

BIANCA SCHNER CORSINO

ARQUITETURA DE *Cyperus giganteus* Vahl (CYPERACEAE)

CURITIBA

2012

BIANCA SCHNER CORSINO

ARQUITETURA DE *Cyperus giganteus* Vahl (CYPERACEAE)

Dissertação apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre pelo Curso de Pós-Graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Maria Regina Torres Boeger

Co-orientadora: Prof.^a Dr.^a Leila Teresinha Maranhão

CURITIBA

2012

AGRADECIMENTOS

A Deus, por Sua constante presença em minha vida, por me conceder sabedoria no andamento do mestrado até sua finalização e pelo amor incondicional.

Aos meus pais, Silas e Mirian, pelo apoio, incentivo, por acreditarem em minha capacidade, pelo carinho com cafuné e orações.

Ao meu irmão pelo encorajamento e minha cunhada Renata por cada chá com leite, conversas madrugueiras e carinho.

A todos os meus parentes, que mesmo à distância me apoiaram nessa jornada.

A Prof^a Dr^a Maria Regina Torres Boeger pela oportunidade, confiança, orientação de projeto e ensinamentos importantes no curso.

A Prof^a Dr^a Leila Teresinha Maranhão pela orientação de projeto, compreensão, tranquilidade e segurança que sempre me transmitiu, além da fundamental amizade.

Aos professores da Universidade Federal do Paraná (UFPR) pelo conhecimento transmitido.

A Reestruturação e Expansão das Universidades Federais (Reuni) pela Bolsa de mestrado concedida.

Ao Departamento de Botânica da UFPR pela infraestrutura e recursos disponibilizados.

Aos meus amigos e companheiros de batalhas quase sem fim, Andressa Pelozo, Carolina Helena, Edimar F. M. Lopes, Ellen Eluiza pelas gargalhadas naqueles dias de trabalho em laboratório que pareciam não render, por cada café acompanhado com risos, pelo olhar de compreensão e abraços apertados, ombros transformados em lenços e às viagens fora de hora acompanhadas de aventuras, descobertas e muita alegria (não é Edimar?).

A Prof^a Dr^a Andrea Spina, Érika Amano e Sandra Gomes pela disponibilidade das turmas para monitoramento, pelo estímulo, encorajamento, compreensão, paciência e carinho.

Ao Técnico do Laboratório Botânica Estrutural, Nilson Belém Filho, meu agradecimento especial pelo auxílio e dicas nas técnicas, pela paciência, estímulo, encorajamento e por proporcionar bons momentos de risada e pequenas distrações.

Aos componentes da banca de avaliação, Prof. Dr. Cláudio Alves de Brito e Prof^a Dr.^a Patrícia Soffiati pelo aceite do convite em participar da banca de defesa da dissertação e contribuições para melhoria do trabalho.

A Thai Brasil e aos mestres Eraldo de Oliveira, Rafael Teixeira e Fernando Fefe, que por meio dos treinos e ensinamentos moldaram em mim a paciência, a persistência e a superação por meio do esforço, características necessárias, fundamentais, aplicadas no meu dia-a-dia e que ajudaram a concretizar esse sonho.

Aos amigos de treino e extra treino, Eraldinho, Andreza Almeida, Franciele Sávio, Marjorie Toyonaga, Moana Brasil, Déia Barão Cabral, Carlos Zimmermann e Douglas Fachel Gonçalves pelos momentos de distração.

A todos que, de alguma forma contribuíram na realização deste trabalho, meu reconhecimento e gratidão.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	vii
LISTA DE TABELAS.....	viii
RESUMO.....	ix
1. INTRODUÇÃO.....	10
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	13
2.1 ÁREA DE ESTUDO.....	13
2.2 COLETA DO MATERIAL.....	14
2.3 PREPARO DO MATERIAL.....	14
2.3.1 Descrição Anatômica.....	14
2.3.2 Quantificação das características morfológicas e anatômicas.....	16
2.4 ANÁLISES DOS RESULTADOS.....	16
3. RESULTADOS.....	17
3.1 ANÁLISE QUÍMICA DO SOLO.....	17
3.2 DESCRIÇÃO ANATÔMICA.....	18
3.2.1 Raiz.....	18
3.2.2 Rizoma.....	20
3.2.3 Escapo.....	22
3.3 Quantificação das Características Morfológicas e Anatômicas da Raiz, Rizoma e Escapo.....	24
4. DISCUSSÃO.....	27
5. CONCLUSÃO.....	33
REFERÊNCIAS.....	34

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1 - ESQUEMA DEMONSTRATIVO DA ÁREA DE MENSURAÇÃO DOS FEIXES VASCULARES E DE FIBRAS.....6
- FIGURA 2 - SECÇÃO TRANSVERSAL DA RAIZ JOVEM E LIGNIFICADA DE *Cyperus giganteus*. a) CÓRTEX DA RAIZ JOVEM; b) DETALHE DA EPIDERME E EXODERME DA RAIZ JOVEM; c) CILINDRO VASCULAR DA RAIZ JOVEM; d) CÓRTEX E LACUNA DE AR DA RAIZ LIGNIFICADA; e) DETALHE DA EXODERME DA RAIZ LIGNIFICADA; f) CILINDRO VASCULAR DA RAIZ LIGNIFICADA. LEGENDA: CÓRTEX (co); ENDODERME (en); EPIDERME (e); EXODERME (ex); FLOEMA (f); LACUNA DE AR (la); METAXILEMA (mx); PERICICLO (p); PROTOXILEMA (px).....10
- FIGURA 3 - SECÇÃO TRANSVERSAL DO RIZOMA DE *Cyperus giganteus*. a) DETALHE DA EPIDERME COM IDIOBLASTOS E FIBRAS SUBEPIDÉRMICAS (seta preta); b) DETALHE DO FEIXE VASCULAR ANFIVASAL; c) REGIÃO ENTRE CÓRTEX INTERNO E CILINDRO VASCULAR; d) DETALHE DA ENDODERME; PERICICLO E MERISTEMA DE ESPESSAMENTO SECUNDÁRIO (mes), INDICADO PELA CHAVE, FORMANDO UM TECIDO CONTÍNUO. LEGENDA: CÓRTEX EXTERNO (ce); CÓRTEX INTERNO (ci); EPIDERME (e); IDIOBLASTO (id); FEIXE VASCULAR ANFIVASAL (fv); FLOEMA (f); PERICICLO (p); XILEMA (x).....12
- FIGURA 4 - SECÇÃO TRANSVERSAL DO ESCAPO DE *Cyperus giganteus*. a) REGIÃO APICAL; b) REGIÃO MEDIANA E c) REGIÃO BASAL. EPIDERME (e), FIBRAS (setas), PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO (pc), FEIXES VASCULARES (fc) E IDIOBLASTOS (id). AS SETAS PRETAS, EM c, INDICAM FEIXES DE FIBRAS.....16
- FIGURA 5 - SECÇÕES LONGITUDINAIS DO ESCAPO DE *Cyperus giganteus* EM MICROSCOPIA ELETRÔNICA DE VARREDURA (MEV). a) LACUNA DE AR DA REGIÃO APICAL (128X); b) LACUNA DE AR DA REGIÃO MEDIANA (240X); c) LACUNA DE AR DA REGIÃO BASAL (148X). EM a, b E c, as SETAS INDICAM OS DIAFRAGMAS. d) VISÃO GERAL DO DIAFRAGMA, INDICADO PELAS SETAS BRANCAS (166X); e) DETALHE DAS VÁRIAS CAMADAS QUE COMPÕEM O DIAFRAGMA. AS SETAS PRETAS INDICAM A CAMADA MAIS EXTERNA (2700X); f) DETALHE DO DIAFRAGMA. A SETA BRANCA INDICA AS CAMADAS MAIS INTERNAS DO DIAFRAGMA (1000X).....17

LISTA DE TABELAS

- TABELA 1: ANÁLISE DE ROTINA DO SOLO EM TRÊS PROFUNDIDADES, ONDE FORAM COLETADOS OS INDIVÍDUOS DE *Cyperus giganteus*, NO RIO CACHOEIRA, RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA, ANTONINA – PR.....8
- TABELA 2: VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO, VALORES MÍNIMO E MÁXIMO E COEFICIENTE DE VARIAÇÃO (CV, EM %) PARA AS CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS DE RAIZ, RIZOMA E ESCAPO DE *Cyperus giganteus*.....15

RESUMO

A arquitetura vegetal é definida como a organização tridimensional do corpo das plantas e pode ser considerada um fator limitante na distribuição da radiação solar para os órgãos fotossintetizantes. Em plantas com folhas verticais, a disposição dos tecidos fotossintetizantes e mecânicos é crucial para o balanço das taxas fotossintéticas e manutenção da verticalidade. *Cyperus giganteus* pode atingir até 3 m de comprimento e é constituída por raízes, rizoma, escapo piramidal, brácteas fotossintetizantes e ocorre em ambientes alagados ou drenados. As características morfológicas e anatômicas do escapo, rizoma e raízes foram investigadas com o objetivo de definir quais são as características determinantes na manutenção da verticalidade do escapo. A forma piramidal do órgão, a disposição dos feixes de fibras e vasculares, a organização e comprimento das lacunas de ar, percentagem de lacunas de ar e presença de células braciformes no interior das lacunas parecem ser as características determinantes na verticalidade do órgão. O investimento na manutenção da verticalidade implica na formação de tecidos mecânicos como fibras além do aerênquima, sem detrimento do tecido fotossintético. A ocorrência de várias camadas de parênquima paliçádico, numa posição subepidérmica, nas regiões apical e mediana do escapo, garante a manutenção da capacidade fotossintética.

