de Moraceae.

Trécul (1847), cuja contribuição foi uma das primeiras e mais importantes na delimitação das maiores subdivisões da família (Berg, 1973), distribuiu os gêneros hoje reconhecidos para as Moraceae em duas “famílias”: Artocarpeae e Moreae, principalmente usando características dos estames nessa divisão. Artocarpeae compreendia a maioria dos gêneros hoje atribuídos a Moraceae, com a exceção de *Morus* e gêneros próximos, que possuíam filetes flexionados no botão e deiscência explosiva das anteras, colocados em Moreae. Também é de Trécul (1847) a classificação das Artocarpeae em seis subfamílias: Conocephaleae, Pouroumeae, Euartocarpeae, Olmedieae, Ficeae e Brosimeae, divisão baseada principalmente em caracteres do óvulo, inflorescência e receptáculo.

Bentham e Hooker (1880) reconheceram as mesmas subfamílias propostas por Trécul (1847) para Artocarpeae e utilizando os mesmos caracteres deste autor, colocando a subfamília Conocephaleae, representada por *Cecropia* e gêneros afins, como um grupo independente e de mesmo nível hierárquico, baseado principalmente na posição do óvulo no ovário.

Poucos anos depois, Engler (1889), baseando-se principalmente nas características dos estames e posição do óvulo, propôs o sistema com uma maior divisão em Moraceae, onde reconheceu quatro subfamílias: Moroideae, com as tribos Fatouaeae, Moreae, Broussonetieae, Strebleae e Dorstenieae; Artocarpoidae, dividida em quatro tribos, Euartocarpeae, Olmedieae, Brosimeae e Ficeae; Conocephaloideae agrupando Conocephaleae e Pouroumeae, representada pelos gêneros *Cecropia* e afins e, por fim, Cannaboideae, com os gêneros *Humulus* L. e *Cannabis* Tourn.

Após um grande intervalo de tempo em que a família não recebeu atenção, Corner (1962), trabalhando principalmente com espécies asiáticas, dividiu Moraceae em seis tribos: Moreae, Artocarpeae, Olmedieae, Brosimeae, Dorstenieae e Ficeae. A delimitação destas tribos levou em conta, principalmente, a morfologia das inflorescências, mas com pouca utilização de caracteres dos estames. Esta interpretação levou o autor, por exemplo, a colocar os gêneros neotropicais *Sorocea* e *Clarisia* na tribo Moreae, diferentemente de propostas posteriores (Berg, 1989; Rohwer, 1993), onde esta tribo é delimitada, principalmente, pela presença de estames urticáceos (flexionados), e os gêneros *Sorocea* e *Clarisia* estão inseridos na tribo Artocarpeae. Outra importante mudança deste sistema foi à exclusão de *Cecropia* e gêneros afins de Moraceae. Corner (1962) considerou as

semelhanças dos gêneros pertencentes a Cecropiaceae (Conocephaloideae) como paralelismos, defendendo fortemente a idéia de inclusão desses táxons em Urticaceae. Corner (1962) considerou ainda a tribo Dorstenieae como monogenérica, compreendendo apenas o gênero *Dorstenia*, e os gêneros *Maclura* e *Broussonetia* como pertencentes à tribo Artocarpeae. Posteriormente, Berg (1989) e Rohwer (1993) consideraram estes dois gêneros com membros da tribo Moreae.

Berg (1973) reduziu para quatro tribos as subdivisões da família: Moreae (incluindo Artocarpeae), Dorstenieae (incluindo Brosimeae), Olmedieae e Ficeae. Em 1989, Berg voltou a considerar a tribo Artocarpeae e dividiu a família em dois grupos informais: um com os gêneros que possuem estames urticáceos e outro com estames de filete eretos. O primeiro grupo é representado pela tribo Moreae e o segundo pelas tribos Artocarpeae, Castilleae, Dorstenieae e Ficeae (Berg, 1988). A tribo Castilleae corresponde a Olmedieae, que foi renomeada e redefinida após o gênero *Olmedia* ser excluído do grupo (Berg, 1977c). A tribo formada por *Cecropia* e gêneros afins recebeu o status de família por Berg (1978), que considerou o grupo como intermediário entre Moraceae e Urticaceae. Berg (1989) considerou as cinco tribos com o mesmo arranjo de gêneros propostos em 1988, embora não mencione a presença de dois gêneros neotropicais, *Clarisia* e *Poulsenia*, entre os táxons relacionados. Artocarpeae, segundo o autor, continuou sendo considerado um grupo artificial, por compreender gêneros cujas características morfológicas não permitiram inclusão em outras tribos (Berg, 1988, 1989).

Uma tentativa de estabelecer relações evolutivas entre as tribos foi feita por Berg (1989), que apresentou duas hipóteses sem, entretanto, utilizar uma metodologia cladística. Na primeira, a tribo Ficeae é apresentada como irmã de todas as outras, e as relações entre as quatro tribos restantes não são conclusivas. Na segunda hipótese, a tribo Ficeae permanece como irmã de todas as outras, mas as quatro tribos restantes, Moreae, Artocarpeae, Castilleae e Dorstenieae formam dois agrupamentos: Dorstenieae mais proximamente relacionada com Moreae e, Artocarpeae, com Castilleae.

Rohwer (1993) segue na totalidade os sistemas de Berg (1988, 1989), mas os apresenta de forma mais clara, com diagnoses de todos os gêneros reconhecidos para as cinco tribos, apresentadas abaixo. Este é o sistema de classificação mais utilizado para a família, até a publicação de um sistema filogenético por Datwyler & Weiblen (2004).

No sistema de Rohwer (1993), os gêneros neotropicais ficam distribuídos da seguinte forma:

1. Tribo Castilleae

Castilla, *Helicostylis*, *Maquira*, *Naucleopsis*, *Perebea* e *Pseudolmedia*.

2. Tribo Dorstenieae

Brosimum, Dorstenia, Helianthostylis e Trymatococcus.

3. Tribo Moreae

Morus, Maclura e Trophis.

4. Tribo Artocarpeae

Bagassa, Batocarpus, Clarisia, Poulsenia e Sorocea.

5. Tribo Ficeae

Ficus (subgênero *Urostigma* seção *Americana* e subgênero *Pharmacosycea* seção *Pharmacosycea*).

Romaniuc Neto (1999) apresentou uma classificação alternativa para o grupo, semelhante às de Engler (1889), considerando a inclusão de Cecropiaceae em Moraceae, como subfamília Cecropioideae. Nesta classificação, o autor dividiu os demais gêneros, na subfamília Moroideae, em seis tribos: Moreae, Artocarpeae, Olmedeae, Brosimeae, Dorstenieae e Ficeae (Romaniuc Neto, 1999). Apesar destas divergências, existe concordância em relação aos gêneros reconhecidos por Engler (1889) e Corner (1962), mas não quanto a posição tribal que alguns ocupam (Berg, 1998a; Romaniuc Neto, 1999).

A classificação dos gêneros neotropicais de Moraceae, segundo Romaniuc Neto (1999), é apresentada a seguir. O gênero neotropical *Poulsenia* Eggers não está incluído neste sistema e o autor não apresenta os motivos para esse fato.

Subfamília Moroideae

1. Tribo Olmedeae

Castilla, Helicostylis, Maquira, Naucleopsis, Olmedia, Perebea e Pseudolmedia.

2. Tribo Dorstenieae

Dorstenia

3. Tribo Brosimeae

Brosimum e Trymatococcus.

4. Tribo Moreae

Helianthostylis, Morus, Maclura, Trophis, Clarisia e Sorocea.

5. Tribo Artocarpeae

Bagassa e Batocarpus.

6. Tribo Ficeae

Ficus

Subfamília Cecropioideae

Cecropia, *Coussapoa* e *Pourouma*.

Os dois mais recentes sistemas citados, o de Rohwer (1993), baseado principalmente em Berg (1988, 1989), e o de Romaniuc Neto (1999), mostram diferenças bastante significativas quanto à classificação infrafamiliar de Moraceae e à distribuição dos seus gêneros pelas tribos reconhecidas nesses sistemas. As principais diferenças no sistema de Romaniuc Neto (1999) em relação ao de Rohwer (1993) encontram-se (1) na classificação de *Dorstenia* em uma tribo própria, o que subdivide a família em seis tribos, (2) no fato de *Helianthostylis* (Brosimeae, sensu Rohwer, 1993), *Clarisia* e *Soroceae* (Artocarpeae, sensu Rohwer 1993) estarem agrupados na tribo Moreae, (3) o gênero *Olmedia* compreendida na tribo Olmedeae, nomeada como Castilleae com a exclusão de *Olmedia* por Berg (1977c), e (4) no reconhecimento de *Cecropia* e gêneros afins como uma subfamília de Moraceae, Cecropioideae.

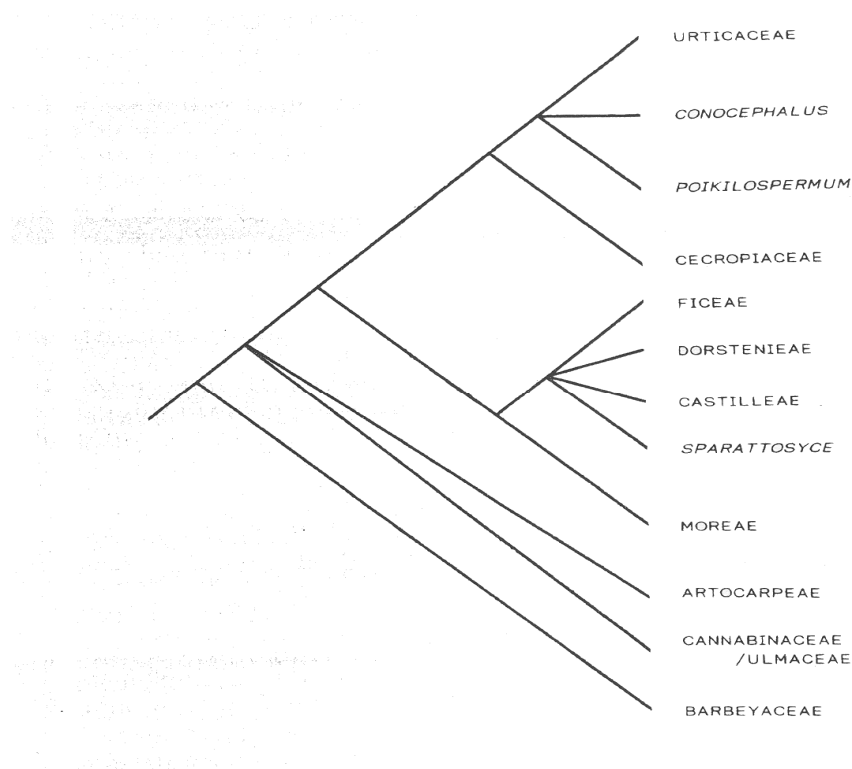


Fig. 1. Relações filogenéticas de Urticales segundo Humphries & Blackmore (1989), baseado em 15 caracteres morfo-anatômicos. O sistema infrafamiliar utilizado para Moraceae é aquele de Berg (1989).

Os primeiros autores a realizarem uma análise cladística de Moraceae foram Humphries & Blackmore em 1989 (Fig. 1). Eles utilizaram 15 caracteres morfo-anatômicos de 12 táxons representativos, incluindo Cannabinaceae e Ulmaceae (incluindo Celtidaceae), e a família Barbeyaceae como grupo externo. Os autores consideraram a classificação de Berg (1989) para Moraceae. Nessa análise, dois clados, um agrupando a família Urticaceae com *Conocephalus* Blume, *Poikilospermum* Zipp. ex Miq. e Cecropiaceae como grupo irmão desse clado e outro, formado pelas tribos Ficeae, Dorstenieae e Castilleae, mais o gênero *Sparattosyce* Bureau e a tribo Moreae como grupo irmão. A tribo Artocarpeae apresenta-se com relações mais próximas com as famílias Cannabinaceae e Ulmaceae. Os autores não utilizaram na análise nenhum teste estatístico de confiabilidade para testar a sustentação das relações encontradas.

Judd *et al.* (1994), baseado em 17 caracteres morfo-anatômicos de 12 gêneros de Urticales, sendo *Tilia* (Malvaceae) utilizada como grupo externo, obtiveram um cladograma com melhor resolução (Fig. 2), onde a família Moraceae aparece dividida em cinco clados: um formado por *Ficus* (tribo Ficeae), *Brosimum* e *Dorstenia* (tribo Dorstenieae), onde as relações entre os três gêneros não estão resolvidas; outro formado por *Morus* e *Fatoua* (tribo Moreae), um terceiro, somente com o gênero *Artocarpus* (tribo Artocarpeae), um quarto, formado apenas pelo gênero *Cannabis* e um quinto, com *Cecropia* mais relacionado com os gêneros *Poikilospermum* e *Pilea* da família Urticaceae. De acordo com o cladograma, a relação entre esses clados não está resolvida, Moraceae é um grupo parafilético e *Cecropia* aparece no mesmo clado de Urticaceae *s. str.* A sugestão dos autores, a partir dos resultados apresentados, foi a de uma delimitação mais ampla destes táxons, a partir de sua união. Em 1999, os mesmos autores publicam um cladograma para a Ordem Rosales, adaptado do cladograma publicado anteriormente por Judd *et al.* (1994) e aquele publicado por Chase *et al.* (1993), esse com utilização de dados moleculares do segmento *rbcL*. Nessa análise, nenhum teste estatístico de confiabilidade é apresentado e o cladograma não permitiu o esclarecimento das relações infrafamiliares em Moraceae, mas, sugeriram a monofilia de Moraceae e Cecropiaceae (Judd *et al.*, 1999). Em todos estes estudos, nenhum gênero da tribo Castilleae, quase exclusivamente Neotropical, foi amostrado.

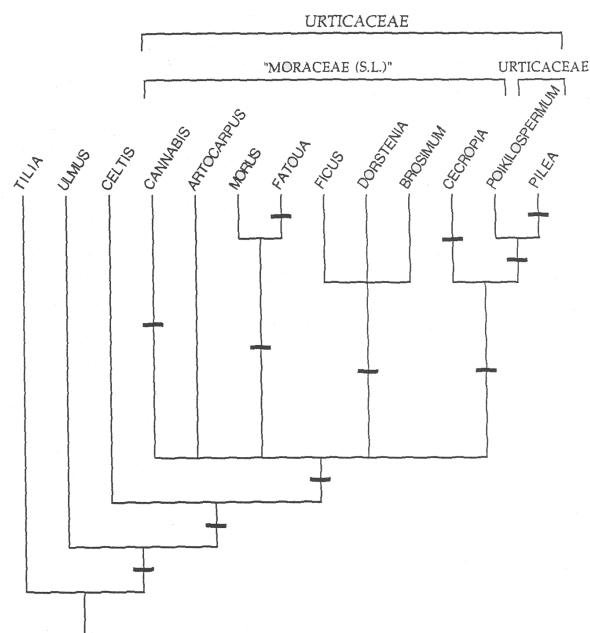


Fig. 2. Relações filogenéticas em Urticales segundo Judd *et al.* (1994), baseado em 17 caracteres morfo-anatômicos. Nenhum teste estatístico de confiabilidade foi apresentado. As barras correspondem a apomorfias levantadas pelos autores. *Tilia* (Malvaceae) foi escolhido como grupo externo. Grupo interno representado por gêneros de Urticales, sensu Cronquist (1981).

Sytsma *et al.* (2002) realizaram uma investigação das relações do grupo “Urticalean Rosids” com utilização de dados moleculares de fragmentos de *rbcL*, *trnL-F* e *ndhF*, e obtiveram um cladograma com vários ramos apresentando valores de *bootstrap* elevados (Fig. 3). Neste estudo, as cinco tribos reconhecidas em Moraceae por Berg (1989) e Rohwer (1993) foram amostradas, sendo Artocarpeae e Castilleae representadas por apenas um gênero cada, número insuficiente para a obtenção de evidências sobre as relações entre as tribos, mas a monofilia de Moraceae foi sugerida com o suporte estatístico de “*bootstrap*” de 100%, e Cecropiaceae aparece inserida dentro de Urticaceae, como já proposto por Corner (1962), também com valor de *bootstrap* de 100%. Apesar da análise das relações dentro de Moraceae não ter sido objetivo dos autores, eles concluíram que a tribo Moreae, como delimitada por Berg (1989) e Rohwer (1993), parece ser polifilética. Já as tribos Brosimeae e Ficeae, são monofiléticas. O ramo contendo as tribos Ficeae e a predominantemente neotropical Castilleae recebe um forte suporte (100% de “*bootstrap*”), sugerindo que esses dois grupos são proximamente relacionados.

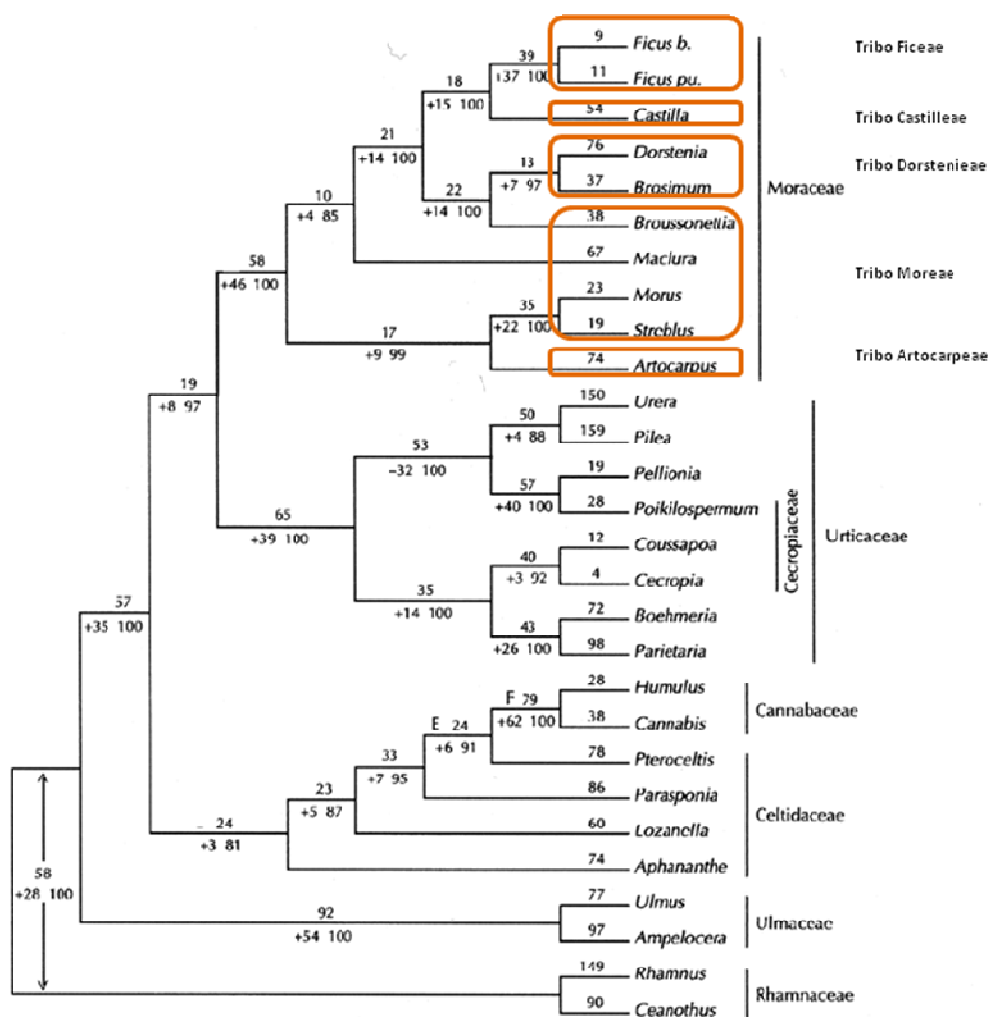


Fig. 3. Relações em "Urticalean Rosids" modificado de Sytsma *et al.* (2002). Valores acima do ramo indicam seu comprimento e abaixo suporte de "Bremer" e valor de "bootstrap", respectivamente.

O que pode ser observado nos resultados dos trabalhos de Humphries & Blackmore (1989), Judd *et al.* (1994, 1999) e Sytsma *et al.* (2002) é que o conhecimento sobre a posição filogenética de Moraceae em relação a outras famílias próximas cresceu de forma significativa a partir dos estudos realizados com inclusão de dados moleculares nas análises, principalmente, no que se refere à delimitação da família como grupo monofilético. Mais recentemente, Datwyler & Weiblen (2004) apresentaram os resultados de uma análise filogenética da família realizada com utilização de dados do segmento *ndhF* do cloroplasto, com uma ampla amostragem de todos os gêneros da família, com a exceção de *Bosqueiopsis*, *Hulletia*, *Scyphosyce* e *Treculia*. Os autores também

apresentaram a evolução de quatro caracteres reprodutivos com base na árvore filogenética resultante, (1) o tipo de polinização, (2) a presença de brácteas involucrais nas inflorescências pistiladas, (3) o tipo de sistema reprodutivo e (4) a sexualidade da inflorescência. Apesar de não ser o principal objetivo do trabalho, propuseram uma nova classificação para Moraceae, conforme especificado a seguir:

Tribo Artocarpeae R. Br.

Artocarpus J.R. Forst. & G. Forst

Batocarpus H. Karst.

Clarisia Ruiz & Pav.

Hullettia King ex Hook.f.

Parartocarpus Baill.

Prainea King

Treculia Decne. ex Trécul

Tribo Castilleae C.C. Berg

Antiaris Lesch

Antiaropsis K. Schum.

Castilla Sessé

Helicostylis Trécul

Maquira Aubl.

Mesogyne Engl.

Naucleopsis Miq.

Perebea Aubl.

Poulsenia Eggers

Pseudolmedia Trécul

Sparattosyce Bur.

Tribo Dorstenieae Gaudich.

Bosqueiopsis Wildem. & Th. Dur.

Brosimum Sw.

Dorstenia L.

Helianthostylis Baill.

Scyphosyce Baill.

Trilepisium Thouars

Trymatococcus Poepp. & Endl.

Utsetela Pellegr.

Tribo Ficeae Gaudich.

Ficus L.

Tribo Moreae Gaudich.

Bagassa Aubl.

Bleekrodea Blume

Broussonetia L'Hér. Ex Vent.

Fatoua Gaudich.

Maclura Nutt.

Milicia Sim

Morus L.

Sorocea A. St.-Hil.

Streblus Lour.

Trophis P. Browne

Os resultados da análise filogenética realizada por Datwyler & Weiblen (2004) proporcionaram grande contribuição para uma nova delimitação das tribos de Moraceae, bem como para a compreensão das relações filogenéticas entre elas. Entre os principais resultados apresentados pelos autores, encontram-se fortes evidências da monofilia de Moraceae a partir de ampla amostragem de táxons da família; uma nova proposta de delimitação para as tribos Castilleae e Artocarpeae e a corroboração da estreita relação existente entre as tribos Castilleae e Ficeae, que se apresentam como grupos irmãos. Trabalhos anteriores chegaram a apresentar estes resultados, mas as inferências basearam-se na amostragem restrita de táxons, não apresentando suporte estatístico. Neste contexto, os resultados de Datwyler & Weiblen (2004) são muito importantes. Entretanto, apesar de apresentar uma classificação filogenética para tribos, os autores reconhecem um grupo não natural na classificação proposta, a tribo Moreae, considerado pelos autores como um grupo parafilético.

As análises moleculares de Zerega *et al.* (2005), utilizando os segmentos *ndhF* e 26S, resultaram em um cladograma onde o suporte geral para os clados de Moraceae foi melhorado quando comparados aos resultados da análise com utilização de apenas um segmento por Datwyler & Weiblen (2004). Apesar disto, Zerega *et al.* (2005) adotaram o mesmo sistema infra-familiar de Datwyler & Weiblen (2004), reconhecendo a tribo Moreae *s.l.* como polifilética, grupo tradicionalmente delimitado pela presença de estames flexionados (Fig. 4).

Apesar da importante contribuição dos trabalhos citados acima, novos estudos filogenéticos são necessários para uma melhor compreensão das relações de parentesco entre as tribos de Moraceae e para a compreensão da evolução morfológica, sobretudo, dos caracteres reprodutivos na família.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho tem os seguintes objetivos:

1. Estudar a filogenia de Moraceae com utilização de caracteres reprodutivos, vegetativos e moleculares (segmento *trnL-F* do cloroplasto);
2. avaliar a delimitação taxonômica correntemente aceita para as tribos da família; propôr reestruturações, caso necessário, e caracterizá-las morfológicamente e,
3. estudar a evolução de caracteres relacionados às inflorescências do grupo.

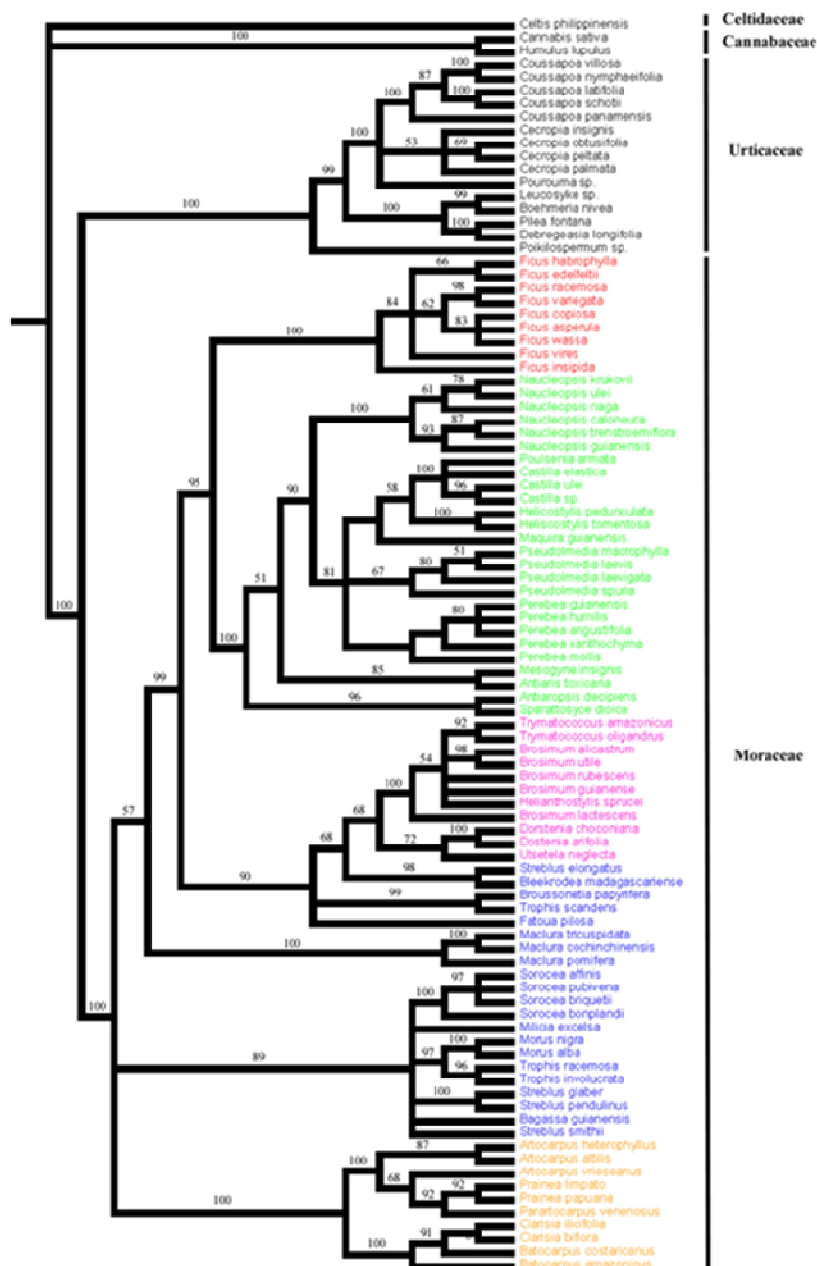


Fig. 4. Árvore de consenso estirado de 15.388 árvores mais parcimoniosas resultantes da análise combinada das seqüências do segmento *ndhF* e 26S. Valores de suporte de "bootstrap" maiores ou iguais a 50% são indicados acima dos ramos. As cores dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Darwyler & Weibler. (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorsteniaceae**, **Tribo Moreae**, **Tribo Artocarpeae**. Grupo externo em negro. Modificado de Zerega *et al.* (2005).

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. ESPÉCIMES AMOSTRADOS

A amostragem de material para sequenciamento de DNA foi efetuado entre 2002 e 2004, através de coletas de gêneros neotropicais representativos de todas as cinco tribos reconhecidas por Rohwer (1993), sistema de classificação infra-familiar para Moraceae que, no período do levantamento dos espécimes, era o mais recente e correntemente utilizado (Anexo I).

Os trabalhos de campo foram realizados no Estado do Amazonas, Amazônia Central, e no Estado de São Paulo. Amostras de 28 espécies neotropicais, distribuídas por 14 gêneros foram coletadas. Quando possível, mais de uma espécie para cada gênero foi amostrada. Dos 14 gêneros endêmicos dos Neotrópicos, somente *Poulsenia* e *Bagassa* não foram amostrados para sequenciamento de DNA. Fragmentos de folhas dos espécimes coletados em campo foram desidratados em sílica-gel e mantidos a -20° C até o início das análises.

O fragmento *trnL-F* de *Dorstenia hirta* Desv., *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. e *Ficus* cf. *enormis* (Mart. Ex Miq.) Miq. foi extraído, amplificado e sequenciado diretamente a partir de folhas frescas. Todas as seqüências do segmento *trnL-F* para espécies de Moraceae, tanto neotropicais quanto paleotropicais, publicadas no *GenBank* foram utilizadas na análise filogenética, juntamente com as novas seqüências obtidas nesse estudo.

O grupo externo utilizado para o desenvolvimento do presente trabalho foi *Cecropia palmata* Willd. (Urticaceae) e *Ampelocera edentula* Kuhl (Ulmaceae), escolhidos a partir dos resultados da análise de Sytsma *et al.* (2002), que indicaram a família Urticaceae como grupo irmão de Moraceae. Esses resultados também indicaram a família Ulmaceae como grupo irmão de todas as demais famílias das “*Urticalean Rosids*”, clado ao qual pertence a família Moraceae.

Ao todo, foram analisadas as seqüências do segmento *trnL-F* de 40 espécies, sendo duas do grupo externo e 38 espécies do grupo estudado.

3.2. ANÁLISE MORFOLÓGICA

3.2.1. Caracterização dos sistemas reprodutivos

Os sistemas reprodutivos reconhecidos no presente trabalho estão de acordo com os definidos por Richards (1977) e Ainsworth (2000). Os autores desse trabalho caracterizam uma espécie que apresenta flores estaminadas e pistiladas em um mesmo indivíduo, como monóica, e a que apresenta flores estaminadas e pistiladas em indivíduos diferentes, como dióica. Esses autores reconhecem ainda outros sistemas reprodutivos, como a ginomonoícia, situação em que flores hermafroditas e pistiladas ocorrem em um mesmo indivíduo; a andromonoícia, onde flores hermafroditas e estaminadas ocorrem em um mesmo indivíduo; a trimonoícia, sistema não reconhecido por Richards (1977), onde as flores hermafroditas, pistiladas e estaminadas ocorrem em um mesmo indivíduo; a ginodioícia, onde as flores pistiladas e hermafroditas ocorrem em indivíduos separados; a androdioícia, onde as flores estaminadas e hermafroditas ocorrem em indivíduos separados e a trioícia ou subdioícia, tratada por Richards (1977) como poligamia, onde as populações são compostas de plantas femininas, masculinas e hermafroditas.

A caracterização dos sistemas reprodutivos foi realizada a partir de observações conduzidas principalmente na Reserva Florestal Ducke e nas reservas do Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF) localizadas no município de Manaus (AM), na Amazônia Central.

Indivíduos de *Dorstenia hirta* e *D. arifolia*, coletados no Núcleo Picinguaba, Parque Estadual Serra do Mar, Ubatuba (SP), foram mantidas em cultivo na casa de vegetação do Departamento de Botânica da UNICAMP e acompanhadas quanto a sua biologia floral. Outras áreas do Estado de São Paulo, como a região de Campinas e Tupã, tiveram espécies de Moraceae observadas durante determinados períodos.

Embora muitas das espécies ocorrentes na Reserva Florestal Ducke e nas reservas do PDBFF já estivessem mapeadas no campo, tornando sua localização fácil, muitas delas eram representadas por apenas um indivíduo, o que exigiu várias semanas de busca na mata para levantar uma população mínima que pudesse ser acompanhada quanto seu estado fenológico. Estas buscas foram realizadas entre 2004 e 2006 e o acompanhamento fenológico realizado entre setembro de 2004 a novembro de 2006.

As espécies que puderam ser localizadas em quantidade suficiente de indivíduos masculinos e femininos, no caso das plantas dióicas, e apresentaram fertilidade durante o período de estudo,

podendo assim ter seu sistema reprodutivo caracterizado, foram: *Ampelocera edentula* Kuhl, *Batocarpus amazonicus* (Ducke) Fosberg, *Clarisia ilicifolia* (Spreng.) Lanj. & Rossb., *C. racemosa* Ruiz & Pav., *Maclura tinctoria* (L.) D. Don ex Steud. ssp. *tinctoria*, *Sorocea bonplandii* (Baill.) W. Burger, *S. guilleminiana* Gaud., *S. muriculata* Miq. ssp. *muriculata*, *Brosimum acutifolium* ssp. *interjectum* C.C. Berg, *B. guianense* (Aubl.) Huber, *B. lactescens* (S. Moore) C.C. Berg, *B. parinarioides* Ducke ssp. *parinarioides*, *B. potabile* Ducke, *B. rubescens* Taub, *B. utile* ssp. *ovatifolium* (Ducke) C.C. Berg, *Dorstenia arifolia* Lamarck, *D. hirta* Desv., *D. brasiliensis* Lamarck, *Helianthostylis sprucei* Baill., *Trymatococcus amazonicus* Poepp. & Endl., *Helicostylis scabra* (Macbr.) C.C. Berg, *H. tomentosa* (Planch. & Endl.) Rusby, *H. turbinata* C.C. Berg, *Maquira calophylla* (Planch. & Endl.) C.C. Berg, *M. guianensis* Aubl. ssp. *guianensis*, *M. sclerophylla* (Ducke) C.C. Berg, *Naucleopsis caloneura* (Huber) Ducke, *N. stipularis* Ducke, *N. ulei* (Warburg) Ducke ssp. *amara* (Ducke) C.C. Berg, *Perebea mollis* (Planch. & Endl.) Huber ssp. *mollis*, *Pseudolmedia laevigata* Trécul, *P. laevis* Trécul, *Ficus albert-smithii* Standl., *F. amazonica* Miq., *F. cf. enormis* (Mart. Ex Miq.) Miq., *F. crocata* (Miq.) Miq., *F. eximia* Schott, *F. maxima* Miller, *F. obtusifolia* (Miq.) Miq., *F. subapiculata* (Miq.) Miq. e *F. trigona* L.f.

