

## ONTOGENIA DOS ESTRATOS PARIETAIS DA ANTERA DE *TABEBUIA PULCHERRIMA* SANDW. (BIGNONIACEAE)<sup>1</sup>

Nelson S. Bittencourt Jr<sup>2</sup>  
Jorge Ernesto de A. Mariath<sup>3</sup>

Recebido em 9/9/96. Aceito em 31/3/97

**RESUMO** — (Ontogenia dos estratos parietais da antera de *Tabebuia pulcherrima* Sandw. (Bignoniaceae)). A ontogenia do tapete e dos demais estratos parietais, bem como o desenvolvimento do estômio e deiscência da antera de *Tabebuia pulcherrima*, foram presentemente estudados. O padrão de formação da parede do androsporângio é do tipo Dicotiledôneo. A camada parietal primária, a camada esporogênica e o tapete interno derivam-se diretamente do meristema fundamental. O tecido esporogênico, em cada androsporângio, visto em secção transversal, organiza-se numa fileira celular em forma de ferradura. O tapete é do tipo secretor e possui origem dual. O tapete interno diferencia-se precocemente em relação ao tapete externo. As duas camadas tapetais são discretamente dimórficas, mas tal dimorfismo é perdido no fim do estágio meiótico do esporângio. O dimorfismo tapetal e a precoce diferenciação do tapete interno são interpretados como expressão de um lapso ontogenético entre as duas camadas. Nas regiões dorso-laterais das tecas desenvolve-se um endotécio multiestratificado com espessamentos anelados ou helicoidais nas paredes celulares. A deiscência é precedida pela degeneração dos tecidos placentóides e ruptura dos septos interesporangiais. Apenas as células epidérmicas dos dois lados do sítio de ruptura do estômio (células estomiais) estão envolvidas com a ruptura do mesmo.

**Palavras-chave:** Bignoniaceae, *Tabebuia*, tapete, deiscência, ontogenia.

**ABSTRACT** — (Ontogeny of the anther parietal layers of *Tabebuia pulcherrima* Sandw. (Bignoniaceae)). The ontogeny of the tapetum and parietal layers, as well as the stomium development and the dehiscence of the anther of *Tabebuia pulcherrima* was studied. The anther wall formation follows the Dicotyledoneous type. The primary parietal layer, the sporogenous tissue, and the inner tapetum are differentiated directly from the ground meristem. The sporogenous tissue, as seen in a transverse section, is organized in one cellular strip with a horseshoe outline. The tapetum is secretory and shows a distinct dual origin. The inner tapetal layer differentiates earlier than the outer. The two tapetal layers are moderately dimorphic. However,

<sup>1</sup> Parte da dissertação de Mestrado do primeiro autor

<sup>2</sup> Centro de Ciências da Saúde, Universidade do Vale do Rio dos Sinos. Av. UNISINOS 950, CEP 93.022-000, São Leopoldo, Rio Grande do Sul, Brasil. Ex-bolsista da CAPES

<sup>3</sup> Departamento de Botânica, UFRGS. Av. Paulo Gama 40, CEP 90.046-900, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. Bolsa de Produtividade, CNPq

even such a dimorphism is lost at the end of the sporangium meiosis. The tapetal dimorphism and the precocious differentiation of the inner tapetum was interpreted as expression of a developmental gap between the two layers. At the four corners of the anther, a multilayered endothecium with annular or spiral fibrous thickenings in their cell walls is formed. The deiscence is preceded by the placentoid tissues degeneration and the rupture of the intersporangial septa. Only the epidermal cell rows, at the two sides of the stomial dehiscing place, are involved in the stomium rupturing.

**Key words:** Bignoniaceae, *Tabebuia*, tapetum, dehiscence, ontogeny

## Introdução

A literatura sobre estudos embriológicos em Bignoniaceae é relativamente escassa. Os aspectos históricos concernentes ao tema presentemente abordado já foram fornecidos por Bittencourt Jr. (1996), no estudo sobre a androsporogênese, o desenvolvimento da parede da antera e do andrófito de *Tabebuia ochracea*. O presente trabalho procura caracterizar a ontogenia do tapete e das demais camadas celulares da parede do androsporângio, bem como o desenvolvimento do estômio e a deiscência da antera de *Tabebuia pulcherrima*, árvore comumente encontrada nas restingas de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul (Sandwith & Hunt 1974; Gentry 1992).

Este trabalho constitui parte da dissertação de mestrado do primeiro autor e representa a continuidade dos estudos morfológicos do gênero, com o intuito de fornecer subsídios à taxonomia da família e esclarecer aspectos ontogenéticos de estruturas reprodutivas, em especial o desenvolvimento do tapete, uma vez que tal estudo no gênero *Tabebuia* tem contribuído com importantes observações sobre o dimorfismo tapetal (Bittencourt Jr. 1996).

## Material e métodos

As coletas foram feitas de agosto a novembro dos anos de 1993 e 1994. Flores e botões florais, em diversos estádios de desenvolvimento, foram coletados de uma árvore silvestre (ICN 106186), e de três cultivadas (ICN 106184, 106185 e 103826), todas localizadas na região metropolitana de Porto Alegre.

O material coletado foi dissecado e fixado em glutaraldeído 2% em tampão fosfato de sódio 1M pH 6,8 (Gabriel 1982), à temperatura ambiente. Após a fixação, o material foi armazenado em etanol 70% e conservado em refrigerador. Após completada a desidratação em série etílica, as peças foram infiltradas em hidroxietilmetacrilato (Historesina — Jung). Os blocos foram seccionados em um micrótomo de guias, marca Leitz, modelo 1400, nas espessuras de 1 a 4  $\mu$ m. Os cortes foram aderidos em lâminas de vidro e submetidos a testes histoquímicos, ou a colorações com azul-de-toluidina (O'Brien & McCully 1981), fucsina-ácida e azul-de-toluidina (O'Brien & McCully 1981), ou azul-de-astra e fucsina básica, adaptada para cortes em historesina, a partir dos métodos de Johansen (1940) e Gerlach (1977).

Foram feitos vários testes histoquímicos utilizando-se: o ácido periódico-schiff

(PAS) para detecção de polissacarídeos insolúveis, após tratamento das secções com bloqueador de aldeídos (O'Brien & McCully 1981); o teste IKI, para amiloplastos (Sass 1940); o teste rápido com sudan IV (Johansen 1940), ou a reação com "sudan black B" (O'Brien & McCully 1981) para detecção de substâncias apolares (lipídios insolúveis); o "coomassie blue" como reagente para compostos protéicos (Southworth 1973); o azul-de-anilina para calose, através do método fluorocromático (Eschrich & Currier 1964).

Elementos do endotécio foram dissociados através do método de Jeffrey (Johansen 1940).

Os registros fotográficos foram realizados em fotomicroscópio Leitz, modelo Dialux 20 EB, com material positivo a cores, Ektachrome 64 ASA, e negativo preto e branco, Kodak T-MAX 100 ASA.

As anteras em seus primeiros estádios de desenvolvimento e no estágio de pré-antese foram examinadas também por microscopia eletrônica de varredura. As peças foram desidratadas com dimetoximetano (Gersterberger & Leins 1978) por aproximadamente 12 horas. O ponto crítico foi feito num aparelho marca Balzers, modelo CPD 030. As peças foram metalizadas em metalizador marca Balzers, modelo SCD 050 e examinadas em um microscópio eletrônico de varredura marca Jeol, série 300.

Para colher observações sobre a sua deiscência, algumas anteras de botões florais recém-coletados e em pré-antese foram cuidadosamente examinadas em estereomicroscópio marca Wild, modelo M7A. Também foram feitos desenhos demonstrando os sucessivos estádios de desenvolvimento e a deiscência da antera, utilizando-se câmara-clara da mesma marca, acoplada ao referido estereomicroscópio.

## Resultados

O androceu, incluso, é didínamo com estaminódio. A antera é tetrasporangiada, diteca e apicefixa. Estômatos são numerosos na porção distal (ápice) da antera, mas apenas nas superfícies dorsal e dorso-lateral das tecas (Fig. 5). Em direção à base da antera, os estômatos se tornam escassos ou totalmente ausentes. Pequenos tricomas glandulares capitados e subsésseis são raramente encontrados no estômio (Fig. 34). A superfície dorsal da teca é totalmente destituída de tricomas glandulares.

No botão floral a antera apresenta tecas contíguas, que se separam amplamente na antese (Fig. 1-o; 4-a,b,c), como é usual em anteras divaricadas. Após a deiscência, as paredes de cada teca se abrem como duas valvas, expondo os grãos de pólen (Fig. 4-c). Os filetes são arqueados, de modo que as anteras divaricadas se posicionam em dois pares adjacentes ao teto do tubo corolino, com as tecas paralelas ao eixo floral (Fig. 2 e 3) e o lado côncavo das valvas voltado para baixo.

A ontogenia dos estames inicia-se em botões florais com, aproximadamente, 0,5mm compr. Embora na maturidade da flor os estames sejam basalmente epipétalos, os últimos surgem como protuberâncias de contorno elíptico na superfície receptacular, entre os lobos emergentes da corola e uma protuberância central, destinada a formação do gineceu (Fig. 6). O estaminódio (Eno) e os dois estames postero-laterais

(Epl) emergem mais cedo que os estames antero-laterais (Eal), não obstante os volumes dos estames se igualem, num estágio um pouco mais adiantado (Fig. 7).

O início da ontogenia das anteras acontece em botões florais ainda muito pequenos, que se dispõem de forma muito compactada nas panículas. Os estames e carpelos são ainda muito frágeis, dificilmente resistindo à manipulação durante a dissecação. Portanto, para obter secções dos primórdios de anteras em tais estádios, foi necessário fixar peças maiores, o que dificultou a penetração do fixador, ocasionando a coagulação de substâncias do protoplasma celular, especialmente no núcleo. (Fig. 9-12). Estas alterações, no entanto, não prejudicaram em maior extensão a interpretação dos resultados.