Palavras-chave: *Cyperus giganteus*. Anatomia vegetal. Morfologia vegetal. Aerênquima. Verticalidade. Escapo.

ABSTRACT

The plant architecture is defined as the three-dimensional organization of plant and can be considered a limiting factor in the solar radiation distribution for photosynthetic organs. In plants with vertical leaves, the arrangement of the mechanical and photosynthetic tissues is crucial to the balance of the photosynthetic rates and maintenance of vertically. *Cyperus giganteus* can reach 3 m in length, and is organized in roots, rhizome, pyramidal scape, and photosynthetic bracts and occurs in flooded or drained environments. The morphological and anatomical characteristics of the scape, rhizome and roots were investigated with the purpose to define which characteristics are responsible by the verticality of the scape. The pyramidal shape of the organ, the arrangement of fiber bundles and the organization and length of air spaces, percentage of air spaces and the presence of bractiform cells within the spaces seem to be the determining characteristics of the vertical position of the scape. The investment in maintaining verticality involves the formation of mechanical tissues as fibers as well as the aerenchyma, without the expense of photosynthetic tissue. The occurrence of several layers of palisade parenchyma in a subepidermal position, at the apical and median of scape, ensures the maintenance of photosynthetic capacity.

Key words: *Cyperus giganteus*. Plant anatomy. Plant morphology. Aerenchyma. Verticality. Scape

1 INTRODUÇÃO

As plantas, por serem organismos fixos ao substrato, estão adaptadas a diferentes condições ambientais, dessa forma, as características estruturais que desenvolvem podem ser entendidas como estratégias adaptativas que favorecem a sua ocupação em nichos distintos (DICKISON, 2000). A compreensão da relação entre organização estrutural e condição ambiental se dá por meio de estudos de arquitetura vegetal (REINHARDT & KUHLEMEIER, 2002).

A arquitetura vegetal é definida como a organização tridimensional do corpo das plantas (VALLADARES & BRITES, 2004) e é influenciada por fatores ambientais, como luz, temperatura, umidade e disponibilidade de nutrientes (REINHARDT & KUHLEMEIER, 2002). A arquitetura pode ser considerada um fator limitante na distribuição da radiação solar para as estruturas fotossintetizantes (PEARCY et al, 2005) e resulta da combinação de várias características morfológicas como área, massa e espessura dos órgãos fotossintetizantes associada ao ângulo de inserção dos mesmos no eixo da planta e quantidade de tecido mecânico (GODIN, 2000; REINHARDT & KUHLEMEIER, 2002).

Entre os vários aspectos da arquitetura de uma planta, a orientação dos órgãos fotossintetizantes é um dos fatores determinantes no processo de captura de luz e balanço energético (GÁLVEZ & PEARCY, 2003). A arquitetura de uma planta envolve um investimento entre a quantidade de tecido fotossintetizante e tecido mecânico, ou seja, o balanço entre o investimento em tecidos para a fixação de carbono e tecidos mecânicos (lignificados) para a sustentação (GIVNISH, 1988).

Em plantas com estruturas verticais, a disposição dos tecidos fotossintetizantes é importante para a manutenção das taxas fotossintéticas (DE LUCIA et al, 1991). A forma das células, compactação, posição de cloroplastos e das células clorofilianas são elementos importantes na manutenção da atividade fotossintética (NOBEL, 1991). Em folhas verticais de *Typha dominguesis*, a acentuada simetria associada à distribuição equivalente de estômatos nas duas faces da folha resulta no aumento do suplemento de CO₂ tanto para as células do mesofilo quanto para as células parenquimáticas que delimitam as lacunas (BOEGER et al, 2007). A verticalidade impõe, no entanto, restrições mecânicas na sustentação desses órgãos (NIKLAS, 1999). Em macrófitas aquáticas, a verticalidade pode ser influenciada por tecidos como o aerênquima, caracterizado pela presença de grandes lacunas de ar (ARMSTRONG, 1979; EVERT, 2006).

O aerênquima é amplamente reconhecido como um tecido de ventilação, devido ao seu sistema contínuo de espaços intercelulares, de baixo custo energético, sem paredes lignificadas (WILLIAMS & BARBER, 1961), que permite o fluxo de oxigênio da parte aérea em direção aos órgãos subterrâneos ou submersos, diminuindo assim o risco de asfixia pela planta (WILLIAMS & BARBER, 1961; ARMSTRONG, 1979; PONNAMPERUMA, 1984; ESAU, 1977; GAYNARD et al, 1987; ARMSTRONG, 1979; LAANBROEK, 1990; NIELSEN & ORCUTT, 1996; JACKSON & ARMSTRONG, 1999; BRIAN & RAYMOND, 2002). Outras funções são atribuídas ao aerênquima, como flutuação e sustentação à planta (WILLIAMS & BARBER, 1961; KAUL, 1972), além de resistência, como observado em *Typha domingensis*, em que os rizomas apresentam pequenas lacunas de ar que reduzem o potencial de turbulência e minimizam o atrito interno dentro dos órgãos (WHITE & GANF, 2000).

As lacunas de ar, características do aerênquima, podem ser interrompidas por septos denominados diafragmas (KAUL, 1971; 1973). O termo diafragma é definido como “estrutura perfurada, formada por uma ou mais camadas celulares delgadas, que atravessam, em intervalos, os espaços aeríferos das plantas” (MANI, 1962) e serve de barreira física, dificultando a entrada de água na planta no caso de danos mecânicos (ROBERTS, MCCOMB & KUO, 1984), além de conferir suporte mecânico à planta (SCULTHORPE, 1967).

Em macrófitas aquáticas, a verticalidade dos órgãos fotossintetizantes, especialmente das folhas, é frequente e entendida como uma adaptação para captura de luz (KAUL, 1972; SCHULGASSER & WITZTUM, 2004; BOEGER et al, 2007). Nas espécies do gênero *Typha*, o “twisting” desenvolvido pelas folhas permite o seu longo comprimento, além de reduzir a ação do vento sobre as mesmas (SCHULGASSER & WITZTUM, 2004). Associado ao “twisting”, a estrutura interna das folhas de *Typha* e de outras várias espécies (ex. *Sparganium* spp.), assim como a disposição dos feixes de fibras e a organização dos diafragmas do aerênquima são fundamentais para a manutenção da forma da folha (KAUL, 1972; SCHULGASSER & WITZTUM, 2004). Segundo KAUL (1972), o suporte das folhas verticais e aéreas de *Sparganium* ocorre devido à intensa compartimentalização do aerênquima em pequenas câmaras de ar.

Os estudos anatômicos das estruturas verticais fotossintetizantes como presente em *Cyperus giganteus* geralmente são descritivos (HOSTRUP & WEIGLEB, 1991; PRATA et al, 2007; LEITE et al, 2009; RODRIGUES & ESTELITA, 2009) e pouco exploram a sua arquitetura, sendo que em sua maioria são abordados órgãos como as folhas. O arranjo de órgãos fotossintetizantes no eixo da planta pode beneficiar uma maior captura de luz, porém

Cyperus giganteus não apresenta outros órgãos aéreos, sendo o escapo vertical, segundo ESTELITA & RODRIGUES (2007); ROCHA & MARTINS (2011), o principal órgão fotossintetizante. Além disso, a organização de diferentes tecidos permite a manutenção da forma desses órgãos, o que influencia diretamente nas atividades fotossintéticas e reprodutivas. Especialmente em plantas aquáticas, tais atividades são importantes na manutenção das populações dessas espécies com altas taxas de colonização e dispersão (SANTAMARÍA, 2002).

Cyperaceae Juss. está incluída na ordem Poales (APG II, 2003) e é cosmopolita. Constitui a terceira maior família em diversidade de espécies entre as monocotiledôneas. Com aproximadamente 104 gêneros e mais de 5.000 espécies, formam grandes populações em diversos habitats, principalmente em ambientes abertos e úmidos das regiões tropicais e subtropicais (GOETGHEBEUR, 1998).

As espécies de Cyperaceae frequentemente são associadas tanto a ambientes alagados (margens de rios e corpos d'água) como ambientes mais drenados (topos de morro), tolerando a dessecação do solo (SCULTHORPE, 1967; DALHGREN et al, 1985). Sua distribuição geográfica é ampla, ocorrendo em brejos, campos rupestres, restingas, cerrados e Mata Atlântica, além das regiões de climas temperados e zonas subárticas (HEYWOOD, 1978).

As espécies que ocorrem em margens de rios de estuários sofrem constantemente a ação da maré e por se desenvolverem em solo lodoso, pobre em oxigênio e rico em nutrientes, necessitam de um sistema de fixação eficiente (PURNOBASUKI & SUZUKI, 2004). O desenvolvimento dessas características morfológicas e anatômicas adaptativas é que concede a sustentação às estruturas verticais como caules e escapos (FAHN, 1982; LEITE et al, 2009). SAJO & CASTRO (2006) sugerem que o sucesso ecológico de algumas Cyperaceae anfíbias, mesmo quando submetidas à condição de estresse, é explicado pela presença de um sistema caulinar subterrâneo bem desenvolvido, do tipo rizoma.