Os dados dos sistemas reprodutivos, obtidos após as observações realizadas para as espécies citadas acima, foram comparados com as descrições morfológicas e as informações sobre o sistema reprodutivo divulgados por Berg (1972, 2001). Esse cruzamento de dados permitiu o reconhecimento e, conseqüente, levantamento de informações contidas nas descrições taxonômicas desse autor, e que tinham correlação com dados observados em campo. Possibilitou também a compreensão do conceito dos sistemas reprodutivos utilizados por Berg (1972, 2001), diferentes daqueles utilizados por Richards (1977) e Ainsworth (2000), e adotados no presente trabalho. Com esse procedimento, foram caracterizados os sistemas reprodutivos de todas as espécies de Moraceae neotropicais.

3.2.2. Levantamento de caracteres vegetativos e reprodutivos para a análise filogenética

Sessenta e um caracteres morfológicos e seus estados foram levantados para as 40 espécies utilizadas na análise molecular (Anexos III e IV). Para a realização desse levantamento, foi realizada a análise de estruturas reprodutivas e vegetativas de exsicatas dos acervos dos herbários INPA e UEC (devidamente hidratadas, quando necessário), de material fresco ou fixado em álcool 70% (coletado durante realização de trabalhos de campo na Amazônia e no Estado de São Paulo (Anexo II).

Literatura especializada também foi utilizada como fonte de informações sobre as estruturas morfológicas dos táxons analisados (Berg, 1972, 1977b, 1986, 1988, 1992, 1998b, 2001; Berg & Villavicencio, 2004; Corner, 1962; Engler, 1889; Jarret, 1960; Melo Filho & Emmerich, 1968; Miquel, 1853; Rohwer, 1993; Zhekun & Gilbert, 2003). As floras publicadas para a Ásia (Corner, 1962; Zhekun & Gilbert, 2003) e África (Berg, 1977b) foram de especial importância para o fornecimento de informações sobre a morfologia de espécies dessas regiões.

Para auxílio na visualização de estruturas morfológicas, sempre que necessário, foi utilizado um microscópio estereoscópico.

3.3. ANÁLISE MOLECULAR

O segmento analisado, o *trnL-F*, foi escolhido com base nos resultados de Sytsma *et al.* (2002), que indicou que esse segmento apresentava variação ao nível de gênero e tribos em Moraceae. O protocolo utilizado para extração foi o do CTAB modificado, de Doyle & Doyle (1987). As extrações e amplificações do DNA do cloroplasto foram realizadas no Laboratório de Biologia Molecular do Centro de Biologia Molecular e Genética (CBMEG) da UNICAMP, sob responsabilidade da Profa. Dra. Anete Pereira de Souza, e no Laboratório de Genética Vegetal do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob responsabilidade da Profa. Dra. Maristerra Rodrigues Leme.

A região *trnL-F* do DNA do cloroplasto foi amplificada utilizando os “primers” universais *c*, *d*, *e* e *f* de Taberlet *et al.* (1991) e de acordo com o seguinte programa: temperatura inicial de desnaturação de 94°C por dois minutos, seguida de 32 ciclos, cada ciclo com desnaturação a 94°C durante 1 minuto, 57°C por 45 segundos e 72°C por 1 minuto e 20 segundos, com extensão final a 72°C por mais cinco minutos. O volume final das reações foi de 20µl, contendo MgCl₂ (2,5 mmol/L), tampão Promega (Promega Corporation) e *Taq* polimerase Promega. O resultado das reações de amplificação foi avaliado em gel de agarose a 1%. Como marcador de peso molecular, foi utilizado o DNA do fago φx 174, digerido com *Hae* III, misturado ao DNA do fago λ digerido com o marcador *Hind* III, empregado para quantificar fragmentos de DNA com peso molecular entre 0,118 a 23,130 kb. Os produtos das amplificações foram purificados com utilização de colunas para purificação de DNA “QIAquick PCR *cleaning column and filtration Kit*” (Qiagen Ltda, Dorking, Surrey, UK). A reação de seqüenciamento foi realizada com os reagentes para seqüenciamento “ABI Prism Big Dye Terminator Cycle Sequencing Reaction Kit” (Perkin-Elmer Applied Biosystems, Foster, California, USA). Os produtos desta reação foram purificados com etanol 70% e analisados em

seqüenciador automático ABI 377, da Applied Biosystems, no Laboratório Nacional de Luz Síncroton (Campinas, SP). As reações para seqüenciamento foram efetuadas conforme protocolo do fabricante.

A edição das seqüências foi realizada com os programas “Sequence Navigator™” e “Autoassembler™”. O alinhamento das seqüências foi feito através do programa Clustal X (Thompson *et al.*, 1997) e, posteriormente, refinado manualmente com o programa *Bio Edit* versão 7.0.7 (Hall, 1997-2007). As deleções ou inserções foram codificados como valores ausentes.

3.4. ANÁLISE FILOGENÉTICA

Todas as análises filogenéticas foram realizadas com o programa PAUP versão 4.0 β 10 (Swofford, 1998), com utilização do critério de parcimônia de Fitch (todos os caracteres com mesmo peso e não ordenados, Fitch 1971) e otimização ACCTRAN, com ramos de comprimento igual a zero, colapsados. A estratégia de busca utilizada para as análises cladísticas foi de 10.000 réplicas para cada inclusão aleatória de cada táxon, opção MULTREES (salvando múltiplas árvores) e algoritmo TREE-BISSECTION-AND RECONNECTION (TBR), com obtenção de dez árvores por réplica e salvamento de cinco mais curtas.

Para verificação da confiabilidade dos clados obtidos, foi realizada uma análise de *bootstrap* com 1000 réplicas, com dez réplicas para adição aleatória de cada táxon, salvando-se uma árvore para cada replicação e algoritmo TREE-BISSECTION- AND RECONNECTION (TBR). Foram considerados bem suportados os clados que apresentaram valores de *bootstrap* acima de 80%, moderadamente suportados os clados que apresentaram entre 70 e 80% e, com baixo suporte, os que apresentaram valores inferiores a 70% de *bootstrap*. (ENTRAR CITAÇÃO)

A matriz de dados morfológicos e reprodutivos e a matriz de dados moleculares foram analisadas individualmente e combinadas. Para testar a congruência entre os dados morfológicos e moleculares, e aceitar ou não os cladogramas resultantes da análise combinada, foi realizado o teste de Farris *et al.* (1995), que testa a probabilidade de dois conjuntos de dados serem incongruentes ou não.

Para as análises filogenéticas foram considerados apenas os caracteres filogeneticamente informativos.

3.4. EVOLUÇÃO DE CARACTERES

A reconstrução do estado ancestral, que permitiu a interpretação da evolução dos caracteres, foi realizada através do Programa Mesquite versão 1.12 (Maddison & Maddison, 2006), utilizando o método de parcimônia e os estados do caráter não ordenados. O estado ancestral foi encontrado com a minimização do número de passos de transformações na árvore filogenética, até os estados observados nos táxons terminais. O programa foi alimentado com uma matriz de oito caracteres morfológicos e reprodutivos e a árvore filogenética de consenso estrito resultante da análise do segmento *trnL-F*, para que a reconstrução do estado ancestral dos caracteres pudesse ser efetuada. Os oito caracteres utilizados nessa análise foram selecionados devido a sua importância na delimitação de tribos na família ou por serem informativos quanto a aspectos funcionais das inflorescências, e são os que seguem: 1. Forma das inflorescências bissexuadas; 2. Forma das inflorescências estaminadas; 3. Forma das inflorescências pistiladas; 4. Forma dos filetes; 5. Deiscência das anteras; 6. Presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada; 7. Caracterização da sexualidade das inflorescências e, 8. Caracterização dos sistemas reprodutivos.

Com o objetivo de comparar as hipóteses evolutivas dos caracteres em árvores filogenéticas geradas a partir de informações moleculares de diferentes regiões do genoma e com um conjunto diferente de espécies, tanto no grupo externo como no grupo interno, a árvore filogenética de consenso estrito de dados combinados do segmento *ndhF* e 26S, publicado por Zerega *et al.* (2005), também foi utilizada. Essa árvore foi reconstruída no programa Mesquite e os estados dos caracteres morfológicos e reprodutivos, 1. forma dos filetes, 2. deiscência das anteras, 3. presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada, 4. caracterização da sexualidade das inflorescências e 5. caracterização dos sistemas reprodutivos, foram levantados para os 95 táxons incluídos na análise de Zerega *et al.* (2005) (ANEXO V).

4. RESULTADOS

4.1. CARACTERIZAÇÃO DOS SISTEMAS REPRODUTIVOS EM MORACEAE NEOTROPICAIS

O trabalho conduzido em campo permitiu que 40 espécies de Moraceae, das 278 reconhecidas para os neotrópicos, pudessem ser acompanhadas e examinadas quanto ao sistema

reprodutivo que apresentam (Anexo VI). Com a exclusão do número total de espécies de *Ficus*, cuja biologia reprodutiva e de polinização encontram-se bem documentadas (Compton *et al.*, 1996; Weiblen, 2000) e *Dorstenia*, também relativamente bem documentada quanto a sua biologia reprodutiva (Berg & Hijman, 1999; Carauta, 1972, 1978; Granville, 1971), tem-se um total de 28 espécies arbóreas cujo sistema reprodutivo foi levantado em campo. Isso corresponde a 25% das espécies de árvores de Moraceae ocorrentes nos neotrópicos, distribuídas em doze diferentes gêneros da família. As espécies arbóreas de Moraceae são os táxons que apresentam aspectos da biologia reprodutiva mais pobremente documentados na literatura.

Quando comparados os dados de campo obtidos no presente trabalho com os publicados por Berg (1972, 2001), pôde-se observar que, dentre os táxons cujo sistema reprodutivo foi caracterizado a partir de plantas vivas em campo, 29, ou cerca de 70%, confirmaram o sistema reprodutivo levantado por Berg (1972, 2001), a partir da análise, principalmente, de material herborizado. Nas onze espécies restantes não há concordância entre o observado com o desenvolvimento do presente trabalho e o publicado, ou porque Berg (1972, 2001) não caracteriza o sistema reprodutivo da espécie, como ocorre no gênero *Naucleopsis*, ou porque o caracteriza de forma ambígua. Este é o caso presente na maioria das espécies, principalmente, naquelas pertencentes à tribo Castilleae. Berg (1972, 2001) caracteriza uma espécie desta tribo como sendo dióica ou monóica, quando, na verdade, estava se referindo a indivíduos monóicos ou dióicos na mesma população. O autor descreve a inflorescência pistilada como sendo solitária ou, às vezes, acompanhada por uma ou mais inflorescências estaminadas, essas também denominadas inflorescências estaminadas complementares, adotando a terminologia proposta por Cook (1903a, b) e Pittier (1910), e também usada por Sakai (2001), considerando como inflorescências estaminadas primárias aquelas encontradas nos indivíduos masculinos. Essa terminologia foi adotada por Berg (1972) somente para descrever as espécies do gênero *Castilla*, embora a ocorrência de inflorescências estaminadas em indivíduos unissexuados e bissexuados esteja presente em outros gêneros da tribo Castilleae. Deste modo, uma população onde alguns indivíduos apresentam inflorescências pistiladas acompanhadas de estaminadas, ou seja, são bissexuados, e outros somente inflorescências estaminadas sendo, portanto, indivíduos unissexuados, caracterizam o sistema reprodutivo chamado de androdioicia. As espécies que apresentam essa distribuição de inflorescências serão denominadas como androdioicas no presente trabalho.

Na descrição das inflorescências pistiladas, Berg (1972, 2001) comenta que as inflorescências estaminadas estão, às vezes, presentes. Durante as observações de campo foi possível determinar que as inflorescências estaminadas que acompanham as pistiladas estão sempre presentes nas espécies

que apresentam androdioica. Essas inflorescências são efêmeras, possuindo um período de antese curto, o que faz com que a maioria do material depositado em herbários apresentem apenas as inflorescências pistiladas.

Na tribo Dorstenieae, Berg (1972) descreve o sistema reprodutivo de *Brosimum utile* ssp. *ovatifolium* e de *B. parinarioides* ssp. *parinarioides* como sendo monóico ou dióico, provavelmente, se referindo a indivíduos na população, e descreve as inflorescências dessas espécies como bissexuadas ou raramente unissexuadas (estaminadas). Resultados de observações de campo, realizadas em cinco indivíduos de *B. utile* ssp. *ovatifolium* e sete de *B. parinarioides* ssp. *parinarioides*, durante o desenvolvimento do presente trabalho, mostraram que todos os indivíduos apresentam flores estaminadas e pistiladas, e todos formaram frutos em todos os anos de acompanhamento, entre setembro de 2004 e novembro de 2006. Desta forma, o sistema reprodutivo para essas espécies foi determinado como monóico.

A caracterização dos sistemas reprodutivos aplicada para todas as espécies neotropicais da família (Tabela 1) foi realizada com base nas informações provenientes das observações em campo durante o desenvolvimento do presente trabalho, associadas às descrições taxonômicas de Moraceae publicadas por Berg (1972, 2001). Das 112 espécies de arbóreas ocorrentes nos neotrópicos, 22 ou cerca de 20% apresentam uma indicação de seu sistema reprodutivo diferente daquele existente na literatura. A principal diferença se encontra nas espécies agora designadas como androdioicas, ou, pelo menos, com androdioica morfológica. Esse sistema havia sido anteriormente indicado somente para duas espécies da família: *Helianthostylis sprucei* (Berg, 1972) e *Castilla elastica* (Sakai, 2001).

No presente trabalho, a caracterização, principalmente, morfológica, dos sistemas reprodutivos foi utilizada para que hipóteses sobre a evolução dos sistemas reprodutivos na família pudessem ser testadas; os sistemas fossem classificados segundo uma terminologia mais adequada e pudessem oferecer um ponto de partida mais confiável para futuros trabalhos em biologia reprodutiva. Entretanto, somente com futuros trabalhos experimentais em campo, as hipóteses aqui propostas quanto aos sistemas reprodutivos apresentados pelas espécies neotropicais poderão ser efetivamente comprovadas.

4.2. CARACTERES NÃO MOLECULARES UTILIZADOS NA ANÁLISE FILOGENÉTICA

4.2.1. Hábito

As espécies de Moraceae são predominantemente lenhosas, sendo mais comum o hábito arbóreo de grande porte, mas também são freqüentes as arvoretas de subbosque, hemiepífitas e, mais raramente, lianas. O hábito herbáceo só ocorre em dois gêneros da família: em *Dorstenia*, um gênero pantropical, e em *Fatoua*, com duas espécies, uma ocorrendo do Japão até a Nova Caledônia e outra em Madagáscar. Dentre as espécies incluídas no presente trabalho, apenas as espécies de *Dorstenia* apresenta hábito herbáceo.

0. hábito lenhoso

1. hábito herbáceo

4.2.2. Estípulas

A presença de estípulas é característica de espécies de Moraceae e dos grupos externos, *Cecropia* e *Ampelocera*, podendo ser livres ou unidas. Estípulas unidas estão presentes apenas em espécies do gênero *Cecropia* (Urticaceae), em *Brosimum utile* e em *Castilla elastica*. Todas as demais espécies apresentam estípulas livres.

0. estípulas unidas

1. estípulas livres

4.2.3. Estípulas amplexicaules

Estípulas podem ser desenvolvidas a ponto de se fixarem em toda a circunferência do ramo onde ocorrem, sendo denominadas amplexicaules. Esse tipo de estípula deixa uma cicatriz circular após sua deiscência e, portanto, são facilmente identificáveis. As estípulas que não são amplexicaule se prendem somente até a metade da circunferência dos ramos.

Estípulas amplexicaules estão presentes nas espécies de *Ficus*, *Pseudolmedia*, *Helicostylis*, *Naucleopsis*, *Artocarpus*, *Cecropia* e em *Brosimum utile*, *Castilla elastica* e *Perebea mollis*.

0. estípulas amplexicaules presentes

1. estípulas amplexicaules ausentes

4.2.4. Tipo de exsudados

Os exsudados observados a partir de cortes no caule ou ramos do grupo estudado podem variar de leitoso, ocorrendo em Moraceae, mucilaginoso em *Cecropia*, ou aquoso, como observado em *Ampelocera* (Ulmaceae).

0. exsudados muscilaginosos

1. exsudados aquosos

2. exsudados leitosos

4.2.5. Laticíferos

Os laticíferos estão presentes em todas as espécies de Moraceae e em *Cecropia*, e ausentes em *Ampelocera* (Ulmaceae).

0. laticíferos presentes

1. laticíferos ausentes

4.2.6. Local de ocorrência dos laticíferos

Em Moraceae, os laticíferos encontram-se espalhados por toda a planta. Já em *Cecropia* ocorrem somente nas folhas (Renner, 1907 *apud* Rohwer, 1993).

0. ocorrência dos laticíferos somente na folha

1. ocorrência dos laticíferos por toda a planta

4.2.7. Cor do látex

A cor do látex pode variar nas diferentes espécies de Moraceae, sendo o castanho a cor mais comum nas espécies arbóreas da família. Látex branco está presente, principalmente, nas espécies de *Ficus*, em *Brosimum utile*, *Dorstenia hirta*, *Clarisia racemosa* e *Batocarpus amazonicus*. Menos comumente, látex amarelo pode ser encontrado em *Brosimum guianense* e *B. lactescens*, e látex rosado em *Pseudolmedia laevis* e *P. laevigata*.

0. látex de cor castanho

1. látex de cor rosado

2. látex de cor branco

3. látex de cor amarelo

4.2.8. Inserção do pecíolo na lâmina

Dentre as espécies estudadas para o desenvolvimento do presente trabalho, somente *Cecropia* apresenta folhas com inserção do pecíolo na região central da lâmina. Em todas as outras espécies, o pecíolo apresenta-se inserido na região basal da lâmina foliar.

0. inserção do pecíolo na lâmina central (folha peltada)

1. inserção do pecíolo na lâmina basal

4.2.9. Espinhos axilares

No grupo estudado, ramos laterais modificados na forma de espinhos, somente são encontrados nos representantes do gênero *Maclura*.

0. espinhos ausentes

1. espinhos presentes

4.2.10. Glândulas globosas a elípticas com conteúdo amarelo na inflorescência

As glândulas com conteúdo amarelo e pegajoso apresentam formato globoso a elipsoidal, e encontram-se imersas no tecido vegetal, podendo estar presentes no conectivo das anteras, no perianto, pericarpo ou brácteas interflorais. Eventualmente, estas glândulas também podem ser encontradas dispersas pelo tronco e raízes. Apesar de ser uma estrutura conspícua nos táxons citados, nenhuma referência a respeito da anatomia ou sobre a composição química do seu conteúdo foi encontrada na literatura.

As glândulas são encontradas nas flores e/ou brácteas interflorais dos gêneros *Maclura* e *Batocarpus*, e em *Clarisia racemosa*. Em *Batocarpus* essas glândulas também podem estar presentes no conectivo das anteras.

0. glândulas nas flores e/ou brácteas interflorais ausentes

1. glândulas nas flores e/ou brácteas interflorais presentes

4.2.11. Sexualidade das flores

A presença de flores unissexuadas é característica de todas as espécies de Moraceae e do gênero *Cecropia*. Flores unissexuadas e bissexuadas, na mesma inflorescência, somente são encontradas nas espécies de *Ampelocera* (Ulmaceae).

0. flores unissexuadas

1. flores unissexuadas e bissexuadas.

4.2.12. Tépalas nas flores estaminadas

As tépalas estão, normalmente, presentes nas flores estaminadas no grupo estudado. A sua ausência é registrada apenas para as espécies de *Pseudolmedia* e *Clarisia*, e para *Castilla elastica*, *Brosimum alicastrum* e *B. guianense*.

0. tépalas na flor estaminada presente

1. tépalas na flor estaminada ausente

4.2.13. Fusão das tépalas na flor estaminada

Tépalas unidas são encontradas nas espécies de *Ampelocera*, *Ficus*, *Helicostylis*, *Sorocea* e *Maquira*, e em *Naucleopsis ulei*, *Perebea mollis*, *Maclura tinctoria*, *Broussonetia papyrifera*, *Trymatococcus amazonicus*, *Helianthostylis sprucei*, *Brosimum guianense* e *B. lactescens* e nas espécies dos grupos externos *Cecropia* e *Artocarpus*. Todas as demais espécies possuem tépalas livres entre si.

0. tépalas na flor estaminada unidas

1. tépalas na flor estaminada livres.

4.2.14. Grau de fusão das tépalas na flor estaminada

Diferentes graus de fusão das tépalas da flor estaminada são encontrados no grupo estudado. Tépalas unidas apenas na base são encontradas nas espécies de *Ampelocera*, *Maquira*, *Ficus*, *Sorocea* e *Helicostylis*, e em *Naucleopsis ulei*, *Perebea mollis*, *Maclura tinctoria*, *Broussonetia papyrifera*, *Trymatococcus amazonicus*, *Helianthostylis sprucei*, *Brosimum guianense* e *B. lactescens*. Já tépalas completamente unidas, formando um perianto tubuloso, são encontradas nas espécies de *Cecropia* e *Artocarpus*.

0. tépalas na flor estaminada unidas totalmente

1. tépalas na flor estaminada unidas parcialmente (unidas na base).

4.2.15. Tépalas na flor pistilada

As tépalas estão presentes nas flores pistiladas da maioria das espécies estudadas, estando ausentes apenas nas espécies de *Brosimum*, *Helianthostylis* e *Trymatococcus*, onde as flores pistiladas encontram-se totalmente imersas no receptáculo.

0. tépalas na flor pistilada presentes

1. tépalas na flor pistilada ausentes

4.2.16. Fusão das tépala na flor pistilada

Dentre as espécies do grupo estudado, apenas *Naucleopsis ulei* apresenta tépalas livres nas flores pistiladas.

0. tépalas na flor pistilada unidas

1. tépalas na flor pistilada livres

4.2.17. Grau de fusão das tépalas na flor pistilada

Com exceção de *Naucleopsis ternstroemiiflora*, *Maclura tinctoria* e *Morus alba*, e das espécies de *Ficus* e *Helicostylis*, onde as tépalas são unidas somente na base, todas as espécies do grupo estudado apresentam perianto tubuloso.

0. tépalas na flor pistilada unidas totalmente

1. tépalas na flor pistilada unidas parcialmente (unidas na base)

4.2.18. Caracterização da sexualidade das inflorescências

Apesar das flores em Moraceae serem sempre unissexuadas, a combinação na mesma inflorescência, de flores do mesmo sexo ou de sexos diferentes origina inflorescências unissexuadas ou bissexuadas, respectivamente. As inflorescências bissexuadas estão presentes em *Ampelocera edentula* (Ulmaceae), *Ficus crocata*, *F. enormis*, *F. maxima*, *F. benamina*, *Brosimum utile*, *B. guianense*, *Trymatococcus amazonicus*, *Dorstenia mannii* e *D. hirta*. Em *Helianthostylis sprucei*, o estado polimórfico para esse caráter ocorre quando são encontradas tanto inflorescências unissexuadas quanto bissexuadas na mesma espécie. Todas as demais espécies analisadas, incluindo o grupo externo, *Cecropia*, apresentam inflorescências unissexuadas.

0. inflorescências unissexuadas

1. inflorescências bissexuadas

4.2.19. Formas das inflorescências bissexuadas (Figs. 19 e 20)

As inflorescências bissexuadas das espécies do grupo estudado se apresentam na forma dicasial, globosa, discoidal, turbinada ou hemisférica e urceolada. O tipo dicasial está presente apenas em um dos táxons do grupo externo, *Ampelocera edentula*. Na inflorescência desta espécie as flores se distribuem laxamente ao longo da ráquis. As flores da inflorescência bissexuada também podem estar reduzidas e aglomeradas em inflorescências mais complexas. Neste caso, estão dispostas em um receptáculo carnosos de forma discóide denominado cenanto, presente nas espécies de *Dorstenia*; em um receptáculo turbinado, como em *Trymatococcus amazonicus* ou, ainda, globoso, como em *Helianthostylis sprucei*. Em *Brosimum guianense* e *B. utile* as inflorescências são polimórficas, apresentando formas globosas, turbinadas, discóides ou até hemisféricas. Outra forma de inflorescência bissexuada é exemplificada pelos sicônios, tipo de inflorescência urceolada onde o receptáculo se fecha protegendo as flores em seu interior, presentes nas espécies neotropicais de *Ficus*.

As formas discóides, turbinadas ou hemisféricas podem estar presentes em uma mesma espécie, sendo aqui consideradas apenas como um estado do caráter.

0. inflorescência bissexuada dicasial

1. inflorescência bissexuada globosa (Figs. 19A, C, G)

2. inflorescência bissexuada discóide, turbinada ou hemisférica (Figs. 19D, E, F, H)

3. inflorescência bissexuada urceolada (Fig. 20)

4.2.20. Presença de brácteas interflorais nas inflorescências bissexuadas

As brácteas interflorais em inflorescências bissexuadas são encontradas apenas nas espécies de *Ampelocera* e *Ficus* e em *Brosimum utile*, *B. guianense*, *Helianthostylis sprucei* e *Trymatococcus amazonicus*. Nas demais espécies do grupo estudado são ausentes.

0. brácteas interflorais na inflorescência bissexuada presentes

1. brácteas interflorais na inflorescência bissexuada ausentes

4.2.21. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência bissexuada

A bráctea interfloral presente na inflorescência bissexuada pode ser de dois tipos: simples ou peltada. As brácteas simples, mais comuns, ocorrem em *Ampelocera* e nas espécies de *Ficus*. As

peltadas podem ser encontradas em *Brosimum utile* e *B. guianense*. Em *Helianthostylis sprucei* e *Trymatococcus amazonicus* as brácteas interflorais variam de simples a peltadas.

0. bráctea interfloral na inflorescência bissexuada simples

1. bráctea interfloral na inflorescência bissexuada peltadas

4.2.22. Imersão das flores pistiladas no receptáculo da inflorescência bissexuada

A imersão das flores pistiladas no receptáculo da inflorescência é considerada por Berg (1990) como uma proteção contra herbivoria. As flores pistiladas estão imersas nas inflorescências de todas as espécies com inflorescências bissexuadas, com a exceção das espécies de *Ficus*.

0. flores pistiladas imersas no receptáculo da inflorescência bissexuada

1. flores pistiladas não imersas no receptáculo da inflorescência bissexuada

4.2.23. Imersão das flores estaminadas no receptáculo da inflorescência bissexuada

Entre as espécies com inflorescências bissexuadas, somente *Brosimum guianense* e *B. utile* apresentam as flores estaminadas imersas no receptáculo. Nas outras espécies estudadas, as flores estaminadas estão distribuídas na superfície do receptáculo.

0. flores estaminadas não imersas no receptáculo da inflorescência bissexuada

1. flores estaminadas imersas no receptáculo da inflorescência bissexuada

4.2.24. Coesão entre flores estaminadas na inflorescência bissexuada

As flores estaminadas apresentam-se unidas nas inflorescências das espécies de *Dorstenia*, e livres em todas as demais espécies com inflorescências bissexuadas.

0. flores estaminadas livres entre si na inflorescência bissexuada

1. flores estaminadas unidas na base na inflorescência bissexuada

4.2.25. Presença de brácteas externas ao receptáculo da inflorescência bissexuada

Outro tipo de bráctea presente em inflorescências de Moraceae são aquelas que não estão localizadas entre as flores, mas na margem ou região externa do receptáculo. Nas inflorescências bissexuadas, brácteas externas ao receptáculo estão presentes nas espécies de *Ficus*, *Helianthostylis*, e *Trymatococcus* e em *Dorstenia hirta*. Estão ausentes nas espécies de *Ampelocera* e em *Brosimum utile*, *B. guianense* e *Dorstenia mannii*.

0. brácteas externas ao receptáculo da inflorescência bissexuada ausentes

1. brácteas externas ao receptáculo da inflorescência bissexuada presentes

4.2.26. Presença de brácteas externas imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada

As brácteas externas ao receptáculo apresentam-se imbricadas nas espécies de *Ficus*, onde são numerosas, e se apresentam em camadas sobrepostas, fechando a abertura do receptáculo, chamado ostíolo, que dá acesso ao interior do sicônio, e não imbricadas em *Helianthostylis sprucei*, *Trymatococcus amazonicus* e *Dorstenia hirta*.

0. brácteas externas imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada

1. brácteas externas não imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada

4.2.27. Disposição das brácteas externas não imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada

As brácteas não imbricadas podem estar agrupadas em duas ou três fileiras marginais ao receptáculo, sendo encontradas em *Dorstenia hirta*. Em *Trymatococcus amazonicus* e *Helianthostylis sprucei* são encontradas várias brácteas, não enfileiradas, dispostas de forma dispersa pela parede externa do receptáculo.

0. disposição das brácteas externas não imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada dispersas

1. disposição das brácteas externas não imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada formando 2-3 fileiras marginais.

4.2.28. Forma da inflorescência estaminada

As inflorescências estaminadas com forma espiciforme ou racemosa estão presentes em *Cecropia* e nos gêneros de Moraceae: *Batocarpus*, *Clarisia*, *Broussonetia*, *Morus*, *Streblus*, *Sorocea* e *Maclura* com exceção de *M. cochinsinensis*. Inflorescência condensada, do tipo globosa e elíptica a clavada, sem brácteas externas ao receptáculo, é encontrada em *Brosimum alicastrum*, *B. lastescens* e *Maclura cochinchinensis*, e nas espécies do gênero *Artocarpus*. Já inflorescências condensadas e mais complexas, circundadas por um conjunto de brácteas involucrais e variando de um formato capituliforme até formas flabeladas, estão presentes nos gêneros *Maquira*, *Pseudolmedia*, *Perebea*, *Helicostylis*, *Naucleopsis* e *Castilla*. As inflorescências estaminadas urceoladas do tipo sicônio são observados apenas em *Ficus pumila*.

As formas racemosas ou espiformes são tratadas como um único estado por diferirem, simplesmente, na presença ou não de flores pediceladas ao longo da ráquis da inflorescência, e podendo estar presentes dentro de um mesmo gênero. As inflorescências de forma globosa e elíptica a clavada podem estar presentes em uma mesma espécie, sendo assim tratadas como um único estado. Já a forma flabelada corresponde a uma inflorescência capitada achatada lateralmente.

0. inflorescência estaminada espiciforme ou racemosa (Figs. 17A, F, G)

1. inflorescência estaminada urceolada

2. inflorescência estaminada globosa, elíptica a clavada (Fig. 19B)

3. inflorescência estaminada capitada ou flabelada (Figs. 18C, D, E, H, I, L)

4.2.29. Presença de pedúnculo da inflorescência estaminada

Dois estados são considerados quanto à presença de pedúnculo nas inflorescências estaminadas do grupo estudado: inflorescências sésseis e pedunculadas. Dentre as espécies do grupo estudado, apenas as do gênero *Pseudolmedia* apresentam inflorescências sésseis. Todas as demais apresentam inflorescências pedunculadas.

0. inflorescência estaminada pedunculada

1. inflorescência estaminada séssil

4.2.30. Presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência estaminada

As brácteas externas ao receptáculo da inflorescência estaminada são do tipo involucral, envolvem a inflorescência, e estão presentes nas espécies dos gêneros *Maquira*, *Pseudolmedia*, *Perebea*, *Helicostylis*, *Naucleopsis* e *Castilla*. Em *Ficus pumila*, ocorre no ostíolo do sicônio, fechando essa abertura. Nas demais espécies do grupo estudado estas brácteas estão ausentes.

0. brácteas externas no receptáculo da inflorescência estaminada ausentes

1. brácteas externas no receptáculo da inflorescência estaminada presentes

4.2.31. Presença de bráctea interfloral na inflorescência estaminada

As brácteas interflorais estão ausentes nas inflorescências estaminadas de *Cecropia*, e nas espécies dos gêneros *Maquira*, *Perebea*, *Helicostylis*, *Pseudolmedia*, *Castilla* e *Naucleopsis*. Em todas as demais espécies analisadas, brácteas interflorais estão presentes na inflorescência estaminada.

0. Bráctea interfloral na inflorescência estaminada ausentes

1. Bráctea interfloral na inflorescência estaminada presentes

4.2.32. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência estaminada.

As brácteas interflorais na inflorescência estaminada podem ser subpeltadas, peltadas ou clavadas, e estão presentes nas inflorescências estaminadas de *Brosimum alicastrum* e *B. lactescens*, e nas espécies de *Clarisia* e *Artocarpus*. As brácteas interflorais simples podem ser observadas nas espécies de *Maclura* e em *Ficus pumila*. As espécies de *Sorocea* e, *Streblus pendulinus* e *Batocarpus amazonicus* apresentam polimorfismo para este caráter.

0. bráctea interfloral na inflorescência estaminada simples

1. bráctea interfloral na inflorescência estaminada peltada, subpeltada a clavada

4.2.33. Presença de brácteas involucrais petalóides na inflorescência estaminada

Entre as espécies que possuem brácteas involucrais formando um involúcro, é somente nas espécies de *Naucleopsis* que aquelas localizadas internamente no involúcro apresentam um aspecto petalóide.

- 0. brácteas involucrais petalóides na inflorescência estaminada ausentes
- 1. brácteas involucrais petalóides na inflorescência estaminada presentes

4.2.34. Coesão entre flores estaminadas na inflorescência estaminada

Flores estaminadas basalmente fundidas ocorrem somente em *Naucleopsis ulei*. Em *Maquira sclerophylla* e *M. calophylla* as flores estaminadas podem apresentar-se unidas na base ou não. Nas demais espécies do grupo estudado elas são sempre livres.

- 0. flores estaminadas na inflorescência estaminada livres
- 1. flores estaminadas na inflorescência estaminada unidas basalmente

4.2.35. Imersão no receptáculo das flores estaminadas na inflorescência estaminada

A imersão das flores estaminadas no receptáculo das inflorescências estaminadas não é uma situação comum no grupo estudado, ocorrendo apenas nas espécies de *Brosimum*.

- 0. flores estaminadas não imersas no receptáculo da inflorescência estaminada
- 1. flores estaminadas imersas no receptáculo da inflorescência estaminada

4.2.36. Coesão de filetes na flor estaminada

Todas as espécies do grupo estudado, com a exceção de *Maquira calophylla*, onde os filetes são unidos na base, apresentam estames livres.

- 0. filetes na flor estaminada livres
- 1. filetes na flor estaminada unidos na base

4.2.37. Forma dos filetes

Dois tipos básicos de filetes podem ser encontrados nas “Urticalean Rosids” (Urticales *sensu* Cronquist 1981), grupo proposto por Sytsma *et al.* (2002). Os filetes que se apresentam retos no botão floral e aqueles flexionados antes da antese. Os filetes flexionados se distendem elasticamente com a abertura das flores, expondo as anteras que se abrem explosivamente e liberando os grãos de pólen. Estames com estas características são chamados de estames urticáceos, estão sempre

acompanhados de pistilódios de forma quadrado-colunar e são associados com anemofilia (Berg, 1989, 2001; Rohwer, 1993). Estes estames ocorrem em todos os gêneros de Urticaceae, com exceção dos gêneros incluídos anteriormente em Cecropiaceae, e na tribo Moreae (*sensu* Rohwer, 1993 e Datwyler & Weiblen, 2004), representados no grupo estudado pelos gêneros *Broussonetia*, *Morus*, *Streblus* e *Maclura*. Estão presentes também em *Maclura tinctoria* e ausentes em *Maclura cochinchinensis*. Espécies do gênero *Dorstenia* apresentam filetes flexionados nos botões florais que se distendem gradualmente a medida que o botão se desenvolve, apresentando filetes eretos na antese. Neste táxon, as síndromes associadas com a presença de estames urticáceos não ocorrem.