No estágio mostrado nas figuras 1-a e 6, a secção transversal mediana da antera revela uma estrutura meristemática parcialmente diferenciada, constituída de protoderme uniestratificada revestindo um meristema fundamental e células procambiais, menores e com citoplasma denso, centralmente posicionadas (Fig. 9). As células da protoderme se multiplicam apenas por divisões anticlinais. No meristema fundamental, divisões anticlinais, periclinais e oblíquas se processam, inclusive no estrato subepidérmico. Observa-se o início da expansão vacuolar de células do lado dorsal do meristema fundamental.

Num estágio subsequente, a antera passa a ser bilobada (Fig. 1-b e 7). Nesse estágio a vacuolação já se processa em todo o meristema fundamental (diferenciação do conectivo), salvo na camada subepidérmica do lado ventral (lobos) da antera (Fig. 10). Esta distingue-se das demais também pela densidade citoplasmática de suas células. Há um gradiente de vacuolação das células subjacentes ao estrato subepidérmico, em direção aos estratos mais profundos.

No botão floral com cerca de 1,5mm de compr. observa-se o aparecimento de uma fissura longitudinal mediana em cada um dos lobos da antera (Fig. 1-c e 8), que desenvolver-se-á como o futuro estômio de cada teca. Nesse estágio, o estrato subepidérmico dos lobos e as camadas subjacentes (Fig. 11) permanecem com as mesmas características histológicas já citadas para o estágio bilobado. O estrato subepidérmico expande-se consideravelmente por divisões anticlinais, mas continua a acrescentar células aos estratos mais profundos por divisões periclinais ou oblíquas (Fig. 12).

Os quatro lobos da antera, correspondendo aos quatro futuros androsporângios, rapidamente se tornam proeminentes (Fig. 13). Alguns plastídios se diferenciam no lado dorsal da antera, em células da epiderme e do conectivo. Coram-se de verde-azulado com o azul-de-toluidina. Nos lobos as células do estrato subepidérmico, sem apresentarem qualquer sinal de diferenciação e cada uma a seu tempo, sofrem divisões periclinal originando a camada parietal primária (CPP), no lado epidérmico, e a camada esporogênica (CE), no lado interno (Fig. 13-15). Este processo é mais acelerado no lado dorsal da antera (Fig. 13 — setas).

Subseqüentemente, o tecido esporogênico, visto em secção transversal, torna-se um estrato celular em formato de ferradura (figura 15). Embora suas células permaneçam com pequenos vacúolos esféricos, tornam-se bastante distintas das células dos

demais tecidos devido à sua crescente densidade citoplasmática. Na CPP, os vacúolos expandem-se moderadamente e se coalescem, assumindo formatos irregulares. Estes vacúolos estão presentes mesmo nas células em mitose (Fig. 16).

Rápida e descontinuamente, a CPP sofre nova divisão periclinal (Fig. 16), originando a camada parietal secundária externa (CPS<sub>1</sub>), voltada para a epiderme, e a camada parietal secundária interna (CPS<sub>2</sub>), adjacente ao lado epidérmico do tecido esporogênico (Fig. 17-19). Não obstante, nas regiões dorso-laterais da teca (Fig. 15 e 17 — asteriscos), divisões sucessivas da CPP resultam em vários estratos celulares. Os núcleos das células esporogênicas se tornam bastante proeminentes e seus nucléolos sofrem considerável expansão (Fig. 18 e 19). As células esporogênicas multiplicam-se copiosamente por divisões anticlinais, mas, com menor frequência, ocorrem também divisões periclinais ou oblíquas.

Após surgir o tecido esporogênico, diferencia-se um tecido placentóide, derivado do meristema fundamental residual mais interno, passando a apresentar células amplamente vacuoladas e com núcleo excêntrico, salvo em um a três estratos subjacentes à camada esporogênica, cujas células permanecem com denso citoplasma, vacúolos pequenos e núcleo central proeminente (Fig. 15). Tais células passam diretamente a funcionar como tapete interno (Tin), ao mesmo tempo em que ocorre a divisão da CPP (Fig. 17-19). Tão logo a camada tapetal interna se organiza, suas células, cada uma a seu próprio tempo, tornam-se binucleadas. As células que contornam as extremidades do androsporângio também se diferenciam em células tapetais.

Plastídios proliferam-se nas células da epiderme, do lado dorsal do conectivo e nas regiões onde as camadas parietais se tornam multiestratificadas. As células destas últimas, tais como as do conectivo, tornam-se amplamente vacuoladas e com núcleo excêntrico. O mesmo acontece com as células da epiderme, ainda que de modo mais lento.

A CPS<sub>1</sub> divide-se periclinamente, dando origem a dois novos estratos parietais, ambos com células de secção retangular (Fig. 20-22). Posteriormente, novas divisões periclinais podem ocorrer aumentando, conforme a região, para até quatro o número de estratos celulares derivados da CPS<sub>1</sub>, especialmente abaixo das células estomiais. As células da CPS<sub>2</sub> raramente sofrem divisões periclinais. A densidade citoplasmática das células da CPS<sub>2</sub> (ou de suas derivadas em contato direto com a camada esporogênica) se intensifica e elas passam a funcionar como tapete externo — Tex (Fig. 20-22). Concomitante à diferenciação deste estrato, células da camada tapetal interna se tornam tetranucleadas. A despeito de ter sido feito o exame de grande número de secções de diversas anteras, figuras de mitose (núcleos em prófase, metáfase, anáfase ou telófase) nunca foram observadas nos ciclos de duplicação nuclear do tapete interno. O tapete interno difere do externo não só pelos aspectos cariológicos, mas também pelo arranjo ligeiramente menos regular das células do primeiro (Fig. 21).

Os mesmos processos de expansão vacuolar e deslocamento nuclear, já citados para outros tecidos, são desencadeados nos estratos parietais acima do tapete externo (Fig. 21 e 22). A vacuolação nas células tapetais é discreta, mas os vacúolos,

inicialmente pequenos e esféricos, se coalescem em vacúolos maiores e irregulares. Plastídios também se desenvolvem nas camadas parietais, bem como no tecido placentóide e nas camadas tapetais, especialmente no tapete externo (Fig. 22). Entretanto, os plastídios do tapete normalmente regridem em estádios subsequentes. No lado dorsal da antera, especialmente no filete, os plastídios tornam-se conspícuos e abundantes (Fig. 23). Alguns amiloplastos desenvolvem-se no lado dorsal do conectivo. As células epidérmicas de ambos os lados do sítio de ruptura do estômio (células estomiais) começam a se alongar anticlinalmente.

Após o botão floral alcançar o comprimento de 3mm, a frequência de divisões nas células esporogênicas diminui, persistindo ainda o seu crescimento em volume como células-mãe dos andrósporos (CMA). Em algumas regiões, especialmente nas extremidades do androsporângio, a camada de CMA apresenta-se com mais de um estrato celular. Pequenos vacúolos esféricos se desenvolvem no protoplasma das CMA, tendendo a se confluir em vacúolos maiores e irregulares, divididos em compartimentos por cordões citoplasmáticos muito tênues (Fig. 24 e 25). Conforme a região do androsporângio examinada, observa-se o início da deposição da parede de calose entre a plasmalema e a parede celular da CMA (Fig. 25).

Na camada tapetal interna ocorrem fusões nucleares originando, subitamente, células tapetais com núcleos grandes, contendo dois ou mais nucléolos (Fig. 24 e 25). A despeito de tais fusões nucleares, as cariocineses aparentemente continuam a se processar nas células tapetais, uma vez que, em estádios mais adiantados, estas células se transformam em cenócitos contendo vários núcleos de diversos tamanhos (Fig. 27).

Pouco antes da meiose, as paredes de calose das CMA se espessam (Fig. 26) e, no núcleo, um ou mais vacúolos nucleolares arredondados e de tamanhos variáveis passam a ser freqüentemente observados. Aparentemente, tais vacúolos podem confluir-se, pois muitas vezes foram observados nucléolos anulares, ou seja, portando conspícuo vacúolo central.

Grãos de amido, inicialmente observados apenas no lado dorsal do conectivo, diferenciam-se também na região entre os androsporângios, na epiderme e nos estratos parietais entre aquela e o tapete externo. No tecido placentóide tais amiloplastos são menores e menos freqüentes. Observa-se maior concentração de amiloplastos nas células somáticas em contato direto com as células tapetais (Fig. 26). No tapete externo, a ocorrência de células binucleadas evidencia o início da mesma seqüência de eventos nucleares observada no tapete interno.

As CMA alcançam o seu volume máximo durante a meiose e tendem a se tornar esféricas. Ocorre regressão do vacuoma das células tapetais e as mesmas atingem o máximo de sua densidade citoplasmática no final da meiose. Nesse estágio, as camadas interna e externa do tapete tornam-se estruturalmente iguais (Fig. 27). O citoplasma das células tapetais muitas vezes se apresenta preenchido por grânulos esféricos, embora os mesmos não tenham reagido com quaisquer dos corantes utilizados.

No estágio de andrósporos livres (Fig. 28), os sacos polínicos enchem-se de fluido locular e começam a se expandir. As camadas tapetais começam a se degenerar,

o que é constatado pela picnose nuclear e pela contração protoplasmática de suas células (Fig. 29 e 30). Estes mesmos sinais de desorganização do tapete foram, entretanto, freqüentemente observados mesmo durante a meiose, quase sempre acompanhados da degeneração de meiócitos ou andrósporos recém-formados.