Cyperus giganteus Vahl (Cyperaceae), conhecida popularmente por “piri”, constitui uma comunidade vegetal denominada “pirizal” (POTT & POTT, 2000). *Cyperus giganteus* é considerada uma espécie anfíbia, pois ocorre tanto em lagoas e/ou em solos secos. É uma planta herbácea, perene, atingindo até 3 m de comprimento, constituída por rizomas de crescimento horizontal, raízes adventícias, escapo vertical e brácteas. O escapo triangular é o principal órgão fotossintetizante e pode apresentar apenas um entrenó, onde em sua porção apical há presença de brácteas que possuem parênquima fotossintetizante. Para ESTELITA & RODRIGUES (2007), o conjunto rizoma e escapo formam o sistema caulinar em que o escapo pode ser denominado de caule reprodutivo. Estudos acerca da anatomia de *C.*

giganteus foram realizados para o rizoma (METCALFE, 1971; RODRIGUES & ESTELITA, 2002), raízes (METCALFE 1971; RODRIGUES et al, 2004), escapo e brácteas (METCALFE, 1971; ROCHA & MARTINS, 2011), entretanto, não há relato de estudos sobre a arquitetura dessa espécie. O presente trabalho tem como objetivo investigar a arquitetura dos órgãos reprodutivos de *C. giganteus* e sua possível relação com os fatores ambientais; descrever e quantificar as características morfológicas e anatômicas da raiz, rizoma e escapo e analisar o investimento em tecido fotossintetizante e tecidos mecânicos por *C. giganteus*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Área de Estudo

O material vegetal foi coletado no Rio Cachoeira (25°19'15"S e 45°42'24"W), na Reserva Natural Rio Cachoeira (RNRC), de propriedade da Sociedade de Proteção da Vida Selvagem (SPVS), com uma área total de 8.649 ha, localizado no Município de Antonina, no litoral do Estado do Paraná. O Rio Cachoeira nasce na Serra do Mar e deságua na Baía de Antonina, que faz parte do Complexo Estuarino de Paranaguá.

A Reserva Natural Rio Cachoeira possui diferentes tipologias vegetais, sendo que na margem do Rio Cachoeira destaca-se a Formação Pioneira com Influência Flúvio-Marinha (IBGE, 1992). Esse tipo de formação está presente em regiões costeiras abrigadas, como margens de baías, estuários, desembocadura dos rios (SILVA et al, 2005), ocorrendo o depósito de sedimentos médios e finos, onde se observa o crescimento de vegetação especializada e adaptada às variações de salinidade, escassez de oxigênio e condições de solos lodosos e instáveis (ÂNGULO, 1990; IBGE, 1992). O solo é do tipo Gley, compreende solos hidromórficos, permanente ou periodicamente saturados por água, de textura argilosa a muito argilosa (EMBRAPA, 2009).

O clima da região é classificado como *Cfa* (subtropical úmido e mesotérmico) pelo critério de Köppen (BIGARELLA et al, 1978), com temperaturas mais baixas nos meses de junho a agosto, próximas a 12°C e temperaturas mais altas, próximas a 32°C, nos meses de janeiro e fevereiro. A precipitação anual foi de 617,4 mm (dados disponibilizados pelo SIMEPAR para o ano de 2010).

2.2 Coleta do Material

Vinte e cinco indivíduos de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) foram coletados incluindo raiz, rizoma e escapo, em julho de 2010, nas margens do Rio Cachoeira, em diferentes pontos da margem. No mesmo período, foram obtidos dados de salinidade (1%), com refratômetro e intensidade luminosa (PAR = luz fotossinteticamente ativa = $1.187,13 \pm 34,30 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}$), utilizando um “light meter” Li-250A (LICOR, USA) e foram coletadas amostras de solo em três profundidades: 0-10; 10-20 e 20-30 cm, nos mesmos pontos onde foi coletado o material vegetal. Posteriormente à coleta, a análise do solo foi realizada pelo Laboratório de Fertilidade do Solo e de Nutrição Mineral da Universidade Federal do Paraná, segundo as técnicas usuais para análise dos níveis de pH, fósforo, potássio, Ca^{+2} , Mg^{+2} , alumínio, $\text{H}^{+} + \text{Al}^{+3}$, carbono, capacidade de saturação de bases (V), e análise granulométrica, com fracionamento em areia, silte e argila (tabela 1). Para a interpretação da análise de rotina, seguiram-se as recomendações de LIMA & SIRTOLI (2006).

2.3 Preparo do Material

2.3.1 Descrição Anatômica

Para a descrição anatômica foram selecionadas cinco amostras do escapo (regiões apical, mediana e basal), do rizoma (região do entrenó) e de raízes jovens e maduras (2 cm de distância do rizoma). As amostras foram fixadas em FAA 70 e, posteriormente, conservadas em etanol 70% (JOHANSEN, 1940) para posterior confecção de lâminas permanentes e semipermanentes. Para a montagem de lâminas permanentes as amostras foram submetidas à desidratação em série etílica ascendente e incluídas em resina sintética Leica® (FEDER & O'BRIEN, 1968). As secções transversais e longitudinais foram obtidas em micrótomo de rotação, com espessura de 7 μm , posteriormente coradas com azul de toluidina a 1% (SAKAI, 1973) e montadas entre lâmina e lamínula com Entellan®. A análise das secções e as ilustrações foram realizadas em Microscópio Olympus-BX40 com captura de imagem pelo Programa DPManager, sendo as escalas obtidas nas mesmas condições das fotografias.

Para a análise anatômica quantitativa foram preparadas lâminas semipermanentes. Para tanto, secções transversais, longitudinais e paradérmicas das regiões apical, mediana e basal do escapo e secções transversais da raiz e rizoma foram confeccionadas com auxílio de lâminas de barbear. As secções foram clarificadas em hipoclorito de sódio 15%, lavadas com

água destilada, coradas com azul de toluidina 0,05% em solução aquosa (SAKAI, 1973), montadas entre lâmina e lamínula com gelatina glicerizada (KAISER, 1880) e vedadas com esmalte incolor (DOP & GAUTIÉ, 1928).

A espessura do tecido fotossintetizante do escapo das regiões apical, mediana e basal ($n = 10$, em μm), foi mensurada em secções transversais com o auxílio de ocular micrometrada. As densidades dos feixes vasculares e dos feixes de fibras do escapo foram estimadas por meio de contagem, em microscópio óptico com câmara clara acoplada, em uma área de 1 mm^2 selecionada a partir da epiderme nas secções transversais das regiões apical, mediana e basal conforme representado na figura 1.

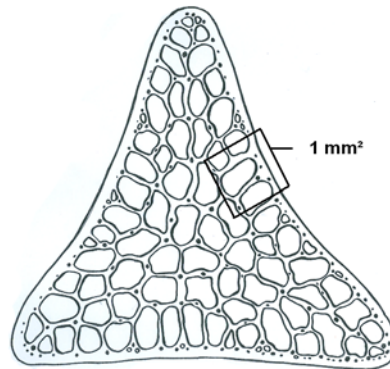


Figura 1 – Esquema demonstrativo da área de mensuração dos feixes vasculares e de fibras.

Para a densidade estomática, secções paradérmicas das regiões apical, mediana e basal do escapo de 25 indivíduos foram obtidas com auxílio de lâminas de barbear, clarificadas em hipoclorito de sódio 50%, lavadas com água destilada, coradas com azul de toluidina 0,05% em solução aquosa. A contagem de estômatos foi realizada em microscópio óptico com câmara clara acoplada numa área de 1 mm^2 .

A percentagem de área lacunar das regiões apical, mediana e basal do escapo ($n= 10$) foi estimada por meio de desenhos esquemáticos das secções transversais realizados com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico. Os desenhos obtidos foram reduzidos ao tamanho de uma folha A4 e digitalizados em “scanner” de mesa acoplado ao computador. A área lacunar do escapo foi calculada pelo programa SIGMASCAN-PRO versão 5.0 (SPS INC., Chicago, IL, USA). A percentagem de área lacunar do escapo foi calculada a partir de área total e da área lacunar.

O comprimento das lacunas de ar do escapo ($n= 25$, em mm) foi mensurado em secção longitudinal em microscópio óptico com ocular micrometrada acoplada. Foram mensuradas cinco lacunas de ar por região do escapo (apical, mediana e basal).

Para a análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV), após fixação em FAA 70, as amostras do escapo, em secção transversal e longitudinal, foram desidratadas em série etílica crescente e secas via ponto crítico com CO_2 , em equipamento Bal-Tec CPD 030. As amostras foram montadas em suporte metálico, fixadas com fita adesiva e metalizadas em ouro a vácuo em equipamento Balzers Union FL 9496 SCD 030. As observações e fotografias foram realizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Jeol (JSM 6360 LV), no Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná (UFPR).

2.3.2 Quantificação das Características Morfológicas e Anatômicas

Posterior à coleta, para cada indivíduo coletado, foram mensurados:

- Comprimento total do escapo (em m) e o comprimento de 20 raízes maduras (em cm), com fita milimetrada;
- Diâmetro de 10 rizomas (em mm) e o diâmetro de 20 raízes (em mm), com paquímetro digital;
- Massa seca de 15 escapos (em g) foi estimada em balança analítica, após a secagem em estufa a 60°C , até obter peso constante;
- Área transversal de 25 escapos (A_e , em mm^2) foi estimada considerando a forma triangular do órgão, de acordo com a seguinte equação: $A_e = (b \times h)/2$, em que b representa a base da secção transversal do escapo, nas porções apical, mediana e basal, e h representa a maior altura da secção transversal do escapo;
- Área fotossintetizante de 25 escapos (A_{fe} , em m^2) foi estimada de acordo com a seguinte equação: $A_{fe} = P_e \times C_{te}$ em que P_e representa o perímetro do escapo, na região mediana do escapo, e C_{te} representa o comprimento total da região fotossintetizante do escapo. A diferença para o n das amostras ocorreu devido às dificuldades da coleta.