0. filetes retos no botão floral

1. filetes flexionados no botão floral

4.2.38. Deiscência das anteras

As anteras dos táxons analisados possuem deiscência normal ou explosiva. Quando explosivas, encontram-se associadas aos filetes flexionados no botão floral e à presença de pistilódios. Esse tipo de abertura está presente em *Broussonetia papyrifera*, *Morus alba*, *Streblus pendulinus* e *Maclura tinctoria*. Todas as demais espécies analisadas possuem deiscência normal.

0. deiscência das anteras na flor estaminada normal

1. deiscência das anteras na flor estaminada explosiva

4.2.39. Pistilódio na flor estaminada

Os pistilódios estão presentes em todas as espécies que possuem estames urticáceos, representados no grupo estudado por *Broussonetia papyrifera*, *Morus alba*, *Streblus pendulinus* e nas espécies de *Maclura*. Apesar da presença de pistilódio em Moraceae estar associada a uma suposta anemofilia das espécies da família (Berg, 1989, 2001; Rohwer, 1993) e a uma co-ocorrência com estames urticáceos, as espécies dos gêneros *Trymatococcus* e *Helianthostylis* apresentam pistilódios e não possuem estames urticáceos. Em *Helianthostylis sprucei* os ramos do estilete dos pistilódios são tão desenvolvidos que acabam se confundindo com os ramos do estilete da flor pistilada. Essas estruturas também estão presentes em *Ampelocera edentula* e não estão associados a estames urticáceos nessa família.

0. pistilódio na flor estaminada ausente

1. pistilódio na flor estaminada presente

4.2.40. Forma do pistilódio

Entre as espécies que possuem pistilódio nas flores estaminadas, dois estados são possíveis: aquele onde o pistilódio se apresenta com a forma colunar-quadrada, presente em *Morus* e *Streblus pendulinus* da tribo Moreae s.s., e filiforme, subulado ou cônico nas espécies de *Maclura*, *Broussonetia*, *Helianthostylis* e *Trymatococcus*.

0. pistilódio filiforme, subulado ou cônico

1. pistilódio colunar-quadrado

4.2.41. Forma da inflorescência pistilada

As inflorescências de forma espiciforme ou racemosa estão presentes em *Cecropia*, em *Morus*, *Streblus*, *Sorocea* e *Clarisia racemosa*. O estado globoso, elíptico ou clavado, com brácteas externas ao receptáculo ausentes, é observado nos gêneros *Artocarpus*, *Brosimum*, *Broussonetia*, e em *Maclura tinctoria*, *M. cochinchinensis*, *Batocarpus amazonicus*. As inflorescências capitadas ou turbinadas, com um invólucro de brácteas envolvendo o receptáculo, podem ser encontradas em *Clarisia ilicifolia* e *C. racemosa* e, mais comumente, nos gêneros *Castilla*, *Naucleopsis*, *Pseudolmedia*, *Maquira*, *Perebea* e *Helicostylis*. *Ficus pumilla* é o único representante no grupo estudado a apresentar inflorescências pistiladas urceoladas. As formas racemosa ou espiforme são tratadas como um único estado por diferirem, simplesmente, na presença ou não de flores pediceladas ao longo da ráquis da inflorescência, e podendo estar presentes dentro de um mesmo gênero. As inflorescências de forma globosa, elíptica a clavadas podem estar presentes em uma mesma espécie, sendo assim tratadas como um único estado

0. inflorescência pistilada espiciforme ou racemosa (Figs. 19B, E)

1. inflorescência pistilada urceolada

2. inflorescência pistilada globosa, elíptica a clavada (Figs. 19C, D)

3. inflorescência pistilada capitada ou turbinada (Figs. 18A, B, E, F, G, J, K)

4.2.42. Presença de pedúnculo na inflorescência pistilada

As inflorescências pedunculadas estão presentes em espécies de *Cecropia*, *Clarisia*, *Artocarpus* e *Sorocea*, e em *F. pumilla*, *Brosimum alicastrum*, *B. lactescens*, *Broussonetia papyrifera*, *Morus alba*, *Streblus pendulinus*, *Maclura tinctoria*, *Maquira guianensis*, *Helicostylis turbinata* e *Batocarpus amazonicus*. Inflorescências sésseis são observadas em *Castilla elastica*, nas espécies de *Pseudolmedia* e *Naucleopsis*.

Em *Maquira sclerophylla*, *M. calophylla*, *Perebea mollis* e *Helicostylis tomentosa* as inflorescências pistiladas variam de sésseis a pedunculadas.

0. inflorescência pistilada pedunculada

1. inflorescência pistilada sésil

4.2.43. Presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada

Brácteas externas ao receptáculo estão presentes em inflorescências pistiladas de *Ficus pumila*, das espécies dos gêneros *Castilla*, *Maquira*, *Pseudolmedia*, *Perebea*, *Helicostylis* e *Naucleopsis*, da tribo Castilleae, e no gênero *Clarisia*, da tribo Artocarpeae. Estas brácteas estão ausentes em todas as demais espécies do grupo estudado.

0. brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada ausentes

1. brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada presentes

4.2.44. Presença de brácteas interflorais na inflorescência pistilada

Brácteas interflorais são observadas nas inflorescências pistiladas de *Ficus pumilla*, *Brosimum alicastrum*, *B. lactescens*, *Broussonetia papyrifera*, *Streblus pendulinus*, e *Batocarpus amazonicus*, e nas espécies de *Maclura*, *Clarisia*, *Artocarpus* e *Sorocea*. Nas demais espécies estudadas, brácteas interflorais estão ausentes ou o caráter não se aplica por se tratar de inflorescências unifloras.

0. brácteas interflorais na inflorescência pistilada ausentes

1. brácteas interflorais na inflorescência pistilada presentes

4.2.45. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência pistilada

Brácteas interflorais na inflorescência pistilada podem ser do tipo simples ou peltada a subclavada. Brácteas interflorais peltadas ocorrem nas inflorescências pistiladas de *Brosimum lactescens* e *Broussonetia papyrifera*, e nas espécies de *Artocarpus*, enquanto que brácteas interflorais simples são observadas em *F. pumilla* e *Clarisia ilicifolia*, e nas espécies de *Naucleopsis*. Em *Streblus pendulinus* e *Batocarpus amazonicus* e nas espécies de *Maclura* e *Sorocea* elas variam de simples a peltadas.

0. bráctea interfloral na inflorescência pistilada simples

1. bráctea interfloral na inflorescência pistilada peltadas a subclavadas

4.2.46. Coesão entre flores pistiladas na inflorescência pistilada.

As flores pistiladas apresentam-se unidas entre si em *Morus alba*, *Maclura cochinchinensis*, *Castilla elastica*, *Maquira sclerophylla* e *M. calophylla* e nas espécies de *Naucleopsis* e *Artocarpus*. Em todas as demais espécies do grupo estudado as flores pistiladas apresentam-se livres entre si, com a exceção de *Perebea mollis*, onde elas podem ocorrer unidas ou livres.

0. flores pistiladas na inflorescência pistilada unidas entre si

1. flores pistiladas na inflorescência pistilada livres

4.2.47. Grau de coesão entre flores pistiladas na inflorescência pistilada

Flores pistiladas da inflorescência pistilada, quando unidas entre si, podem apresentar diferentes graus de coesão. Dentre as espécies do grupo estudado, apenas as espécies de *Cecropia* apresentam as flores unidas no ápice, enquanto *Morus alba*, *Maclura cochinchinensis*, *Castilla elastica*, *Maquira sclerophylla* e *Perebea mollis* e as espécies de *Naucleopsis* tem suas flores pistiladas unidas na base. Flores totalmente unidas são encontradas em *Maquira calophylla* e nas espécies de *Artocarpus*.

0. flores pistiladas na inflorescência pistilada unidas apenas no ápice

1. flores pistiladas na inflorescência pistilada unidas apenas na base

2. flores pistiladas na inflorescência pistilada totalmente unidas

4.2.48. Imersão no receptáculo das flores pistiladas na inflorescência pistilada.

As flores pistiladas encontram-se imersas no receptáculo da inflorescência pistilada em *Brosimum alicastrum* e *B. lactescens* e nas espécies do gênero *Naucleopsis*. Todas as demais espécies do grupo estudado apresentam as flores pistiladas não imersas no receptáculo.

0. flores pistiladas não imersas na inflorescência pistilada

1. flores pistiladas imersas na inflorescência pistilada

4.2.49. Grau de imersão no receptáculo das flores pistiladas na inflorescência pistilada.

Em *Brosimum alicastrum* e *B. lactescens* as flores pistiladas apresentam-se totalmente imersas no receptáculo. Já nas espécies de *Naucleopsis* essa imersão é parcial, ocorrendo apenas na região do ovário.

- 0. flores pistiladas na inflorescência pistilada apenas com o ovário imerso no receptáculo
- 1. flores pistiladas na inflorescência pistilada totalmente imersas no receptáculo

4.2.50. Fusão do perianto ao ovário na inflorescência pistilada

Nas inflorescências pistiladas das espécies de *Cecropia* e *Artocarpus*, e de *Ficus pumila*, *Broussonetia papyrifera*, *Morus alba*, *Streblus pendulinus* e *Batocarpus amazonicus*, o perianto não está fundido com o ovário. Com a exceção de *Maclura tinctoria*, que pode apresentar o perianto livre ou unido ao ovário, em todas as demais espécies do grupo estudado, perianto e ovário encontram-se fundidos.

- 0. perianto livre do ovário na inflorescência pistilada
- 1. perianto unido ao ovário na inflorescência pistilada

4.2.51. Grau de fusão do ovário ao perianto na inflorescência pistilada

Apenas a base do ovário se funde ao perianto nas inflorescências pistiladas de *Maclura tinctoria* e *Clarisia ilicifolia* e nas espécies de *Helicostylis* e *Sorocea*. Nas demais espécies estudadas, em que ocorre fusão entre o ovário e o perianto na inflorescência pistilada, o ovário está inteiramente unido ao perianto.

- 0. ovário totalmente unido ao perianto na inflorescência pistilada
- 1. ovário unido basalmente ao perianto na inflorescência pistilada

4.2.52. Número de ramos do estilete

O número mais freqüente de ramos do estilete nas espécies do grupo estudado é dois. Nas espécies de *Cecropia* e *Artocarpus* os estiletos não são divididos e em *Ficus crocata*, *Maclura tinctoria*, *Broussonetia papyrifera* apenas um dos ramos se desenvolve.

- 0. ramos do estilete um
- 1. ramos do estilete dois

4.2.53. Posição do estilete

Nas espécies de *Ficus* e *Helicostylis* os estiletos ocupam uma posição lateral ou sublateral no ovário. Nas demais espécies do grupo estudado, o estilete apresenta-se em posição apical no ovário.

- 0. estilete apical

1. estilete lateral a sublateral

4.2.54. Formas entre ramos do estilete

Nas espécies do grupo estudado os ramos do estilete são, geralmente, de comprimentos iguais, apresentando-se desiguais apenas nas espécies de *Ficus* e em *Maclura cochinchinensis* e *Brosimum alicastrum*.

0. ramos do estilete iguais

1. ramos do estilete desiguais

4.2.55. Posição do óvulo

Os óvulos dos tipos apicais e pêndulos a subapicais são encontrados em espécies de *Ampelocera* e em todos os gêneros de Moraceae. Já óvulos do tipo basal são encontrados em espécies de *Cecropia*. Segundo Berg (2001), este é o único caráter que separa Moraceae de Cecropiaceae (*sensu* Berg, 1978), atualmente Urticaceae *sensu* APG II (2003).

0. óvulo basal

1. óvulo apical e pêndulo a subapical

4.2.56. Presença de frutos múltiplos

Inflorescências compactas com flores agregadas, normalmente dão origem a frutos múltiplos ou sincarpas (Corner, 1962; Rohwer, 1993). A maioria das espécies do grupo estudado apresentam este tipo de fruto, com exceção das espécies de *Ampelocera*, *Pseudolmedia*, *Trymatococcus*, *Helianthostylis*, *Dorstenia* e *Sorocea*, e de *Brosimum alicastrum*, *B. utile*, *Clarisia racemosa*, *Streblus pendulinus*. A ausência de frutos múltiplos ocorre devido ao fato das flores serem individualizadas na inflorescência, não estando unidas as flores vizinhas ou ao fato da inflorescência pistilada apresentar uma única flor, o que dá origem a frutos isolados ao longo do eixo da infrutescência ou nos ramos, respectivamente. Todas as outras espécies do grupo estudado apresentam frutos múltiplos.

0. frutos múltiplos presentes (Figs. 15A-H)

1. frutos múltiplos ausentes (Figs. 15I-M)

4.2.57. Região carnosa e/ou vistosa do fruto ou infrutescência

Várias estruturas da inflorescência e da flor, como perianto, receptáculo, brácteas e restos das flores estaminadas, além dos ovários desenvolvidos, podem fazer parte da infrutescência madura de espécies do grupo estudado, que passa a ser uma unidade de dispersão. O perianto desenvolvido envolvendo o fruto é encontrado em *Cecropia* e em espécies dos gêneros *Castilla*, *Maquira*, *Pseudolmedia*, *Perebea*, *Helicostylis*, *Batocarpus* e *Clarisia*. Os frutos em que o receptáculo se torna carnoso e vistoso são encontrados em espécies de *Ficus* e em espécies dos gêneros neotropicais *Brosimum*, *Helianthostylis* e *Trymatococcus*. Os frutos em que o exocarpo se torna desenvolvido após a fecundação são observados apenas nas espécies do gênero *Dorstenia*. Nas espécies de *Maclura*, *Broussonetia* e *Morus*, o exocarpo juntamente com o perianto, se desenvolvem formando as regiões carnosas da infrutescência. Infrutescências com várias estruturas desenvolvidas presentes, como receptáculo, o perianto e as brácteas interflorais são observadas nos gêneros *Naucleopsis* e *Artocarpus*. Já em inflorescências de espécies de *Sorocea*, as flores são isoladas entre si, embora, na frutificação, o perianto, o pedicelo e a ráquis se tornem carnosos e vistosos. Somente espécies do gênero *Ampelocera* apresentam frutos onde o mesocarpo e endocarpo são as estruturas desenvolvidas do ovário fecundado, sem a presença de outras partes da inflorescência na unidade de dispersão.

0. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada do perianto (Figs. 15D, E, F, G, J, L, M))

1. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada do mesocarpo e exocarpo (15A)

2. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada do receptáculo (Figs. 15C, K)

3. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada do perianto+epiderme externa do ovário

4. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada da epiderme externa do ovário

5. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada do perianto+pedicelo+ráquis (Fig. 15H)

6. região carnosa e/ou vistosa do fruto originada do receptáculo, perianto e brácteas interflorais. (Fig. 15I)

4.2.58. Tamanho da semente

As sementes encontradas nas espécies de *Cecropia*, *Ficus*, *Morus*, *Broussonetia* e *Dorstenia* apresentam um comprimento máximo de 3 mm de comprimento, sendo denominadas microspermas. Espécies dos demais gêneros estudados apresentam sementes maiores que 6 mm de comprimento, sendo denominadas macrospermas.

0. semente microsperma

1. semente macrosperma

4.2.59. Presença de endosperma

O endosperma está presente nas sementes de *Cecropia*, *Ficus*, *Dorstenia* e *Morus*, enquanto nos demais gêneros encontra-se ausente, segundo Rohwer (1993).

- 0. endosperma presente
- 1. endosperma ausente

4.2.60. Simetria de cotilédones

Os cotilédones podem ser iguais ou desiguais em espécies do grupo estudado. Cotilédones desiguais são observados nas espécies de *Brosimum*, com a exceção de *B. utile* e em espécies de *Trymatococcus* e *Sorocea*. Todos os demais gêneros apresentam cotilédones iguais.

- 0. cotilédones iguais
- 1. cotilédones desiguais

4.2.61. Caracterização dos sistemas reprodutivos

No grupo estudado, a andromonoiccia somente está presente em *Ampelocera edentula* (Ulmaceae). A dioiccia ocorre no grupo irmão *Cecropia* e também em *Ficus pumila*, *Brosimum alicastrum*, *B. lactescens*, *Broussonetia papyrifera*, *Morus Alba* e *Streblus pendulinus*, *Maquira calophylla*, *Naucleopsis ternstroemiflora* e *N. stipularis* e nas espécies de *Maclura*, *Pseudolmedia*, *Batocarpus*, *Clarisia* e *Sorocea*. Já a monoiccia é encontrada em *Ficus crocata*, *F. cf. enormis*, *F. maxima* e *F. benamina*, em *Brosimum utile*, *B. guianense*, *Trymatococcus amazonicus* e nas espécies de *Dorstenia* e *Artocarpus*. O sistema reprodutivo androdioico está presente em *Helianthostylis sprucei*, *Castilla elastica*, *Maquira guianensis* e *M. sclerophylla*, *Perebea mollis*, *Naucleopsis caloneura* e *N. ulei*, e nas espécies de *Helicostylis*.

- 0. dioiccia
- 1. andromonoiccia
- 2. androdioiccia
- 3. monoiccia

4.3. ANÁLISE MOLECULAR

Das 40 espécies utilizadas para a análise filogenética, 28 tiveram o segmento *trnL-F* seqüenciados pela primeira vez, sendo elas: *Ampelocera edentula*, *Ficus maxima*, *F. crocata*, *F. enormis*, *Maquira sclerophylla*, *M. guianensis*, *M. calophylla*, *Pseudolmedia laevis*, *P. laevigata*, *Perebea mollis*, *Helicostylis tomentosa*, *H. turbinata*, *Naucleopsis caloneura*, *N. ternstroemiflora*, *N. ulei*, *N. stipularis*, *Brosimum utile*, *B. lactescens*, *B. guianense*, *Helianthostylis sprucei*, *Trymatococcus amazonicus*, *Dorstenia hirta*, *Maclura tinctoria*, *Sorocea guilleminiana*, *S. muriculata*, *Clarisia racemosa*, *C. ilicifolia* e *Batocarpus amazonicus*. As seqüências do mesmo segmento das 12 espécies restantes foram obtidas a partir da base de dados do *GenBank*.

4.3.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA COM UTILIZAÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS E REPRODUTIVOS

A análise filogenética realizada com utilização de 61 caracteres morfológicos e reprodutivos resultou em 10.883 árvores mais parcimoniosas com 151 passos, índice de consistência (IC) de 0,51 e índice de retenção (IR) de 0,76 (Fig. 5). Dos 61 caracteres morfológicos e reprodutivos, 50 foram potencialmente informativos na análise de parcimônia. Dos caracteres analisados, os estados “presença de exsudado leitoso, presença de laticíferos, laticíferos presentes por toda a planta, pecíolos inseridos basalmente na lâmina foliar, somente flores unissexuadas presentes e a presença de óvulos apicais e pêndulos a subapicais” são sinapomorfias para a família Moraceae. Já os caracteres “tépalas livres na flor pistilada, brácteas externas não imbricadas formando 2-3 fileiras marginais no receptáculo da inflorescência bissexuada, flores estaminadas unidas basalmente na inflorescência estaminada e filetes unidos na base”, correspondem a autopomorfias e não foram informativos na resolução da filogenia.

O cladograma resultante da análise de consenso estrito a partir de dados morfológicos e reprodutivos (Fig. 5) é pouco informativo, não indicando as relações filogenéticas entre a maioria dos táxons. Neste cladograma, *Ampelocera edentula* (Ulmaceae) está compreendida no mesmo clado de Moraceae, apesar de pertencer ao grupo externo, e o clado formado por *Artocarpus altilis* e *A. heterophyllus*, é filogeneticamente mais próximo de espécies de outras famílias do que de Moraceae. A família Moraceae, juntamente com o gênero *Ampelocera* e, excluindo o gênero *Artocarpus*, é indicada como um grupo monofilético, mas com um valor de *bootstrap* inferior a 50%.

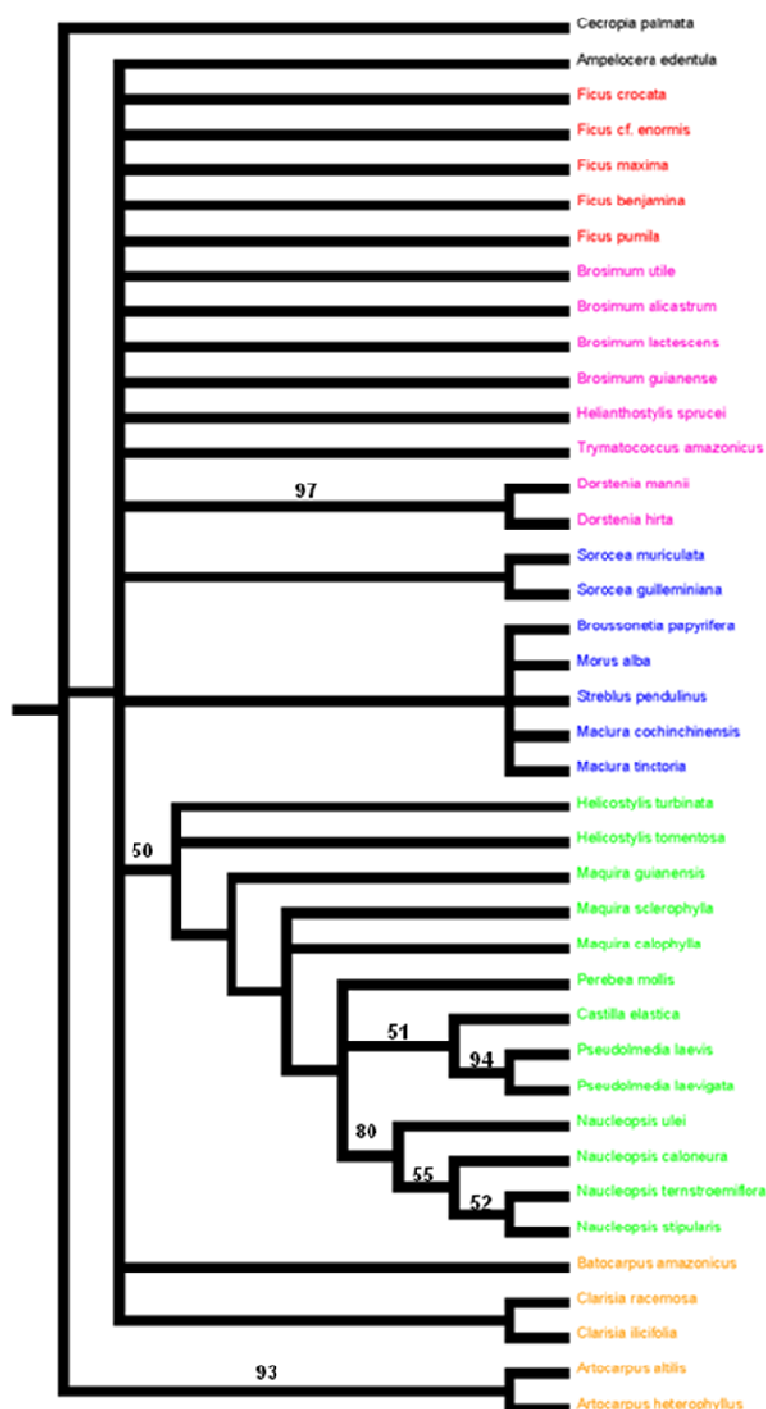


Fig. 5. Árvore de consenso estrito de 10.883 árvores mais parcimoniosas resultantes da análise de 50 caracteres morfológicos e reprodutivos. Valores de suporte de *bootstrap* maiores ou iguais a 50% são indicados acima dos ramos. As cores dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datwyler & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Moreae**, **Tribo Artocarpeae**. *Ampelocera edentula* (Ulmaceae) e *Cecropia palmata* (Urticaceae) correspondem ao grupo externo.

A análise com dados morfológicos e reprodutivos indica ainda a monofilia dos gêneros *Dorstenia* com 97% de índice de *bootstrap*, *Pseudolmedia* com 94%, *Naucleopsis* com 88% e *Artocarpus* com 71%, embora esses gêneros sejam representados por poucas espécies nessa análise. O gênero *Ficus*, reconhecidamente, monofilético em outras análises (Sytsma, 2002; Datwyler & Weiblen, 2004; Zerega *et al.* 2005) e onde todas as espécies possuem uma inflorescência do tipo sicônio, não é indicado como grupo monofilético nesse resultado. O clado formado pelos gêneros *Broussonetia*, *Morus*, *Streblus* e *Maclura* da tribo Moreae *s.l.* apresenta baixo valor de *bootstrap*, (menor que 50%).

4.3.2 ANÁLISE FILOGENÉTICA COM UTILIZAÇÃO DE CARACTERES MOLECULARES

A análise do segmento *trnL-F* do cloroplasto incluiu 1.511 pares de bases dos quais 126 posições foram filogeneticamente informativas. Foram encontradas 37.110 árvores mais parcimoniosas com 486 passos cada e IC=0,81 e RI=0,79 (Fig. 6).

De acordo com os resultados obtidos com esta análise, a família Moraceae compreende um grupo monofilético com 68% de valor de *bootstrap* (Fig. 6), o que corrobora sua monofilia, apesar de fracamente sustentado. As tribos Ficeae e Castilleae são indicadas como grupos irmãos, relação suportada por 91% de índice de *bootstrap*. A monofilia de *Ficus* é mais uma vez corroborada, com 100% de valor de *bootstrap*. As relações filogenéticas entre os gêneros da tribo Castilleae permanecem incertas, embora esta tribo receba uma forte evidência de sua monofilia, com um suporte de 98% de índice de *bootstrap*. O clado formado pelos gêneros *Dorstenia*, *Brosimum*, *Helianthostylis* e *Trymatococcus* é suportado com valor de 80% de *bootstrap*, mas as relações entre os quatro gêneros não está resolvida. O gênero *Dorstenia* apresenta-se monofilético (99% de valor de *bootstrap*). Os gêneros *Dorstenia*, *Brosimum*, *Helianthostylis* e *Trymatococcus* mais *Broussonetia* (tribo Moreae, *sensu* Rohwer, 1993 e Datwyler & Weiblen, 2004) formam um clado com um valor de *bootstrap* de 97%. A tribo Moreae *s.s.* mais a tribo Artocarpeae formam um clado irmão de todo o restante da família com valor de 72% de *bootstrap*. A tribo Artocarpeae apresenta-se fortemente sustentada com um valor de 95% de *bootstrap* e compreende o gênero paleotropical *Artocarpus*, cuja monofilia também é bem sustentada, com 89% de *bootstrap*, mais o clado formado pelos gêneros neotropicais *Clarisia* e *Batocarpus*, com suporte de 98% de *bootstrap*. *Batocarpus amazonicus* e *Clarisia ilicifolia* formam um clado com valor de 90% de *bootstrap* e que se apresenta como o clado irmão de *C. racemosa*, indicando a provável artificialidade de *Batocarpus*. O gênero *Sorocea*, cuja monofilia é fortemente sustentada (89% de *bootstrap*), apresenta-se

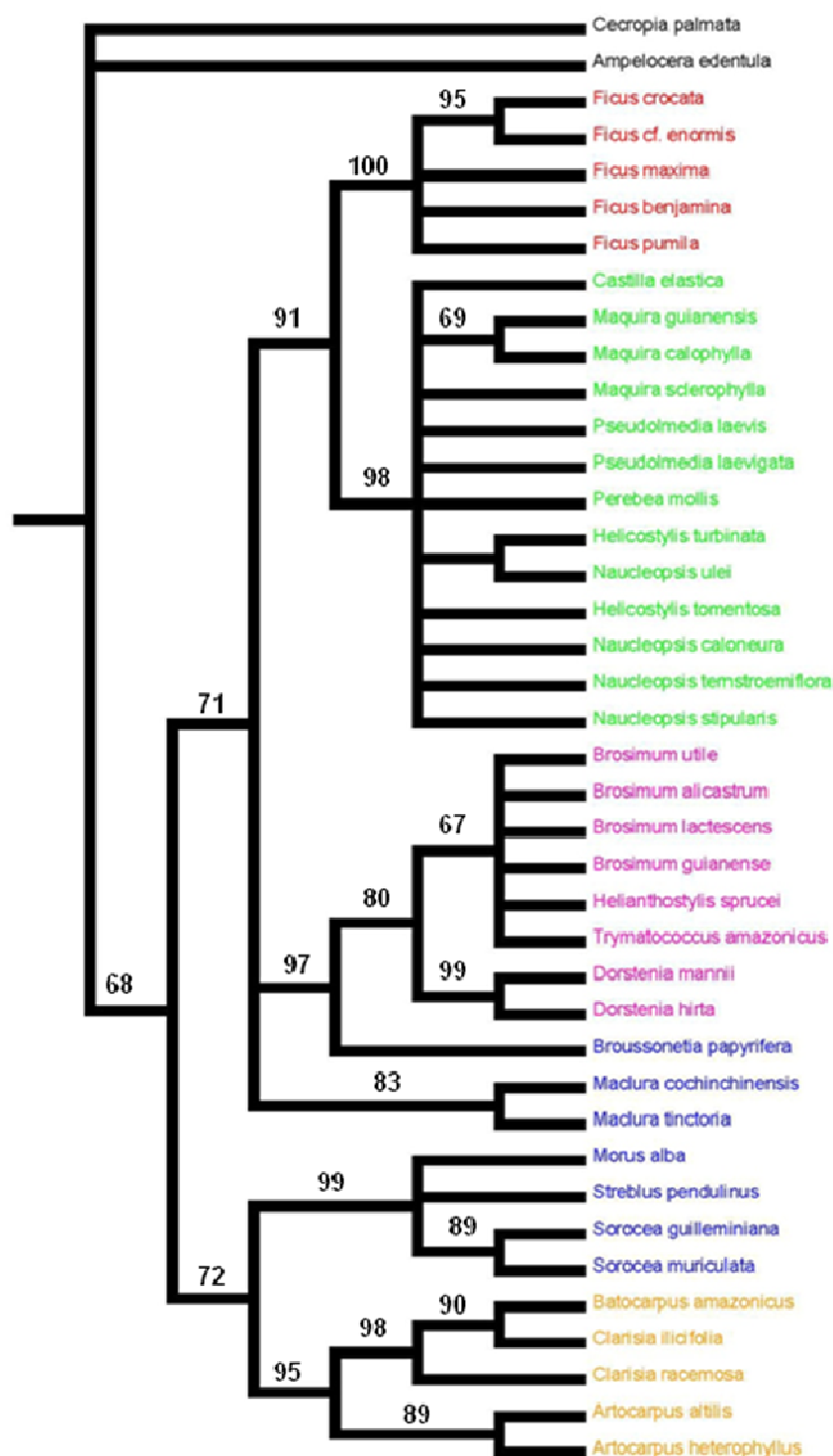


Fig. 6. Árvore de consenso estrito de 37.110 árvores mais parcimoniosas resultantes da análise de seqüências do segmento *trnL-F*. Valores de suporte de “bootstrap” maiores ou iguais a 50% são indicados acima dos ramos. As cores dos tixons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Dattwyl & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Moeae**, **Tribo Artocarpeae**. *Ampelocera edentula* (Ulmaceae) e *Cecropia palmata* (Urticaceae) correspondem ao grupo externo.

num mesmo clado que os gêneros *Morus* e *Streblus*, este sustentado por um valor de 99% de *bootstrap*, embora a relação filogenética entre os três permaneça incerta. Os resultados desta análise suportam ainda o polifiletismo da tribo Moreae (*sensu* Datwyler & Weiblen, 2004), formada por um grupo composto pelos gêneros *Sorocea*, *Morus* e *Streblus* e *Maclura*, com relações filogenéticas incertas, e pelo gênero *Broussonetia*, que se apresenta proximamente relacionado aos gêneros da tribo Dorstenieae. Com um índice de *bootstrap* de 71%, o clado formado pelo gênero *Maclura* e a tribo Dorstenieae, mais o clado formado pelas tribos Castilleae e Ficeae, também apresenta relações filogenéticas incertas. É bem sustentado, mas não apresenta evidências sobre as relações de parentesco entre seus táxons.

4.3.3. ANÁLISE FILOGENÉTICA COM UTILIZAÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS, REPRODUTIVOS E MOLECULARES, COMBINADOS

O teste de incongruência entre os dados morfológicos e moleculares indicou que os dois conjuntos de dados são incongruentes a uma probabilidade de $P = 0,001$. Os resultados da análise combinada são indicados abaixo:

A análise combinada dos dados moleculares e morfológicos incluiu um total de 1.572 caracteres, dos quais apenas 176 foram filogeneticamente informativos. As 18 árvores mais parcimoniosas resultantes apresentaram um total de 664 passos, $IC = 0,71$ e $IR = 0,74$. Na árvore de consenso resultante não foi possível indicar a monofilia da família Moraceae, bem como as relações filogenéticas entre os cinco grandes clados formados (Fig. 7).

A tribo Artocarpeae, suportada com um índice de 80% de *bootstrap*, é formada por dois clados, um bem sustentado, com 99% de *bootstrap*, confirmando a monofilia do gênero *Artocarpus* e outro, com índice de 97% de *bootstrap*, formado pelos gêneros neotropicais *Batocarpus* e *Clarisia*. O gênero *Maclura* apresenta forte evidência de monofilia, com índice de 95% de *bootstrap*, e sua relação filogenética com outros clados é incerta.

Apresentando um índice de 94% de *bootstrap*, a tribo Moreae, incluindo o gênero monofilético *Sorocea* (98% de *bootstrap*), está representada como parafilética. Os gêneros *Morus* e *Streblus* aparecem como grupo irmão de *Sorocea*, e *Broussonetia papyrifera* é a espécie irmã de todos os táxons da tribo Dorstenieae.