Numerosos corpúsculos de Ubisch aparecem na superfície tangencial interna do tapete, diferenciando-se, assim, a membrana tapetal (Fig. 30 e 31). As células tapetais se rompem, despejando o seu conteúdo protoplasmático no fluido locular (Fig. 29). Usualmente neste estágio tem início a degeneração do tecido placentóide. Este último, por fim, torna-se uma massa compacta de células esmagadas (Fig. 34, 38 e 39). Entretanto, tal retração do tecido placentóide pode ter início ainda durante o desmembramento das tétrades, ou em estádios mais avançados.

Concomitante à expansão das cavidades dos sacos polínicos, inicia-se a degeneração das camadas parietais entre o tapete externo e a epiderme (Fig. 28, 29 e 34) — sempre dos estratos mais internos para os mais externos —, salvo nos flancos das tecas, onde tais camadas se tornaram multiestratificadas. Nestas regiões, espessamentos helicoidais e anelados lignificados começam a se desenvolver nas paredes celulares dos estratos parietais, diferenciando-se, portanto, em endotécio fibroso multiestratificado (Fig. 37 e 40). Durante a formação dos espessamentos de paredes, os amiloplastos das células do endotécio desaparecem. Espessamentos de paredes semelhantes, embora muito tênues, raramente aparecem também em células parietais ainda intactas, abaixo das células estomiais. Após total degeneração do tapete, a membrana tapetal adere-se junto aos remanescentes de tecidos colapsados da parede do androsporângio (Fig. 33 e 35).

Nas células estomiais ocorre espessamento pectocelulósico e cutinização das paredes periclinais externas e, em menor grau, das anticlinais (Fig. 32-36). A cutícula também se torna espessa, com proeminentes estrias epicuticulares. Já no sítio de ruptura do estômio, as células epidérmicas permanecem pequenas, com paredes e cutícula delgadas (Fig. 32, 33 e 35). As demais células da epiderme, salvo as do lado dorsal de teca, tornam-se papilosas (Fig. 34) e nelas ocorrem ligeiros espessamentos da parede periclinal externa e da cutícula, com o desenvolvimento de estrias epicuticulares.

Com a expansão da cavidade dos sacos polínicos e a degeneração dos tecidos placentóides, o septo interesporangial desintegra-se (Fig. 32-34), formando, em cada teca, uma cavidade única, contendo os grãos polínicos. As células epidérmicas junto à parede locular se degeneram, embora o formato das mesmas permaneça pouco alterado, devido ao espessamento de suas paredes. O estômio permanece vedado apenas pelas células epidérmicas do sítio de ruptura (Fig. 35).

Próximo à antese, as células estomiais gradualmente se desidratam. Isso faz com que estas células sofram deformação no seu lado interno, que se contrai, ao passo que o lado externo, devido aos espessamentos de paredes, resiste. As contrações das células estomiais se somam e o resultado desse processo, no estômio como um todo, é que as duas fileiras de células estomiais, tal como vistas em corte transversal, curvam-se para dentro, forçando a ruptura do estômio (Fig. 36).

Também em secções transversais de anteras deiscuentes observou-se o colapso de células do conectivo, nos limites entre esse tecido e o endotécio (Fig. 38 e 39). Nesse estágio, as células epidérmicas que revestem o endotécio igualmente apresentam sinais de deformação, tornando-se tangencialmente comprimidas (Fig. 39).

## Discussão

A distribuição dos estômatos nas anteras de *T. pulcherrima* é semelhante à das anteras de *T. ochracea* (Bittencourt Jr. 1996). A frequência de estômatos nas anteras está relacionada com a deiscência. Segundo Schmid (1976), a deiscência é essencialmente um processo dessecativo e os estômatos presentes na antera podem ser funcionais — abrir e fechar periodicamente — ou semifuncionais — permanentemente abertos —, podendo assim acelerar a perda de água.

Contrariamente ao observado em *Pyrostegia ignea* (sin. *Pyrostegia venusta*) (Gupta & Nanda 1978a), *Distictella* sp. (Barroso, 1986) e *Tabebuia ochracea* (Bittencourt Jr. 1996), a antera de *T. pulcherrima* não apresenta tricomas glandulares no seu lado dorsal. Entretanto, tricomas glandulares capitados e subsésseis foram raramente observados no estômio da espécie presentemente estudada um reexame de secções transversais seriadas da antera de *T. ochracea* revelou a presença de semelhantes tricomas glandulares estomiais.

A diferenciação dos tecidos somáticos da antera de *Tabebuia pulcherrima* (salvo o tapete) é marcada pela vacuolação de suas células, acompanhada do deslocamento do núcleo para junto à parede celular e subsequente aparecimento de plastídeos no citoplasma. Os primeiros plastídeos que aparecem coram-se de verde-azulado com o azul-de-toluidina. Tratam-se, provavelmente, de cloroplastos, o que pode ser inferido não só pelo padrão de coloração, mas também pela cor ligeiramente esverdeada do lado dorsal da antera em desenvolvimento. Os amiloplastos são os últimos a aparecer. Desta forma, uma típica seqüência de eventos de diferenciação celular pode ser acompanhada em cada tecido, comparável à diferenciação de meristemas apicais de um modo geral, descrita por Buvat (1984).

O desenvolvimento da parede da antera de *Tabebuia pulcherrima* é do tipo Dicotiledôneo, segundo a classificação proposta por Davis (1966). Entretanto, nos exames dos primeiros estádios de desenvolvimento do androsporângio, jamais se observou a organização de uma “camada arquespórica da qual se origina a camada parietal primária e o tecido esporogênico”, como usualmente citado na literatura. Nos estádios iniciais da ontogenia da antera ocorre vacuolação progressiva e centrífuga do meristema fundamental, iniciando-se assim a diferenciação do conectivo. Apenas os primeiros estratos abaixo da protoderme, no lado ventral da antera, permanecem com as características típicas de células meristemáticas, ou seja, o núcleo volumoso, centralmente posicionado, e o citoplasma denso, contendo pequenos vacúolos. Durante a expansão da antera, as divisões celulares diminuem na região parcialmente diferenciada do conectivo. Nos lobos, as células da protoderme multiplicam-se por divisões anticlinais e, abaixo da protoderme, intensa atividade mitótica persiste nas



células remanescentes do meristema fundamental, adicionando células aos estratos mais profundos que se diferenciam como tecido placentóide (conectivo). Num dado momento, cada uma das células adjacentes à protoderme, a seu próprio tempo, sofre uma divisão periclinal, da qual se origina uma célula da camada parietal primária, no lado epidérmico, e uma célula do tecido esporogênico, no lado interno. Antes desta divisão, as células subepidérmicas jamais se tornaram radialmente alongadas ou demonstram qualquer outro sinal de diferenciação. Portanto, do ponto de vista histontogenético, não há formação de uma camada arqueosporica, e as camadas parietal primária e esporogênica originam-se diretamente de células do meristema fundamental, presentes na periferia dos lobos até o estágio tetralobado do primórdio da antera.

A antera de *Tabebuia pulcherrima* desenvolve um endotécio fibroso multiestratificado, restrito às laterais das tecas. O mesmo ocorre com *Pyrostegia ignea* (Gupta & Nanda 1978a), *Tecoma stans* (Gupta & Nanda 1978b) e com *Tabebuia ochracea* (Bittencourt Jr. 1996). Nas angiospermas, quando o desenvolvimento dos estratos parietais da antera é do tipo Dicotiledôneo, normalmente a camada parietal secundária externa sofre uma divisão periclinal, da qual se originam o endotécio e a camada média. Em *Tabebuia*, e, provavelmente, também em outros gêneros de Bignoniaceae que apresentam o mesmo tipo de endotécio, o processo de formação deste tecido é um pouco diferente. O presente estudo demonstrou que a ontogenia do endotécio inicia-se bem cedo, a partir da camada parietal primária. Nas laterais das tecas, a camada parietal primária sofre sucessivas divisões periclinais, originando um tecido multiestratificado. Este, posteriormente, desenvolve os característicos espessamentos de paredes anelados ou espiralados. Fora desta região, as únicas células parietais que desenvolvem semelhantes espessamentos de paredes, mesmo assim, apenas ocasionalmente e de modo menos expressivo, são as que se encontram abaixo das células estomiais — fato também observado em *T. ochracea* (Bittencourt Jr. 1996). Além disso, no caso específico de *T. pulcherrima*, o número de estratos celulares derivados da camada parietal secundária externa, em toda a região compreendida entre as extremidades do androsporângio, varia de dois a quatro, e a discriminação entre “endotécio” e camadas médias seria puramente arbitrária.

Os amiloplastos das células do endotécio são hidrolizados pouco antes ou durante a formação dos espessamentos de paredes. Tal observação indica que os amiloplastos do endotécio provavelmente são utilizados como principal fonte de energia e carboidratos estruturais para a construção dos espessamentos de paredes.

A origem do tapete é dual, derivando-se parcialmente das camadas parietais e parcialmente do tecido subjacente à camada esporogênica. Para os *taxa* nos quais uma origem dual do tapete foi constatada, admite-se que a camada tapetal interna deriva-se do conectivo (Periasamy & Swamy 1964, 1966; Vijayaraghavan & Ratnaparkhi 1973; Gupta & Nanda 1978a, b, c; Mehra & Kulkarni 1985; Chapman 1987; Bittencourt Jr. 1996). Em relação à diferenciação da camada tapetal interna é importante salientar que, após a formação do tecido esporogênico, as células entre o mesmo e a porção mais claramente diferenciada do tecido placentóide permanecem com aspecto meristemático e, após algumas divisões, diferenciam-se diretamente

em células do tapete interno. Portanto, pelo menos ao nível de microscopia óptica, parece mais lógico se admitir que, em *Tabebuia pulcherrima*, a camada tapetal interna deriva-se de remanescentes tardios do meristema fundamental e não exatamente do conectivo. Greilhuber (1974, p. 179) esteve mais próximo desta visão ao referir-se a tal grupo de iniciais do tapete interno como meristema do conectivo. Estudos de microscopia eletrônica de transmissão, visando acompanhar passo a passo e com maior precisão as mudanças na organização do citoplasma, decorrentes do desenvolvimento e diferenciação celular, poderão melhor esclarecer, para esta e outras espécies, até que ponto faz sentido falar em *diferenciação* do meristema fundamental em uma camada arqueosporica, ou de células do *conectivo* (tecido supostamente já diferenciado) em células tapetais.