2.4 Análise dos Resultados

Para todas as variáveis quantitativas foram calculadas as médias e respectivos desvios-padrão, além dos valores máximo e mínimo e coeficiente de variação. Para avaliar a variância

da espessura do tecido clorofiliano, do comprimento das lacunas de ar, do número de estômatos, dos feixes vasculares e fibras (por mm²) e da área lacunar entre as regiões apical, mediana e basal do escapo foi utilizada One-Way ANOVA e as diferenças entre médias foram comparadas pelo teste de Tukey, a 5% de significância pelo programa STATISTICA (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

3 RESULTADOS

3.1 Análise Química do Solo

Nas três profundidades o solo possui níveis de matéria orgânica (C) considerada muito alta; pH muito baixo; capacidade de saturação de bases (V) considerada baixa para profundidade de 0-10 e 10-20 cm e médio para profundidade de 20-30 cm; fósforo disponível (P) considerado médio para profundidade de 0-10 cm e baixo para profundidades de 10-20 cm e 20-30 cm; os valores para potássio (K⁺) foram considerados muito baixo para a profundidade de 0-10 cm e baixo para profundidade de 10-20 e 20-30 cm; os valores para cálcio (Ca⁺²) foram considerados baixo para profundidade de 0-10 e 10-20 cm e médio para profundidade de 20-30 cm; os valores de magnésio (Mg⁺²) foram considerados alto para as três profundidades, os valores para acidez potencial (H⁺+Al⁺³) foi menor na profundidade de 0-10 cm; os valores para o nível de alumínio trocável (Al⁺³) foram considerados médio para as profundidades de 0-10 e 10-20 cm e baixo para profundidade de 20-30 cm (tabela 1). Observou-se que as frações inorgânicas seguem a seguinte ordem de concentração para as profundidades de 0-10 e 10-20 cm: silte > argila > areia, e para 20-30 cm: silte > areia > argila, sendo os níveis de argila considerados muito alto (tabela 1).

Tabela 1. Análise de rotina do solo em três profundidades, onde foram coletados os indivíduos de *Cyperus giganteus*, no Rio Cachoeira, Reserva Natural Rio Cachoeira, Antonina – PR.

Variáveis	pH	P	K ⁺	Ca ⁺²	Mg ⁺²	Al ⁺³	H ⁺ +Al ⁺³	C	V	Areia	Silte	Argila
	CaCl ₂	mg.dm ³	—	—	cmol _c .dm ⁻³	—	—	g.dm ³	%	g/kg		
0-10 cm	4,3	16,9	0,09	1,7	0,9	1	7,2	31,8	27	150	625	225
10-20 cm	4,3	14,2	0,1	1,8	0,9	1	6,7	27,4	29	153	622	225
20-30 cm	4,6	10,2	0,12	2,3	1	0,4	5	27,4	41	250,5	599,5	150

3.2 Descrição Anatômica

3.2.1 Raiz

As raízes estão presentes em toda a extensão do rizoma e variam no diâmetro e comprimento (tabela 2). É possível observar a presença de dois tipos principais: raízes mais jovens com a presença de epiderme, células de aerênquima não colapsadas, menor lignificação e pouca distinção do protoxilema; e raízes maduras, em que as características citadas anteriormente são mais desenvolvidas.

Em secção transversal, a epiderme é unisseriada, com células de formatos irregulares e paredes finas, presentes apenas em raízes jovens (figura 2a, 2b). Em ambas as raízes, poucos pelos absorventes são observados. Tanto em raízes jovens como nas raízes maduras, ocorre uma exoderme formada por 1-2 camadas de células alongadas e com paredes espessas (figura 2b e 2e). Internamente à exoderme, o córtex da raiz jovem é constituído por aproximadamente, 18 a 19 camadas de células de formato arredondado e espaços intercelulares (figura 2a), enquanto que na raiz lignificada, o córtex é constituído por aproximadamente, seis camadas de células com formato arredondado (figura 2d). Mais internamente, o córtex da raiz madura é formado por fileiras celulares radiais, sendo que algumas células apresentam as suas paredes celulares colapsadas, delimitando as lacunas de ar (figura 2d). Essa região do córtex é caracterizada pelo aerênquima lisígeno tangencial. Essas células colapsadas não são observadas no córtex das raízes jovens (figura 2a). Em ambas as raízes, as células corticais próximas à endoderme apresentam disposição radial, são isodiamétricas e com espessamento de parede. Ocorrem pequenos espaços intercelulares entre essas células. Em ambas as raízes, a endoderme é unisseriada com células de formato cúbico, com paredes pouco espessadas e estrias Caspary pouco evidentes (figura 2c e 2f). A camada mais externa do cilindro vascular é representada por um periciclo unisseriado, com células de paredes delgadas e de formatos e tamanhos irregulares (figura 2c e 2f). No cilindro vascular, evidencia-se um elemento de metaxilema central, pólos de protoxilema e poucos elementos do floema (figura 2c e 2f).

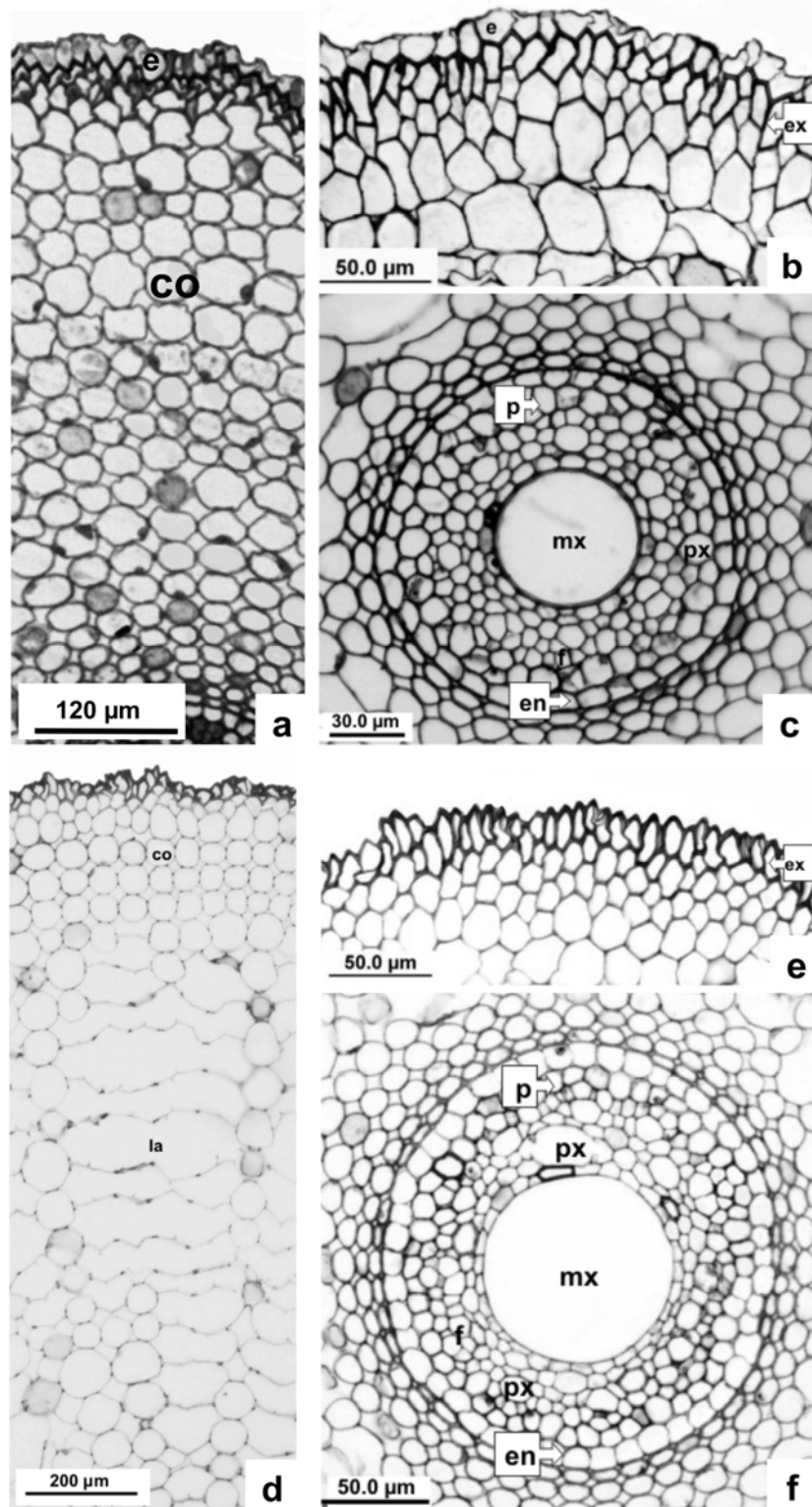


Figura 2. Secção transversal da raiz jovem e lignificada de *Cyperus giganteus*. a) córtex da raiz jovem; b) detalhe da epiderme e exoderme da raiz jovem; c) cilindro vascular da raiz jovem; d) córtex e lacuna de ar da raiz lignificada; e) detalhe da exoderme da raiz lignificada; f) cilindro vascular da raiz lignificada. Legenda: córtex (co); endoderme (en); epiderme (e); exoderme (ex); floema (f); lacuna de ar (la); metaxilema (mx); periciclo (p); protoxilema (px).

3.2.2 Rizoma

O sistema caulinar subterrâneo de *Cyperus giganteus* é constituído por um rizoma horizontal, simpodial e com entrenós curtos (1-2 cm) e de diâmetro bem homogêneo em toda a sua extensão (tabela 2), onde é possível observar a presença de raízes adventícias.