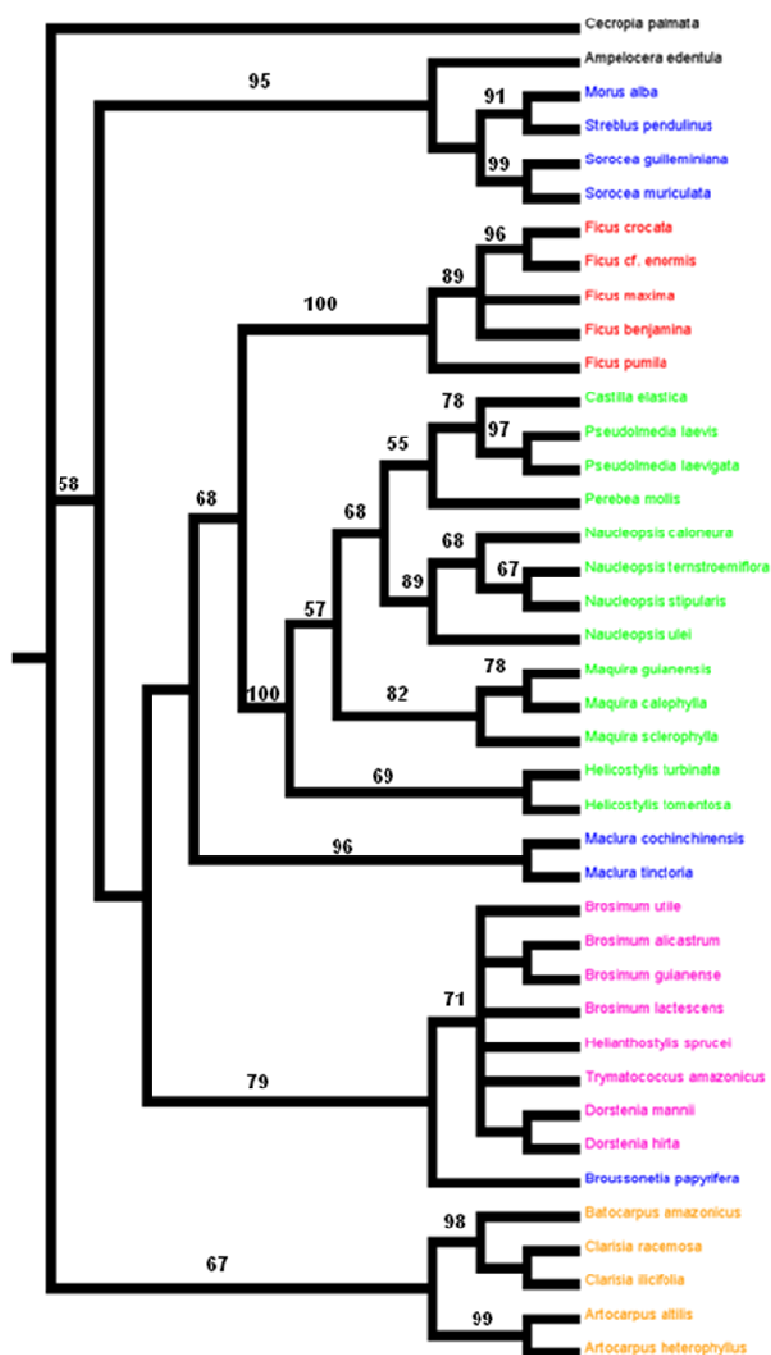


Fig. 7. Árvore de consenso estrito de 1.571 árvores mais parcimoniosas resultantes da análise combinada das seqüências do segmento *trnL-F* mais os dados morfológicos e reprodutivos. Valores de suporte de “bootstrap” maiores ou iguais a 50% são indicados acima dos ramos. As cores dos tixons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datsyler & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Momae**, **Tribo Artocarpeae**. *Ampelocera edentula* (Ulmaceae) e *Cecropia palmata* (Urticaceae) correspondem ao grupo externo.

Tabela 01. Resultados obtidos na análise filogenética de caracteres morfológicos e reprodutivos, moleculares e combinados.

	Nº de caracteres	Nº de árvores encontradas	Nº de passos	IC	IR	% de caracteres informativos
Morfológicos e reprodutivos	61	10.883	151	0,51	0,76	81,96
Moleculares	1.511	37.110	486	0,81	0,79	8,33
Combinados	1.572	18	664	0,71	0,74	11,19

4.4. EVOLUÇÃO DE CARACTERES MORFOLÓGICOS E REPRODUTIVOS

Com base nos resultados da análise filogenética realizada para o desenvolvimento do presente trabalho, e no levantamento e otimização de cinco caracteres na árvore filogenética de consenso gerada a partir da análise combinada dos segmentos *ndhF* e 26S de Zerega *et al.* (2005), são apresentadas, a seguir, hipóteses sobre a evolução de caracteres morfológicos e reprodutivos entre as espécies do grupo estudado.

4.4.1. Evolução da forma do filete (caráter 37 na matriz de dados morfológicos e reprodutivos)

Presença de filetes retos é um estado ancestral para a família Moraceae, de acordo com os resultados da otimização realizada pelo Programa Mesquite no cladograma gerado a partir de dados do segmento *trnL-F* (FIG. 8A). Já a condição plesiomórfica para a família permanece ambígua para este caráter, quando utilizado o cladograma de Zerega *et al.* (2005). Os resultados da otimização (Fig. 8B) indicam que a condição ancestral na família era a presença de filetes retos e que os flexionados surgiram, pelo menos, três vezes no grupo, sendo ao menos uma vez no clado formado pelos gêneros de Moreae *s.s.*, ao menos uma vez no clado formado pelos gêneros de Dorstenieae *s.l.*, e uma vez no clado formado pelas espécies de *Maclura*, tendo sido perdido por algumas espécies. A reconstrução do estado ancestral indica que a presença de estames flexionados é a condição

plesiomórfica para a tribo Moreae *s.s.* e para a tribo Dorstenieae *s.l.*, e a condição ancestral permanece ambígua para as espécies de *Maclura*.

4.4.2. Deiscência das anteras (caráter 38 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

Tanto a análise da reconstrução do estado ancestral realizada a partir do cladograma gerado com dados do segmento *trnL-F*, quanto com o cladograma combinado de Zerega *et al.* (2005) indicam que a condição plesiomórfica para a família é a da presença de deiscência normal das anteras (FIG. 9). Essa análise indica também que a deiscência explosiva das anteras surgiu, de forma independente, no mínimo duas vezes em Moraceae, (1) no clado formado pelos gêneros da tribo Moreae *s.s.* com, pelo menos, uma reversão ao estado ancestral, (2) no clado formado pelas espécies de *Maclura*, sendo perdida, pelo menos, uma vez, e no clado formado pelos gêneros de Dorstenieae *s.l.*, sendo perdida uma vez no clado formado pelo gênero *Dorstenia* mais os gêneros neotropicais.

4.4.3. Sexualidade das inflorescências (caráter 18 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

A reconstrução do estado ancestral para as inflorescências de Moraceae, a partir dos resultados das análises moleculares, indica a unissexualidade como o provável estado plesiomórfico para a sexualidade das inflorescências na família (Fig. 10). De acordo com o cladograma resultante do presente estudo, a presença de inflorescências unissexuadas em espécies dos clados correspondentes as tribos Artocarpeae, Moreae *s.s.* e Castilleae, mais os clados formados pelas espécies de *Maclura* e *Broussonetia* (tribo Dorstenieae *s.l.*), correspondem a uma plesiomorfia. Já a presença de inflorescências unissexuadas em algumas espécies do clado neotropical da tribo Dorstenieae, e em algumas espécies de *Ficus* da tribo Ficeae, é derivada e indica reversões ao estado ancestral. Essa reversão não é claramente indicada para *Ficus*, devido à baixa resolução do cladograma obtido, embora confirmada por Weiblen (2000), cujos resultados gerados a partir da utilização de uma amostragem mais ampla de espécies, e informações moleculares do segmento ITS, proporcionaram um cladograma mais bem resolvido e corroborado com os resultados de Zerega *et al.* (2005).

A otimização no cladograma apresentado por Zerega *et al.* (2005) é ambígua quanto à condição ancestral do clado formado pelas tribos Dorstenieae, Ficeae e Castilleae, onde tanto o estado “unissexuado” quanto o “bissexuado” podem estar presentes. A presença de unissexualidade nas inflorescências de espécies de Castilleae pode ser uma plesiomorfia, ou uma reversão do estado bissexuado para unissexuado.

As inflorescências bissexuadas surgiram duas vezes na família, uma vez no ancestral da tribo Ficeae e uma no ancestral do clado irmão de *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent. da tribo Dorstenieae, com reversões para inflorescências unissexuadas em algumas espécies de *Brosimum*, segundo o cladograma gerado a partir de informações do segmento *trnL-F*. Já de acordo com os resultados da otimização no cladograma de Zerega *et al.* (2005), o estado ancestral para os clados que apresentam inflorescências bissexuadas é ambíguo, sendo duas as possibilidades: inflorescências bissexuadas surgiram apenas uma vez, no ancestral do clado formado pelas tribos Dorstenieae+Castilleae+Ficeae, com reversão para inflorescências unissexuadas na tribo Castilleae, em algumas espécies de *Ficus* e em *Trophis scandens* (Lour.) Hook. & Arn., *Broussonetia papyrifera*, *Brosimum alicastrum* Sw. e *B. lactescens* (S. Moore) C.C. Berg, ou de forma independente, por duas vezes, no ancestral das tribos Ficeae e Dorstenieae, com as mesmas reversões apresentadas acima.

A presença da bissexualidade, seja pela presença de inflorescências bissexuadas ou pela presença de inflorescências estaminadas e pistiladas em um mesmo indivíduo surgiu, independentemente, duas vezes, sendo uma no clado formado pelos gêneros paleotropicals da tribo Artocarpeae, em que inflorescências pistiladas e estaminadas ocorrem em regiões diferentes de uma mesma planta, caracterizando-as como monóicas, e outra no clado formado pelas tribos Dorstenieae *s.l.*+Castilleae+Ficeae, onde inflorescências bissexuadas estão presentes em espécies monóicas de Dorstenieae *s.l.* e Ficeae e, sinflorescências bissexuadas estão presentes em espécies androdioicas de Castilleae.

Estes resultados mostram que a bissexualidade, como estado derivado, está presente em todos os clados de Moraceae, seja através da presença de inflorescências bissexuadas ou não, com exceção de Moreae *s.s.*, e das espécies do clado formado por espécies de *Maclura*, onde somente a unissexualidade está presente. Essa reconstrução da evolução da sexualidade na família contradiz a afirmação de Berg (2001) de que uma das principais tendências evolutivas em Urticales, *sensu* Cronquist (1981), seria a transição do estado bissexuado para unissexuado.

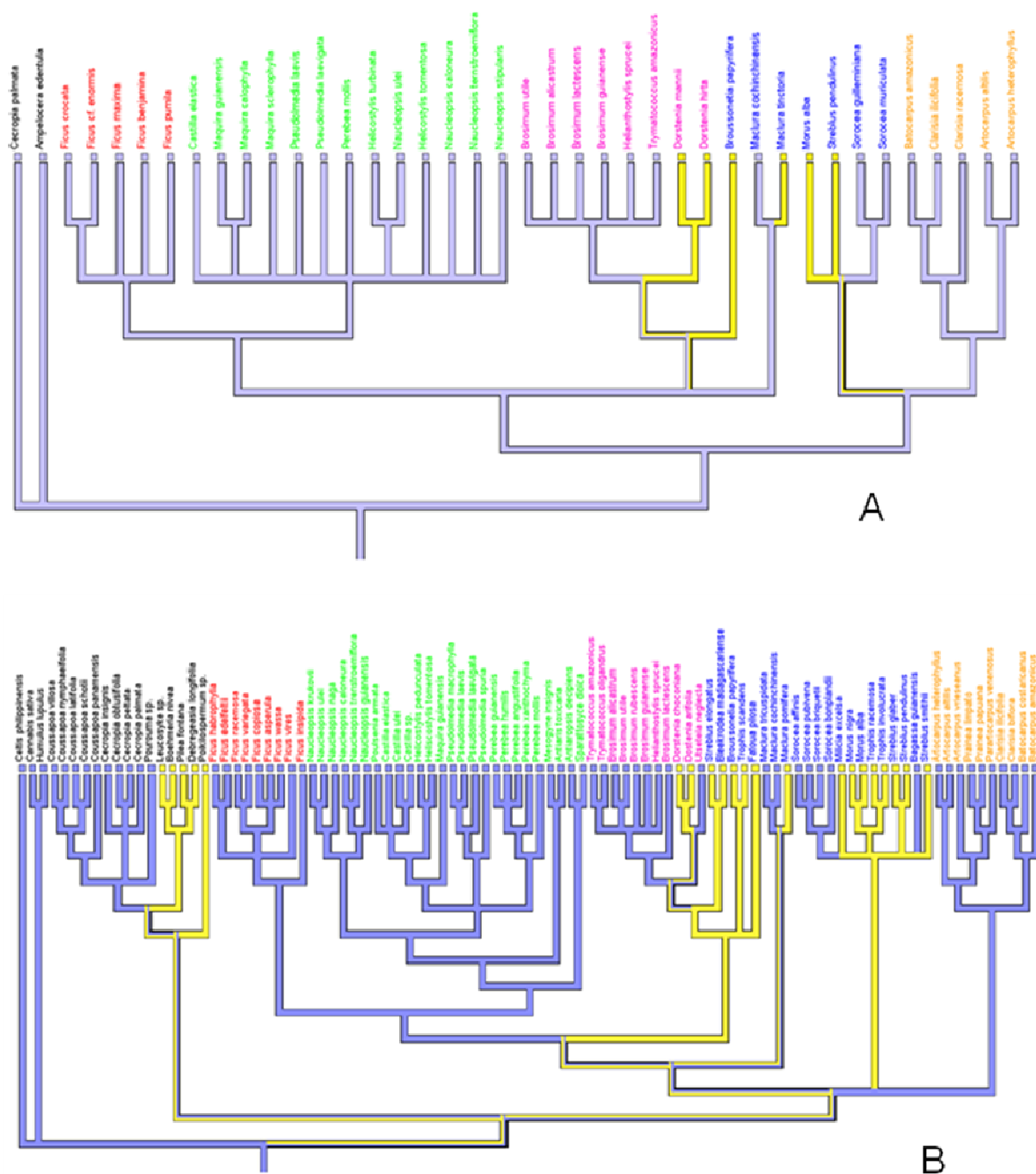


Fig. 8. Evolução da forma do filete no botão floral. — Filetes retos. — Filetes flexionados. Ramos com duas cores indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. A) cladograma gerado a partir da análise de sequências do segmento *trnL-F*. B) Cladograma modificado de Zezga *et al.* (2005). As cores dos nomes dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Darstinger & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Doxsternieae**, **Tribo Moeae**, **Tribo Artocapeae**. Grupo externo em negro.

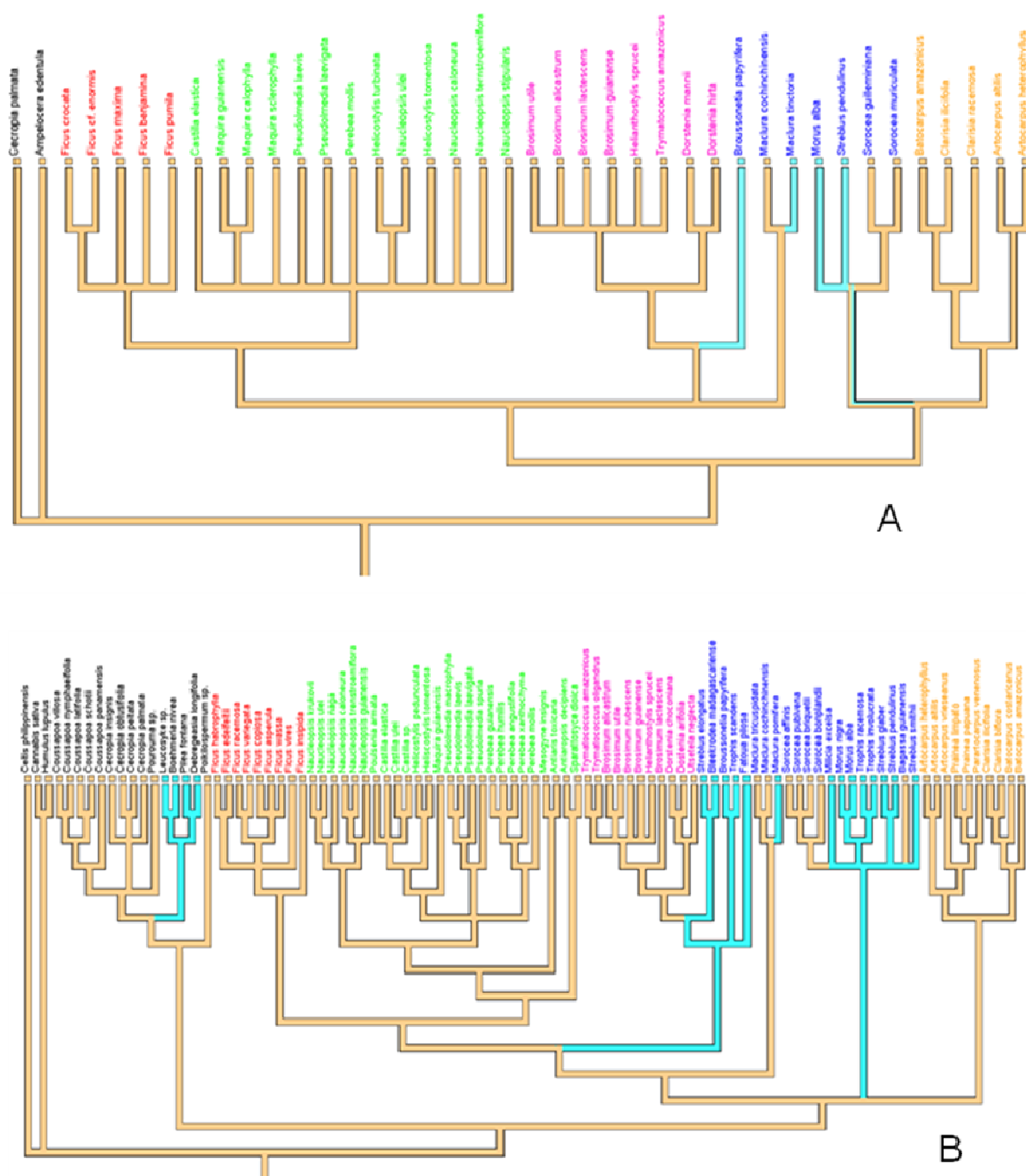


Fig. 9. Evolução do modo de deiscência das anteras. — Abertura normal. — Abertura explosiva. Ramos com duas cores indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. A) cladograma gerado a partir da análise de seqüências do segmento *tmL-F*. B) Cladograma modificado de Zerega *et al.* (2005). As cores dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datwyler & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Moreae**, **Tribo Artocarpeae**. Grupo externo em negro.

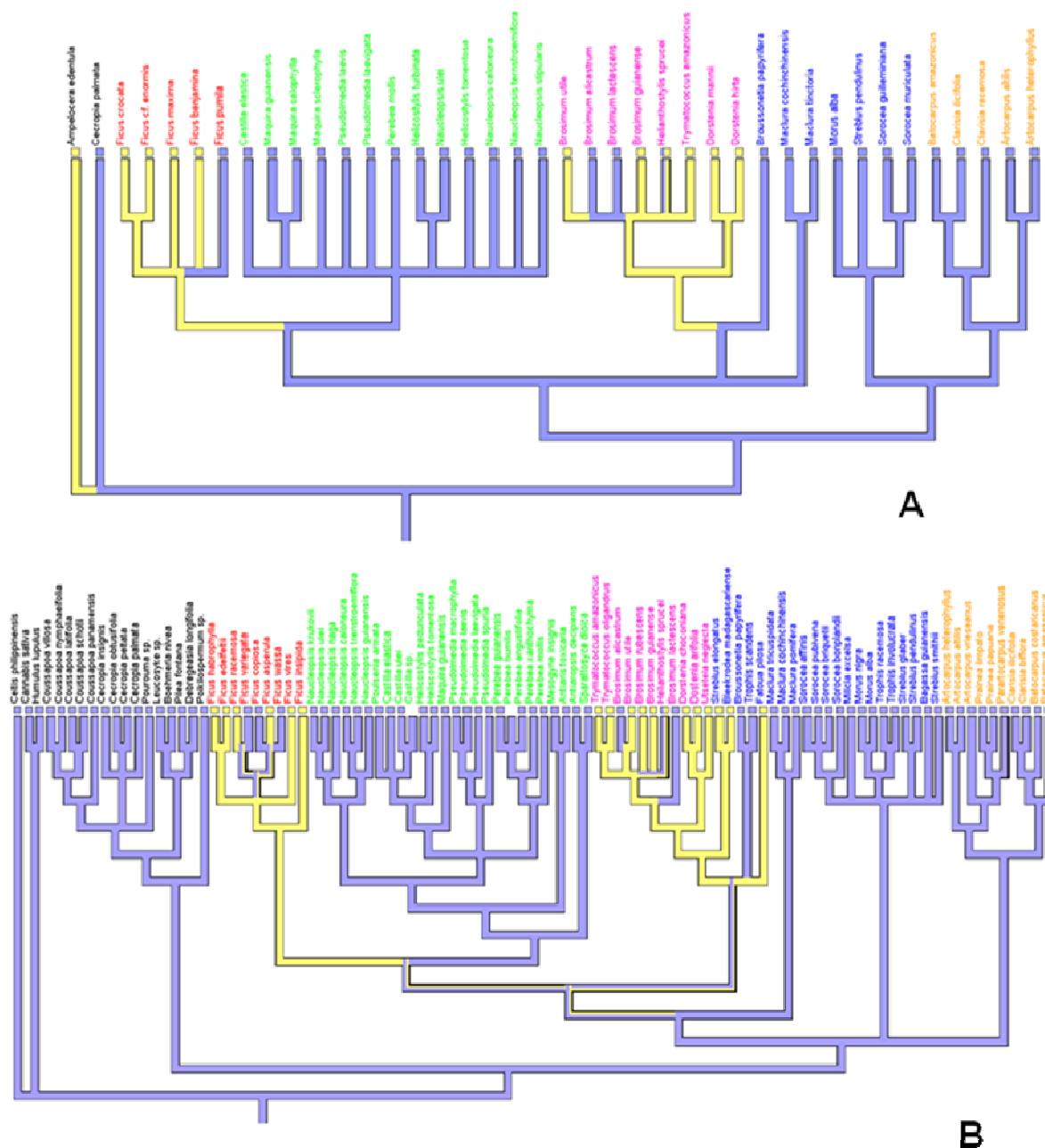


Fig. 10. Evolução da sexualidade da inflorescência — Inflorescências unissexuadas. — Inflorescências bissexuadas. Ramos com duas cores indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. **A)** cladograma gerado a partir da análise de sequências do segmento *trnL-F*. **B)** Cladograma modificado de Zerega *et al.* (2005). As cores dos nomes dos taxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datwyler & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Moraceae**, **Tribo Artocarpeae**. Grupo externo em negro.

4.4.4. Sistemas reprodutivos (caráter 61 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

Os resultados das análises filogenéticas indicam a dioícia como o estado ancestral para Moraceae (Fig. 11). Esse resultado corrobora o encontrado por Datwyler & Weiblen (2004) com utilização de informações moleculares do segmento *ndhF*. Indicam também que a monoícia surgiu na família, de forma independente, por três vezes, segundo informações geradas a partir do segmento *trnL-F* ou, de duas a três vezes, segundo otimização no cladograma de Zerega *et al.* (2005). Este sistema reprodutivo surgiu, independentemente, nos clados correspondentes aos gêneros paleotropicals da tribo Artocarpeae, na tribo Dorstenieae *s.l.* e na tribo Ficeae ou, somente duas vezes, sendo uma na tribo Artocarpeae e outra no ancestral do clado formado pelas tribos Dorstenieae, Castilleae e Ficeae.

Já a Monoícia, de acordo com os resultados do presente trabalho, ocorre em três linhagens de Moraceae, duas com inflorescências bissexuadas, compreendida pelo clado formado por espécies da tribo Ficeae e outra pelo clado formado pelos gêneros da tribo Dorstenieae *s.l.*, e uma por gêneros da tribo Artocarpeae, cujas espécies apresentam inflorescências unissexuadas. Datwyler & Weiblen (2004) incluem nesta última categoria, erroneamente, 14 espécies da tribo Castilleae, embora não ocorram casos de monoícia neste grupo. Esses autores consideram que a monoícia pode ter surgido até quatro vezes na família, considerando a linhagem da tribo Castilleae como um desses eventos. Nesta tribo, a única espécie com sistema reprodutivo duvidoso é *Perebe humilis*, descrita como monóica por Berg (1972), com base na análise de três indivíduos.

Reversões para o estado ancestral nas linhagens monóicas ocorreram na tribo Ficeae, pelo menos, duas vezes, o que confirma os dados de Weiblen (2000) e, pelo menos, por duas vezes na tribo Dorstenieae.

Renner & Ricklefs (1995), relacionando dioícia com a presença de monoícia, forma de crescimento, posição sistemática, forma de polinização e dispersão e distribuição geográfica em espécies de 13.479 gêneros, verificaram que a presença de monoícia em um grupo é o componente mais importante para a presença da dioícia, e que esta só se estabelece em um grupo depois dele ter passado pela condição monóica. A evolução da dioícia a partir da monoícia em Moraceae, ocorre nas reversões presentes nos clados correspondentes as tribos Ficeae e Dorstenieae.

A androdioícia surgiu independentemente por, pelo menos, duas vezes na família Moraceae: uma no gênero *Helianthostylis* da tribo Dorstenieae, e pelo menos uma vez na tribo Castilleae, fato

também observado por Datwyler & Weiblen (2004). A reconstrução do estado ancestral utilizando o cladograma obtido a partir de informações do segmento *trnL-F* indica a presença de androdioicia no ancestral da tribo Castilleae (Fig. 11). Ao contrário, a otimização no cladograma obtido no cladograma de Zerega *et al.* (2005) propõe três possibilidades como estado ancestral para a tribo: a monoicia, a dioicia ou a androdioicia.

Charlesworth & Charlesworth (1978) propuseram um modelo para a origem da dioicia, onde o estado ancestral seria monóico ou hermafrodita, e passaria, necessariamente, por uma estapa transitória, onde poderiam ser encontradas populações contendo indivíduos hermafroditas e masculinos ou hermafroditas e femininos, ou seja, androdioicos ou ginodioicos, respectivamente. Apesar de teoricamente possível, nenhum caso de androdioicia funcional tinha sido confirmado na época (Charlesworth, 1984). Em uma revisão dos casos de androdioicia documentados, Pannell (2002) observou que, na maioria dos casos, esse raro sistema reprodutivo se originou de ancestrais dióicos e, em poucos casos, de ancestrais hermafroditas, como supunha Charlesworth & Charlesworth (1978) e Charlesworth (1984). Com o advento das técnicas cladísticas, têm se acumulado evidências, observadas em alguns grupos de plantas, de que a androdioicia se originou a partir da dioicia (Weller & Sakai, 1999; Krähenbühl *et al.*, 2002; Zhang *et al.*, 2006), embora casos de uma origem a partir da monoicia também tenham sido documentados (Schneider *et al.*, 2006). Este é exatamente um dos fatos observados no presente trabalho, cujos resultados sugerem que a androdioicia, presente nas espécies de *Helianthostylis*, tiveram como estado ancestral a monoicia, fato também observado nos resultados de Zerega *et al.* (2005). Já o sistema reprodutivo que deu origem a androdioicia na tribo Castilleae permanece não conclusivo, necessitando de árvores filogenéticas melhor resolvidas para maiores esclarecimentos.

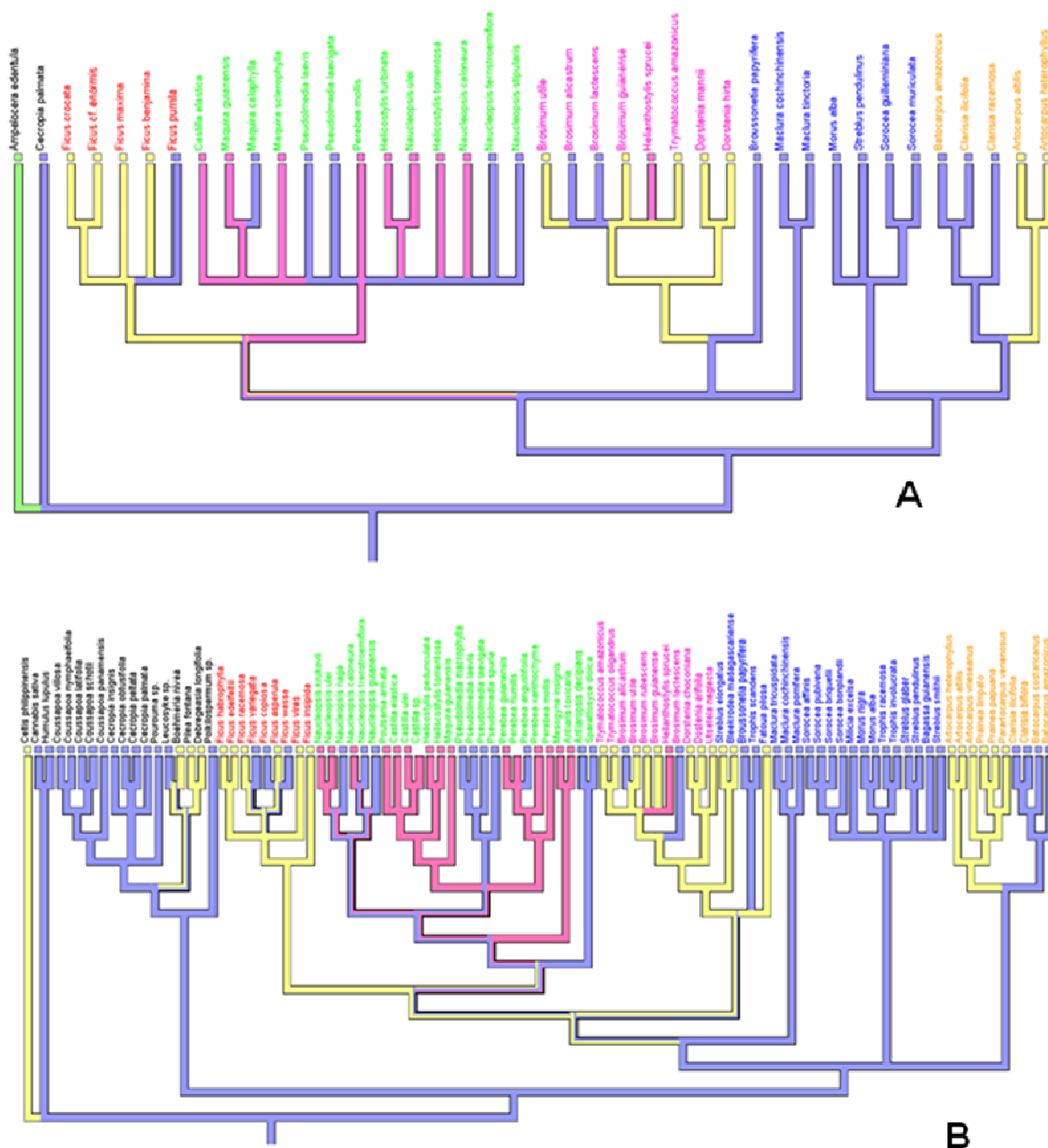


Fig. 11. Evolução de sistemas reprodutivos. — Monoiccia — Andromonoiccia. — Dioiccia — Androdioiccia. Ramos com duas cores indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. **A)** cladograma gerado a partir da análise de seqüências do segmento *trnL-F*. **B)** Cladograma modificado de Zerega *et al.* (2005). As cores dos nomes dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datwyler & Weiblen (2004): **Thibo** **Ficeae**, **Thibo** **Castilleae**, **Thibo** **Dorstenieae**, **Thibo** **Moreae**, **Thibo** **Artocarpeae**. Grupo externo em negro.

4.4.5. Forma das inflorescências

4.4.5.1. Forma das inflorescências bissexuadas (caráter 19 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

Berg (1977a, 2001) menciona a presença de duas formas básicas de inflorescências para Moraceae, as bissexuadas, geralmente, circulares em contorno, ocorrendo nas tribos Ficeae, Dorstenieae e Moreae *s.l.*, e as unissexuadas, geralmente, alongadas, racemosas ou espiciformes, ocorrendo em Moreae *s.l.*, e apresentando posterior condensação em sua forma, tornando-se semelhantes a espádices, globoso-capitados ou discóide-capitados, como as presentes em Artocarpeae e Castilleae.

As inflorescências bissexuadas presentes nas espécies da tribo Ficeae apresentam forma urceolada, o sicônio, típico do gênero *Ficus*, e que surgiu uma única vez na família e nas Angiospermas. Na tribo Dorstenieae, as inflorescências bissexuadas apresentam uma maior diversidade de formas, variando de discóides, turbinadas ou hemisféricas a globosas. Estas diversas formas de inflorescência ocorrem dispersas pelo clado representado pela tribo Dorstenieae e, até mesmo, dentro de uma única espécie, como em *Brosimum utile*. Na análise de Zerega *et al.* (2005), que incluiu espécies asiáticas e africanas desse clado, é possível observar nos ramos basais a forma dicasial ainda presente, como em *Fatoua* e *Bleekrodea*, e uma compactação nos ramos terminais. Bernbeck (1932), ao realizar estudos ontogenéticos em Urticaceae e Moraceae, descreveu a origem dicasial das inflorescências de *Dorstenia* e *Ficus*. Os resultados do presente trabalho indicam que as inflorescências bissexuadas com o contorno circular surgiram duas vezes na família, uma na tribo Ficeae e outra na tribo Dorstenieae *s.l.* (Fig. 12).

4.4.5.2. Forma das inflorescências unissexuadas

4.4.5.2.1. Forma das inflorescências estaminadas (caráter 28 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

De acordo com os resultados do presente trabalho, inflorescências estaminadas racemosas ou espiciformes é a condição plesiomórfica para a família Moraceae (FIG. 13). Elas podem ser encontradas exclusivamente nos gêneros de Artocarpeae e Moreae *s.s.* e em algumas espécies do clado formado pelo gênero *Maclura* e no gênero *Broussonetia* da tribo Dorstenieae *s.l.* As inflorescências estaminadas globosas, elípticas a clavadas surgiram três vezes, de forma independente, na família; uma vez no clado paleotropical de Artocarpeae, outra no clado representado por espécies de *Maclura*, onde inflorescências estaminadas globosas podem ser encontradas em três das cinco seções reconhecidas para o gênero (Berg, 1986), e uma vez no gênero *Brosimum* da tribo Dorstenieae *s.l.* As inflorescências estaminadas capitadas surgiram apenas uma vez na família, e estão presentes em todas as espécies da tribo Castilleae.

4.4.5.2.2. Forma das inflorescências pistiladas (caráter 41 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

A partir dos resultados obtidos no presente trabalho, não foi possível a reconstrução do estado ancestral para a forma da inflorescência pistilada, onde os estados globoso, elíptico a clavado ou, racemoso ou espiciforme, poderiam estar presentes, portanto a condição plesiomórfica é ambígua.

Ao contrário das inflorescências estaminadas capitadas, que surgiram uma única vez, as inflorescências pistiladas capitadas tiveram duas origens independentes: uma em *Clarisia ilicifolia* da tribo Artocarpeae e uma no clado formado pelas espécies de Castilleae.

A tribo Moreae *sensu stricto*, representa o único clado onde todas as espécies possuem inflorescências pistiladas racemosas ou espiciformes, com a exceção de *Bagassa*. A relação filogenética de *Bagassa* com as outras espécies da mesma tribo permanece incerta nas análises onde esse gênero foi incluído (Datwyler & Weiblen, 2004; Zerega *et al.*, 2005), não permitindo a reconstrução da evolução da inflorescência pistilada globosa desse gênero na tribo Moreae *s.s.*

A forma das inflorescências pistiladas separa, claramente, os gêneros e espécies anteriormente colocadas na tribo Moreae *s.l.* em dois grupos: um com inflorescências pistiladas racemosas ou espiciformes (tribo Moreae mais restrita), e outro com inflorescências pistiladas globosas, encontradas no clado formado pelas espécies de *Maclura* e na tribo Dorstenieae *s.l.*, representadas por *Broussonetia* e algumas espécies dos gêneros *Trophis* e *Streblus*. (Trécul, 1847; Engler, 1889; Corner, 1962; Rohwer, 1993; Berg, 1973; Datwyler & Weiblen, 2004; Zerega *et al.* 2005).