Uma vez que a camada tapetal interna começa a se organizar concomitantemente à divisão periclinal da camada parietal primária, o início de diferenciação do tapete interno é anterior ao do tapete externo, pois este último resulta diretamente da diferenciação da camada parietal secundária interna. O mesmo fenômeno foi relatado para *Alectra thomsoni* (Vijayaraghavan & Ratnaparkhi 1973), *Pyrostegia ignea* (Gupta & Nanda 1978a), *Tecoma stans* (Gupta & Nanda, 1978b, c), *Heterophragma adenophyllum* (Mehra & Kulkarni 1985) e *Tabebuia ochracea* (Bittencourt Jr. 1996). Não obstante, para Mehra & Kulkarni (1985), em *Tabebuia rosea* ocorre o contrário, ou seja, o tapete externo diferencia-se antes do tapete interno e, em *Millingtonia hortensis*, *Dolichandrone falcata* e *Stereospermum chelonoides*, ambos os tapetes diferenciam-se simultaneamente.

As células do tapete interno tornam-se sucessivamente bi e tetranucleadas, no período pré-meiótico. O mesmo acontece com o tapete externo, a partir do início da meiose. Eventos cariológicos semelhantes e com a mesma periodicidade ocorrem em várias espécies da tribo Pedicularieae, Scrophulariaceae (Greilhuber 1974). Apesar das exaustivas tentativas, figuras de mitose — eucromatina condensada, movimento das cromátides — não foram diretamente observadas nas células tapetais. Entretanto, em angiospermas, células tapetais plurinucleadas só se originam por mitose, nunca por amitose ou fragmentação (Cooper 1933; Greilhuber 1974).

Em *Tabebuia pulcherrima*, os núcleos das células tapetais podem fundir-se após o estágio tetranucleado, embora a ocorrência de células plurinucleadas em estádios subsequentes indique que as cariocineses continuam a ocorrer. Fusões nucleares em células tapetais já foram descritas em outras espécies de Bignoniaceae (Venkatasubban 1945; Ghatak 1956; Mehra & Kulkarni 1985).

Em significativo contraste com outros *taxa*, nos quais a antera, em secção transversal, apresenta o tecido esporogênico em formato de ferradura, inclusive *Tabebuia rosea* (Mehra & Kulkarni 1985) e *T. ochracea* (Bittencourt Jr. 1996), as camadas tapetais interna e externa de *T. pulcherrima* apresentam apenas discreto dimorfismo, expresso nos aspectos cariológicos e no arranjo ligeiramente menos regular das células do tapete interno no período pré-meiótico. Maheshwari (1950) sugeriu que o dimorfismo seria causado por concentrações desiguais de nutrientes num e noutro tapete. Tal interpretação não encontrou suporte nas observações histo-

químicas do tapete de *Tecoma stans* (Gupta & Nanda 1978a, c). Os mesmos autores sugeriram que os meiócitos em desenvolvimento exerceriam algum “efeito de posição” sobre os tecidos que os envolvem, especialmente o tapete.

No final da meiose, o modesto dimorfismo entre as camadas tapetais de *Tabebuia pulcherrima* desaparece e elas passam a apresentar células com vários núcleos de tamanhos variáveis. Embora os métodos de poliploidização das células tapetais não tenham sido presentemente analisados com maior profundidade, baseado nas simples observações de multiplicações e fusões nucleares pode-se dizer que os mesmos eventos cariológicos ocorrentes no tapete interno, no período pré-meiótico, acontecem no tapete externo, no período meiótico. Segundo Vijayaraghavan & Ratnaparkhi (1973, p. 358), em *Alectra thomsoni* o desenvolvimento precoce de células binucleadas junto ao conectivo indica que os fatores que controlam a diferenciação (das células tapetais) aparecem primeiro nas células do conectivo, ou tais células reagem mais rapidamente àqueles fatores. Bittencourt Jr. (1996) salientou que o dimorfismo das camadas tapetais de *T. ochracea* — nesse caso envolvendo também as dimensões das células e seus padrões de vacuolação — deve-se, do ponto de vista morfológico, a uma simples diferença de estádios de desenvolvimento entre os tapetes interno e externo, ou seja, os eventos ontogenéticos do primeiro se repetem, de maneira atrasada, no segundo. A interpretação do dimorfismo tapetal como simples lapso ontogenético entre os tapetes interno e externo adapta-se, de modo bastante coerente, ao precoce início da diferenciação do primeiro e à homogeneidade fisiológica do tecido como um todo. Embora dentre as angiospermas investigadas quanto a ontogenia do tapete, exemplos de tapetes dimórficos não sejam poucos (Boke 1949; Maheshwari 1950; Periasamy & Swamy 1964, 1966; Periasamy & Parameswaran 1965 apud Periasamy & Swamy 1966; Vijayaraghavan & Ratnaparkhi 1973; Gupta & Nanda 1978a, b, c; Mehra & Kulkarni 1985; Bittencourt Jr. 1996), não existem provas de que tal dualidade morfológica esteja relacionada com as funções do tecido (Pacini *et al.* 1985).

Em *Tabebuia rosea* e *T. ochracea* as células do tapete adquirem um vacuoma bipolar antes de se degenerarem, contrastando com padrões de vacuolação encontrados em espécies de outros gêneros de Bignoniaceae (Mehra & Kulkarni 1985; Bittencourt Jr. 1996). Em *T. pulcherrima* o vacuoma das células tapetais permanece inconspícuo e irregular, regredindo no final da meiose. As diferenças entre os padrões de vacuolação das células tapetais acima citadas, entretanto, devem ser avaliadas com cuidado. Primeiro porque as propriedades não-plasmolizante e não-coagulante do fixador empregado no presente estudo conferem resultados microestruturais diferentes dos obtidos com os fixadores utilizados nos trabalhos anteriores. Segundo porque, como enfaticamente salientado por Vasil (1967), durante o período meiótico, o tapete, as CMA e os andrósporos delas derivados são extremamente suscetíveis às alterações do ambiente, mesmo que suaves e relativamente rápidas. O mesmo autor cita que, em casos de degeneração precoce, as células tapetais se tornam mais e mais vacuoladas, como resultado da digestão gradual do citoplasma, e que a ocorrência de anormalidades no tapete e sua degeneração precedem o aborto anormal de grãos de pólen. Conforme Mascarenhas (1975), trabalhos comparativos sobre androsporogênese, em espécies nas

quais ocorre esterilidade citoplasmática do andrófito, têm demonstrado haver um diálogo bioquímico entre as células tapetais e o pólen em desenvolvimento, sendo tal interação especialmente crítica do início do período meiótico, até a dissolução das tétrades. Quando a comunicação normal entre os dois tecidos é de alguma forma perturbada, ocorrem anormalidades no desenvolvimento — que muitas vezes se expressam morfológicamente nas células tapetais —, dando origem a grãos de pólen estéreis.

Nas presentes preparações observou-se, com muita frequência, a degeneração precoce do tapete, associada ao aborto de meiócitos ou das tétrades de andrósporos. Especula-se se tais processos degenerativos não estariam relacionados com fatores que exerceriam controle sobre o número de flores produzidas por um indivíduo, durante a floração. Na maioria das espécies de *Tabebuia* — incluindo *T. pulcherrima* — a floração é caracterizada por produção maciça e explosiva de flores, num curto período durante a estação seca (Gentry 1974a, b). Desde o início de nossas pesquisas sobre *Tabebuia*, tem-se observado que, durante a floração, enorme quantidade de botões florais não chegam a alcançar a maturidade. Os mesmos atrofiam-se num estágio qualquer, o que parece ocorrer especialmente antes do egresso floral. A abscisão pode finalmente suceder-se ou não ao nível pedicelo/receptacular. Por serem mais suscetíveis, os meiócitos ou os andrósporos recém-formados seriam os primeiros tecidos a manifestarem os processos degenerativos inerentes à aborção do botão floral. Não obstante, degenerações das CMA, das tétrades e dos grãos de pólen são também citadas por Johri *et al.* (1992) em *Tecoma stans*. Além disso, não se pode descartar a possibilidade de que tais processos degenerativos sejam engendrados simplesmente devido ao método de fixação.

O tapete permanece junto à parede do androsporângio até a formação dos andrósporos, caráter comum a todas as Bignoniaceae investigadas até então (Ghatak 1956; Gupta & Nanda 1978a, b, c; Mehra & Kulkarni 1985; Bittencourt Jr. 1996), sendo, portanto, do tipo secretor e não do tipo amebóide, como sugerido por Davis (1966) e reafirmado por Pacini *et al.* (1985). Tal como também citado para a maioria das Bignoniaceae estudadas (Gupta & Nanda 1978a, b, c; Mehra & Kulkarni 1985; Bittencourt Jr. 1996), o tapete desenvolve uma distinta membrana tapetal, copiosamente incrustada de corpúsculos de Ubisch. Os corpúsculos de Ubisch são sintetizados pelas próprias células do tapete (Risueño *et al.* 1969) e existem atualmente evidências de sua atividade lítica sobre o citoplasma das células tapetais em degeneração (Herich & Lux 1985).