Em secção transversal, o rizoma é envolto por epiderme unisseriada com células arredondadas e paredes finas, porém com paredes periclinais externas espessas (figura 3a). Em algumas regiões da epiderme, idioblastos com conteúdo escuro, provavelmente compostos fenólicos foram encontrados (figura 3a). Internamente à epiderme, seguem 2-3 camadas de fibras ao longo de toda a circunferência (figura 3a). O córtex é bem extenso e constituído por duas regiões distintas: um córtex externo formado por 5-6 camadas de células parenquimáticas com tamanhos e formatos irregulares e com poucos espaços intercelulares evidentes (figura 3a), e um córtex interno formado por células parenquimáticas frouxamente arranjadas, com formatos irregulares e com menores tamanhos quando comparadas às células da região mais externa. Nessa região, são observados esparsos feixes vasculares anfigvaisais (figura 3b).

O cilindro vascular é delimitado por endoderme unisseriada com células de formato cúbico e paredes com espessas (figura 3c e 3c). A camada mais externa do cilindro vascular é representada pelo meristema de espessamento secundário (MES) que produz elementos vasculares em arranjos desorganizados representados por um tecido contínuo (figura 3c). Internamente à região do MES, ocorre a presença de parênquima com células de paredes finas, com formatos e tamanhos diferentes e com pequenos espaços intercelulares, onde estão distribuídos os feixes vasculares com padrão atactostélico (figura 3c e 3d). Os feixes vasculares, próximos ao MES, são anfigvaisais e colaterais na região mais interna e com calotas de fibras envolvendo-os parcialmente em direção à região interna (figura 3d).

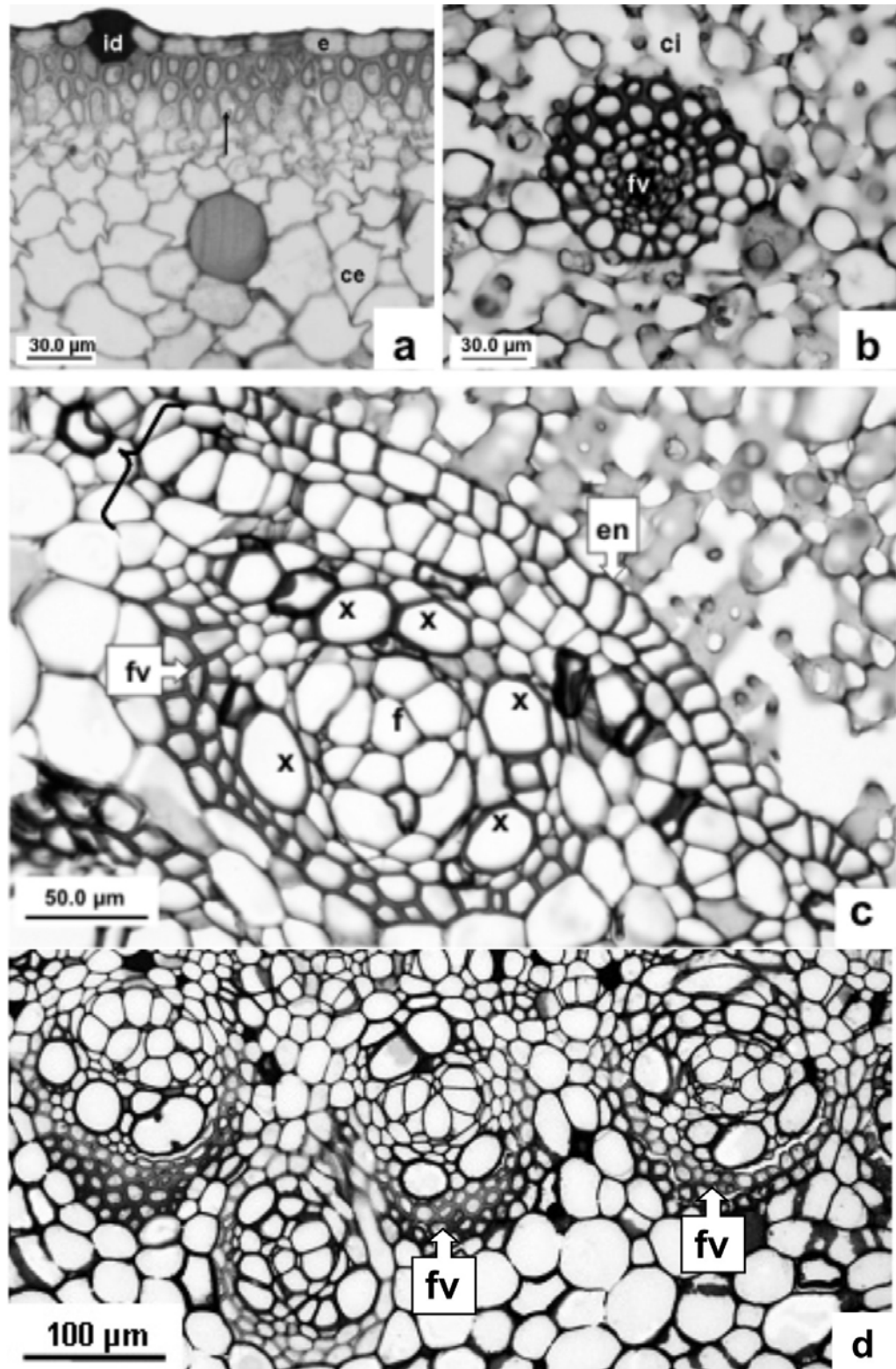


Figura 3. Secção transversal do rizoma de *Cyperus giganteus*. a) detalhe da epiderme com idioblastos e fibras subepidérmicas (seta preta); b) detalhe do feixe vascular anfibasal; c) detalhe da endoderme; periciclo e Meristema de Espessamento Secundário (MES), indicado pela chave, formando um tecido contínuo; d) Feixes vasculares colaterais na região mais interna ao MES. Legenda: córtex externo (ce); córtex interno (ci); epiderme (e); idioblasto (id); feixe vascular anfibasal (fv); floema (f); xilema (x).

3.2.3 Escapo

O escapo apresenta forma piramidal e é bastante longo (tabela 2). A área fotossintetizante do escapo é de $1,42 \pm 0,28 \text{ m}^2$ e a massa seca é de $14,9 \pm 5,0 \text{ g}$ (tabela 2). A área basal do escapo é cerca de 21% maior que a área apical (tabela 2).

A epiderme, em vista frontal, é formada por células de formato retangular e tamanhos variados. Algumas células possuem sinuosidades nas paredes celulares. Os estômatos em forma halteres estão arranjados em fileiras longitudinais e ocorrem no mesmo nível das demais células epidérmicas. A densidade estomática é significativamente maior no ápice do escapo, cerca de 89,9% maior do que na base (tabela 2). Em secção transversal, a epiderme é unisseriada, formada por células arredondadas e com paredes espessas, porém de alturas diferentes, pois células menores são visíveis acima dos feixes de fibras, principalmente nas regiões apical e mediana (figura 4a, 4b e 4c).

Internamente à epiderme, o parênquima paliçádico está presente apenas nas porções apical e mediana do escapo, e contém de 3-4 camadas de células (figura 4a e 4b), sendo que sua maior espessura é significativamente maior na porção apical quando comparada com a região mediana do escapo (tabela 2). Feixes de fibras estão distribuídos periféricamente, numa posição subepidérmica e inseridos no tecido clorofiliano, com exceção da região basal, em que estão inseridos no parênquima fundamental (figura 4a, 4b e 4c). Os feixes de fibras podem também ser encontrados de forma aleatória no aerênquima. Nesse tecido, a densidade de feixes de fibras varia de 11 a 29 unidades por mm^2 (tabela 2). Idioblastos, provavelmente contendo compostos fenólicos, estão presentes na região do parênquima fundamental (figura 4a e 4b).

Subsequente ao parênquima paliçádico, os feixes vasculares são do tipo colateral (figura 4a, 4b e 4c) e estão dispostos de forma aleatória no parênquima fundamental. A densidade de feixes vasculares pouco varia ao longo do escapo (tabela 2). Os feixes estão envoltos parcialmente por uma bainha esclerenquimática. Em geral, os feixes vasculares de menor tamanho estão situados internamente ao parênquima paliçádico, e os de maior tamanho estão situados na região mais interna do escapo, entre as células parenquimáticas que delimitam as lacunas. Esporadicamente, feixes menores também são encontrados na região mais interna do escapo.

O aerênquima, em secção longitudinal, apresenta extensas lacunas de ar que podem ser parcialmente ou totalmente preenchidas por células parenquimáticas brachiformes ligadas ao diafragma e às paredes da lacuna (figura 5a, 5b e 5c). As extremidades de cada lacuna de ar

são delimitadas por diafragmas e são constituídos de 2-3 camadas de células com pequenos espaços intercelulares de formato arredondado, conferindo porosidade a este tecido e comunicação entre as lacunas (figura 5d, 5e e 5f). As lacunas de ar são bastante longas e as maiores lacunas em comprimento ocorrem na região mediana do escapo, cerca de 83,93% maior que a região apical, que apresentou menor porcentagem (tabela 2). As áreas lacunares ocupam cerca de 61 a 73% da área total transversal do escapo sendo a maior porcentagem para a região basal (tabela 2).

3.3 Quantificação das Características Morfológicas e Anatômicas da Raiz, Rizoma e Escapo

Os resultados referentes à mensuração dos órgãos raiz, rizoma e escapo, bem como a mensuração do tecido fotossintetizante e tecidos mecânicos de *Cyperus giganteus* são apresentados na tabela 2. Com base nessas informações foram comparadas as médias e respectivos desvios-padrão, valores mínimo e máximo e coeficiente de variação, além das diferenças significativas entre a densidade estomática, espessura do tecido clorofiliano, as unidades de feixes de fibras, as unidades de feixes vasculares, o comprimento da lacuna de ar e a área lacunar do escapo de *Cyperus giganteus* nas três regiões analisadas, basal, mediana e apical (tabela 2).