Na tribo Artocarpeae, todas as espécies possuem inflorescências pistiladas globosas, elípticas ou clavadas, com exceção de *Clarisia racemosa*, que possui inflorescências unifloras secundariamente organizadas na forma racemosa. De acordo com resultados do presente trabalho, as inflorescências pistiladas urceoladas surgiram apenas uma vez, na tribo Ficeae, cujas espécies se caracterizam pela presença de sicônios. Já as inflorescências unissexuadas capitadas surgiram duas vezes na família: uma na tribo Artocarpeae, no ramo representado por *Clarisia ilicifolia* e uma no clado formado pela tribo Castilleae. Em *C. ilicifolia*, somente a inflorescência pistilada é capitada, enquanto que na tribo Castilleae, tanto a inflorescência estaminada quanto a pistilada apresentam essa forma.

4.4.6. Brácteas externas no receptáculo das inflorescências pistiladas (caráter 43 na matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos)

A presença de um involúcro, ou conjunto de brácteas involucrais envolvendo o receptáculo da inflorescência, surgiu pelo menos duas vezes em Moraceae (Fig. 14), segundo a otimização no cladograma gerado a partir do segmento *trnL-F*, ou três vezes, segundo a otimização no cladograma de Zerega *et al.* (2005). O involúcro está presente no clado representado pelas tribos Castilleae e Ficeae, e no clado representado pela tribo Artocarpeae, formado por *C. ilicifolia* e *C. racemosa*, com uma reversão em *Batocarpus amazonicus*. Para esse clado de Artocarpeae, o estado ancestral é incerto. Embora não incluído na análise do segmento *trnL-F*, os gêneros paleotropicals *Parartocarpus* e *Hullettia*, da tribo Artocarpeae, também apresentam inflorescências involucradas. Na otimização a partir do cladograma de Zerega *et al.* (2005), a presença de involúcro em *Paratocarpus venenosus* (Zoll. & Mor.) Becc. Seria correpondente a uma terceira origem independente para essa estrutura. Datwyler & Weiblen (2004), ao mapear no cladograma a presença de involúcro para as espécies estudadas, consideraram esse atributo como presente apenas nas tribos Castilleae e Ficeae, e propuseram a hipótese de que o involúcro, em Moraceae, teve origem no ancestral do clado formando por Castilleae e Ficeae. Esses autores não comentam o motivo pelo fato do involúcro presente em algumas espécies da tribo Artocarpeae não ter sido considerado na otimização desse caráter.



Fig. 12. Evolução da forma da inflorescência bissexuada. — Dicastral. — Globosa — Discóide, turbinada ou hemisférica — Sicônio. O caráter se aplica somente para os táxons precedidos pelo símbolo □. Ramos com mais de uma cor indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. Cladograma gerado a partir da análise de seqüências do segmento *trnL-F*. As cores dos nomes dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Dawyler & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Moreae**, **Tribo Artocarpeae**. Grupo externo em negro.

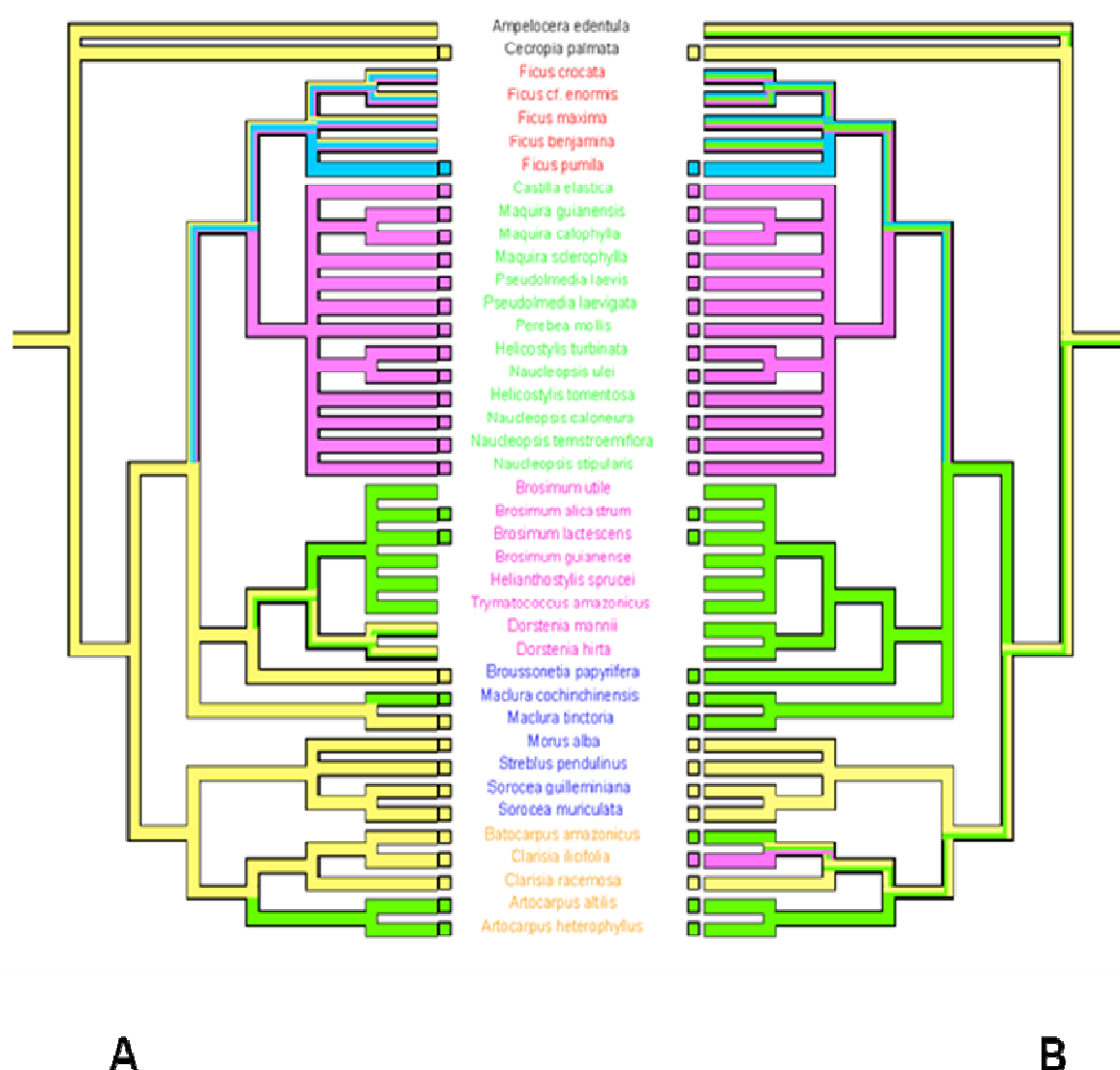


Fig. 13. Evolução da forma da inflorescência unissexuada. **A)** Evolução da forma da inflorescência estaminada. **B)** Evolução da forma da inflorescência pistilada. — Espiciforme ou racemosa. — Globosa, elíptica a clavada. — Capitada a turbinada. — Sicônio. O caráter se aplica somente para os táxons precedidos pelo símbolo □. Ramos com mais de uma cor indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. Cladograma gerado a partir da análise de seqüências do segmento *trnL-F*. As cores dos nomes dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datwyler & Weiblen (2004): **Tribo Ficeae**, **Tribo Castilleae**, **Tribo Dorstenieae**, **Tribo Moreae**, **Tribo Artocarpeae**. Grupo externo em negro.

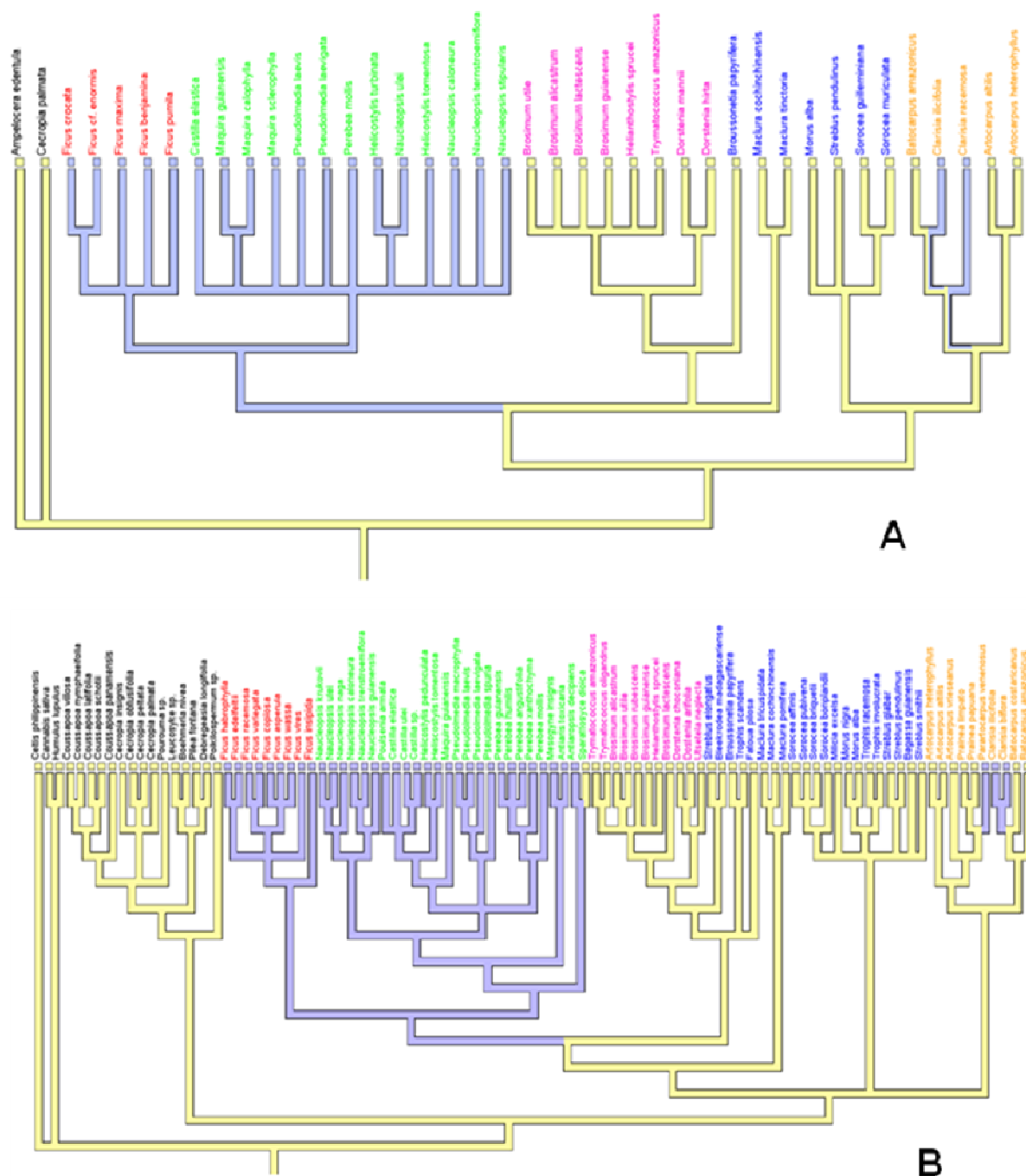


Fig. 14. Evolução das brácteas involucreais na inflorescência pistilada. — Ausentes. — Presentes. Ramos com duas cores indicam que o estado ancestral naquele ramo é ambíguo. A) cladograma gerado a partir da análise de seqüências do segmento trnL-F. B) Cladograma modificado de Zeng *et al.* (2005). As cores dos táxons indicam os agrupamentos propostos para Moraceae por Datwyler & Weiblen (2004): **Tubo Ficeae**, **Tubo Castilleae**, **Tubo Doxstemeae**, **Tubo Morae**, **Tubo Autocarpeae**. Grupo externo em negro.

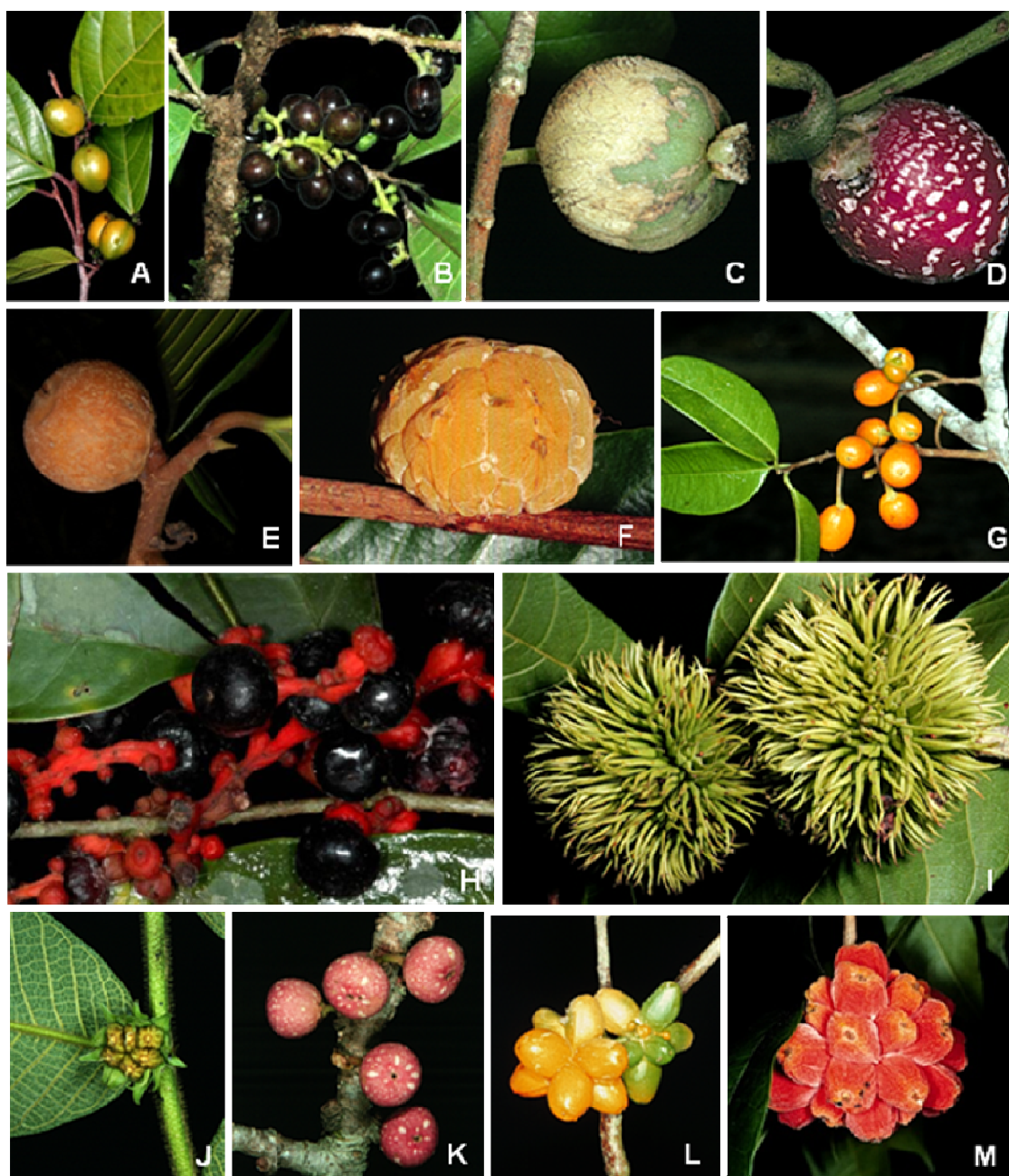


Fig. 15. Frutos simples (A-H) e múltiplos (I-M). A. Ulmaceae. C-M. Moraceae. A. *Ampelocera edentula*. B. *Sorocea guilleminiana*. C. *Trymatococcus amazonicus*. D. *Pseudolmedia laevigata*. E. *Maquira sclerophylla*. F. *Helicostylis tomentosa*. G. *Clansia racemosa*. H. *Sorocea muriculata*. I. *Naucleopsis caloneura*. J. *Perebea mollis*. K. *Ficus guianensis*. L. *Clansia ilicifolia*. M. *Maquira guianensis*.

5. DISCUSSÃO

5.1. ANÁLISE MOLECULAR

A topologia da árvore de consenso obtida a partir das informações do segmento *trnL-F* é muito semelhante àquelas encontradas por Datwyler & Weiblen (2004) e Zerega *et al.* (2005) (Fig. 4), resultantes de análises individuais ou combinadas dos segmentos *ndhF* do cloroplasto e 26S do núcleo. Zerega *et al.* (2005) não encontrou nenhum grande conflito no grupo interno entre o cladograma obtido de dados do segmento *ndhF* (Datwyler & Weiblen, 2004) e aquele obtido de dados do segmento 26S, concluindo que a análise dos dois segmentos indicam uma mesma história filogenética.

As hipóteses filogenéticas, em comum, obtidas a partir das análises com o segmento *trnL-F* do presente estudo e a análise combinada com os segmentos *ndhF* e 26S (Zerega *et al.*, 2005) são: a confirmação da monofilia da família (68% para o segmento *trnL-F* e 100% para a análise combinada de *ndhF* e 26S); o forte suporte para as cinco tribos da família, com Artocarpeae apresentando um valor de *bootstrap* de 95% (*trnL-F*) e 100% (*ndhF*+26S), Ficeae apresentando um valor de 100% para ambas as análises e Castilleae um valor de 98% e 100%, respectivamente.

Zerega *et al.* (2005) (Fig. 4) reconhecem o polifiletismo da tribo Moreae *s.l.*, e delimitaram a tribo Dorstenieae *s.s.* como um grupo parafilético. O clado representado por Dorstenieae *s.s.*, obtido a partir dos resultados desses autores, apresenta suporte de 68% de *bootstrap* e compreende os gêneros *Utsetela*, *Dorstenia*, *Brosimum*, *Helianthostylis* e *Trymatococcus*. Ao excluírem os táxons *Fatoua*, *Broussonetia*, *Bleekerodea*, *Trophis scandens* e *Streblus elongatus*, a tribo Dorstenieae, assim delimitada, torna-se parafilética. Reconhecendo somente grupos monofiléticos, teríamos a tribo Moreae *s.s.*, excluindo *Fatoua*, *Broussonetia*, *Bleekerodea*, *Maclura*, *Trophis scandens* e *Streblus elongatus* sustentado com 89% de *bootstrap*, e a tribo Dorstenieae *s.l.* com a inclusão dos táxons acima, com um valor de 90% de *bootstrap* (Fig. 4). Para o cladograma gerado no presente trabalho, a tribo Moreae *s.s.* recebe um suporte de 99% e Dorstenieae *s.l.* de 97% de *bootstrap*.

As árvores de consenso estrito das duas análises também indicam que a tribo Artocarpeae deve ser subdividida em dois clados (bem suportados por valores de *bootstrap*): um correspondendo aos gêneros neotropicais *Clarisia* e *Batocarpus*, com valores de *bootstrap* de 98% (*trnL-F*) e 100% (*ndhF*+26S), e outro aos gêneros paleotropicias *Artocarpus*, *Parartocarpus* e *Prainea*, com valores de 89% e 100%, respectivamente. Essa mesma separação entre táxons neotropicais e paleotropicais está

evidente nos resultados da análise combinada (*ndbF*+26S) para o gênero *Maclura*, mas não nos resultados da análise com *trnL-F*, devido a baixa amostragem de espécies do gênero.

Os resultados da análise combinada de Zerega *et al.* (2005) são mais informativos para os ramos terminais do cladograma do que os resultados da análise resultante do presente trabalho, com a utilização, apenas, do segmento *trnL-F*, além de incluir mais representantes da família no estudo. Os dados combinados de *ndbF*+26S indicam que, dos 32 gêneros incluídos na análise, somente *Artocarpus*, *Batocarpus*, *Brosimum*, *Castilla*, *Streblus* e *Trophis* não são monofiléticos. Já o cladograma baseado em dados do segmento *trnL-F*, principalmente, de gêneros neotropicais, indica que dos 19 gêneros de Moraceae analisados, somente *Batocarpus* e *Brosimum* apresentam evidências de serem não monofiléticos. *Ficus*, *Dorstenia*, *Maclura* e *Sorocea* são monofiléticos segundo os resultados da análise do segmento *trnL-F*.

5.2. SEXUALIDADE DA INFLORESCÊNCIA

Da mesma forma que em seu grupo irmão Urticaceae, tanto inflorescências unissexuadas como bissexuadas são encontradas em Moraceae. As inflorescências unissexuadas são predominantes nas tribos Moreae s.s., Castilleae e em Artocarpeae. Apesar do predomínio de inflorescências unissexuadas nessas três tribos, essa forma de inflorescência também está presente em todas as demais tribos da família.

Com uma distribuição mais restrita nas tribos de Moraceae, as inflorescências bissexuadas são observadas, principalmente, nos dois gêneros com maior número de espécies da família, *Ficus* e *Dorstenia* das tribos Ficeae e Dorstenieae, respectivamente. Embora o número de inflorescências unissexuadas e bissexuadas estejam distribuídas de forma quase igual em número de espécies do gênero *Ficus*, inflorescências bissexuadas estão presentes somente em espécies do subgênero *Ficus* (Berg, 1989). Já em *Dorstenia*, dentre as 105 espécies descritas (Berg, 2001), somente *D. cayapia* Vellozo apresenta inflorescências unissexuadas. Nas demais espécies desse gênero, as flores estaminadas ocorrem misturadas com as pistiladas, ou concentradas na periferia do receptáculo (Berg & Hitjman, 1999).

Entre os representantes neotropicais de Moraceae, *Brosimum* Sw. pode apresentar tanto inflorescências bissexuadas quanto unissexuadas. Já em *Trymatococcus* Poepp. & Endl., as inflorescências são sempre bissexuadas. No gênero africano *Utsetela* Pellegr., inflorescências bissexuadas são formadas, geralmente, por uma única flor pistilada imersa no centro do receptáculo, rodeada por flores estaminadas (Berg, 1978). *Fatoua pilosa* Gaudich., *Streblus elongatus* (Miq.) Corner e

Bleekrodea madagascariense Blume que, de acordo com os resultados de Zerega *et al.* (2005), têm maior afinidade com os demais gêneros da tribo Dorstenieae, apresentam inflorescências bissexuadas. Na inflorescência dicasial globosa, a flor pistilada ocupa uma posição basal, e as estaminadas encontram-se em suas ramificações.

Na tribo Castilleae, todos os resultados de trabalhos desenvolvidos com esse grupo (Trécul, 1847; Engler, 1889; Cook, 1903; Corner, 1962; Sakai, 2001; Rohwer, 1993; Romaniuc Neto, 1998; Datwyler & Webber, 2004) indicaram a presença de inflorescências unissexuadas. Entretanto, com base em observações morfológicas e funcionais das inflorescências de espécies da tribo, realizadas no presente trabalho, uma interpretação alternativa para a sexualidade das inflorescências é proposta.

A inflorescência na tribo Castilleae é essencialmente um capítulo (Berg, 1972, 2001; Rohwer, 1993), definido por Weberling (1989) como “um tipo condensado de inflorescência indeterminada na qual todas as flores são sésseis, estão localizadas sobre o receptáculo e são envolvidas por brácteas involucrais”. Além das inflorescências indeterminadas, como definidas por Weberling (1989), também as determinadas são registradas como capítulos para Asteraceae (Cronquist, 1977), e para Moraceae, em *Perebea mollis* e *Helicostylis tomentosa*, da tribo Castilleae (J.E.L.S. Ribeiro, dados não publicados). Apesar de estar, em geral, associado à Asteraceae, inflorescências em forma de capítulos surgiram, muito provavelmente, de forma independente em cerca de 30 famílias de angiospermas, *sensu* Cronquist, de acordo com Harris (1999).

Considerando a mesma terminologia empregada para definição de capítulos em Asteraceae por Harris (1999), são encontrados na tribo Castilleae somente capítulos homógamos, ou seja, com todas as flores do mesmo sexo. Berg (1972) comenta que essas inflorescências nascem em grupos nas axilas das folhas e que esse arranjo difere daquele comumente encontrado, geralmente, em Moraceae e Urticaceae, onde duas inflorescências se desenvolvem na axila foliar, uma de cada lado do broto axilar. Nas inflorescências da tribo Castilleae, os agrupamentos de capítulos estão sobre ramos curtos (“*short shoots*”) que, segundo Berg (1972), são estruturas bastante inconspícuas devido a seu acentuado encurtamento.

Como ocorre em Asteraceae e outras famílias que formam capítulos, esse tipo de inflorescência passa a ser a unidade funcional quanto à polinização e, muitas vezes, adquire o aspecto de uma flor, recebendo o nome de pseudanto (Berg, 1972; Classen-Bockhoff, 1990). O mesmo ocorre nas espécies de Castilleae já investigadas quanto à biologia de polinização, onde as inflorescências ou capítulos são as unidades funcionais, servindo de local de abrigo, alimentação e reprodução para os insetos polinizadores (Sakai, 2001; Zerega *et al.*, 2005). Esta mesma função tem sido observada em *Naucleopsis caloneura* e *Helicostylis tomentosa* na Amazônia Central (J.E.L.S. Ribeiro,

dados não publicados). Em alguns casos, como em *N. caloneura*, onde as brácteas involucrais distais se tornam petalóides, a semelhança com uma flor é muita grande, caracterizando o que Classen-Bockhoff (1990) chamou de pseudanto hiperfloral com pseudocorolas extraflorais.

Em comparação com outras famílias que possuem capítulos bem documentados, a inflorescência em Castilleae pode ser considerada como uma estrutura formada por capítulos unissexuados, funcionando como pseudantos e, portanto, similar em função a uma única flor unissexuada. O conjunto desses capítulos agrupados em pequenos ramos na axila foliar pode ser considerado como uma inflorescência de capítulos, ou uma sinflorescência. Assim, o capítulo unissexuado de Castilleae é uma estrutura análoga a flor unissexuada das outras Moraceae, e a sinflorescência, com inflorescências pistiladas e estaminadas ou somente de um sexo, é análoga a inflorescência bissexuada ou unissexuada que ocorre na família (Figs. 19 D-E).

Algumas evidências corroboram essa idéia: a) tanto as inflorescências das espécies da tribo Dorstenieae, quanto às das espécies das tribos Ficeae e Castilleae, (que são grupos irmãos, de acordo com resultados do presente trabalho e também dos trabalhos de Datwyler & Weiblen (2004) e Zerega *et al.* (2005), passam a apresentar a bissexualidade, um caráter que surgiu somente nesse grupo na família;b) estudos funcionais indicam que inflorescências bissexuadas em Moraceae são sempre protogínicas, como documentado para *Dorstenia* (Berg & Hijman, 1999) e observado em *Brosimum rubescens* e *Trymatococcus amazonicus* (J.E.L.S. Ribeiro, dados não publicados) da tribo Dorstenieae. A protoginia para *Ficus* da tribo Ficeae é bem documentada, e nela a inflorescência apresenta um grande intervalo entre a fase feminina e a masculina. Na tribo Castilleae, protoginia também é observada em *Helicostylis tomentosus* e *Maquira sclerophylla*, que possuem sinflorescências bissexuadas, onde o capítulo pistilado da sinflorescência floresce, geralmente, primeiro ou, raramente, quase simultâneamente aos capítulos estaminados.

Inflorescências bissexuadas podem ocorrer nas espécies estudadas de três formas distintas, de acordo com a sexualidade das flores: (1) a inflorescência pode ser composta por flores perfeitas que ocupam a região superior da inflorescência, e por flores funcionalmente estaminadas, presentes na parte inferior da inflorescência como ocorre em *Ampelocera*; (2) a bissexualidade se deve à presença de flores estaminadas e pistiladas na mesma inflorescência, forma mais comum, encontrada em *Dorstenia* e nas espécies neotropicais do gênero *Ficus* e em *Trymatococcus amazonicus* e *Brosimum guianense* e, (3) as inflorescências estaminadas e pistiladas estão unidas formando uma sinflorescência bissexuada, situação encontrada em várias espécies da tribo Castilleae. Já as inflorescências unissexuadas são mais freqüentes na família, ocorrendo em todas as tribos de Moraceae e em todas as espécies de *Cecropia*

(Urticaceae). A presença de inflorescências unissexuadas e bissexuadas só é encontrada em *Helianthostylis sprucei*.

5.3. SISTEMAS REPRODUTIVOS EM MORACEAE

Aproximadamente 10% das espécies de angiospermas apresentam flores unissexuadas (Yampolsky & Yampolsky, 1922 *apud* Ainsworth, 2000), e estas podem ocorrer numa mesma planta ou em plantas diferentes. O restante desse grupo apresenta somente flores perfeitas, ou hermafroditas, em todos os indivíduos de uma mesma espécie.

Diferentemente do que é observado na maioria das Angiospermas, Moraceae possui a totalidade de suas espécies com flores unissexuadas. Entretanto, apesar das espécies da família apresentarem apenas flores pistiladas ou estaminadas, as diferentes combinações destas flores na mesma, ou em diferentes inflorescências, e estas no mesmo ou em diferentes indivíduos, permitem a caracterização de diferentes sistemas reprodutivos. A ocorrência, em Moraceae, de monoícia com a presença de inflorescências bissexuadas, como observado nas espécies de *Dorstenia*, em algumas espécies de *Brosimum* e em *Trymatococcus*; monoícia com a presença de inflorescências estaminadas e pistiladas no mesmo indivíduo, como ocorre em *Artocarpus*, ou ainda de dioícia, pode ser facilmente inferida de diversos trabalhos taxonômicos (Engler, 1889; Corner, 1962; Berg, 1977a, 2001; Datwyler & Weiblen, 2004). Esses diferentes tipos de sistemas reprodutivos estão amplamente distribuídos na família, e podem ser definidos através de uma cuidadosa análise de material herborizado, associadas com observações dos indivíduos em campo.

A ginodioícia está presente nas espécies de *Ficus* subg. *Ficus*, um grupo paleotropical, que apresentam inflorescências contendo flores pistiladas com estilete longo e inflorescências contendo flores pistiladas com o estilete curto e flores estaminadas. Nestas espécies ginodióicas, as flores pistiladas de estilete curto são os locais de desova e desenvolvimento larval dos polinizadores, sendo a inflorescência funcionalmente estaminada, segundo Weiblen (2000). De acordo com o mesmo autor, essas espécies apresentam, na realidade, dioícia funcional. Todas as demais espécies monóicas desse gênero apresentam flores estaminadas e pistiladas na mesma inflorescência.

Outra forma de sistema reprodutivo, a androdioícia, passou despercebida em Moraceae, mesmo em trabalhos que tiveram como objetivo a caracterização dos sistemas reprodutivos de espécies tropicais. É o caso de Bawa *et al.* (1985), que estudaram sistemas sexuais e mecanismos de incompatibilidade de espécies arbóreas em florestas tropicais da Costa Rica, e que citam *Castilla*

elastica e *Maquira guianensis* ssp. *costaricana* (Standley) C.C. Berg (como *M. costaricana*) como táxons dióicos. A primeira espécie de Moraceae a ter androdioicia reconhecida foi *Helianthostylis sprucei*, que apresenta indivíduos com inflorescências bissexuadas e estaminadas numa mesma população. Engler (1889) trata esse gênero como dióico, e sua condição androdioica só é registrada na literatura a partir dos trabalhos de Berg (1972) com as espécies neotropicais.

Uma documentação mais precisa da androdioicia na família foi realizada por Sakai (2001), com o estudo de *Castilla elastica*, embora a existência na população de plantas com inflorescências pistiladas circundadas por inflorescências estaminadas e plantas com apenas inflorescências estaminadas já tivesse sido previamente registrada por Cook (1903) e Pittier (1910), embora essa espécie não tenha sido descrita por esses autores como androdioica. Estes autores denominaram a inflorescência estaminada, ocorrendo em indivíduos masculinos, como inflorescência estaminada primária, e as estaminadas ocorrendo nos indivíduos bissexuados como inflorescência estaminada complementar. Pittier (1910), após examinar inflorescências frescas, observou que os estames de ambos os tipos de inflorescências estaminadas eram férteis. Berg (1972) adotou a mesma terminologia sugerida por Cook (1903) e Pittier (1910) para denominar as inflorescências estaminadas, embora ainda não tivesse citado a presença de androdioicia para espécies de Moraceae. O autor descreveu as espécies como sendo monóicas ou dióicas, considerando monóicos os indivíduos que apresentam inflorescências pistiladas cercadas por inflorescências estaminadas ou, de acordo com a interpretação do presente trabalho, sinflorescência bissexuada e, dióicos, os indivíduos que apresentam somente inflorescências estaminadas, ou sinflorescência unissexuada.

A androdioicia também pode estar presente em espécies de Castilleae, que apresentam sinflorescências estaminadas e pistiladas num mesmo indivíduo e apenas sinflorescências estaminadas em outros. Esta situação é citada por Berg (2001) para *Perebea guianensis*, cujas sinflorescências estaminadas ocorrem nos ramos superiores e, as pistiladas, nos inferiores. Em *Naucleopsis caloneura* e *Helicostylis scabra* (Macbride) C.C. Berg também foi observado essa forma de bissexualidade, embora nestes casos as sinflorescências estaminadas ocorram no ápice dos ramos enquanto as pistiladas ocupam sua região basal. Neste caso, as sinflorescências estaminadas só aparecem nos ramos quando as infrutescências se encontram em formação, havendo um grande espaço de tempo entre a antese dos dois tipos de sinflorescências.

De acordo com Berg (1972), as espécies da tribo Dorstenieae, *Brosimum rubescens*, *B. parinarioides*, *B. longifolium* e *B. utile*, que apresentam inflorescências bissexuadas são, às vezes, aparentemente unissexuadas devido à redução da flor pistilada. Entretanto, são necessários cuidadosos estudos de campo para a determinação da funcionalidade dessas inflorescências. Este

também é o caso de *Morus celtidifolia*, que segundo Berg (1972) apresenta inflorescências unissexuadas e bissexuadas na mesma espécie.

Apesar do sistema reprodutivo da maioria das espécies ter sido determinado com base em análises aprofundadas, alguns táxons permanecem com a caracterização de seu sistema reprodutivo incerto. É o caso de *Morus celtidifolia*, da tribo Moreae, de *Brosimum glaziovii* da tribo Dorstenieae, e de *Helicostylis heterotricha*, *Naucleopsis jamariensis*, *Perebea humilis* e *Poulsenia* sp. da tribo Castilleae. Nestes casos, a determinação do sistema reprodutivo permanece incerta devido à ausência de clareza na descrição morfológica e a impossibilidade, no presente, de acesso aos indivíduos dessas espécies em campo, devido a sua raridade ou localização em áreas de difícil acesso. Geralmente, a descrição morfológica dessas espécies é incompleta em consequência de poucas amostras depositadas em acervos de herbários e, no caso de *Poulsenia* sp., nova para a ciência, devido a falta de material fértil coletado.