Observou-se a ruptura de células tapetais após o desmembramento das tétrades, com conseqüente liberação do conteúdo protoplasmático no fluido locular, o que está relacionado com a transferência do "Pollenkitt" e do trifino, do tapete para a superfície dos grãos de pólen (Heslop-Harrison 1968, 1975a, b; Dickinson & Lewis 1973; Pacini *et al.* 1985; Chapman 1987). Uma análise mais detalhada sobre o "Pollenkitt" não foi possível neste trabalho, pois para tal seria necessário pelo menos a pós-fixação do material com tetróxido-de-ósio. Ademais, segundo Heslop-Harrison (1975a), tanto a fração protéica como a lipídica da cobertura dos grãos de pólen são muito móveis e facilmente perdidas durante o processamento, seja para citologia ou microscopia

eletrônica, persistindo não mais que resíduos das mesmas nas cavidades da exina. Sabe-se, no entanto, que o "Pollenkitt" é acumulado em esferossomos ou elaioplastos, que lotam o citoplasma das células tapetais, antes das mesmas degenerarem (Heslop-Harrison 1968; Dickinson & Lewis 1973). Portanto, é provável que os grânulos incolores observados no citoplasma das células do tapete no final da meiose sejam os mesmos esferossomos, cujo conteúdo foi lavado devido ao método de fixação.

A ruptura das células tapetais parece estar associada tanto à expansão da cavidade locular, como à desorganização do tecido placentóide. O processo de desorganização do tecido placentóide nas anteras de *Tabebuia pulcherrima* é idêntico ao observado em *T. ochracea* (Bittencourt Jr. 1996). A retração do tecido placentóide frequentemente não ocorre ao mesmo tempo nos quatro androsporângios de uma mesma antera e não tem momento definido para acontecer, embora seja observada sempre nos estádios finais do desenvolvimento da antera. Tais observações sugerem que o fenômeno está associado com o processo dessecativo que desencadeia a deiscência da antera.

Uma vez que a contração do tecido placentóide é acompanhada da aparente diluição do conteúdo locular, parece provável que, devido à desidratação, num dado momento a pressão osmótica do fluido locular supere a dos fluidos celulares do tecido placentóide, absorvendo-os. Especula-se também se a translocação de fluidos do tecido placentóide para o lóculo poderia provocar mudanças de posição dos grãos de pólen, favorecendo assim uma deposição mais uniforme do "Pollenkitt" e do trifino sobre os mesmos. Estes são pontos a serem esclarecidos em análises futuras.

Algumas vezes o encolhimento do tecido placentóide foi observado muito cedo, durante o desmembramento das tétrades de andrósporos. Isto poderia significar que o processo foi induzido artificialmente, durante a manipulação do material para fixação. Não obstante, secções a mão-livre de anteras próximas à maturidade, imediatamente após coletadas, também revelaram tecidos placentóides contraídos. Portanto, pelo menos próximo à antese, a contração do tecido placentóide é fenômeno natural.

Após a degeneração do tecido placentóide, o septo interesporângial desintegra-se. Keijzer (1987) concluiu que a dissolução do septo se dá por lise enzimática da lamela média, em concordância com os estudos de Woycicki (1924) e outros autores. O importante estudo de Keijzer também demonstrou, com base em observações e análises experimentais, o envolvimento do endotécio e das células epidérmicas na ruptura do estômio e na abertura das paredes locais de *Gasteria verrucosa* e *Lilium hybrida*. Nestas espécies o tecido subepidérmico diferencia-se em endotécio com espessamentos de paredes em "U". Antes da antese, as células da epiderme e as do endotécio sofrem expansão tangencial, osmoticamente guiada pela hidrólise de amiloplastos nelas acumuladas. Uma vez que as bases dos espessamentos em "U" conferem rigidez às paredes periclinais internas das células do endotécio, as dimensões do lado interno de cada parede locular permanecem fixas. Isso faz com que as paredes locais dobrem-se para dentro, forçando o rompimento das delicadas células do sítio de ruptura do estômio. Quando ocorre a antese, as células da epiderme e do endotécio desidratam-se; conseqüentemente, suas paredes contraem-se, mas as paredes espessa-

das das células do endotécio o fazem em menor grau. Desta forma, as paredes loculares dobram-se para fora, expondo os grãos de pólen.

Em *Tabebuia pulcherrima* a ruptura do estômio não envolve a participação do endotécio, mas apenas das células epidérmicas. Durante a ontogenia da antera, as células do sítio de ruptura do estômio permanecem pequenas e com paredes delgadas. Já as fileiras de células epidérmicas de ambos os lados do sítio de ruptura diferenciam-se gradualmente em células estomiais — expressão proposta por Woycicki (1924) para designar o mesmo grupo de células em outras espécies —, anticlinalmente alongadas e com cutícula, parede periclinal externa e parte das anticlinais espessadas. A ruptura do estômio coincide, aproximadamente, com o momento em que a flor se abre. As células estomiais desidratam-se e, como resultado das forças de coesão-adesão entre as moléculas de água e as paredes celulares (Fahn 1990), contraem-se. Não obstante, devido aos espessamentos cuticulares e parietais, as dimensões no lado externo das células estomiais tendem a permanecer fixas. Conseqüentemente, elas dobram-se para dentro, rompendo o estômio.

Células da parede locular subjacentes às células estomiais podem desenvolver tênues espessamentos de paredes helicoidais, embora isso seja raro. O processo de ruptura do estômio é o mesmo, independente da presença ou não de tais espessamentos. O mesmo acontece em *Tabebuia ochracea* e tais observações levam a crer que este endotécio rudimentar, abaixo das células estomiais, é apenas vestigial.

Uma vez que, no lado ventral da teca, as paredes loculares não diferenciam endotécio com espessamentos de paredes celulares, obviamente o mecanismo de abertura das paredes loculares descrito por Keijzer não se adapta à espécie presentemente estudada. Os presentes resultados também não são conclusivos quanto a esse mecanismo. Entretanto, a natureza helicoidal ou anelada dos espessamentos de paredes das células do endotécio descarta a possibilidade dele atuar como o endotécio com espessamentos em "U". Além disso, em anteras deiscentes observou-se que as células do conectivo, adjacentes ao lado interno do endotécio, são esmagadas, obviamente devido ao processo dessecativo. Portanto, pelo menos até certo ponto, o endotécio e a parede locular a ele ancorada são tracionados pela contração do próprio conectivo. Também nas anteras deiscentes, as células epidérmicas que revestem o endotécio às vezes aparentam terem sido espremidas tangencialmente, dando a entender que o próprio endotécio se contrai. Mas sobretudo é importante salientar que tanto o endotécio como o conectivo podem estar envolvidos no movimento de abdução das tecas. Em relação a tal movimento, as presentes observações asseguram que ele é iniciado antes e completado após a antese.

O posicionamento das anteras deiscentes na flor em antese, ou seja, adjacentes ao teto do tubo e com o lado côncavo das paredes loculares — onde se encontram aderidos os grãos de pólen — voltado para baixo, tem importância do ponto de vista da biologia de polinização, pois a polinização em *Tabebuia* é nototrbica. Aspectos sobre a biologia floral de *Tabebuia* e sobre a polinização nototrbica em *Distictella elongata* são fornecidos por Gentry (1974a, b) e Yanagizawa & Gottsberger (1984), respectivamente.

## Referências bibliográficas

- Barroso, G. M. 1986. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. Vol. 3. Viçosa: UFV, Impr. Univ.
- Bitencourt Jr., N. S. 1996. Mirosporogênese e etapas da ontogenia do gametófito masculino de *Tabebuia ochracea* (Cham.) Standley (Bignoniaceae). **Acta Botanica Brasilica** 10(1): 9-23.
- Boke, N. H. 1949. Development of stamens and carpels in *Vinca rosea* L. **American Journal of Botany** 36: 535-549.
- Buvat, R. 1984. **Ontogeny, Cell Differentiation, and Structure of Vascular Plants**. Berlin: Springer-Verlag.
- Chapman, G. P. 1987. The tapetum. **International Review of Cytology** 107: 111-125.
- Cooper, D. C. 1933. Nuclear divisions in the tapetal cells of certain angiosperms. **American Journal of Botany** 20: 358-364.
- Davis, G. L. 1966. **Systematic Embryology of the Angiosperms**. New York: John Wiley & Sons.
- Dickinson, H. G. & Lewis, D. 1973. The formation of the tryphine coating the pollen grains of *Raphanus* and its properties relating to the self-incompatibility system. **Proceedings of the Royal Society B**. 184: 149-165.
- Eschrich, W. & Currier, H. B. 1964. Identification of calose by its dichrome and fluorochrome reactions. **Stain Technology** 39: 303-307.
- Fahn, A. 1990. **Plant Anatomy**. Oxford: Pergamon Press.
- Gabriel, B. L. 1982. **Biological Electron Microscopy**. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Gerlach, D. 1977. **Botanische Mikrotechnik — Eine Einführung**. Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- Ghatak, J. 1956. A contribution to the life history of *Oroxylum indicum* Vent. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences B** 43: 73-83.
- Gentry, A. H. 1974a. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. **Biotropica** 6: 64-68.
- Gentry, A. H. 1974b. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**. 61: 728-759.
- Gentry, A. E. 1992. Bignoniaceae II. Tribe Tecomeae. **Flora Neotropica, Monograph 25, parte 2**. New York: New York Botanical Garden.
- Gersterberger, P. & Leins, P. 1978. Rasterlektronenmikroskopische Untersuchung an Blütenospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). **Berichte der deutschen Botanische Gesellschaft** 91: 381-387.
- Greilhuber, J. 1974. Uncommon karyological features in the tapetum of some Pediculariaceae (Scrophulariaceae). **Caryologia** 27: 167-182.
- Gupta, S. C. & Nanda, K. 1978a. Studies in the Bignoniaceae. I. Ontogeny of dimorphic anther tapetum in *Pyrostegia*. **American Journal of Botany** 65(4): 365-399.
- . 1978b. Studies in the Bignoniaceae. II. Ontogeny of dimorphic anther tapetum in *Tecoma*. **American Journal of Botany** 65(4): 400-405.
- . 1978c. Ontogeny and histochemistry of dimorphic tapetum in *Tecoma stans* anthers. **Bulletin de la Société Botanique de France** 125:
- Herich, R. & Lux, A. 1985. Lytic activity of Ubisch bodies (orbicules). **Cytologia** 50: 563-569.
- Heslop-Harrison, J. 1968. The tapetal origin of pollen coat substances in *Lilium*. **New Phytologist** 67: 779-786.
- Heslop-Harrison, J. 1975a. **The adaptive significance of exine**. In: J. K. Ferguson. & J. Muller, (ed.) The evolutionary significance of exine. Linnean Society Symposium, Series I. p. 27-38.
- Heslop-Harrison, J. 1975b. The physiology of the pollen grain surface. **Proceedings of Royal Society B**. 190: 275-299.
- Johansen, D. A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw-Hill.
- Johri, B. M., Ambegaokar, K. B. & Srivastava, P. S. 1992. **Comparative Embryology of Angiosperms**. Berlin: SpringerVerlag. Vol. 2.
- Keijzer, C. J. 1987. The processes of anther dehiscence and pollen dispersal. I. The opening mechanism of longitudinally dehiscent anthers. **New Phytologist** 105: 487-498.