Tabela 2 - Valores médios e respectivos desvios-padrão, valores mínimo e máximo e coeficiente de variação (cv, em %) para as características quantitativas de raiz, rizoma e escapo de <i>Cyperus giganteus</i> .			
Características quantitativas	Média±Desvio Padrão	Valor mínimo-máximo	Cv
Diâmetro da raiz (mm)	1,07±0,40	0,57-2,05	37,3
Comprimento da raiz (cm)	17,04±6,54	7,5-34,5	38,4
Diâmetro do rizoma (mm)	15,62±1,73	12,56-18,22	11,06
Volume do escapo (m ³)	0,29±0,17	0,18-0,53	32,54
Massa seca do escapo (g)	14,95±5,09	7,54-23,83	34,05
Comprimento total do escapo (m)	2,81±0,38	2,11-3,9	13,48
Área da região apical do escapo (mm ²)	40,04±9,69	24,49-61,15	24,21
Área da região mediana do escapo (mm ²)	106,45±23,08	75,03-167	21,68
Área da região basal do escapo (mm ²)	203,44±68,38	119,81-381,43	33,61
Comprimento da lacuna de ar da região apical do escapo (mm) ^b	2,35±0,39	1,62-3,34	16,68
Comprimento da lacuna de ar da região mediana do escapo (mm) ^a	2,80±0,44	2,21-4,17	15,65
Comprimento da lacuna de ar da região basal do escapo (mm) ^b	2,54±0,35	1,83-3,23	13,67
Área tecido aerenquimático região apical (%) ^{ab}	66,67±5,18	59,86-80,09	7,8
Área tecido aerenquimático região mediana (%) ^b	60,70±13,34	44,87-87,12	21,67
Área tecido aerenquimático região basal (%) ^a	72,78±9,81	61,89-90,40	13,47
Espessura do tecido clorofiliano, região apical do escapo (µm) ^a	106,45±8,11	92,9-124,8	7,62
Espessura do tecido clorofiliano, região mediana do escapo (µm) ^b	97,3±9,48	76,5-114,5	9,73
Unidades de feixes vasculares, região apical do escapo (mm ²) ^a	2,59±0,50	1,5-3,75	19,34
Unidades de feixes vasculares, região mediana do escapo (mm ²) ^a	2,97±0,93	1,25-5,25	31,36
Unidades de feixes vasculares, região basal do escapo (mm ²) ^b	3,72±1,12	2-6,5	30,13
Unidades de feixes de fibras, região apical do escapo (mm ²) ^b	21,02±3,38	16,44-28,77	16,08
Unidades de feixes de fibras, região mediana do escapo (mm ²) ^b	22,30±3,06	16,44-28,77	13,73
Unidades de feixes de fibras, região basal do escapo (mm ²) ^a	18,14±4,23	10,96-26,03	23,33
Densidade estomática, região apical do escapo (mm ²) ^a	272,73±38,89	181,82-363,64	14,26
Densidade estomática, região mediana do escapo (mm ²) ^b	236,68±40,53	136,36-295,45	17,12
Densidade estomática, região basal do escapo (mm ²) ^c	28,21±13,11	22,73-45,45	46,45

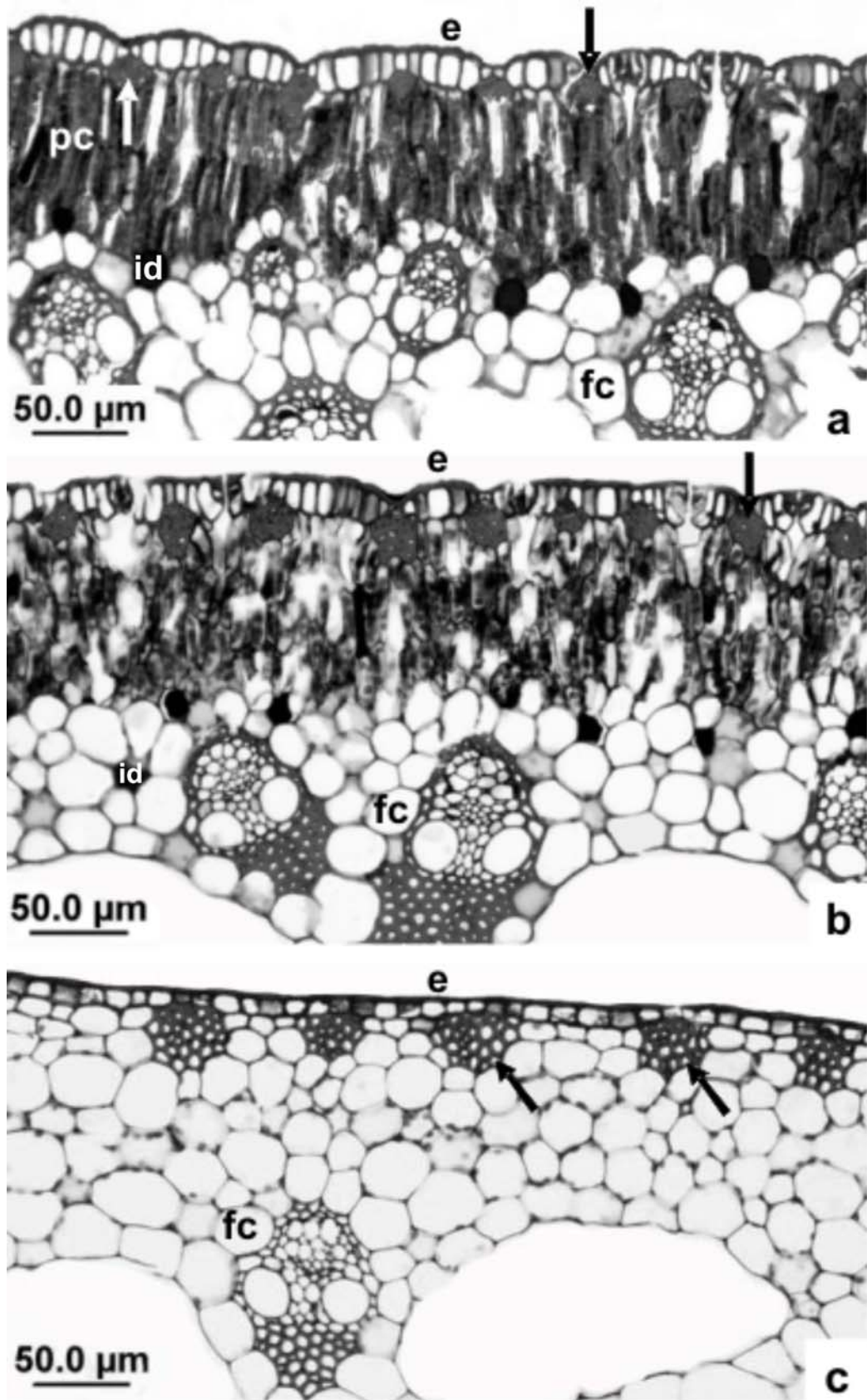


Figura 4. Secção transversal do escapo de *Cyperus giganteus*. a) região apical; b) região mediana e c) região basal. Epiderme (e), fibras (setas), parênquima paliádico (pc), feixes vasculares (fc) e idioblastos (id). As setas pretas, em c, indicam feixes de fibras.