Os dados da Tabela II indicam que monoícia é o sistema reprodutivo predominante nas espécies neotropicais de Moraceae, ocorrendo em 63,3% das espécies, principalmente, nas herbáceas e hemiepífitas. Essa predominância se deve à ocorrência de monoícia nas espécies neotropicais de *Ficus*, que conta com cerca de 120 espécies (100 hemiepífitas) e das espécies de *Dorstenia*, com cerca de 50 representantes herbáceos na região. Nas espécies arbóreas, monoícia está presente em *Ficus* subgênero *Pharmacosycea* e em espécies dos gêneros da tribo Dorstenieae, *Brosimum* e *Trymatococcus*. Quando comparada com as espécies africanas descritas por Berg (1977b, 1998a), a monoícia também é mais freqüente no continente africano, onde 79,4% das espécies são monóicas. Novamente, os gêneros que apresentam maior número de espécies com esse sistema reprodutivo na África são *Ficus* e *Dorstenia*. Tanto nas espécies neotropicais quanto nas africanas, a monoícia está fortemente associada ao hábito hemiepifítico ou herbáceo. Nos neotrópicos, monoícia está restrita às tribos Ficeae e Dorstenieae e, na África, também à tribo Moreae *s.l.* (*sensu* Datwyler & Weiblen, 2004), embora os gêneros monóicos africanos pertencentes a esta tribo, *Fatoua* e *Bleekrodea*, sejam mais relacionados aos gêneros da tribo Dorstenieae, segundo os resultados de Datwyler & Weiblen (2004).

O segundo sistema reprodutivo mais freqüente entre as espécies neotropicais de Moraceae é a dioícia, ocorrente em 27,3% das espécies. Da mesma forma, também no continente africano a dioícia é o segundo sistema reprodutivo mais freqüente entre os táxons dessa família, ocorrendo em 17,8% das espécies.

Tabela II. Síntese dos sistemas reprodutivos levantados para as espécies neotropicais de Moraceae e apresentados no Anexo IV. O item “Indeterminado” corresponde a espécies onde não há evidências seguras, até o presente, sobre o sistema reprodutivo. N^o spp corresponde ao número total de espécies neotropicais por forma de vida. * Inclui *Maclura brasiliensis* (Mart.) Endl., uma espécie lianescente.

Hábito	N ^o spp	Monoicia (%)	Dioicia (%)	Androdioicia (%)	Indeterminado (%)
Árvore*	132	30 (22,72)	77 (58,33)	19 (14,39)	6 (4,54)
Ervas	46	46 (100)	0	0	0
Hemiepífitas	100	100 (100)	0	0	0
TOTAL	278	176 (63,30)	77 (27,69)	19 (6,83)	6 (2,15)

Apesar de não ser o sistema reprodutivo mais freqüente em Moraceae, a dioicia está representada em todas as tribos da família, sendo o único sistema presente na tribo Moreae s.s. Ela ocorre, exclusivamente, nos táxons de hábito arbóreo na região neotropical, estando registrada para 77 espécies ou 58,3% das espécies de árvores. Por outro lado, de acordo com os resultados de Renner & Ricklefs (1995) para angiospermas, ela está mais relacionada ao hábito trepador.

Também exclusiva para espécies de hábito arbóreo, a androdioicia está presente em 19 espécies neotropicais de Moraceae, correspondendo a 6,8% do total de espécies presentes na região. Na África, apenas três gêneros apresentam esse sistema reprodutivo, representando 1,6% das espécies da área. Apesar de corresponder a uma pequena proporção das espécies americanas da família, esse número é superior a todos os casos já documentados de androdioicia em angiospermas.

De acordo com dados de Valiente-Banuet *et al.* (1997) para *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Cactaceae), de Ishida & Hiura (1998) para *Fraxinus lanuginosa* (Oleaceae), de Dommé *et al.* (1999) para *F. ornus*, de Sakai (2001) para *Castilla elastica* (Moraceae), de Pannel (2002) para *Datisca glomerata* (Datiscaceae), *Mercurialis ambigua* (Euphorbiaceae), *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae), *Spinifex littoreus* (Poaceae) e *Sagittaria lancifolia* (Alismatacae), de Vassiliadis *et al.* (2002) para *Phillyrea angustifolia* (Oleaceae), de Ornduff 1972 *apud* Vassiliadis *et al.* (2002) para *Oxalis suksdorfii* (Oxalidaceae) e de Luo *et al.* (2007) para *Bridelia tomentosa* (Phyllanthaceae), doze espécies de diferentes famílias de

Angiospermae são reconhecidas como androdioicas ou, pelo menos, apresentam androdioica morfológica. Destas, apenas sete foram confirmadas experimentalmente quanto à androdioica funcional (Vassialidis *et al.* 2002). Em Moraceae, pelo menos, 19 espécies neotropicais apresentam esse tipo de sistema reprodutivo. Considerando as espécies africanas de *Antiaris*, *Mesogyne* e *Bosqueiopsis* para a família, o número de espécies androdioicas é de 21, embora somente *Castilla elastica* tenha sido testada quanto à fertilidade dos grãos de pólen que ocorrem tanto nos indivíduos bissexuados quanto nos unissexuados (Pittier, 1910).

A androdioica em Moraceae pode se manifestar de duas formas distintas e em duas tribos, Castilleae e Dorstenieae. Na tribo Castilleae, onde as inflorescências são sempre unissexuadas, os indivíduos bissexuados podem apresentar inflorescências pistiladas acompanhadas de inflorescências estaminadas sobre um pequeno ramo axilar, formando sinflorescências bissexuadas, sendo esta a forma mais frequentemente encontrada (Figs. 18 D-E), ou os indivíduos bissexuados produzem somente sinflorescências pistiladas, na região basal dos ramos, no início da fase reprodutiva. Posteriormente, na região distal destes, surgem as sinflorescências estaminadas. Este caso só foi observado, até o presente, em *Helicostylis scabra* (Macbride) C.C. Berg e *Naucleopsis caloneura* (Fig. 16A). Já na tribo Dorstenieae, os indivíduos bissexuados apresentam inflorescências também bissexuadas, com uma flor pistilada rodeada por flores estaminadas no mesmo receptáculo. Estas inflorescências estão presentes somente nas duas espécies do gênero *Helianthostylis* e no gênero monotípico africano *Bosqueiopsis*.

Entre as espécies examinadas para o desenvolvimento do presente trabalho, dioica foi o sistema reprodutivo mais freqüente, ocorrendo em *Cecropia*, o grupo externo, em *Brosimum aliscatrum*, *B. lactescens*; *Naucleopsis ternstroemiiflora*, *N. stipularis*, *Maquira calophylla*, e nas espécies de *Broussonetia*, *Morus*, *Streblus*, *Maclura*, *Sorocea*, *Clarisia*, *Batocarpus* e *Pseudolmedia*. *Ficus pumilla* apresenta ginodioica morfológica, mas esta espécie, de acordo com Weiblen (2000), é funcionalmente dióica. Outro sistema reprodutivo apresentado por espécies do grupo estudado é a monoica, presente em *Ficus crocata*, *F. benjamina*, *Brosimum guianense*, *Trymatococcus amazonicus* e nas espécies de *Dorstenia* e de *Artocarpus*. A androdioica, um terceiro sistema reprodutivo apresentado, está presente, principalmente, nos gêneros *Castilla*, *Perebea* e *Helicostylis* e nas espécies *Maquira guianensis*, *M. sclerophylla*, *Naucleopsis caloneura*, *N. uli* e em *Helianthostylis sprucei*. Uma única espécie, *Ampelocera edentula*, apresenta sistema reprodutivo incomum no grupo analisado, a andromonoica.

Dentre as espécies neotropicais de Moraceae, não foi possível uma caracterização do sistema reprodutivo, apenas, para cerca de 2%. Para estas, são necessários estudos de campo para uma correta definição de seus sistemas.

5.4. MODIFICAÇÕES NAS INFLORESCÊNCIAS DE CASTILLEAE

A tribo Castilleae é a única em Moraceae onde brácteas interflorais estão ausentes; excessão a essa regra são as estruturas presentes nas inflorescências dos gêneros *Naucleopsis*, *Pseudolmedia* e *Castilla*. Berg (1972) chamou as estruturas semelhantes a brácteas nas inflorescências estaminadas de *Pseudolmedia* e *Castilla* de “brácteas interestaminais”, devido à presença, nesses grupos, de flores estaminadas reduzidas a estames e acompanhadas de estruturas semelhantes a brácteas. Nas inflorescências pistiladas de *Castilla*, essas estruturas estão ausentes entre as flores que possuem tépalas e, em *Pseudolmedia*, a inflorescência está reduzida a uma única flor, também protegida por tépalas. Já em *Naucleopsis*, Berg (1972) denominou de “pseudobrácteas” as estruturas semelhantes a brácteas que acompanham flores nuas, presentes somente nas inflorescências pistiladas. Segundo o mesmo autor, as flores das inflorescências estaminadas de *Naucleopsis* são protegidas por tépalas, geralmente, livres entre si e em número variável, às vezes, na mesma inflorescência, onde as flores no centro do capítulo normalmente apresentam mais de quatro tépalas, o número básico na família. O autor também chama a atenção para a perda, nesse gênero, da configuração floral mais comum encontrada na família, ou seja, quatro tépalas com quatro estames opostos as tépalas. Mais recentemente, Berg (2001) mudou sua interpretação dessas estruturas, e passou a considerá-las como tendo origem a partir das tépalas, apresentando-as como tépalas isoladas (“*detached*” *tepals*), e adotando a terminologia de “escamas interestaminais” para as estruturas encontradas nas inflorescências estaminadas de *Castilla* e *Pseudolmedia* e de “partes livres das tépalas” as estruturas encontradas nas inflorescências pistiladas de *Naucleopsis*.

A interpretação sobre o fato do conjunto de inflorescências em Castilleae estar unido em uma unidade morfológica e funcional, a sinflorescência, permite que as estruturas semelhantes a brácteas, associadas às inflorescências de *Castilla*, *Pseudolmedia* e *Naucleopsis*, sejam adequadamente interpretadas. Processos que ocorrem em Asteraceae (Harris, 1999), onde capítulos, aqui denominados de primários, dispostos ao longo de uma inflorescência ou, mais adequadamente falando, de uma sinflorescência, podem sofrer uma redução no número de flores, normalmente, passando para um capítulo unifloro, e a ráquis da sinflorescência se reduz até quase desaparecer, aglomerando os capítulos unifloros em um novo capítulo, então denominado de segunda ordem, ou secundário, parecem também ter ocorrido em Moraceae. Uma característica desses capítulos secundários, ou sincéfalos, ao lado da redução do número de flores, e que permite a sua

identificação, é a permanência das brácteas involucrais que envolviam o capítulo primário, que agora se apresentam dispostas no centro do receptáculo, envolvendo flores isoladas. Normalmente, tanto capítulos primários quanto secundários estão associados à pseudantia em Asteraceae. Este parece ser o caso das estruturas encontradas nos três gêneros de Castilleae, onde a compactação dos capítulos primários em capítulos secundários, ou sincéfalos, aparentemente, só ocorreu nas inflorescências estaminadas de *Castilla* e *Pseudolmedia*. Em *Naucleopsis*, o surgimento de sincéfalos também ocorreu tanto na inflorescência estaminada quanto na pistilada, onde as estruturas denominadas por Berg (2001) como “partes livres das tépalas”, para aquelas associadas às inflorescências pistiladas e as tépalas presentes nas inflorescências estaminadas, devem ser interpretadas como brácteas involucrais que estavam presentes na margem de capítulos primários, então, reduzidos a pistilos e estames. Também neste caso, a sincefalia está associada a presença de pseudantos (Fig. 16).

Berg (1972, 2001) associa o fato das brácteas involucrais presentes nas inflorescências estaminadas de *Castilla*, *Pseudolmedia* e *Naucleopsis* ficarem fechadas antes da antese das flores à proteção dos estames, principalmente, nos dois primeiros gêneros. Realmente, as inflorescências estaminadas em *Pseudolmedia* (Fig. 18I) e *Naucleopsis* (Fig. 16B) parecem, a partir de observações pessoais em campo, permanecerem sempre fechadas e que são abortadas sem se abrirem. Resultados de estudos de biologia de polinização de *Naucleopsis caloneura* (Ribeiro & Shepherd, dados não publicados), sugerem que as brácteas involucrais imbricadas da inflorescência estaminada atuam como um invólucro para todo o receptáculo da inflorescência, mesmo após a antese dos estames. Durante esse período, o número, tanto de adultos quanto de larvas de thrips (Thysanoptera) no interior da inflorescência, já é bastante grande. Assim, considera-se que as brácteas involucrais, nessa espécie, tem antes o papel de propiciar um ambiente protegido para o polinizador, que pode se alimentar da grande quantidade de pólen disponível e se reproduzir, como também permitir somente a entrada de pequenos insetos, especialmente os polinizadores, do que um papel principal de proteção das flores nuas. Isto é o que ocorre em *Castilla elástica* (Sakai, 2001) e é, provavelmente, o que também está ocorrendo em *Pseudolmedia*. Oferecer local de reprodução para o polinizador também ocorre no grupo irmão de Castilleae, representado por *Ficus* embora neste gênero, os pistilos é que são oferecidos como local de desova das vespas polinizadoras. Isso parece indicar que, de alguma forma, a polinização através da oferta de locais para alimentação e, principalmente, para reprodução do polinizador já estava presente no ancestral do clado Ficeae+Castilleae e não seja exclusivo do gênero *Ficus*.

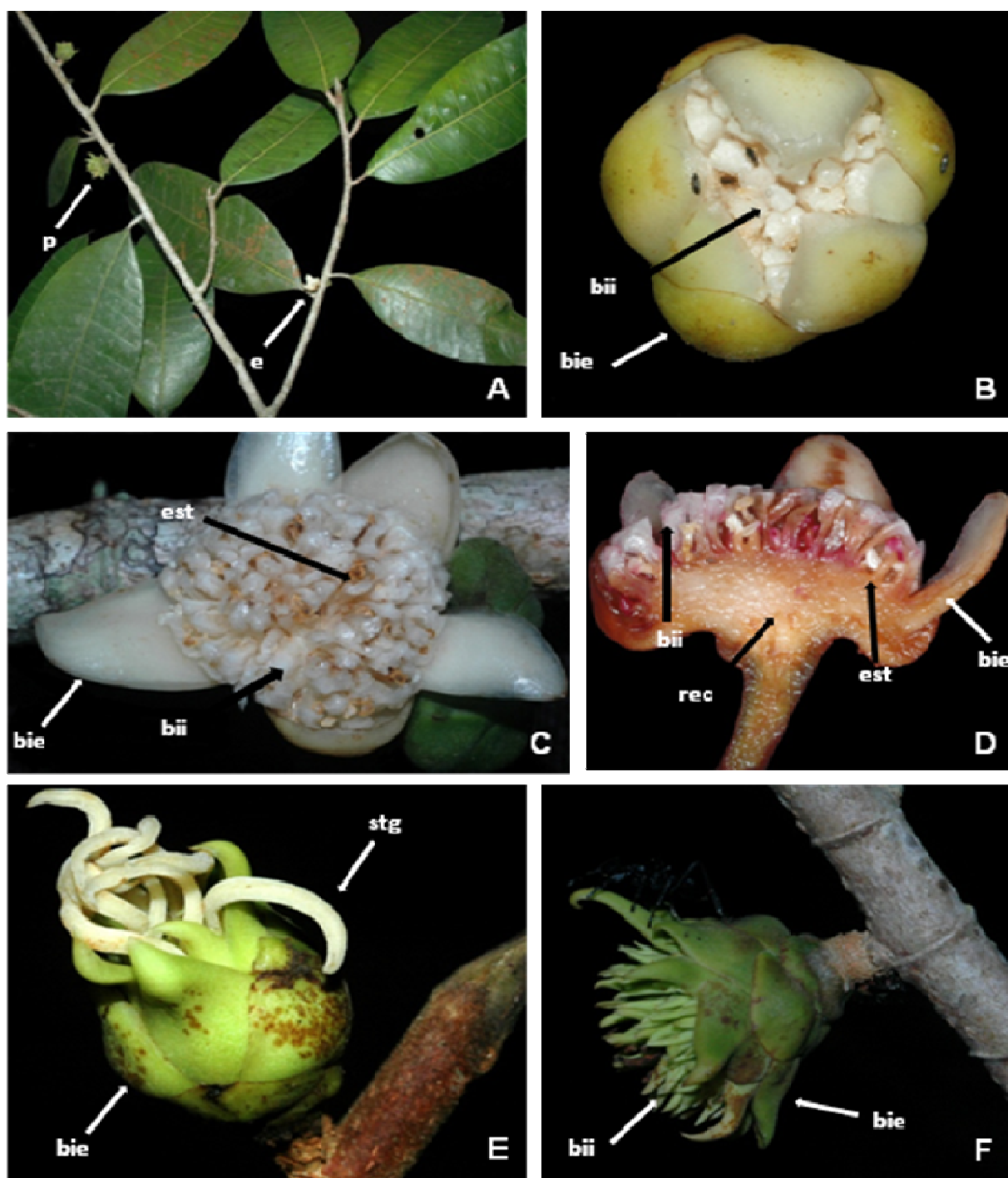


Fig. 16. Sincéfalos em *Naucleopsis caloneura* (tribo Castilleae). A. Ramo fértil com sincéfalos pistilados (p) e estaminados (e). B. Sincéfalo estaminado com as brácteas involucrais externas fechadas na antese e visitados por thrips. C. Sincéfalo estaminado após abertura das brácteas involucrais externas. D. Sincéfalo estaminado em corte longitudinal corado com vermelho neutro. E. Sincéfalo pistilado. F. Fruto múltiplo em formação. (bie) brácteas involucrais externas; (bii) brácteas involucrais internas; (rec) receptáculo; (est) estames; (stg) estigmas.

Todo este registro sobre a ocorrência de capítulos de segunda ordem, ou sincéfalos, é pela primeira vez efetuada para Moraceae, e pela primeira vez para uma família distinta de Asteraceae. Essa estrutura surgiu, portanto, por, pelo menos, duas vezes em Angiospermae e representa um paralelismo. Os sincéfalos na tribo Castilleae parecem estar fortemente associados à presença de pseudantia e a polinização por thrips.

5.5. ESTAMES URTICÁCEOS E ANEMOFILIA

A forma dos estames e, mais especificamente, dos filetes na pré-antese, tem recebido forte peso na delimitação de táxons infra-familiares em Moraceae. A presença e ausência de estames urticáceos, ou seja, estames que apresentam os filetes flexionados no botão floral e cuja deiscência da antera se dá de forma explosiva, com os filetes se distendendo elasticamente, liberando o pólen que é carregado pelo vento, sendo essa anemofilia inferida em analogia a polinização observada na família Urticaceae, tem sido utilizada para separar agrupamentos na família por diversos autores (Bentham & Hooker, 1880; Trécul, 1847; Miquel, 1853; Engler, 1889; Berg, 1973; Rohwer, 1993; Datwyler & Weiblen, 2004). Como evidenciado pelos resultados da análise dos dados de *trnL-F*, a hipótese de um ancestral para a família com estames retos é mais parcimoniosa do que o estado ancestral com estames flexionados (Figs. 8 e 9), embora na otimização no cladograma de Zerega *et al.* (2005), o estado ancestral permaneça ambíguo. Essas evidências mostram que a presença de estames urticáceos, que corresponde na reconstrução da evolução da deiscência das anteras ao tipo explosivo (Fig. 9), é um caráter homoplásico, que surgiu pelo menos três vezes na família, na tribo Moreae *s.s.*, em algumas espécies do clado formado pelo gênero *Maclura*, e na tribo Dorstenieae *s.l.*, com uma reversão para estames retos no clado formado pelos gêneros *Utsetela*, *Dorstenia* e nos neotropicais. Apesar de *Dorstenia* possuir estames flexionados no botão floral, eles não se distendem elasticamente e não apresentam as outras características associadas aos estames urticáceos (Berg & Hijman, 1999; Berg, 2001), característica também presente no gênero de Urticaceae *Poikilospermum* Zipp. Ex Miq. (Figs. 8 e 9). O gênero *Maclura* é o único a apresentar tanto espécies com estames urticáceos quanto espécies com estames retos. Portanto, a ocorrência de estames urticáceos tanto em Moraceae quanto em seu grupo irmão, Urticaceae, seriam apomorfias que surgiram a partir dos estames com filetes retos no botão e deiscência normal das anteras.

Se anemofilia em Moraceae pode ser inferida pela presença de estames urticáceos, como proposto por vários autores (Berg, 1989, 2001; Datwyler & Weiblen, 2004; Corner, 1962; Rohwer, 1993), esse sistema de polinização surgiu três vezes na família, e não estava presente em seu ancestral

(Fig. 9). Assim, a anemofilia estaria restrita apenas a alguns gêneros do clado Moreae *s.s.*, com exclusão de *Sorocea*, que é polinizada por insetos (Ribeiro & Shepherd, dados não publicados). *Bagassa guianensis* Aubl., cujos resultados de estudos não foram conclusivos sobre a polinização ser por vento ou Thrips (Silva, 2004), foi mais recentemente confirmada como anemófila (Maués *et al.*, 2007), onde a polinização se dá, principalmente, através do vento, existindo a possibilidade de Thrips estar atuando como coadjuvantes nesse processo. Assim, esse gênero seria uma excessão dentro da família, por não possuir estames urticáceos e ser polinizado pelo vento. A anemofilia teria surgido também, de forma independente, em algumas espécies de *Maclura* e em *Fatoua pilosa* Gaudich., *Trophis scandens* (Lour.) Hook. & Arn., *Broussonetia papyrifera* (L.) Vent., *Bleekerodea madagascariensis* Blume e *Streblus elongatus* (Miq.) Corner.

Novamente, supondo que espécies com estames urticáceos são polinizadas pelo vento, teríamos a presença de anemofilia em 44 espécies da tribo Moreae *s.s.* (aqui incluída *Bagassa guianensis*), em seis espécies de *Maclura* e em 20 espécies da tribo Dorstenieae *s.l.* Considerando uma estimativa conservadora do número total de espécies para Moraceae como sendo de 1.050 (Berg, 2001), teríamos 70 espécies anemófilas na família ou 6,6%. Isso representa uma proporção bem pequena para um grupo considerado como, principalmente, anemófilo e é citado como apresentando, em sua grande maioria, espécies com estames adaptados a polinização por vento (Berg, 1989), ou mesmo de ser um grupo predominantemente anemófilo (Culley *et al.*, 2002; Judd *et al.*, 1999).

Assim como em *Bagassa guianensis*, que apesar de não possuir estames urticáceos é polinizada pelo vento (Maués *et al.*, 2007), outras espécies sem essa síndrome também poderão apresentar a mesma situação, após cuidadosos estudos em campo, aumentando o número de táxons conhecidos com esse sistema de polinização. Da mesma forma, a presença de estames urticáceos pode se apresentar também associada a entomofilia ou ambofilia, após estudos de campo, os quais nunca foram realizados para espécies de Moraceae com essas características.

6. IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS

Com base no cladograma resultante da análise do segmento *trnL-F* para o desenvolvimento do presente trabalho (Fig. 6), e no resultante da análise combinada dos segmentos *ndhF* e 26S por Zerega *et al.* (2005) (Fig. 4); no fato de que a classificação proposta por Datwyler & Weiblen (2004), mantida por Zerega *et al.* (2005), necessitar de reestruturação, principalmente, quanto a circunscrição das tribos Dorstenieae e Moreae, e na ausência de descrições morfológicas para os grupos reconhecidos a partir das análises filogenéticas, é proposta uma alteração na delimitação das tribos de Moraceae. Uma nova tribo, Maclureae é aqui proposta, assim como uma chave de identificação e caracterização morfológica para todas as tribos.

O primeiro sistema de classificação filogenético proposto por Datwyler & Weiblen (2004) agrupou grande parte dos gêneros da família em tribos monofiléticas. Essas tribos eram, na grande maioria, artificiais na forma como vinham tradicionalmente sendo circunscritas (Rohwer, 1993). Entretanto, esses autores, provavelmente, devido à falta de um conjunto maior de dados morfológicos e reprodutivos, ou a interpretação inadequada de alguns deles, reconheceram em seus sistemas um grupo parafilético, Dorstenieae, e um polifilético, Moreae, delimitado, principalmente, em função da presença de estames urticáceos, um caráter homoplásico. Essa posição foi mantida por Zerega *et al.* (2005), apesar desses autores disporem de mais informações moleculares que resultaram em um cladograma, em grande parte, bem resolvido.

Como já observado na evolução dos caracteres da forma de deiscência das anteras (Fig. 9), o forte peso colocado neste caráter, e também na presença de inflorescências estaminadas racemosas ou espiciformes, características associadas a anemofilia, para a classificação de tribos em Moraceae, tem levado ao reconhecimento de grupos polifiléticos e parafiléticos, como as tribos Moreae *s.l.* e Dorstenieae *s.s.*, respectivamente.

A presença de inflorescências estaminadas racemosas ou espiciformes constitui um estado plesiomórfico para a família (Fig. 13A), e a presença de deiscência explosiva das anteras (Figs. 8 e 9) é um caráter homoplásico. Corner (1962), já apontava o problema de se utilizar a presença de estames urticáceos no reconhecimento de grupos taxonômicos na família que, em sua opinião, evoluiu paralelamente nos diferentes gêneros de Moraceae, sugerindo maior ênfase para a forma da inflorescência.

Os gêneros *Trophis* e *Streblus*, claramente polifiléticos (Datwyler & Weiblen, 2004; Zerega *et al.*, 2005), refletem os mesmos critérios usados na delimitação da tribo Moreae *s.l.*, em que parte de suas espécies permanecem inseridas em Moreae *s.s.*, e outra na tribo Dorstenieae, com base em

informações moleculares. Na classificação proposta no presente trabalho, as espécies de *Trophis* e *Streblus* de Moreae *s.l.*, com inflorescências bissexuadas, são transferidas para a tribo Dorstenieae (Fig. 4).

A otimização do caráter “sexualidade da inflorescência” nos cladogramas gerados a partir das informações moleculares sugere que as inflorescências bissexuadas surgiram uma ou, no máximo, duas vezes, somente no clado formado pelas tribos Ficeae, Castilleae e Dorstenieae, (Fig. 10).

As espécies que possuem as inflorescências estaminadas racemosas ou espiciformes e as inflorescências pistiladas globosas, no caso as que ocorrem em espécies de *Broussonetia* e *Trophis* sect. *Malaisia* (*T. scandens*), foram excluídas da tribo Moreae *s.l.* e incluídas na tribo Dorstenieae. Estão compreendidas na tribo Moreae *s.s.* apenas as espécies que possuem as inflorescências estaminadas e pistiladas com formas iguais, ou seja, sempre racemosas ou espiciformes (Fig. 13).

A posição do gênero *Maclura* em Moraceae varia de acordo com o segmento do DNA utilizado na análise filogenética (Figs. 4 e 6). Os resultados das análises realizadas, separadamente, com informações moleculares dos segmentos *trnL-F*, e 26S, mostram que *Maclura* forma uma tricotomia com a tribo Dorstenieae e o clado formado por Castilleae mais Ficeae, no caso do *trnL-F*, ou com a tribo Moreae *s.s.* mais o clado formado por Dorstenieae, Castilleae e Ficeae, no caso do 26S. Já nos resultados das análises com o *ndhF* (Zerega *et al.*, 2005) e das análises combinadas dos segmentos *ndhF* e 26S, apresenta-se como grupo irmão do clado formado pelas tribos Dorstenieae, Castilleae e Ficeae. O resultados de todas essas análises indicam a monofilia de *Maclura* e, somente na análise combinada dos segmentos *ndhF* e 26S, a posição do clado formado por espécies do gênero como grupo irmão do clado formado por Dorstenieae, Castilleae e Ficeae recebe fraco suporte estatístico de 57% (Fig. 4). Devido aos diversos resultados indicados pelos diferentes dados utilizados, associados à presença, na maioria das espécies do gênero, de inflorescências estaminadas globosas, espinhos nas partes vegetativas, incomuns em Moraceae, e a presença de glândulas com conteúdo amarelo nas brácteas interflorais e tépalas, somente compartilhado com algumas espécies da tribo Artocarpeae, *Maclura*, deve corresponder a uma linhagem evolutiva distinta dos demais clados aqui reconhecidos e, portanto, merece receber o “status” de uma sexta tribo da família, o que é presentemente proposto com a indicação da tribo Maclureae.

A seguir, é proposta uma chave de identificação e uma nova delimitação para as tribos Dorstenieae e Moreae e a caracterização morfológica de todas as tribos da família.

6.1. CHAVE PARA AS TRIBOS DE MORACEAE

1. Inflorescências unissexuadas.

2. Inflorescências estaminadas urceoladas (sicônio), capitadas ou flabeladas; inflorescências pistiladas urceoladas (sicônio), capitadas ou turbinadas; inflorescência estaminadas e pistiladas com brácteas involucrais imbricadas envolvendo o receptáculo ou formando camadas sobrepostas que fecham a abertura (ostíolo) que dá acesso a seu interior

3. Inflorescências urceoladas (sicônio); todas as flores na antese fechadas no interior da inflorescência

..... **Tribo Ficeae**

3. Inflorescências capitadas ou flabeladas; flores na antese expostas sobre o receptáculo da inflorescência ou, ao menos, os estigmas expostos **Tribo Antiarideae**

2. Inflorescências estaminadas espiciformes, racemosas ou globosas, elípticas a clavadas; inflorescências pistiladas espiciformes, racemosas, globosas, elípticas, clavadas ou capitadas; inflorescências estaminadas e pistiladas com as brácteas externas ao receptáculo ausentes, ou raramente presentes

4. Inflorescências pistiladas espiciformes ou racemosas; plantas dióicas **Tribo Moreae**

4. Inflorescências pistiladas globosas, elípticas, clavadas ou capitadas, quando espiciformes ou racemosas; plantas monóicas ou dióicas

5. Plantas monóicas **Tribo Artocarpeae**

5. Plantas dióicas

6. Inflorescências estaminadas e pistiladas globosas; brácteas externas ao receptáculo ausentes; tépalas presentes ou ausentes

7. Tépalas na flor pistilada ausentes; brácteas interflorais simples a peltadas; glândulas nas brácteas interflorais ou tépalas ausentes **Tribo Dorstenieae**

7. Tépalas na flor estaminada presentes; brácteas interflorais simples; glândulas nas brácteas interflorais ou tépalas com conteúdo amarelo presentes **Tribo Maclureae**

6. Inflorescência estaminada espiciforme ou racemosa; inflorescência pistilada globosa a capitada ou uniflora; brácteas externas ao receptáculo presentes ou ausentes; tépalas na flor pistilada presentes

8. Árvores, inermes **Tribo Artocarpeae**

8. Árvores ou lianas, armadas **Tribo Maclureae**

1. Inflorescências bissexuadas

6. Inflorescência urceoladas (sicônio); todas as flores na antese fechadas no interior da inflorescência

..... **Tribo Ficeae**

6. Inflorescências de outras formas; flores expostas sobre o receptáculo

9. Inflorescência com uma flor pistilada central imersa no receptáculo e várias estaminadas em volta

..... **Tribo Dorstenieae**

9. Inflorescência com várias flores pistiladas e várias flores estaminadas ocupando diferentes regiões do receptáculo

Tribo Artocarpeae

6.2. CARACTERIZAÇÃO MORFOLÓGICA DAS TRIBOS DE MORACEAE

6.2.1. Tribo Artocarpeae Lam & DC., Syn. Pl. Fl. Gall.: 183. 1806

Árvores; plantas dióicas ou monóicas; inflorescência unissexuada ou bissexuada; inflorescência estaminada globosa, elíptica ou clavada; brácteas externas ao receptáculo presentes ou ausentes; bráctea interfloral presente, simples a peltada, às vezes com glândulas imersas com conteúdo amarelo; filetes retos nas flores estaminadas; abertura normal das anteras; pistilódio ausente; inflorescência pistilada globosa, elíptica ou clavada, quando uniflora, formando uma inflorescência secundariamente racemosa; brácteas externas ao receptáculo presentes ou ausentes; brácteas interflorais presentes, simples ou peltadas, às vezes com glândulas imersas com conteúdo amarelo (Figs. 17A-C). Gêneros: *Artocarpus*, *Batocarpus*, *Clarisia*, *Hulletia*, *Parartocarpus*, *Prainea* *Treculia*.

6.2.2. Tribo Moreae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 17. 1829

Árvores; plantas dióicas; inflorescências sempre unissexuadas; inflorescências estaminadas espiciformes ou racemosas; brácteas externas ao receptáculo ausentes; brácteas interflorais presentes, simples a peltadas; filetes das flores estaminadas retos a flexionados; abertura das anteras normal a explosiva; pistilódio quadrado-colunar ou ausente; inflorescência pistilada espiciforme ou racemosa; brácteas externas ao receptáculo ausentes; brácteas interflorais presentes, simples a peltadas (Figs. 17E-G). Gêneros: *Bagassa*, *Milicia*, *Morus*, *Sorocea*, *Streblus* sect. *Phyllochlamys*, *S.* sect. *Pseudotrophis*, *S.*

sect. *Taxotrophis*, *S.* sect. *Paratrophis*, *S.* sect. *Protostreblus*, *S.* sect. *Ampalis*, *Trophis* sect. *Trophis*, *T.* sect. *Echinocarpa*, *T.* sect. *Maillardia*, *T.* sect. *Calpidochlamys*, *T.* sect. *Olmedia* (1).

6.2.3. Tribo Maclureae Ribeiro & Shepherd, nom. nov.

Árvores ou lianas, geralmente, armadas, às vezes, somente na fase juvenil; inflorescências sempre unissexuadas, as estaminadas, geralmente, globosas, às vezes, racemosas ou espiciformes; brácteas externas ao receptáculo ausentes; brácteas interflorais presentes, simples, com glândulas imersas com conteúdo amarelo; filetes das flores estaminadas retos ou flexionados; abertura das anteras normal a explosiva; pistilódio subulado; inflorescência pistilada globosa; brácteas externas ao receptáculo ausentes; brácteas interflorais presentes, simples, apresentando glândulas imersas com conteúdo amarelo (Fig. 17D). Gênero: *Maclura*.

6.2.4. Tribo Dorstenieae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 16. 1829

Árvores, lianas ou ervas; plantas monóicas, dióicas ou androdioóicas; inflorescência unissexuada ou bissexuada; inflorescência bissexuada globosa, discóide, turbinada ou hemisférica; brácteas externas ao receptáculo presentes ou ausentes, não imbricadas, dispersas ou formando fileiras nas margens do receptáculo; brácteas interflorais simples a peltadas; flores pistiladas imersas no receptáculo; inflorescência estaminada globosa, espiciforme ou racemosa; brácteas externas ao receptáculo ausentes; brácteas interflorais presentes, simples a peltadas; filetes nas flores estaminadas retos a flexionados; abertura das anteras normal a explosiva; pistilódio filiforme, subulado, cônico ou ausente; inflorescência pistilada dicasial-globosa a globosa; brácteas externas ao receptáculo ausentes; bráctea interfloral presente, simples a peltada (Fig. 19). Gêneros: *Bleekrodea*, *Bosqueiopsis*, *Brosimum*, *Broussonetia*, *Dorstenia*, *Fatoua*, *Helianthostylis*, *Scyphosyce*, *Streblus* sect. *Pseudostreblus*, *S.* sect. *Streblus*, *S.* sect. *Sloetia*, *Trilepisium*, *Trophis* sect. *Malaisia*, *Trymatococcus* e *Utsetela* (1)

6.2.5. Tribo Antiarideae Dumort., Anal. Fam. Pl.: 16. 1829

Sin.: Castilleae C.C.Berg, Acta. Bot.Neerl. 26(1): 78. 1977

Árvores; plantas androdioicas ou dioicas; inflorescências unissexuadas, agrupadas, formando sinflorescências unissexuadas ou bissexuadas; inflorescência estaminada capitada ou flabelada; brácteas externas ao receptáculo presentes, formando um involúcro; brácteas interflorais ausentes (interestaminais e simples, em *Castilla* e *Pseudolmedia*); filetes nas flores estaminadas retos; abertura das anteras normal; pistilódio ausente; inflorescência pistilada capitada ou turbinada; brácteas externas ao receptáculo presentes, formando um involúcro; brácteas interflorais ausentes (Fig. 18). Gêneros: *Antiaris*, *Antiaropsis*, *Castilla*, *Helicostylis*, *Maquira*, *Mesogyne*, *Naucleopsis*, *Perebea*, *Poulsenia*, *Pseudolmedia* e *Sparattosyce*.