- Maheshwari, P. 1950. **An Introduction to the Embryology of Angiosperms**. New Dehli: Tata McGraw-Hill.
- Mascarenhas, J. P. 1975. The biochemistry of angiosperm pollen development. **Botanical Review** **41**: 259-314.
- Mehra, K. R. & Kulkarni, A. R. 1985. Embryological studies in Bignoniaceae. **Phytomorphology** **35**(3,4): 239-251.
- O'Brien, T. P. & McCully, M. E. 1981. **The Study of Plant Structure Principles and Selected Methods**. Melbourne: Termarcaphi Pty.
- Pacini, E.; Franchi, G. G. & Hesse, M. 1985. The tapetum: Its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta. **Plant Systematic Evolution** **149**: 155-185.
- Periasamy, K. & Swamy, B. G. L. 1964. Is the microsporangium of angiosperms wall-less? **Current Science** **34**(2,3): 735-738.
- . 1966. Morphology of the anther tapetum of angiosperms. **Current Science** **35**(17): 427-430.
- Risueño, M. C.; Giménez-Martín, G., López-Sáez, J. F. & García, M. I. R. 1969. Origin and development of sporopollenin bodies. **Protoplasma** **67**: 361-374.
- Schmid, R. A. 1976. Filament histology and anther dehiscence. **Botanical Journal of the Linnean Society** **73**: 303-315.
- Sandwith, N. Y. & Hunt, D. R. 1974. Bignoniáceas. **Flora Ilustrada Catarinense**. (Bign.)
- Sass, J. E. 1940. **Elements of Botanical Microtechnique**. New York: McGraw-Hill.
- Southworth, D. 1973. Cytochemical reactivity of pollen walls. **Journal of Histochemistry and Cytochemistry** **21**: 73-80.
- Vasil, I. K. 1967. Physiology and cytology of anther development. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society** **42**: 327-373.
- Venkatasubban, K. R. 1945. Cytological Studies in Bignoniaceae. IV. The cytology of *Dolichandrone reedii* Seem. and allied genera. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences B**. **21**: 77-92.
- Vijayaraghavan, M. R. & Ratnaparkhi, S. 1973. Dual origin and dimorphism of the anther tapetum in *Alectra thomsoni* Hook. **Annals of Botany** **37**: 355-359.
- Woycicki, Z. 1924. Recherches sur la déhiscence des anthères et el rôle du stomium. **Revue Générale de Botanique** **36**: 196-212, 256-258.
- Yanagizawa, Y. & Gottsberger, G. 1984. Competição entre *Distictella elongata* (Bignoniaceae) e *Crotalaria anagyroides* (Fabaceae) com relação as abelhas polinizadoras no cerrado de Botucatu, Estado de São Paulo. **Portugaliae Acta Biologica Série A** **17**: 147-166.



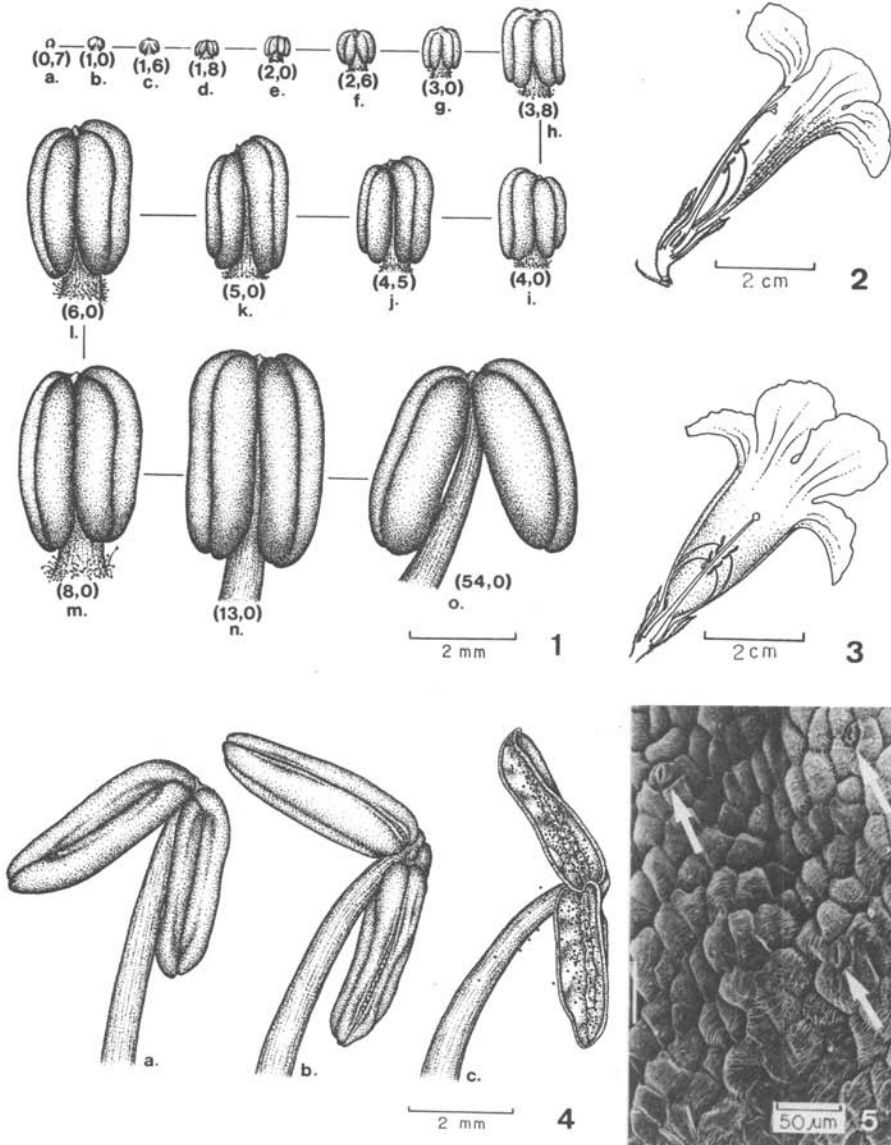
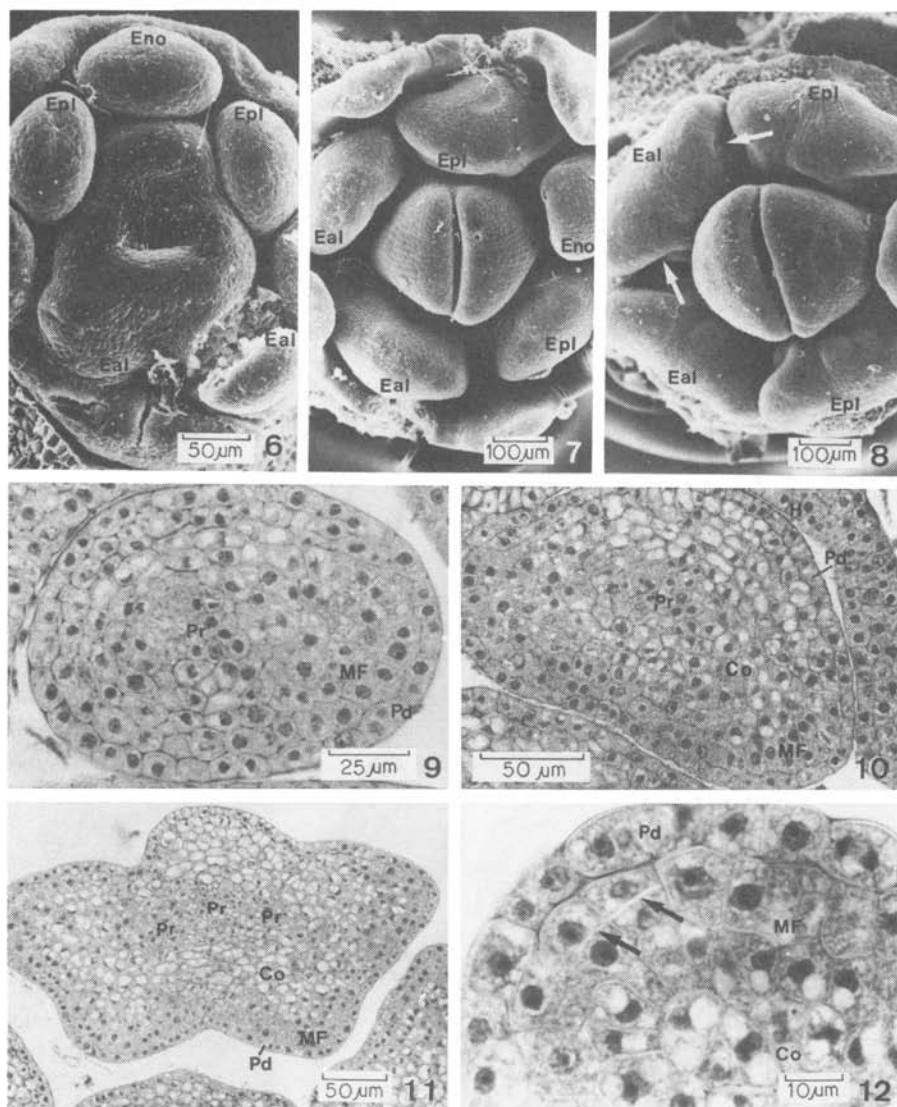
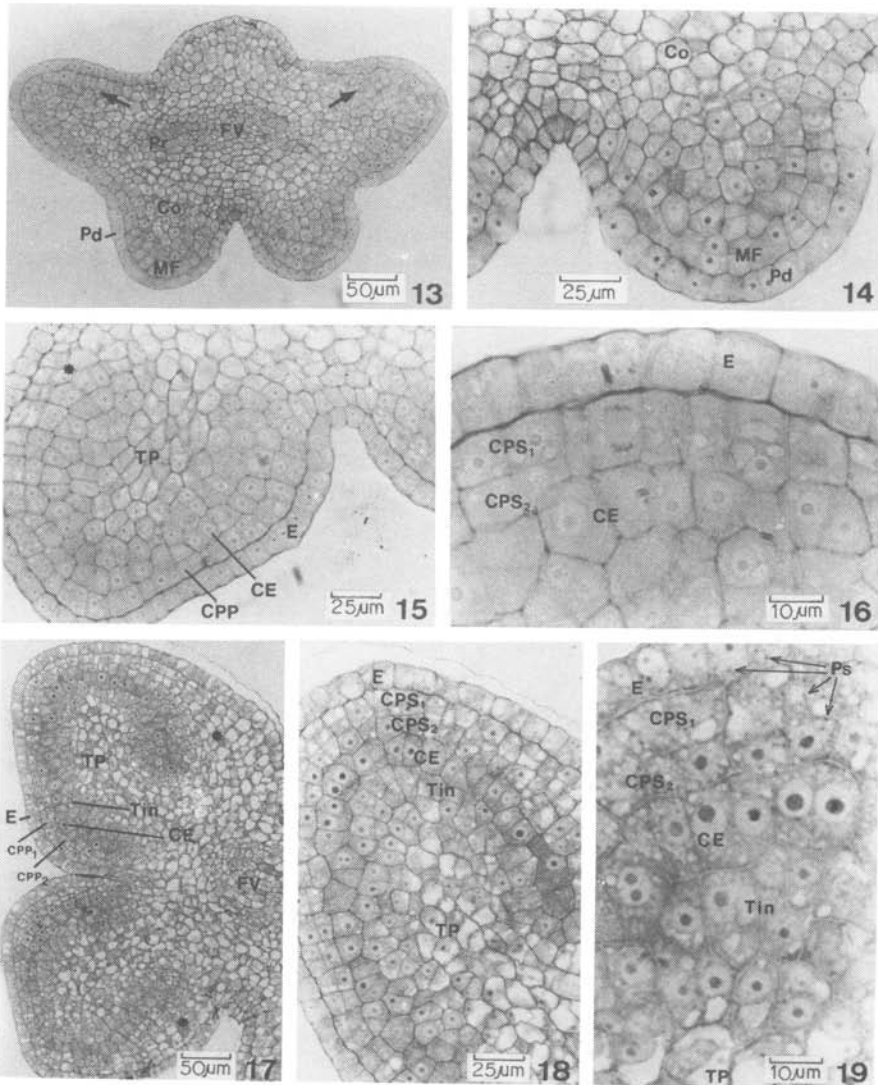