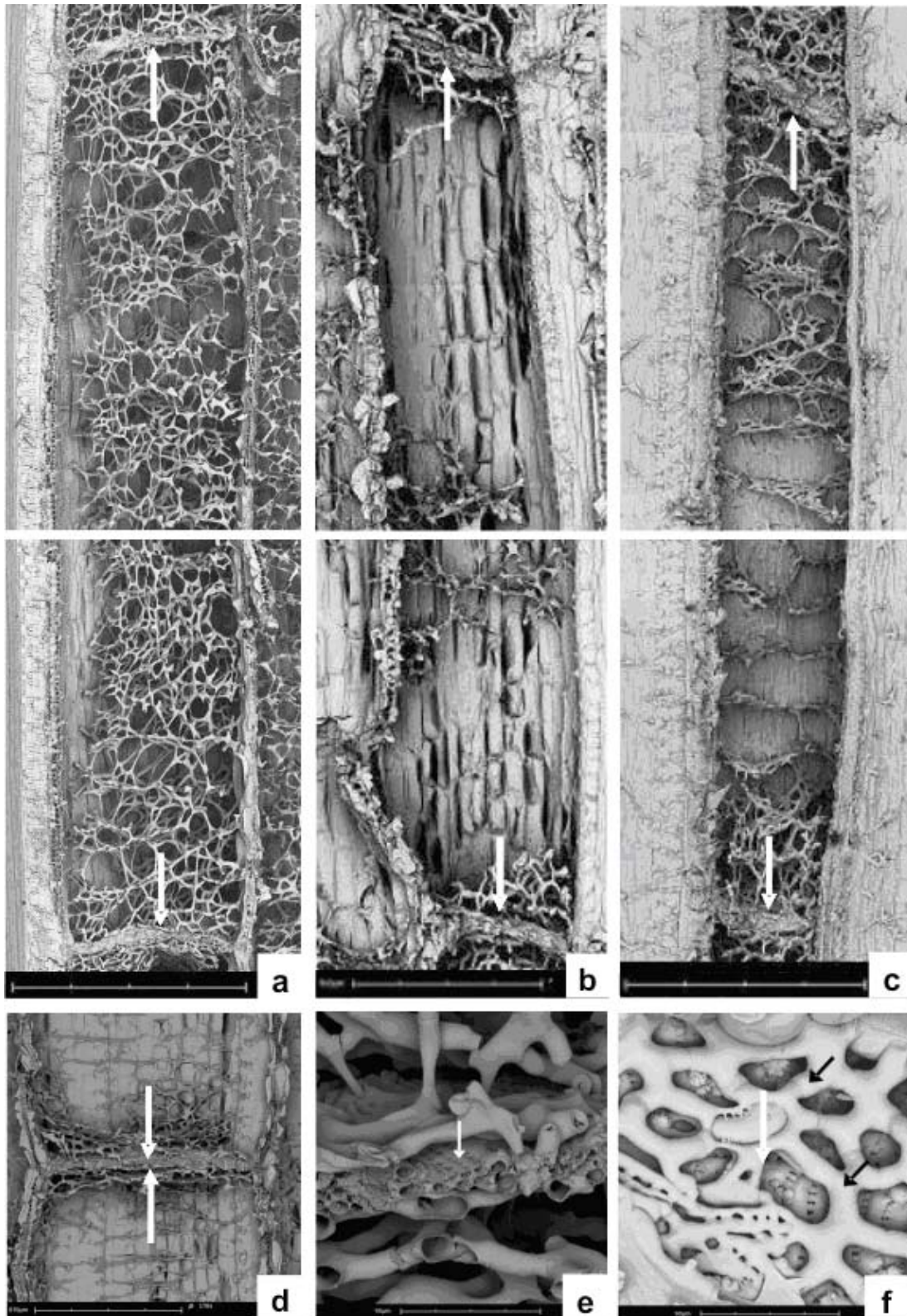


Figura 5. Secções longitudinais do escapo de *Cyperus giganteus* em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). a) lacuna de ar da região apical (128X); b) lacuna de ar da região mediana (240X); c) lacuna de ar da região basal (148X). Em a, b e c, as setas indicam os diafragmas. d) visão geral do diafragma, indicado pelas setas brancas (166X); e) detalhe das várias camadas que compõem o diafragma. As setas pretas indicam a camada mais externa (2700X); f) detalhe do diafragma. A seta branca indica as camadas mais internas do diafragma (1000X).

4. DISCUSSÃO

As características anatômicas observadas em *Cyperus giganteus*, como presença de feixes de fibras, distribuídas periféricamente, internamente à epiderme do escapo, entre as lacunas de ar e nos feixes vasculares, que estão dispersos por todo o escapo, lacunas de ar delimitadas por diafragmas, rizoma horizontal e raízes maduras parecem ter relação com a manutenção da verticalidade do escapo. *Cyperus giganteus* é uma planta anfíbia, influenciada por constante variação da maré, salinidade e por estar inserida em solo lodoso, condições estas que influenciam no desenvolvimento de características morfoanatômicas adaptativas. Algumas características adaptativas já foram citadas por LEITE et al (2009) para *Cyperus odoratus*, *Oxycarum cubense* e *Pycreus macrostachyos* presentes em lagoas temporárias. Para ADAMS (1963), as variações da maré podem constituir fator determinante na zonação de espécies vegetais e ELEUTERIUS & ELEUTERIUS (1979) sugere que as relações hídricas ainda podem envolver fatores como propriedades físicas e químicas do solo. Por vezes, ecossistemas de Manguezal apresentam horizontes gleizados, com alto teor de sais provenientes da água do mar ou de compostos de enxofre e geralmente não há diferenciação de horizontes (MOSER, 1990).

As raízes de *C. giganteus* que se desenvolveram em solo lodoso, respondem a tal condição com a formação de grande quantidade de lacunas de ar como também observado por outros autores, também em ambientes alagados (YAMASAKI, 1952; NIELSEN & ORCUTT, 1996; PETERSON, 1992). As raízes jovens apresentam o córtex íntegro e possivelmente têm a função de absorção de água e nutrientes enquanto que as raízes maduras atuam na sustentação da planta, uma vez que a perda do tecido cortical pode impedir a absorção e transporte de água e minerais (MOOG, 1998) e o aerênquima está presente apenas nas raízes maduras. Tais raízes são caracterizadas pelo desenvolvimento de lacunas de ar a partir da separação das células do córtex por esquizogenia, e posteriormente, pelo processo lisígeno (DREW et al, 2000), sendo denominado como aerênquima lisígeno tangencial conforme a classificação de SEAGO et al (2000). A grande quantidade de raízes maduras longas observada pode também ser responsável pela estabilidade do escapo vertical em solo lodoso. Em ambientes que dispõem de baixa concentração de oxigênio, é por meio do aerênquima, presente nas raízes adventícias, que ocorre o transporte de oxigênio (DREW et al, 1979; LAAN et al, 1989). A estabilidade do solo conferida pelas raízes maduras e longas e o suprimento de água doce e de nutrientes são fatores de fundamental importância no funcionamento dos ecossistemas de Manguezal (LACERDA, 1984).

Estudo como o de NICKERSON & THIBODEAU (1985) têm demonstrado que os níveis nutricionais do solo são identificados como um dos grandes fatores limitantes na composição florística e na distribuição de plantas de manguezal. VITOUSEK (1984); VITOUSEK & SANFORD (1986) sugerem que as propriedades físicas e químicas do solo podem refletir nas concentrações dos nutrientes dos órgãos fotossintetizantes. A variabilidade de nutrientes minerais pode variar com o ambiente e ainda afetar a produtividade de espécies vegetais dependendo dos requerimentos individuais e potencial ligado às taxas de crescimento segundo GRIME (1977); CHAPIN et al (1986); LAMBERS & POORTER (1992).

A presença de exoderme com células de paredes espessas encontradas em *C. giganteus* podem atuar na prevenção ou redução da difusão de oxigênio, característica observada por SMIRNOFF & CRAWFORD (1983); JUSTIN & ARMSTRONG (1987). A exoderme presente em raízes previnem a entrada de patógenos devido as suas propriedades antimicrobianas, uma vez que os compostos fenólicos presentes na exoderme e endoderme também conferem proteção contra patógenos (ENSTONE et al, 2003) e é uma característica frequente para a família Cyperaceae (METCALFE, 1971; RODRIGUES & ESTELITA, 2002), como para *Rhyncosphora maritima* (ESTELITA, 1993) e alguns representantes de *Cyperus* (ARAUJO & LONGHI-WAGNER, 1997).

No ecossistema aquático há uma faixa gradiente de umidade no solo que pode interferir diretamente na ocupação das espécies à margem da lâmina de água, refletindo nos graus de adaptação que as plantas apresentam para tolerar o alagamento ou a dessecação (ROCHA & MARTINS, 2011). A presença de um sistema caulinar do tipo rizoma proporciona propagação vegetativa eficiente (POTT & POTT, 1989; BOVE et al, 2003; FRANÇA et al, 2003; MATIAS et al, 2003), e esta característica pode estar relacionada ao sucesso ecológico de *C. giganteus*, mesmo submetida ao ambiente úmido (FONT-QUER, 1989; LEITE, 2009).

O meristema de espessamento secundário (MES) presente em *C. giganteus* é considerado por RODRIGUES & ESTELITA (2002) como o próprio periciclo, e o sistema vascular produzido por ele não apresenta uma organização bem definida, tornando muitas vezes difícil a identificação do tipo de feixe vascular. Para muitas monocotiledôneas herbáceas existe pouco ou nenhum crescimento em espessura do caule, porém o MES pode ocorrer, gerando desenvolvimento secundário como observado em *Trimezia* (CHUEIRI-CHIARETTO, 1987), *Yucca* (DEMASON & WILSON, 1985), *Patersonia* (RUDALL, 1984).

A verticalidade observada em *C. giganteus* pode ainda ser resultante de um conjunto de outras características morfoanatômicas, como a forma piramidal, presença de lacunas de ar

nas raízes e escapo, diafragmas delimitando as lacunas de ar, distribuição de feixes vasculares e de fibras no escapo. Para METCALFE (1971), o formato tríquetro do escapo e a presença de células parenquimáticas formando uma malha tri-dimensional entre os espaços de ar são importantes e significativas características para a família Cyperaceae. Tais atributos morfoanatômicos podem ser considerados fundamentais na manutenção da verticalidade da espécie estudada e ao ambiente alagado, uma vez o escapo apresenta grande comprimento. Além dessas características, outras podem corroborar para as características morfométricas do escapo como a área, a massa seca e a espessura do tecido fotossintetizante podem estar relacionadas para o crescimento e ocupação no ambiente onde os indivíduos de *C. giganteus* foram coletados.

Em *C. giganteus* o escapo é o principal órgão fotossintetizante, como também observado por METCALFE (1971) em espécies de *Eleocharis* e *Scirpus*. Nas três faces do escapo ocorre a distribuição de estômatos, embora o número por unidade de área seja menor na região basal quando comparado à região apical e mediana (cerca de 86,66% menor que a região apical). O maior número de estômatos por unidade de área encontrado na região apical e mediana é positivamente relacionado com a espessura do tecido fotossintetizante que está presente apenas nessas regiões. A partir desse resultado sugere-se que a condutância de CO₂ no interior do escapo é maximizado (MOTT & MICHAELSON, 1991), ou seja, essas características aumentam a eficiência em trocas gasosas no período em que os estômatos permanecem abertos (MAUSETH, 1988) e do processo fotossintetizante. Esses dados podem estar relacionados à maior exposição à luminosidade das regiões apical e mediana, sendo que a região basal fica protegida da mesma e muitas vezes está submersa na água. O mesmo resultado para densidade estomática foi observado por LI (1992), nos escapos de espécies presentes em ambientes alagados. Quando submersas, estruturas fotossintetizantes de plantas terrestres podem apresentar menor quantidade de estômatos quando comparadas a estruturas aéreas (HOSTRUP et al, 1991). A presença de várias camadas de parênquima paliçádico contribui na espessura do escapo, como observado por LEWIS (1972) e SMITH et al (1997), uma vez que está presente nas três faces do escapo, e por consequência aumentando a superfície para captação de luminosidade. O parênquima paliçádico pode ser reduzido ou ausente nas mesmas condições ambientais e a epiderme pode apresentar modificações na distribuição estomática (TURESSON, 1961).