6.2.6. Tribo Ficeae Dumort., Fl. Belg.: 24. 1827

Árvores ou hemiepífitas; plantas monóicas ou ginodioicas, funcionalmente dioicas; inflorescência unissexuada ou bissexuada (funcionalmente estaminada), inflorescência urceolada (sicônio), com as flores dispostas na parede interna do receptáculo, e brácteas imbricadas no ostíolo, fechando totalmente as flores em seu interior; brácteas interflorais presentes, simples; flores pistiladas não imersas no receptáculo, filetes, nas flores estaminadas retos; abertura das anteras normal; pistilódio ausente (Fig. 20). Gênero: *Ficus*.

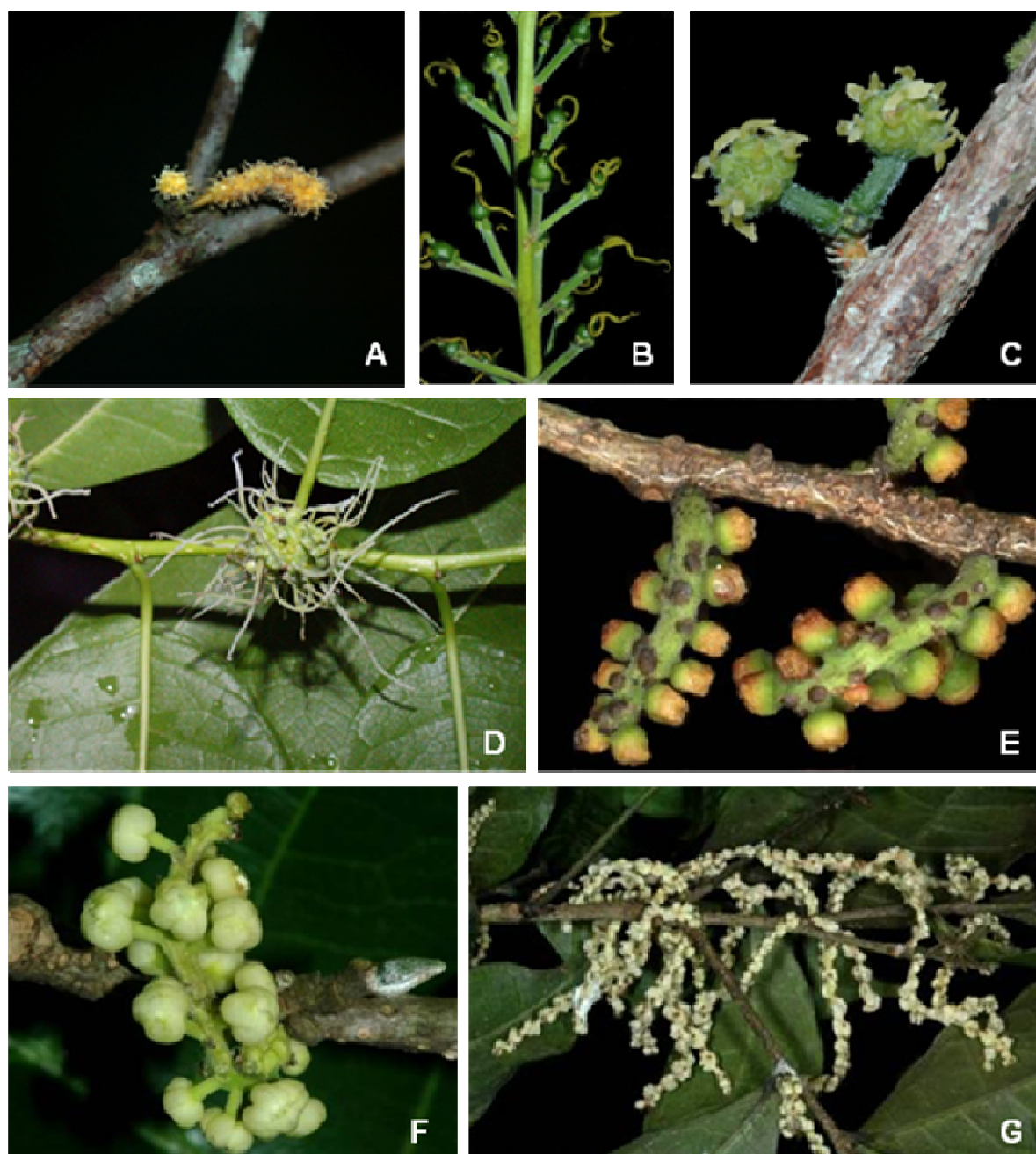


Fig. 17. Tribos Artocarpeae (A-C), Maclureae (D) e Moreae (E-G). Inflorescências estaminadas (E). Inflorescências pistiladas (P). **A.** *Clarisia ilicifolia* (E). **B.** *Clarisia racemosa* (P). **C.** *Clarisia ilicifolia* (P). **D.** *Maclura tinctoria* (P). **E.** *Sorocea muriculata* (P). **F.** *Sorocea guilleminiana* (E). **G.** *Sorocea muriculata* (E).



Fig. 18. Tribo Antiarideae. **A.** Sinflorescência bissexuada de *Maquira sclerophylla*. **B.** Inflorescências pistiladas de *Maquira coriácea*. **C.** Sinflorescência estaminada de *Perebea mollis*. **D.** Sinflorescência estaminada de *Helicostylis tomentosa*. **E.** Sinflorescência bissexuada de *Helicostylis tomentosa*. **F.** Inflorescências pistiladas unifloras de *Pseudolmedia laevis*. **G.** Inflorescência pistilada de *Helicostylis scabra*. **H.** Sinflorescências estaminadas de *Helicostylis scabra*. **I.** Sincéfalos estaminados de *Pseudolmedia laevigata*. **J.** Inflorescência pistilada de *Perebea guianensis*. **K.** Sincéfalo pistilado de *Naucleopsis ulei*. **L.** Sincéfalo estaminado de *Naucleopsis stipularis*.

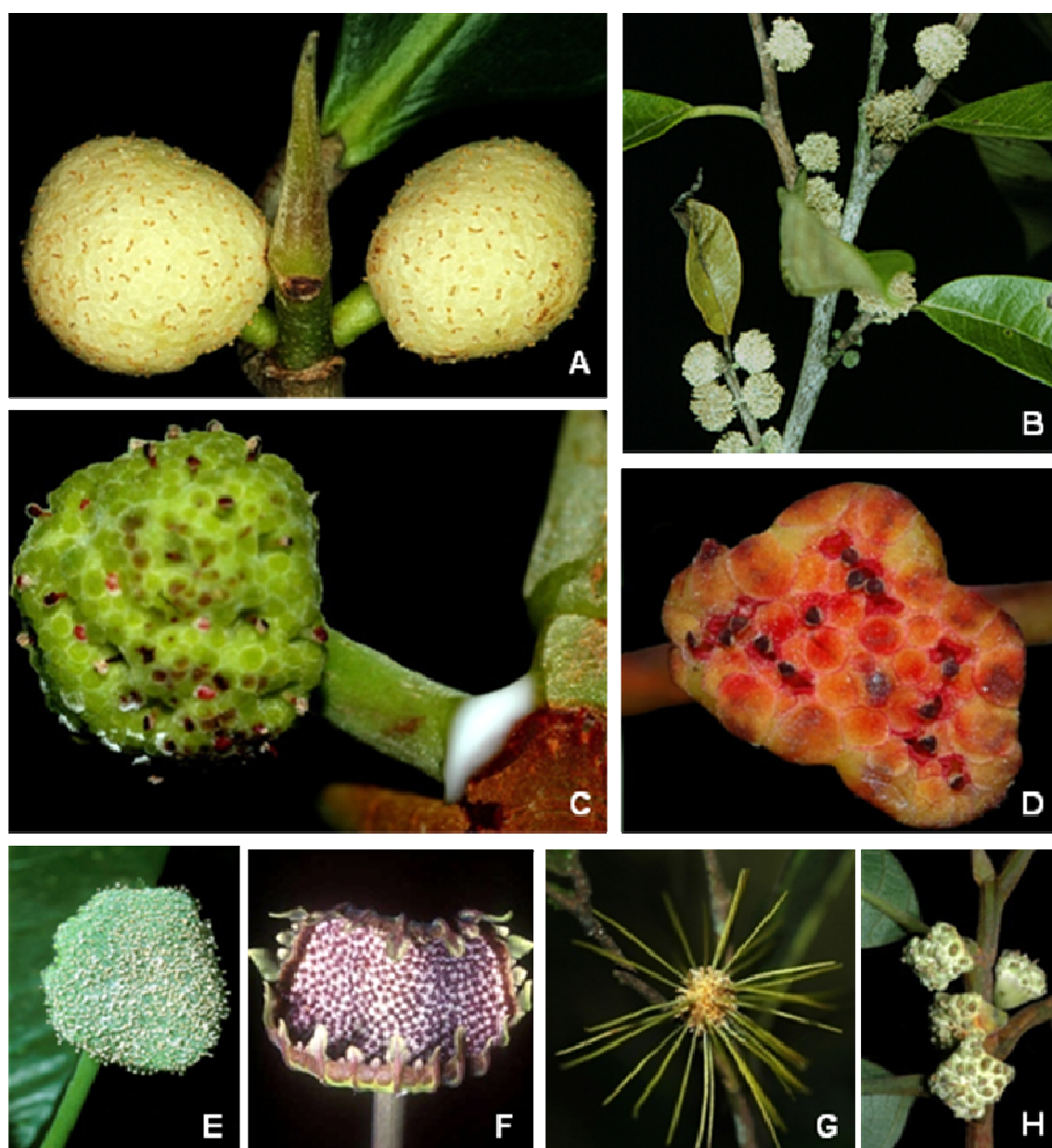


Fig. 19. Tribo Dorstenieae - Inflorescências unissexuadas (U). Inflorescências bissexuadas (B). **A.** *Brosimum rubescens* (B). **B.** *Brosimum lactescens* (U, estaminada). **C.** *Brosimum parinarioides* (B). **D.** *Brosimum guianense* (B). **E.** *Dorstenia hirta* (B). **F.** *Dorstenia arifolia* (B). **G.** *Helianthostylis sprucei* (B). **H.** *Tymatococcus amazonicus* (B).

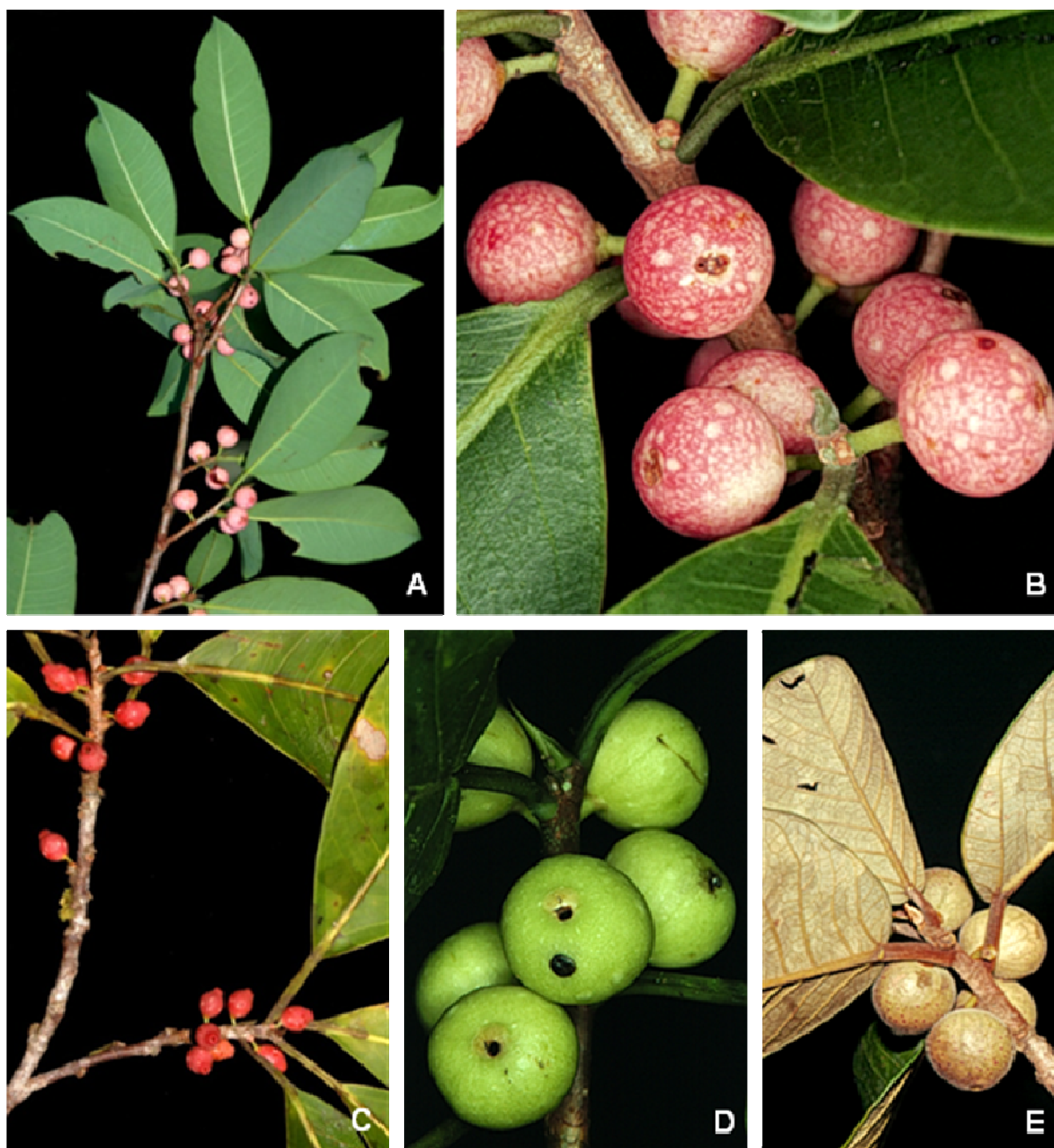


Fig. 20. Tribo Ficeae. A. *Ficus greiffiana*. B. *Ficus greiffiana*. C. *Ficus subapiculata*. D. *Ficus krukovi*. E. *Ficus gomelleira*.

7. LITERATURA CITADA

- Ainsworth, C. 2000. Boys and girls come out to play: the molecular biology of dioecious plants. **Annals of Botany** **86**: 211-221.
- Alencar, J.C. 1986. **Análise de associação e estrutura de uma comunidade de floresta tropical úmida onde ocorre *Aniba rosaeodora* Ducke (Lauraceae).** Tese de Doutorado. INPA/FUA, Manaus. 332 p.
- APG II (Angiospermae Phylogeny Group). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of Linnean Society** **141**: 399-436.
- Bawa, K.S., D.R. Perry & J.H. Beach. 1985. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. **American Journal of Botany** **72**(3): 331-345.
- Bentham, G. & J.D. Hooker. 1880. **Genera Plantarum. Urticaceae** **3**(1): pp. 341-395. L. Reeve & Co., London.
- Berg, C.C. 1972. Olmedieae and Brosimeae. **Flora Neotropica** **7**. Hafner Publishing Company, New York.
- Berg, C.C. 1973. Some remarks on the classification and differentiation of the Moraceae. **Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht** **386**: 1-10.
- Berg, C.C. 1977a. Urticales, their differentiation and systematic position. **Plant Systematics & Evolution., Suppl.** **1**:349-374.
- Berg, C.C. 1977b. Revisions of African Moraceae (excluding *Dorstenia*, *Ficus*, *Musanga* and *Myrianthus*). **Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique - Bulletin van de Nationale Plantentuin van België** **47**:267-407.
- Berg, C.C. 1977c. The Castilleae, a tribe of Moraceae, renamed and redefined due to the exclusion of the type genus *Olmedia* from the "Olmedieae". **Acta Botanica Neerlandica** **26**:73-82.
- Berg, C.C. 1978. Cecropiaceae, a new family of the Urticales. **Taxon** **27**: 39-44.
- Berg, C.C. 1986. The delimitation and subdivision of the genus *Maclura* (Moraceae). **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series C, Biological and Medical Sciences** **89**: 241-247.

- Berg, C.C. 1988. The genera *Trophis* and *Streblus* (Moraceae) remodeled. **Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series C, Biological and Medical Sciences** 91: 345-362
- Berg, C.C. 1989. Systematics and phylogeny of the Urticales. In: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). **Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae**, volume 2: "Higher" Hamamelidae. Systematics Association Special vol. 40B. Clarendon Press, Oxford.
- Berg, C.C. 1990. Differentiation of flowers and inflorescences of Urticales in relation to their protection against breeding insects and to pollination. **Sommerfeltia** 11:13-34.
- Berg, C.C. Moraceae. 1992. In: A.R.A. Görts-van Rijn (ed.). **Flora of the Guianas**. vol. 21. Koenigstein, Germany. 82p.
- Berg, C.C. 1998a. Phytogeography, systematics and diversification of African Moraceae compared with those tropical areas. In: C.R. Huxley, J.M. Lock and D.F. Cutler (eds.). **Chorology, Taxonomy and Ecology of the Floras of Africa and Madagascar**. Royal Botanic Gardens, Kew. 131-148.
- Berg, C.C. 1998b. Moraceae (excl. *Ficus*). In: G. Harling & L. Andersson (eds.). **Flora of Ecuador**. Vol. 27B. Arlöv, Sweden. 128p.
- Berg, C.C. 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 Monograph** 83. The New York Botanical Garden, New York. p. 347.
- Berg, C.C. & M.E.E. Hijman. 1999. The genus *Dorstenia* (Moraceae). **Illicifolia** 2:1-211.
- Berg, C.C. & J.E.L.S. Ribeiro. 2008. Flora da Reserva Ducke. Moraceae. **Rodriguesia**. (no prelo).
- Berg, C.C. & X. Villavicencio. 2004. Taxonomic studies on *Ficus* (Moraceae) in the West Indies, extra-Amazonian Brazil, and Bolivia. **Illicifolia** 4:1-132.
- Bernbeck, F. 1932. Vergleichende Morphologie der Urticaceen-und Moraceen-Infloreszenzen. **Botanische Abhandlungen** 19:1-100.
- Carauta, J.P.P. 1972. *Dorstenia hirta* Desvaux (Moraceae) – Figueirilha; Estudo de sua biologia floral. **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro** 16(1):7-11.
- Carauta, J.P.P. 1978. *Dorstenia* L. (Moraceae) do Brasil e Países Limítrofes. **Rodriguesia** 29(44): 52-223.
- Carauta, J.P.P.; S. Romaniuc-Neto & C. Sastre. 1996. Índice das espécies de Moráceas do Brasil. **Albertoia** 4(7): 77-93.
- Charlesworth, D. 1984. Androdioecy and the evolution of dioecy. **Biological Journal of the Linnean Society** 22: 333–348.

- Charlesworth, B. & D. Charlesworth. 1978. A Model for the Evolution of Dioicy and Gynodioicy. **American Naturalist** 112(988): 975-997.
- Classen-Bockhoff, R. 1990. Pattern analysis in pseudanthia. **Plant Systematics and Evolution** 171: 57-88
- Compton, S.G., J.T. Wiebes & C.C. Berg. 1996. The biology of fig trees and their associated animals. **Journal of Biogeography** 23(4): 405-407.
- Cook, O. F. 1903. Four new species of the Central American rubber tree. **Science, New series** 18: 436-439.
- Corner, E.J.H. 1962. The classification of Moraceae. **Gardens Bulletin, Singapore** 19: 187-252.
- Cronquist, A. 1977. The Compositae revisited. **Brittonia** 29: 137-153.
- Cronquist, A. 1981. **An integrated system of classification of flowering plants**. Columbia University Press, New York. p. 1262.
- Culley, T.M. , S.G. Weller & A.K. Sakai. The evolution of wind pollination in angiosperms. **Trends in Ecology and Evolution** 17(8): 361-369.
- Datwyler, S.L. & G.D. Weiblen. 2004. On the origin of fig: phylogenetic relationships of Moraceae from *ndbF* sequences. **American Journal of Botany** 91(5): 767-777.
- Dommée, B.; A. Geslot; J.D. Thompson; M. Reille & N. Denelle. 1999. Androdioecy in the entomophilous tree *Fraxinus ornus* (Oleaceae). **New Phytologist** 143: 419-426.
- Doyle, J.J. & J.L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. **Phytochemical Bulletin** 19:11-15.
- Engler, H.G.A. 1889. Moraceae. In: H.G.A. Engler & K. Prantl. **Die Natürlichen Pflanzenfamilien** 3(1): 66-98. W. Engelmann, Leipzig.
- Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge, and C. Bult. 1995. Testing significance of incongruence. **Cladistics** 10:315-319.
- Ferreira, L.V. & G.T. Prance. 1998. Species richness and floristic composition in four hectares in the Jaú National Park in upland forests in Central Amazonia. **Biodiversity and Conservation** 7:1349-1364.
- Fitch, W.M. 1971. Towards defining the course of evolution: minimum change for a specified tree topology. **Systematic Zoology** 20:406-416.
- Granville, J.J. de. 1971. Notes sur la Biologie Florale de quelques Espèces du Genre *Dorstenia* (Moracées). **Cach. ORSTOM, Sér. Biol.** 15:61-97.
- Hall, T. 1997-2007. BioEdit. Biological sequence alignment editor for Win 95/98/NT/2K/XP. Version 7.0.7. <http://www.mbio.ncsu.edu/BioEdit/BioEdit.html>.

- Harris, E.M. 1999. Capitula in the Asteridae: A Widespread and Varied Phenomenon. **The Book Review** 65(4): 348-361.
- Humphries, C.J. & S. Blackmore. 1989. A review of the classification of the Moraceae. *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). **Evolution, Systematics, and Fossil History of the Hamamelidae, volume 2: Higher Hamamelidae**. Sytematics Association Special volume 40B, p. 267-277. Clarendon Press, Oxford.
- Ishida, K. & T. Hiura. 1998. Pollen fertility and flowering phenology in an androdioecious tree, *Fraxinus lanuginose* (Oleaceae), in Hokkaido, Japan. **International Journal of Plant Science** 159: 941-947.
- Jarret, F.M. 1960. Studies in *Artocarpus* and allied Genera: V. A Revision of *Parartocarpus* and *Hullettia*. **Journal of the Arnold Arboretum** 41:320-340.
- Judd, W.S.; R.W. Sanders & M.J. Donoghue. 1994. Angiospermae family pairs: preliminary phylogenetic analyses. **Harvard Papers in Botany** 5:1-51.
- Judd, W.S.; C.S. Campbell; E.A. Kellogg & P.F. Stevens. 1999. **Plant Systematics. A Phylogenetic Approach**. Sinauer Associates, Inc. , Sunderland, Massachusetts. USA. 464p.
- Krähenbühl, M.; Y.-M. Yuan & P. Küpfer. 2002. Chromosome and breeding system evolution of the genus *Mercurialis* (Euphorbiaceae): implications of ITS molecular phylogeny. **Plant Systematics and Evolution** 234:155-169.
- Luo. S.; D. Zhang & S.S. Renner. 2007. Duodichogamy and androdioecy in the Chinese Phyllanthaceae *Bridelia tomentosa*. **American Journal fo Botany** 94(2): 260-265.
- Maddison, W.P. & D.R. Maddison. 2006. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**. Version 1.12. <http://mesquiteproject.org>.
- Maués, M.M., P.E.A.M. Oliveira & M. Kanashiro. 2007. Polinização anemófila em *Bagassa guianensis* Aubl. (Moraceae). **Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil**. Caxambu, MG.
- Melo Filho, L.E. & M. Emmerich. 1968. Revisão do gênero *Batocarpus* Krst. (Moraceae – Euartocarpeae). **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro** 37: 1-15
- Milliken, W. 1998. Structure and composition of one hectare of Central Amazonian Terra Firme Forest. **Biotropica** 30(4): 530-537.
- Miquel, F.A.W. 1853. Urticineae. *In*: C.F.P. von Martius (ed.). *Flora Brasiliensis* 4(1):79-170.
- Pannell, J.R. 2002. The Evolution and Maintenance of Androdioecy. **Annual Review of Ecology and Systematics** 33: 397-425.
- Pittier, H. 1910. A preliminary treatment of the genus *Castilla*. **Contributions from the United States National Herbarium** 13: 247–249.

- Prance, G.T.; W.A. Rodrigues & M.F. Silva. 1976. Inventário florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 das estrada Manaus – Itacoatiara. **Acta Amazonica** 6(1):9-35.
- Renner, S.S. & R.E. Ricklefs. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. **American Journal of Botany** 82(5):596-606.
- Ribeiro, J.E.L.S., M.J.G. Hopkins, A. Vicentini, C.A. Sothers, M.A. da S. Costa, J.M. de Brito, M.A.D. de Souza, L.H.P. Martins, L.G. Lohmann, P.A.C.L. Assunção, E.C. Pereira, C.F. da Silva, M.R. Mesquita, L.C. Procópio. 1999. **Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas Vasculares de uma Floresta de Terra-Firme da Amazônia Central**. INPA/DFID, Manaus. 800p.
- Richards, A.J. 1997. **Plant Breeding Systems**. Chapman & Hall, London. Second edition. 529p.
- Rohwer, J.G. 1993. Moraceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). **The Families and Genera of Vascular Plants**. Vol. II. Springer-Verlag, Berlin. 438-453.
- Romaniuc-Neto, S. 1998. Repartition géographique et spéciation dans les genres *Sorocea* A. St. Hil., *Clarisia* Ruiz & Pavon et *Trophis* P. Browne (Moraceae). **Biogeographica** 74(4): 145-162.
- Romaniuc-Neto, S. 1999. Cecropioideae (C.C. Berg) Romaniuc-Neto stat. nov. (Moraceae – Urticales). **Albertoia** 4 (n. s.):13-16
- Sakai, S. 2001. Thrips pollination of androdioecious *Castilla elastica* (Moraceae) in a seasonal tropical forest. **American Journal of Botany** 88(9): 1527-1534.
- Schneider J.V.; U. Swenson, R. Samuel, T. Stuessy, & G. Zizka. 2006. Phylogenetics of Quinaceae (Malpighiales): evidence from trnL-trnF sequence data and morphology. **Plant Systematics and Evolution** 257:189-203.
- Silva, M.B. 2004. *Bagassa guianensis* – ecologia e caracterização morfológica. Embrapa Amazônia Oriental, **Ficha de Identificação 5**.
- Soltis, D.E., P.S. Soltis, M.K. Chase, M.E. Mort, D.C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W.H. Hahn, S.B. Hoot, M.F. Fay, M. Axtell, S.M. Swensen, L.M. Prince, W.J. Kress, K.C. Nixon & J.S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. **Botanical Journal of the Linnean Society** 133:381-461.
- Swofford, D.L. 1998. PAUP. **Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4**. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Sytsma, K.J.; Morawetz, J.; Pires, J.C.; Nepokroeff, M.; Conti, E.; Zjhra, M.; Hall, J.C. & Chase, M.W. 2002. Urticalean Rosids: circumscription, Rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnL-F*, and *ndhF* sequences. **American Journal of Botany** 89(9): 1531-1546.

- Taberlet, P.L.; G.G. Gielly & J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. **Plant Molecular Biology** **17**: 1105-1109.
- Trécul, A.. 1847. Sur la famille des Artocarpées. **Annales de Sciences Naturelle. Botanique. Série III** **8**: 114-172.
- Thompson, J. D., Gibson, T. J., Plewniak, F., Jeanmougin, F. and D. G. Higgins. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. **Nucleic Acids Res.** **24**:4876-4882.
- Valiente-Banuet, A.; A. Rojas-Martinez; M. del Coro-Arizmendi & P. Davila. 1997. Pollination biology of two columnar cacti (*Neobuxbaumia mezcalaensis* and *Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. **American Journal of Botany** **84**: 452-455.
- Vassiliadis, C; P. Saumaitou-Laprade; J. Lepart & F. Viard. 2002. High male reproductive success of hermaphrodites in the androdioecious *Phyllirea angustifolia*. **Evolution** **56**(7):1362–1373.
- Weberling, F. 1989. **Morphology of flowers and inflorescences**. Transl. by R. J. Pankhurst. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Weiblen, G.D. 2000. Phylogenetic relationships of functionally dioecious *Ficus* (Moraceae) based on ribosomal DNA sequences and morphology. **American Journal of Botany** **87**(9):1342-1357.
- Weller, S.G. & A.K. Sakai. 1999. Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution. **Annual Review of Ecology and Systematics** **30**:167-199.
- Zhang, L-B., M.P. Simmons, A. Kocyan & S.S. Renner. 2006. Phylogeny of the Cucurbitales based on DNA sequences of nine loci from three genomes: Implications for morphological and sexual system evolution. **Molecular Phylogenetics and Evolution** **39**:305–322
- Zerega, N.J.C., L.A. Moundy & G.D. Weiblen. 2004. Pollination in the New Guinea endemic *Antiaropsis decipiens* (Moraceae) is mediated by a new species of thrips, *Thrips antiaropsidis* sp. nov. (Thysanoptera: Thripidae). **International Journal of Plant Sciences** **165**(6):1017–1026.
- Zerega, N.J.C.; Clement, W.L.; Datwyler, S.L. & Weiblen, G.D. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** **37**:402-416.
- Zhekun, Z. & M.G. Gilbert. 2003. Moraceae. **Flora of China** **5**:21-73.

8. ANEXOS

ANEXO I. Relação do material utilizado na análise filogenética. O sistema de classificação citado nesta tabela para Moraceae é o de Rohwer (1993). O termo “Fonte” indica a procedência do material utilizado para a extração do DNA: (S) desidratado em sílica gel a partir de fragmentos de folhas coletados no campo; (F) tecido fresco; códigos em negrito indicam número de registro de seqüências moleculares obtidas da base de dados do *GenBank*.

FAMÍLIA/TRIBO	Espécie	Material testemunho	Herbário	Local de coleta	Fonte
GRUPO EXTERNO					
Ulmaceae	<i>Ampelocera edentula</i> Kuhl	P.A.C.L. Assunção 265	INPA	AM	S
Urticaceae	<i>Cecropia palmata</i> Willd.				AF501615
GRUPO INTERNO					
Moraceae					
Artocarpeae					
	<i>Artocarpus altilis</i> (S. Parkinson) Fosberg				AF501600
	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.				AJ390376
	<i>Batocarpus amazonicus</i> (Ducke) Fosberg	INPA/PDBFF 1202.1675			S
	<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossb.	J.E.L.S. Ribeiro 1903	INPA	AM	S
	<i>Clarisia racemosa</i> Ruiz & Pav.	P.A.C.L. Assunção 657	INPA	AM	S
	<i>Sorocea guilleminiana</i> Gaud.	J.E.L.S. Ribeiro 1530	INPA	AM	S
	<i>Sorocea muriculata</i> Miq. ssp. <i>muriculata</i>	C.A. Sothers 569	INPA	AM	S
Moreae					
	<i>Broussonetia papyrifera</i> (L.) L'Hér. ex Vent.				AF501602
	<i>Maclura cochinchinensis</i> (Loureiro) Corner				AF501607
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	J.E.L.S. Ribeiro 2537	UEC	SP	F
	<i>Morus alba</i>				AF501608
	<i>Streblus pendulinis</i> (Endl.) F.v.M.				AF501609
Dorstenieae					
	<i>Brosimum alicastrum</i> Swartz				AF501601
	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	P.A.C.L. Assunção 539	INPA	AM	S
	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	J.E.L.S. Ribeiro 1664	INPA	AM	S
	<i>Brosimum utile</i> ssp. <i>ovatifolium</i> (Ducke) C.C. Berg	J.E.L.S. Ribeiro 1522	INPA	AM	S
	<i>Dorstenia birta</i> Desv.	J.E.L.S. Ribeiro 2540	UEC	SP	F
	<i>Dorstenia mannii</i>				AF501604
	<i>Helianthostylis sprucei</i> Baill.	J.E.L.S. Ribeiro 1531	INPA	AM	S
	<i>Trymatococcus amazonicus</i> Poepp. & Endl.	J.E.L.S. Ribeiro 1931	INPA	AM	S
Castilleae					
	<i>Castilla elastica</i> Sessé				AF501603

FAMÍLIA/TRIBO	Espécie	Material testemunho	Herbário	Local de coleta	Fonte
	<i>Helicostylis tomentosa</i> (Planch. & Endl.) Rusby	J.E.L.S. Ribeiro 1538	INPA	AM	S
	<i>Helicostylis turbinata</i> C.C. Berg	J.E.L.S. Ribeiro 1849	INPA	AM	S
	<i>Maquira calophylla</i> (Planch. & Endl.) C.C. Berg	J.E.L.S. Ribeiro 1762	INPA	AM	S
	<i>Maquira guianensis</i> Aubl. ssp. <i>guianensis</i>	J.E.L.S. Ribeiro 1543	INPA	AM	S
	<i>Maquira sclerophylla</i> (Ducke) C.C. Berg	J.E.L.S. Ribeiro 1839	INPA	AM	S
	<i>Naucleopsis caloneura</i> (Huber) Ducke	J.E.L.S. Ribeiro 1741	INPA	AM	S
	<i>Naucleopsis stipularis</i> Ducke	J.E.L.S. Ribeiro 1741	INPA	AM	S
	<i>Naucleopsis ternstroemiiflora</i> (Hildbr.) C.C. Berg	A. Vicentini 727	INPA	AM	S
	<i>Naucleopsis ulei</i> ssp. <i>amara</i> (Ducke) C.C. Berg	J.E.L.S. Ribeiro 1964	INPA	AM	S
	<i>Perebea mollis</i> (Planch. & Endl.) Huber ssp. <i>mollis</i>	J.E.L.S. Ribeiro 1540	INPA	AM	S
	<i>Pseudolmedia laevigata</i> Trécul	P.A.C.L. Assunção 663	INPA	AM	S
	<i>Pseudolmedia laevis</i> Trécul	P.A.C.L. Assunção 570	INPA	AM	S
Ficeae					
	<i>Ficus benjamina</i>				AF501605
	<i>Ficus cf. enormis</i> (Mart. Ex Miq.) Miq.	J.E.L.S. Ribeiro 2534	UEC	SP	F
	<i>Ficus crocata</i> (Miq.) Miq.	J.E.L.S. Ribeiro 1985	UEC	SP	S
	<i>Ficus maxima</i> Miller	J.E.L.S. Ribeiro 1819	INPA	AM	S
	<i>Ficus pumila</i> L.				AF501606

ANEXO II. Espécimes de Moraceae e do grupo externo examinados para o levantamento de caracteres morfológicos.