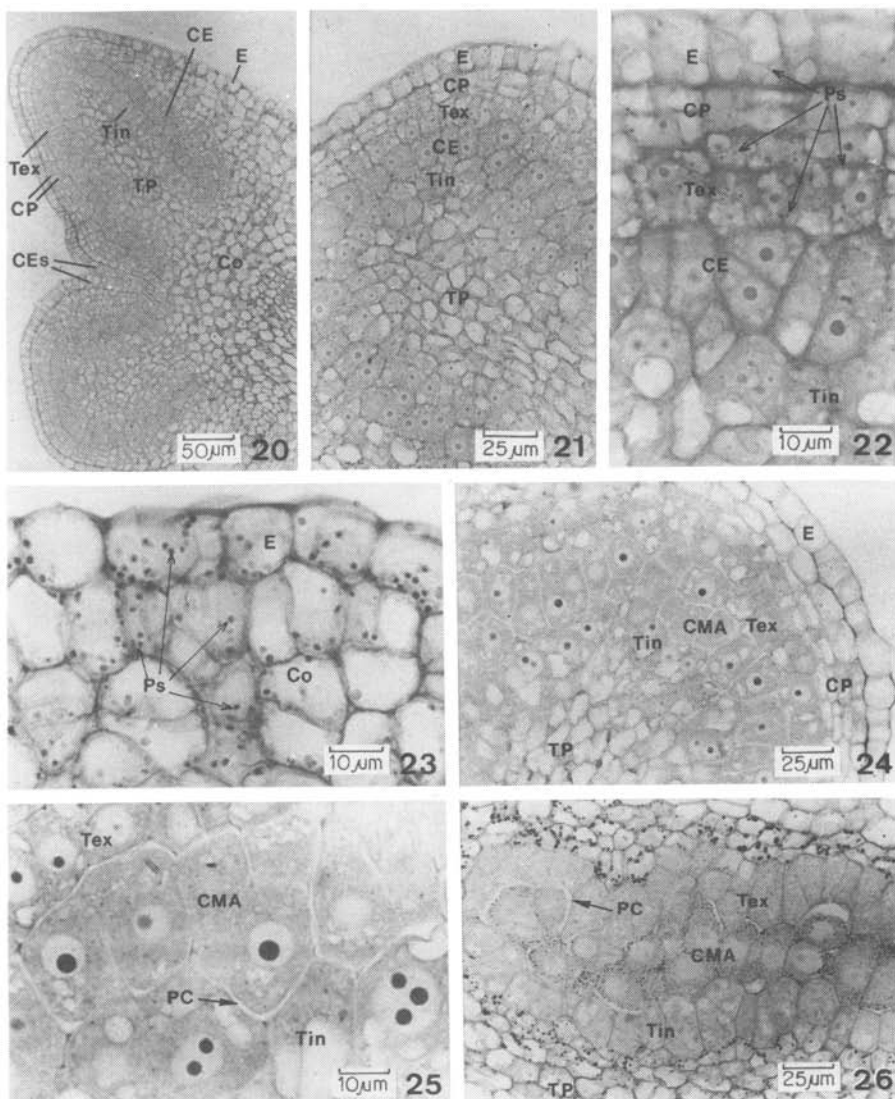
Figura 1: Aspecto morfológico externo de anteras (lado ventral) em sucessivos estágios de desenvolvimento. O número entre parênteses abaixo de cada desenho refere-se ao comprimento (em mm) do respectivo botão floral. Figuras 2 e 3: Secções longitudinais da flor em antese. 2: Perfil. 3: Vista da face interna do lado posterior. Figura 4: Movimento de abdução das tecas e deiscência da antera madura. Figura 5: Eletromicrografia em MEV da superfície dorso-lateral do ápice de uma teca, mostrando a epiderme com estômatos (setas).



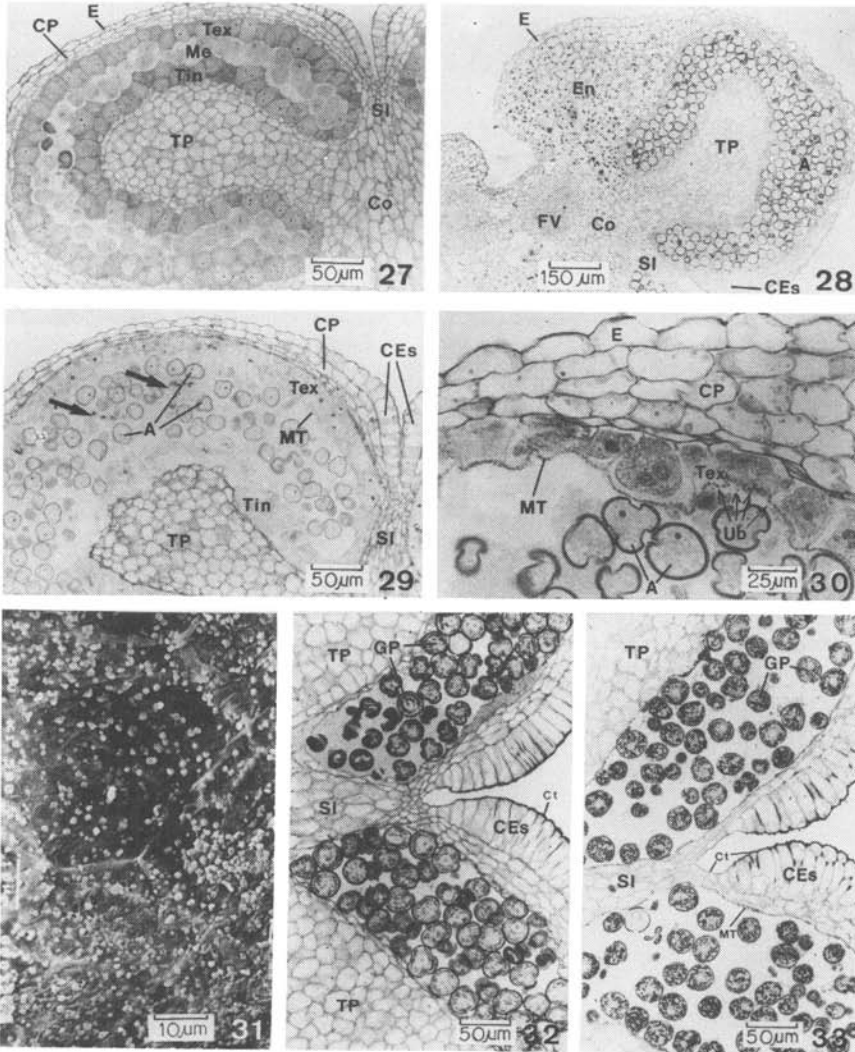
Figuras 6-8: Eletromicrografias em MEV de botões florais com aproximadamente 0,5, 1,0 e 1,5 mm de comprimento. O cálice (6 e 7) ou todo o perianto (8) foram removidos de modo a revelar os primórdios de estames e carpelos. As setas na figura 8 indicam as fissuras nos lobos de uma das anteras (ver texto). Figuras 9-12: Secções transversais de anteras em sucessivos estágios de desenvolvimento. 9: Mesmo estágio das figuras 1-a e 6. 10: Estágio bilobado (mesmo estágio das figuras 1-b e 7). 11 e 12: estágio tetralobado (mesmo estágio das figuras 1-c e 8). As setas na figura 12 indicam formações de paredes após divisões periclinais de células da camada subepidérmica. Co - conectivo; Eal - estames antero-laterais; Eno - estaminódio; Epl - estames póstero-laterais; MF - meristema fundamental; Pd - protoderme; Pr - procâmbio.



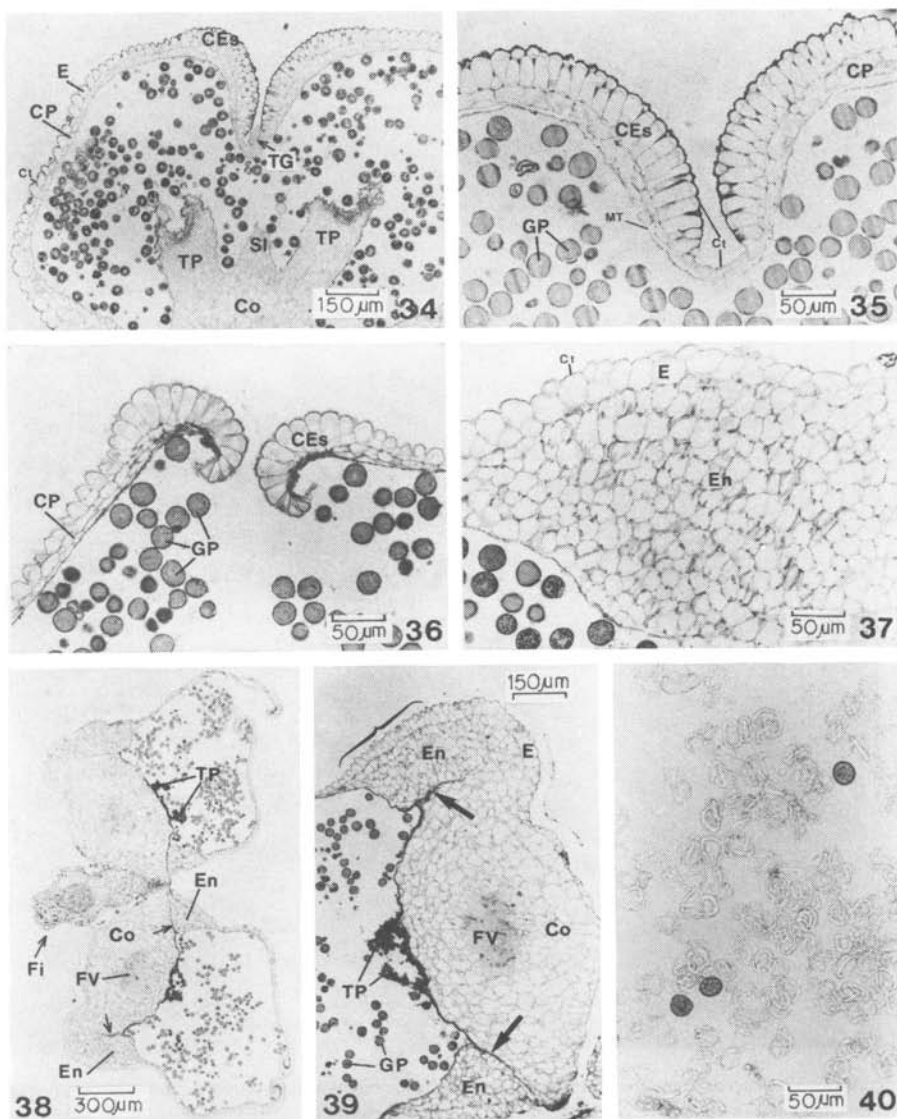
Figuras 13-19: Seções transversais de anteras em sucessivos estágios de desenvolvimento. 13: Mesmo estágio da figura 1-d. As setas indicam regiões onde já se pode distinguir a camada parietal primária e a camada esporogênica. 14: Um dos lobos ventrais do corte anterior, em maior aumento. 15: Androsporângio após a formação das camadas parietal primária e esporogênica (mesmo estágio da figura 1-e). 16: Mitoses de células da CPP. 17-19: Antera após a formação das camadas parietais secundárias. 17: Teca. 18: Androsporângio. 19 Detalhe da estratificação celular do androsporângio. CE - camada esporogênica; Co - conectivo; CPP - camada parietal primária; CPS<sub>1</sub> - camada parietal secundária externa; CPS<sub>2</sub> - camada parietal secundária interna; E - epiderme; FV - feixe vascular; MF - meristema fundamental; Pd - protoderme; Pr - procâmbio; Ps - plastídios Tin - tapete interno; TP - tecido placentóide. Os asteriscos indicam regiões onde a CPP sofre sucessivas divisões, originando várias camadas (futuro endotécio).



Figuras 20-26: Seções transversais de anteras em sucessivos estágios de desenvolvimento. 20-22: Mesmo estágio da figura 1-g. 20: Teca. 21: Androsporângio. 22: Detalhe da estratificação celular do androsporângio. 23: Tecidos periféricos do lado dorsal da teca, contendo plastídios. 24 e 25: Mesmo estágio da figura 1-h. 24: Androsporângio. 25: Tapete interno após fusões nucleares. 26: Uma das margens do androsporângio no início da prófase I (mesmo estágio da figura 1-i). Os pontos negros são amiloplastos. CE - camada esporogênica; Co - conectivo; CEs - células estomiais; CMA - células-mãe dos andrósporos; CP - camadas parietais; E - epiderme; PC - paredes de calose; Ps - plastídios; Tex - tapete externo; Tin - tapete interno; TP - tecido placentóide.



Figuras 27-33: Seções transversais de anteras em sucessivos estágios de desenvolvimento. 27: Androsporângio em meiose (metafase II). 28-30: Estágio de andrósporos lívres (o mesmo da figura 1f). 28: Os pontos negros no interior das células do endotécio são amiloplastos. 29: As setas indicam material protoplasmático das células do tapete, liberado na cavidade do androsporângio. 30: Andrósporos lívres e parte da parede do androsporângio em maior aumento. 31: Eletromicrografia em MEV da superfície interna da parede do androsporângio, revelando a membrana tapetal incrustada de corpúsculos de Ubisch. 32 e 33: Região estomial durante a expansão das cavidades dos androsporângios e estiramento do septo interesporângial (corresponde aproximadamente ao estágio da figura 1-n). A - andrósporos; CEs - células estomiais; Co - conectivo; CP - camadas parietais; Ct - cutícula; E - epiderme; En - endotécio; FV - feixe vascular; GP - grãos de pólen; Me - meiócitos; MT - membrana tapetal; SI - septo interesporângial; Tex - tapete externo; Tin - tapete interno; TP - tecido placentóide; Ub - corpúsculos de Ubisch.



Figuras 34-39: Seções transversais de anteras nos estágios finais de desenvolvimento. 34: Teca logo após a ruptura do septo interesporangial. 35: Estômio próximo à deiscência (mesmo estágio da figura 1-o). 36: Estômio rompido. 37: Endotécio. 38: Aspecto geral da antera após a deiscência. 39: Hemisfério dorsal da teca após a deiscência. A chave delimita células epidérmicas contraídas anticlinalmente. Nas duas últimas figuras, as setas indicam células esmagadas nos limites entre o endotécio e o conectivo. Figura 40: Elementos do endotécio dissociados. CEs - células estomiais; CP - camadas parietais (degeneradas); Co - conectivo; Ct - cutícula; E - epiderme; En - endotécio; Fi - filete; FV - feixe vascular; GP - grãos de pólen; MT - membrana tapetal; SI - septo interesporangial; TG - tricoma glandular; TP - tecido placentóide (degenerado).