Ampelocera edentula Kuhl

Amazonas, Manaus, Ribeiro, J.E.L.S., (INPA); 7/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 557 (INPA 191621).

Brosimum guianense (Aubl.) Huber

Amazonas, Manaus 2/1995, Vicentini, A. *et al.* 872 (INPA 183621); 7/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 539 (INPA 191146); 11/1997, Sothers, C.A. *et al.* 1042 (INPA 192573); 11/1994, Nascimento, J.R. *et al.* 666 (INPA 183526); 9/1995, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1705 (INPA 183566).

Brosimum lactescens (S.Moore) C.C.Berg.

Amazonas, Manaus, 10/1997, Souza, M.A.D. de *et al.* 441, (INPA 191480); 8/1995, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1664, (INPA 183563); 9/1997, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1913, (INPA 191473).

Brosimum utile (H.B.K.) Pittier ssp. *ovatifolium* (Ducke) C.C. Berg

Amazonas, Manaus, 6/1994, Vicentini, A. *et al.* 588, (INPA 183612); 12/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 731, (INPA 191464); 7/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 551, (INPA 191147); 11/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1492, (INPA 183548); 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1522, (INPA 183549).

Clarisia ilicifolia (Spreng.) Lanj. & Rosseb.

Amazonas, Manaus, 11/1994, Assunção, P.A.C.L. 62, (INPA 183499); 9/1995, Costa, M.A.S. *et al.* 360 (INPA 183516); 11/1995, Costa, M.A.S. *et al.* 427, (INPA 183518); 7/1997, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1903, (INPA 191150).

Clarisia racemosa Ruiz & Pav.

Amazonas, Manaus, 2/1995, Assunção, P.A.C.L. 181, (INPA 183508); 9/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 657, (INPA 191457); 10/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 690, (INPA 191459); 12/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 753, (INPA 192567).

Dorstenia hirta Desv.

São Paulo, Ubatuba, Ribeiro, J.E.L.S. 2540, (UEC); 8/1995, Ilha Bela, Rapini, A. *et al.* 40 (UEC).

Ficus crocata (Miq.) Miq.

São Paulo, Tupã, Ribeiro, J.E.L.S. 1985 (UEC)

Ficus maxima Miller

Amazonas, Manaus, 10/1994, Sothers, C.A. 205, (INPA 183583); 4/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1819, (INPA 190053).

Helianthostylis sprucei Baill

Amazonas, Manaus, 11/1993, Vicentini, A. *et al.* 375, (INPA 183606); 3/1994, Vicentini, A. *et al.* 452, (INPA 183610); 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1531, (INPA 183552); 9/1997, Martins, L.H.P. *et al.* 46, (INPA 191469); 9/1997, Souza, M.A.D. de 422, (INPA 191479); 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1545, (INPA 183559); 12/1994, Nascimento, J.R. *et al.* 698, (INPA 183528); 9/1995, Sothers, C.A. *et al.* 570, (INPA 183596); 10/1995, Leme, C.D. 83, (INPA 181021).

Helicostylis tomentosa (Planch. & Endl.) Rusby

Amazonas, Manaus, 11/1993, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1191, (INPA 183535); 12/1993, Vicentini, A. *et al.* 383, (INPA 183607); 3/1994, Vicentini, A. *et al.* 420, (INPA 183609); 11/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1865, (INPA 190061); 1/1995, Assunção, P.A.C.L. 135, (INPA 183505); 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1538, (INPA 183554); 1/1997, Assunção, P.A.C.L. 456, (INPA 190051); 11/1997, Sothers, C.A. *et al.* 1040, (INPA 192571); 10/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 694, (INPA 191460); 1/1995, Nascimento, J.R. 706, (INPA 183529); 12/1996, Ribeiro, J.E.L.S. 1867, (INPA 190062); 1/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 447.

Helicostylis turbinata C.C.Berg

Amazonas, Manaus, 11/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1850, (INPA 190058); 11/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1849, (INPA 190057); 12/1997, Sothers, C.A. *et al.* 1077, (INPA 192574); 3/1998, Mesquita, M.R. *et al.* 29, (INPA 192569).

Maclura tinctoria (L.) Steudel ssp. *tinctoria*

Amazonas, Manaus, 7/1997, Assunção, P.A.C.L. 573, (INPA 191647); **São Paulo**, Campinas, Ribeiro, J.E.L.S. 2537, (UEC); 6/1994, Barreto, K.D. *et al.* 2587, (UEC); 11/1994, Kinoshita, L.S. *et al.* 94-137, (UEC).

Maquira calophylla (Planch. & Endl.) C.C.Berg

Amazonas, Manaus, 12/1993, Vicentini, A. 399, (INPA 183608); 11/1995, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1762, (INPA 183570); 11/1997, Sothers, C.A. *et al.* 1041, (INPA 192572).

Maquira guianensis Aubl.

Amazonas, Manaus, 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1543, (INPA 183557); 1/1996, Sothers, C.A. *et al.* 749, (INPA 183600).

Maquira sclerophylla (Ducke) C.C.Berg

Amazonas, Manaus, 6/1993, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 798, (INPA 183533); 10/1994, Assunção, P.A.C.L. 57, (INPA 183498); 7/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 566, (INPA 191148); 10/1994, Costa, M.A.S. *et al.* 23, (INPA 183515); 8/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1839, (INPA 190056).

Naucleopsis caloneura (Huber) Ducke

Amazonas, Manaus, 3/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1231, (INPA 183538); 10/1995, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1741, (INPA 183568).

Naucleopsis stipularis Ducke

Amazonas, Manaus, 1/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1796, (INPA 183574); 2/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1800, (INPA 183576); 4/1996, Sothers, C.A. *et al.* 850, (INPA 190064).

Naucleopsis ternstroemiiflora (Hildbr.) C.C.Berg

Amazonas, Manaus, 8/1994, Sothers, C.A. 121, (INPA 183579); 10/1994, Vicentini, A. *et al.* 727, (INPA 183617); 8/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 620, (INPA 191455).

Naucleopsis ulei (Warburg) Ducke ssp. *amara* (Ducke) C.C. Berg

Amazonas, Manaus, 1/1998, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1964, (INPA 192570).

Perebea mollis (Planch. & Endl.) Huber ssp. *mollis*

Amazonas, Manaus, 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1540, (INPA 183555); 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1544, (INPA 183558); 1/1996, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1797, (INPA 183575).

Pseudolmedia laevigata Trécul

Amazonas, Manaus, 9/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 663, (INPA 191458); 8/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 619, (INPA 191454).

Pseudolmedia laevis (Ruíz & Pavón) Macbr.

Amazonas, Manaus, 8/1994, Sothers, C.A. *et al.* 147, (INPA 183580); 8/1996, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 401, (INPA 190047); 11/1994, Nascimento, J.R. *et al.* 635, (INPA 183525); 7/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 570, (INPA 191149); 8/1997, Assunção, P.A.C.L. *et al.* 621, (INPA 191456).

Sorocea guilleminiana Gaudich.

Amazonas, Manaus, 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1530, (INPA 183551); 12/1994, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1529, (INPA 183550); 12/1994, Vicentini, A. *et al.* 777, (INPA 183618); 9/1995, Souza, M.A.D. de *et al.* 96, (INPA 183603); 11/1995, Vicentini, A. *et al.* 1115, (INPA 183625); 8/1997, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1910, (INPA 191471); 10/1997, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1933, (INPA 191476); 10/1997, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1932, (INPA 191475); 2/1998, Vicentini, A. *et al.* 1242, (INPA 192576).

Sorocea muriculata Miq. ssp. *muriculata*

Amazonas, Manaus, 9/1995, Sothers, C.A. *et al.* 569, (INPA 183595); 9/1995, Sothers, C.A. *et al.* 571, (INPA 183597); 10/1995, Sothers, C.A. *et al.* 600, (INPA 183598); 11/1995, Costa, M.A.S. *et al.* 421, (INPA 183517); 11/1995, Assunção, P.A.C.L. 253, (INPA 183512); 2/1998, Gomes, F.P. *et al.* 22, (INPA 192568).

Trymatococcus amazonicus Poepp. & Endl.

Amazonas, Manaus, 3/1995, Sothers, C.A. *et al.* 384, (INPA 183590); 10/1997, Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* 1931, (INPA 191474); 9/1994, Vicentini, A. *et al.* 708, (INPA 183615); 12/1994, Assunção, P.A.C.L. 99, (INPA 183501), 2/1995, Sothers, C.A. *et al.* 306, (INPA 183589); 10/1994, Costa, M.A.S. *et al.* 03, (INPA 183514); 12/1995, Nascimento, J.R. *et al.* 689, (INPA 183527); 2/1995, Nascimento, J.R. *et al.* 749, (INPA 183530); 9/1995, Vicentini, A. *et al.* 1051, (INPA 183622); 9/1995, Souza, M.A.D. de *et al.* 106, (INPA 183604).

ANEXO III. Caracteres e estados levantados para a análise cladística.

1. Hábito: **0.**Lenhoso; **1.**Herbáceo.
2. Estípula: **0.**Unida; **1.**Livre
3. Estípula amplexicaule: **0.**Presente; **1.**Ausente.
4. Tipo de exsudados: **0.**Muscilaginoso; **1.**Aquoso; **2.**Leitoso.
5. Laticíferos: **0.**Presente; **1.**Ausente.
6. Local de ocorrência dos laticíferos: **0.**Somente na folha; **1.**Por toda a planta.
7. Cor do látex: **0.**Castanho; **1.**Rosado; **2.**Branco; **3.**Amarelo.
8. Inserção do pecíolo na lâmina: **0.**Central; **1.**Basal.
9. Espinhos: **0.**Ausente; **1.**Presente.
10. Glândulas globosas a elipsóides com conteúdo amarelo nas flores e/ou brácteas interflorais: **0.**Ausentes; **1.**Presentes.
11. Sexualidade das flores: **0.**Unissexuadas; **1.**Unissexuadas e Bissexuadas.
12. Tépalas na flor estaminada: **0.**Presente; **1.**Ausente.
13. Fusão das tépalas na flor estaminada: **0.**Unidas; **1.**Livres.
14. Grau de fusão das tépalas na flor estaminada: **0.**Total; **1.**Parcial (Unidas na base).
15. Tépalas na flor pistilada: **0.**Presente; **1.**Ausente.
16. Fusão das tépalas na flor pistilada: **0.**Unidas; **1.**Livres.
17. Grau de fusão das tépalas na flor pistilada: **0.**Total; **1.**Parcial (Unidas na base).
18. Caracterização da sexualidade das inflorescência: **0.**Unissexuada; **1.**Bissexuada.
19. Forma da inflorescência bissexuada: **0.**Dicasial; **1.**Globosa; **2.**Discóide, Turbinada ou Hemisférica; **3.**Sicônio.
20. Presença de brácteas interflorais na inflorescência bissexuada: **0.**Presentes; **1.**Ausentes.
21. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência bissexuada: **0.**Simples; **1.**Peltadas.
22. Flores pistiladas imersas no receptáculo da inflorescência bissexuada **0.** Sim; **1.** Não.
23. Flores estaminadas imersas no receptáculo da inflorescência bissexuada **0.** Não; **1.** Sim.
24. Coesão entre flores estaminadas na inflorescência bissexuada: **0.**Livres;
1.Unidas na base.
25. Brácteas externas ao receptáculo da inflorescência bissexuada: **0.**Ausentes,
1.Presentes.
26. Brácteas externas imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada
0.Sim; **1.**Não.

27. Disposição das brácteas externas não imbricadas no receptáculo da inflorescência bissexuada: **0**. Dispersas; **1**. Formando 2-3 fileiras marginais.
28. Forma da inflorescência estaminada: **0**. Espiciforme ou racemosa; **1**. Sicônio; **2**. Globosa, elíptica a clavada; **3**. Capitada ou flabelada.
29. Inflorescência estaminada: **0**. Pedunculada; **1**. Séssil
30. Brácteas externas no receptáculo da inflorescência estaminada: **0**. Ausentes, **1**. Presentes.
31. Bráctea interfloral na inflorescência estaminada: **0**. Ausentes; **1**. Presentes.
32. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência estaminada: **0**. Simples; **1**. Peltada, subpeltada a clavada.
33. Brácteas involucrais petalóides na inflorescência estaminada: **0**. Ausentes; **1**. Presentes.
34. Coesão entre flores estaminadas na inflorescência estaminada: **0**. Livres; **1**. Unidas basalmente.
35. Flores estaminadas imersas no receptáculo da inflorescência estaminada: **0**. Não imersas; **1**. Imersas.
36. Filetes na flor estaminada: **0**. Livres; **1**. Unidos na base.
37. Forma dos filetes: **0**. Retos; **1**. Flexionados.
38. Abertura das anteras na flor estaminada: **0**. Normal; **1**. Explosiva.
39. Pistilódio na flor estaminada: **0**. Ausente; **1**. Presente.
40. Forma do pistilódio: **0**. Filiforme, subulado ou cônico; **1**. Colunar-quadrado.
41. Forma da inflorescência pistilada: **0**. Espiciforme ou racemosa, **1**. Sicônio; **2**. Globosa; **3**. Capitada ou turbinada.
42. Inflorescência pistilada: **0**. Pedunculada; **1**. Séssil.
43. Brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada **0**. Ausentes; **1**. Presentes.
44. Brácteas interflorais na inflorescência pistilada: **0**. Ausentes; **1**. Presentes.
45. Tipo de bráctea interfloral na inflorescência pistilada: **0**. Simples; **1**. Peltadas a subclavadas.
46. Coesão entre flores pistiladas na inflorescência pistilada: **0**. Unidas; **1**. Livres.
47. Grau de coesão entre flores pistiladas na inflorescência pistilada **0**. Apenas

- no ápice; **1.**Apenas na base; **2.**Totalmente unidas.
48. Flores pistiladas imersas na inflorescência pistilada: **0.**Não; **1.**Sim.
49. Grau de imersão no receptáculo das flores pistiladas na inflorescência pistilada: **0.**Apenas o ovário; **1.**Totalmente imersas.
50. Fusão do perianto ao ovário na inflorescência pistiladas: **0.**Livre; **1.**Unido.
51. Grau de fusão do ovário ao perianto na inflorescência pistilada: **0.**Totalmente unido ao perianto; **1.**Unido basalmente ao perianto.
52. Número de ramos do estilete: **0.**1; **1.**2.
53. Posição do estilete: **0.**Apical; **1.**Lateral a sublateral.
54. Forma dos ramos do estilete na flor pistilada: **0.** Iguais; **1.** Desiguais.
55. Posição do óvulo: **0.**Basal; **1.**Apical e pêndulo a subapical.
56. Frutos múltiplos: **0.**Presente; **1.**Ausente.
57. Região carnosa e/ou vistosa do fruto: **0.**Perianto; **1.**Mesocarpo e exocarpo; **2.**Receptáculo; **3.**Perianto+epiderme externa do ovário; **4.**Epiderme externa do ovário; **5.**Perianto+pedicelo+ráquis; **6.**Receptáculo, perianto e brácteas interflorais.
58. Tamanho da semente: **0.**Microsperma; **1.**Macrosperma.
59. Presença de endosperma: **0.**Presente; **1.**Ausente.
60. Tipo de cotilédones: **0.**Iguais; **1.**Desiguais.
61. Sistema Reprodutivo: **0.**Dióico; **1.**Andromonóico; **2.** Androdioico; **3.**Monóico.
-

ANEXO IV. Matriz de caracteres morfológicos e reprodutivos. A=(1,2), B=(0,1)

Caracteres	123456789012345678901234567890123456789012345678901
<i>Cecropia palmata</i>	000000?000000000000????????0000??000000?0000?000?0?00?0000000
<i>Ampelocera edentula</i>	01?11??1001001????1000?0?0????????0000010????????????10011111?1
<i>Ficus crocata</i>	01020121000001001130010010????????000????????????01?1020003
<i>Ficus cf. enormis</i>	01020121000001001130010010????????000????????????01?1020003
<i>Ficus maxima</i>	01020121000001001130010010????????0000????????????1111020003
<i>Ficus benjamina</i>	010201210000??0??130010010????????000????????????01?1020003
<i>Ficus pumila</i>	010201210000??0??0????????10110?00?000?101101?0?0?01?1020000
<i>Brosimum utile</i>	0002012100001?1??1A010100????????000????????????1001121103
<i>Brosimum alicastrum</i>	011201?10001??1??0????????20011?01?000?2001???11??1011121110
<i>Brosimum lactescens</i>	011201310000011??0????????20011?010000?200111?11??1001021110
<i>Brosimum guianense</i>	011201310001011??12010100????????000????????????1001021113
<i>Helianthostylis sprucei</i>	011201010000011??B10B000110??0?????00010????????????1001121102
<i>Trymatococcus amazonicus</i>	011201010000011??120B000110????????00010????????????1001121113
<i>Dorstenia mannii</i>	111201?10000??000121?0010????????0100????????????1001140003
<i>Dorstenia hirta</i>	1112012100001?000121?001111????????0100????????????1001140003
<i>Broussonetia papyrifera</i>	011201?10000010000????????0001???001110200111?0?0?00?1030??0
<i>Morus alba</i>	011201?100001?0010????????000???00011110000?010?0?1001030000
<i>Streblus pendulinus</i>	0?12010100001?0??0????????0001B??0011110001B??0?0?1?011?1?00
<i>Maclura cochinchinensis</i>	011201?11100??0010????????20010??0000102?01B010??0??1030000
<i>Maclura tinctoria</i>	011201011100010010????????00010?00011102001B1?0?B100?1030000
<i>Castilla elastica</i>	000201010001??0000????????301100000000?3110?010?101001001102
<i>Maquira guianensis</i>	011201010000010000????????3010?0000000?3010?1?0?101001001102
<i>Maquira sclerophylla</i>	011201010000010000????????3010?0B00000?3B10?010?101001001102
<i>Maquira calophylla</i>	011201010000010000????????3010?0B01000?3B10?020?101001001100
<i>Pseudolmedia laevis</i>	010201110001??0000????????311100000000?311????0?101001101100
<i>Pseudolmedia laevigata</i>	010201110001??0000????????311100000000?311????0?101001101100

<i>Perebea mollis</i>	010201010000010000????????3010?000?000?3B10?B10?101001001102
<i>Helicostylis turbinata</i>	011201010000010010????????3010?0000000?3010?1?0?111101001102
<i>Helicostylis tomentosa</i>	011201010000010010????????3010?0000000?3B10?1?0?111101001102
<i>Naucleopsis caloneura</i>	0102010100001?0000????????3010?1000000?311100110101001061102
<i>Naucleopsis ternstroemiiflora</i>	0102010100001?0010????????3010?1000000?311100110101001061100
<i>Naucleopsis stipularis</i>	0102010100001?0000????????3010?1000000?311100110101001061100
<i>Naucleopsis ulei</i>	0102010100000101?0????????3010?1100000?311100110101001061102
<i>Batocarpus amazonicus</i>	0112012101001?0000????????0001B?000000?2001B1?0?0?1001001100
<i>Clarisia racemosa</i>	011201210101?0000????????00011?000000?001????0?101001101100
<i>Clarisia ilicifolia</i>	011201010001?0000????????00011?000000?301101?0?111001001100
<i>Artocarpus altilis</i>	010201010000000000????????20011?00?000?20011020?0?00?1061103
<i>Artocarpus heterophyllus</i>	010201010000000000????????20011?00?000?20011020?0?00?1061103
<i>Sorocea guilleminiana</i>	011201010000010000????????0001B?000000?0001B1?0?111001151110
<i>Sorocea muriculata</i>	011201010000010000????????0001B?000000?0001B1?0?111001151110

ANEXO V. Matriz de dados morfológicos e reprodutivos para espécies utilizadas nas análises de Zerega *et al.* (2005). Caracteres: 1. forma dos filetes, 2. deiscência das anteras, 3. presença de brácteas externas no receptáculo da inflorescência pistilada, 4. caracterização da sexualidade das inflorescências e 5. caracterização dos sistemas reprodutivos, foram levantados para os 95 táxons incluídos na análise de Zerega *et al.* (2005). A=(0,1)

Caracteres	12345		
Antiaris_toxicaria	2011?	Cecropia_insignis	1011?
Antiaropsis_decipiens	1011?	Cecropia_obtusifolia	1011?
Artocarpus_altilis	0011?	Cecropia_palmata	1011?
Artocarpus_heterophyllus	0011?	Cecropia_peltata	1011?
Artocarpus_vriesianus	0011?	Celtis_phillipinensis	0011?
Bagassa_guianensis	1011?	Clarisia_biflora	1011?
Batocarpus_amazonicus	1011?	Clarisia_ilicifolia	1011?
Batocarpus_costaricensis	1011?	Coussapoa_latifolia	1011?
Bleekrodea_madagascariensis	01001	Coussapoa_nymphaeifolia	1011?
Boehmeria_nivea	00000	Coussapoa_panamensis	1011?
Brosimum_alicastrum	1011?	Coussapoa_schotii	1011?
Brosimum_guianense	0111?	Coussapoa_villosa	1011?
Brosimum_lactescens	1011?	Debregeasia_longifolia	00000
Brosimum_rubescens	0111?	Dorstenia_choconiana	0101?
Brosimum_utile	0111?	Dostenia_arifolia	0101?
Broussonetia_papyrifera	10001	Fatoua_pilosa	0100?
Cannabis_sativa	1011?	Ficus_asperula	0111?
Castilla_elastica	2011?	Ficus_copiosa	1011?
Castilla_sp.	??11?	Ficus_edelfeltii	0111?
Castilla_ulei	2011?	Ficus_habrophylla	0111?
		Ficus_insipida	0111?

<i>Ficus_racemosa</i>	0111?	<i>Perebea_xanthochyma</i>	2011?
<i>Ficus_variegata</i>	1011?	<i>Pilea_fontana</i>	00000
<i>Ficus_virens</i>	0111?	<i>Poikilospermum_sp.</i>	10010
<i>Ficus_wassa</i>	1011?	<i>Poulsenia_armata</i>	2011?
<i>Helianthostylis_sprucei</i>	2A11?	<i>Pourouma_sp.</i>	1011?
<i>Helicostylis_pedunculata</i>	2011?	<i>Prainea_limpato</i>	0011?
<i>Helicostylis_tomentosa</i>	2011?	<i>Prainea_papuana</i>	0011?
<i>Humulus_lupulus</i>	1011?	<i>Pseudolmedia_laevigata</i>	1011?
<i>Leucosyke_sp.</i>	10000	<i>Pseudolmedia_laevis</i>	1011?
<i>Maclura_cochinchinensis</i>	10111	<i>Pseudolmedia_macrophylla</i>	1011?
<i>Maclura_pomifera</i>	10001	<i>Pseudolmedia_spuria</i>	1011?
<i>Maclura_tricuspidata</i>	10111	<i>Sorocea_affinis</i>	1011?
<i>Maquira_guianensis</i>	2011?	<i>Sorocea_bonplandii</i>	1011?
<i>Mesogyne_insignis</i>	2011?	<i>Sorocea_briquetii</i>	1011?
<i>Milicia_excelsa</i>	1000?	<i>Sorocea_pubivena</i>	1011?
<i>Morus_alba</i>	10000	<i>Sparattosyce_dioica</i>	1011?
<i>Morus_nigra</i>	10000	<i>Streblus_elongatus</i>	01001
<i>Naucleopsis_caloneura</i>	2011?	<i>Streblus_glaber</i>	10000
<i>Naucleopsis_guianensis</i>	1011?	<i>Streblus_pendulinus</i>	10000
<i>Naucleopsis_krukovii</i>	2011?	<i>Streblus_smithii</i>	10000
<i>Naucleopsis_naga</i>	1011?	<i>Trophis_involucrata</i>	10000
<i>Naucleopsis_ternstroemiiflora</i>	1011?	<i>Trophis_racemosa</i>	10000
<i>Naucleopsis_ulei</i>	2011?	<i>Trophis_scandens</i>	10001
<i>Parartocarpus_venenosus</i>	0011?	<i>Trymatococcus_amazonicus</i>	01111
<i>Perebea_angustifolia</i>	1011?	<i>Trymatococcus_oligandrus</i>	01111
<i>Perebea_guianensis</i>	2011?	<i>Utsetela_neglecta</i>	0111?
<i>Perebea_humilis</i>	??11?		
<i>Perebea_mollis</i>	2011?		

ANEXO VI. Sistemas reprodutivos em Moraceae neotropicais. O sistema de classificação infrafamiliar de Moraceae segue Datwyler & Weiblen (2004); *BIOL. REPRO* = Sistema reprodutivo proposto; *N^o SSP* = Número de espécies conhecidos para o táxon, segundo Berg (2001). O número em parênteses e negrito indica o número de espécies observadas em campo; *BIOL REPRO* = Biologia reprodutiva da espécie. *SEXUAL. INFL* = Sexualidade da inflorescência (para espécies de Castilleae, sexualidade da sinflorescência); *HÁBITO* = forma de vida. D = dióica; M = monóica; A = androdioica; U = infl. unissexuada; B = infl. bissexuada; *Ar* = árvore; *Er* = erva; *Hemi* = hemiepipífita. * Sakai (2001).

TRIBO	BIOL. REPRO.	LITERA TURA	ESPÉCIE		No SSP	SEXUAL. INFL.	HÁBIT O
Moreae							
	D	D	<i>Bagassa</i>	<i>guianensis</i>	1	U	Ar
	D	D	<i>Maclura</i>	spp.	2 (1)	U	Ar
	D?	D raro M	<i>Morus</i>	<i>celtidifolia</i> Kunth	1	U ou B	Ar
	D	D	<i>Morus</i>	<i>insignis</i> Bureau	1	U	Ar
	D	D	<i>Trophis</i>	spp	6	U	Ar
	D	D	<i>Sorocea</i>	spp	14 (3)	U	Ar
Artocarpeae							
	D	D	<i>Batocarpus</i>	spp	3 (1)	U	Ar
	D	D	<i>Clarisia</i>	spp	3 (2)	U	Ar
Dorstenieae							
	M	M	<i>Dorstenia</i>	spp	45 (3)	B	Er
	M	M	<i>Dorstenia</i>	<i>cayapia</i> Vellozo	1	U	Er
	D	D	<i>Brosimum</i>	<i>alicastrum</i> Swartz	1	U	Ar
	D	D	<i>Brosimum</i>	<i>acutifolium</i> Huber	1 (1)	U	Ar
	D	D	<i>Brosimum</i>	<i>lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg	1 (1)	U	Ar

	D	D	<i>Brosimum</i>	<i>costaricanum</i> Liebmann	1	U	Ar
	M	M	<i>Brosimum</i>	<i>guianense</i> (Aubl.) Huber	1 (1)	B	Ar
	M	M	<i>Brosimum</i>	<i>gaidichaudii</i> Trécul	1	B	Ar
	M?	M?	<i>Brosimum</i>	<i>glaziovii</i> Taubert	1	U?	Ar
	M	M	<i>Brosimum</i>	<i>glaucum</i> Taubert	1	B	Ar
	M	M	<i>Brosimum</i>	<i>rubescens</i> Taubert	1 (1)	B ou U	Ar
	D	D	<i>Brosimum</i>	<i>melanopotamicum</i> D	1	U	Ar
	M	M raro D	<i>Brosimum</i>	<i>utile</i> ssp. <i>ovatifolium</i> (Ducke) C.C. Berg	1 (1)	B raro U	Ar
	M	M raro D	<i>Brosimum</i>	<i>longifolium</i> Ducke	1	B raro U	Ar
	D	D	<i>Brosimum</i>	<i>multinervium</i> C.C. Berg	1	U	Ar
	M	M	<i>Brosimum</i>	<i>potabile</i> Ducke	1 (1)	B	Ar
	M	M ou D	<i>Brosimum</i>	<i>parinarioides</i> Ducke ssp. <i>parinarioides</i>	1 (1)	B ou U	Ar
	M	M	<i>Trymatococcus</i>	ssp	2 (1)	B	Ar
	A	A	<i>Helianthostylis</i>	ssp	2 (1)	B e U	Ar
Castilleae							
	D	D	<i>Pseudolmedia</i>	ssp	15 (2)	U	Ar
	A	D ou M	<i>Castilla</i>	<i>elastica</i> Sessé*	1	B e U	Ar
	A	D ou M	<i>Castilla</i>	<i>ulei</i> Warburg	1	B e U	Ar
	D	D	<i>Castilla</i>	<i>tunu</i> Hemsley	1	U	Ar
	A	D raro M	<i>Helicostylis</i>	<i>tomentosa</i> (Poeppig & Endl.) Rusbya	1 (1)	B e U	Ar
	A	D	<i>Helicostylis</i>	<i>scabra</i> (Macbride) C.C. Berg	1 (1)	U	Ar
	A	D ou M	<i>Helicostylis</i>	<i>elegans</i> (Macbride) C.C. Berg	1	B e U	Ar
	A	D ou M	<i>Helicostylis</i>	<i>pedunculata</i> Benoist	1	B e U	Ar
	A	D ou M	<i>Helicostylis</i>	<i>turbinata</i> C.C. Berg	1 (1)	B e U	Ar
	D?	D	<i>Helicostylis</i>	<i>beterotricha</i> Ducke	1	U	Ar
	D	D	<i>Helicostylis</i>	<i>tovarensis</i> (Klotzch & Karsten) C.C. Berg	1	U	Ar
	A	geralment e D	<i>Maquira</i>	<i>guianensis</i> Aubl.	1 (1)	B e U	Ar

	A	D ou M	<i>Maquira</i>	<i>sclerophylla</i> (Ducke) C.C. Berg	1 (1)	B e U	Ar
	D	D	<i>Maquira</i>	<i>calophylla</i> (Poeppig & Endl.) C.C. Berg	1 (1)	U	Ar
	D	D	<i>Maquira</i>	<i>coriacea</i> (Karsten) C.C. Berg	1	U	Ar
	A	?	<i>Nanucleopsis</i>	<i>kruckovii</i> (Standley) C.C. Berg	1	B e U	Ar
	A	?	<i>Nanucleopsis</i>	<i>nlei</i> ssp. <i>amara</i> (Ducke) C.C. Berg	1 (1)	B e U	Ar
	A	?	<i>Nanucleopsis</i>	<i>caloneura</i> (Huber) Ducke	1 (1)	U	Ar
	?	?	<i>Nanucleopsis</i>	<i>jamariensis</i> C.C. Berg	1	U	Ar
	D	?	<i>Nanucleopsis</i>	<i>ssp</i>	18 (1)	U	Ar
	A	D	<i>Perebea</i>	<i>guianensis</i> Aubl.	1	U	Ar
	D	D	<i>Perebea</i>	<i>tessmannii</i> Mildbraed	1	U	Ar
	A	D ou M	<i>Perebea</i>	<i>xanthochyma</i> Karsten	1	B e U	Ar
	D	D	<i>Perebea</i>	<i>angustifolia</i> (Poeppig & Endl.) C.C. Berg	1	U	Ar
	D	?	<i>Perebea</i>	<i>longepedunculata</i> C.C. Berg	1	U	Ar
	D	?	<i>Perebea</i>	<i>menegae</i> C.C. Berg	1	U	Ar
	M?	M	<i>Perebea</i>	<i>humilis</i> C.C. Berg	1	U	Ar
	A	geralmente D	<i>Perebea</i>	<i>mollis</i> (Poeppig & Endl.) Huber ssp. <i>mollis</i>	1 (1)	B e U	Ar
	A	geralmente D	<i>Perebea</i>	<i>rubra</i> (Trécul) C.C. Berg	1	B e U	Ar
	A	D ou M	<i>Poulsenia</i>	<i>armata</i> (Miq.) Standley	1	B e U	Ar
	?		<i>Poulsenia</i>	sp.	1	?	Ar
Ficeae	M	M	<i>Ficus</i>	subg. <i>Urostigma</i> (Gasparrini) Miq.	100 (8)	B	Hemi
	M	M	<i>Ficus</i>	subg. <i>Pharmacosyceae</i> (Miq.) Miq.	20 (1)	B	Ar
				TOTAL	278 (40)		

Rohwer 1993	Datwyler & Weiblen 2004	Ribeiro & Shepherd 2007
	<i>Streblus s.l.</i> <i>Trophis s.l.</i>	sect. <i>Protostreblus</i> (1) sect. <i>Ampalis</i> (2) <i>Trophis</i> sect. <i>Trophis</i> (3) sect. <i>Echinocarpa</i> (1) sect. <i>Maillardia</i> (2) sect. <i>Calpidochlamys</i> (1) sect. <i>Olmedia</i> (1)
		tribo Maclureae (11) <i>Maclura</i> (11)
tribo Dorstenieae <i>Bosqueiopsis</i> <i>Brosimum</i> <i>Dorstenia</i> <i>Helianthostylis</i> <i>Scyphosyce</i> <i>Trilepisium</i> <i>Trymatococcus</i> <i>Utsetela</i>	tribo Dorstenieae <i>Bosqueiopsis</i> <i>Brosimum</i> <i>Dorstenia</i> <i>Helianthostylis</i> <i>Scyphosyce</i> <i>Trilepisium</i> <i>Trymatococcus</i> <i>Utsetela</i>	tribo Dorstenieae (147) <i>Bleekrodea</i> (3) <i>Bosqueiopsis</i> (1) <i>Brosimum</i> (15) <i>Broussonetia</i> (8) <i>Dorstenia</i> (105) <i>Fatoua</i> (2) <i>Helianthostylis</i> (2) <i>Scyphosyce</i> (2) <i>Streblus</i> sect. <i>Pseudostreblus</i> (1) sect. <i>Streblus</i> (2) sect. <i>Sloetia</i> (1) <i>Trilepisium</i> (1) <i>Trophis</i> sect. <i>Malaisia</i> (1) <i>Trymatococcus</i> (2) <i>Utsetela</i> (1)

Rohwer 1993	Datwyler & Weiblen 2004	Ribeiro & Shepherd 2007
tribo Castilleae <i>Antiaris</i> <i>Castilla</i> <i>Helicostylis</i> <i>Maquira</i> <i>Mesogyne</i> <i>Naucleopsis</i> <i>Perebea</i> <i>Pseudolmedia</i>	tribo Castilleae <i>Antiaris</i> <i>Antiaropsis</i> <i>Castilla</i> <i>Helicostylis</i> <i>Maquira</i> <i>Mesogyne</i> <i>Naucleopsis</i> <i>Perebea</i> <i>Poulsenia</i> <i>Pseudolmedia</i> <i>Sparattosyce</i>	tribo Antiarideae (66) <i>Antiaris</i> (1) <i>Antiaropsis</i> (1) <i>Castilla</i> (3) <i>Helicostylis</i> (7) <i>Maquira</i> (4) <i>Mesogyne</i> (1) <i>Naucleopsis</i> (22) <i>Perebea</i> (9) <i>Poulsenia</i> (2) <i>Pseudolmedia</i> (15) <i>Sparattosyce</i> (1)
tribo Ficeae <i>Ficus</i>	tribo Ficeae <i>Ficus</i>	tribo Ficeae (750) <i>Ficus</i> (ca. 750)