A presença de parênquima paliçádico distribuído nas três faces do escapo dispõe de um eficiente sistema de suprimento de água e nutrientes, representado pelos feixes vasculares distribuídos por todo comprimento do escapo que atuam no suporte mecânico. A orientação

vertical de *Cyperus giganteus* implica em um investimento de mecânico, além de tecido fotossintetizante, que pode ser um ajuste morfológico e estratégia na eficiência na captura de luz.

Para ROWLATT & MORSHEAD (1992), a rigidez de estruturas fotossintetizantes verticais como *Typha latifolia*, dependem da espessura ao longo do órgão, a força necessária na parte inferior do órgão pode ser obtida através do espessamento de sua base, e em *Cyperus giganteus*, observou-se que a região basal do escapo fotossintetizante é cerca de 21% maior que a região apical do escapo.

A orientação de estruturas fotossintetizantes individuais determina a captura de luz e o balanço energético (GÁLVEZ & PEARCY, 2003) e pode ser influenciada por sua morfologia externa e anatomia interna, para a captura eficiente de luz (SMITH et al, 1997). O ângulo reto de estruturas fotossintetizantes como observado em *C. giganteus*, proporciona aumento da captura de luz, além de diminuir a susceptibilidade à fotoinibição (VALLADARES & PUGNAIRE, 1999) e minimizar o uso da água em relação ao ganho de carbono diário (COWAN, 1982).

Em estruturas fotossintetizantes orientadas verticalmente, existe uma tendência em apresentar simetria estrutural (DELUCIA et al, 1991), que parece regular a distribuição de luz e níveis de CO₂ (SMITH et al, 1998), em folhas de *Silophium terebinthinaceum* (POULSON & DELUCIA, 1993) e *Eryngium yuccifolium* (DELUCIA et al, 1991), maximizando a fotossíntese por unidade de massa sob condições onde há limitação de água. Os mesmos autores verificaram que, em folhas verticais, a captura de luz para a fotossíntese parece maximizar o ganho de carbono. Órgãos fotossintetizantes que recebem grande quantidade de incidência luminosa, como observado em *Cyperus giganteus*, podem apresentar maior massa por unidade de área quando comparadas às plantas de sombra, além de apresentarem maior espessura (EVANS, 1996).

As unidades vasculares aparecem em número e tamanho variável nas diferentes regiões do escapo. Em *C. giganteus*, as unidades menores estão situadas na série externa (próximas ao córtex) e as de maior calibre na série interna como também foi verificado para *Cyperus densicaepitosus*, *Cyperus rigens* e *Rhymchospora corymbosa* (ROCHA & MARTINS, 2011), e para os gêneros *Kyllinga*, *Mariscus* e *Torulanium* (METCALFE, 1971). Os feixes vasculares envolvidos parcialmente por células esclerenquimáticas e calotas de esclerênquima e dispostos ao longo de todo este órgão, na periferia, internamente ao parênquima paliçádico e intercalados entre as lacunas de ar também foi observado em outras espécies do gênero *Cyperus* (METCALFE, 1971) e em alguns representantes da tribo

Scirpeae (METCALFE, 1971). Acredita-se que os feixes de fibras distribuídos em diferentes órgãos de *C. giganteus* conferem manutenção da verticalidade do escapo, uma vez que as fibras constituem um tecido de sustentação (FAHN, 1990). Os feixes estão distribuídos uniformemente na periferia do escapo, e em todo seu comprimento e internamente ao parênquima paliádico. Apesar da maior média de números de feixes de fibras estar presente na região mediana, a presença do rizoma horizontal e raízes maduras e longas desempenham sustentação ao escapo vertical. Características semelhantes foram observadas por LEITE et al (2009) para espécies anfíbias da família Cyperaceae. Em *Sonneratia alba*, a presença de fibras em órgãos de plantas submersas confere suporte mecânico, como demonstrado por PURNOBASUKI & SUZUKI (2004).

Na espécie estudada, o aerênquima bem desenvolvido e interrompido por diafragmas que delimitam as extremidades das lacunas de ar é característico de plantas crescidas em ambientes úmidos ou aquáticos. Tais diafragmas atuam de forma mecânica em órgãos submersos, além de serem responsáveis pela condução de gases (SCULTHORPE, 1967; KAUL, 1971; FAHN, 1990). A presença de diafragma evita danos das paredes das lacunas de ar e mantém a curvatura das paredes externas, conferindo força devido à compartimentalização das lacunas, sem necessidade do tecido ser rígido (WILLIAMS & BARBER, 1961), além de resultar em uma estrutura leve, como constatado nas folhas verticais de *Typha latifolia* por ROWLATT & MORSHEAD (1992). A presença de células parenquimáticas braciiformes com grandes espaços intercelulares, distribuídas ao longo das lacunas de ar podem também conferir suporte às paredes das lacunas, impedindo que danos estruturais ocorram devido à compartimentalização de suas células. Os pequenos poros presentes nos diafragmas tem relação com a ventilação interna do órgão. PURNOBASUKI & SUZUKI (2004) verificou a presença de poros nas paredes das lacunas de ar em *Sonneratia alba*, que mesmo sem diafragmas, os poros exerceram importante papel no transporte de oxigênio. Levando em consideração tais características, o investimento em tecido resistente e flexível como o aerênquima torna-se fundamental para a verticalidade de *C. giganteus* quando presente em solo lodoso.

O sistema lacunar representado pelo extenso tecido aerenquimático presente nos escapos e raízes maduras está relacionada à manutenção de trocas gasosas (SCULTHORPE, 1967; KAUL, 1971; ESAU, 1977; FAHN, 1982; JUSTIN & ARMSTRONG, 1987; VARTAPETIAN & JACKSON, 1997), facilitando o suprimento de oxigênio nestes órgãos e no rizoma, uma vez que representa uma passagem desobstruída para transporte de oxigênio interno e reduz consideravelmente a resistência ao movimento de gás dentro da planta

(MARICLE & LEE, 2002). O estabelecimento deste sistema contínuo de lacunas de ar facilita a difusão de oxigênio das folhas flutuantes ou aéreas para os rizomas e raízes enterradas (CONWAY, 1937; JOHN, 1977; MARICLE & LEE, 2002). LI et al (1992) observou menor concentração de oxigênio na base do escapo, próximo ao rizoma de *Cyperus papyrus*, indicando que o consumo desse oxigênio ocorre predominantemente para o rizoma.

Nesse tecido aerenquimatoso, um mínimo de oxigênio do ambiente aquático fica preservado (WILLIAMS & BARBER, 1961) e os espaços de ar nas partes aéreas formam caminho para o transporte de oxigênio a longa distância (ARMSTRONG, 1979; PURNOBASUKI & SUZUKI, 2004), permitindo trocas gasosas sem obstáculos entre o tecido fotossintetizante e os espaços de ar, além de ser importante no armazenamento de CO₂ a partir do sedimento (HOSTRUP et al, 1991). Desse modo, a presença de aerênquima em *C. giganteus*, representa uma adaptação dessas plantas ao ambiente aquático e/ou anfíbio, fornecendo caminho interno de baixa resistência para troca de gás entre os órgãos submersos, melhorando a oferta interna de oxigênio (ARMSTRONG, 1979). As lacunas de ar ainda conferem estabilidade mecânica pela compartimentalização do aerênquima (WILLIAMS & BARBER, 1961).

5. CONCLUSÃO

O sucesso ecológico de *C. giganteus* se deve, em parte, à arquitetura do escapo, onde a verticalidade observada na espécie é resultado do conjunto de características morfoanatômicas, como a forma triangular do escapo em secção transversal, a presença de rizoma horizontal, de raízes maduras e longas, além do investimento em tecido mecânico crucial para sua estabilidade em solo lodoso, como a presença de feixes de fibra em todo o escapo, distribuídas periféricamente, internamente à epiderme do escapo, entre as lacunas de ar e nos feixes vasculares; a presença de lacunas de ar delimitadas por diafragmas, a distribuição de estômatos e parênquima paliçádico nas três faces do escapo, maximizando a captura de luz, característica crucial na manutenção das taxas fotossintetizantes.

Os resultados mostram que além das características morfoanatômicas observadas para o investimento em tecido fotossintetizante e tecidos mecânicos, os resultados obtidos para as características morfométricas do escapo como a área fotossintetizante, área das lacunas, a massa seca e a espessura do tecido fotossintetizante podem estar relacionadas com a disponibilidade dos recursos no ambiente onde os indivíduos de *Cyperus giganteus* foram coletados e conseqüentemente influenciando o crescimento da planta e desempenho em ambiente úmido e com baixas concentrações de oxigênio.

REFERÊNCIAS

- ADAMS, D. A. Factors influencing vascular plant zonation in North Caroline salt marshes. **Ecology**. Pp. 44: 445-456, 1963.
- ANGIOSPERM PHILOGENY GROUP (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. APG II. **Botanical Journal of Linnean Society**, United Kingdom, v. 141, p. 399-346, 2003.
- ARAUJO, A. C; LONGHI-WAGNER, H.M. Anatomia foliar e micromorfologia do fruto na toxonomia de *Cyperus L.* (Cyperaceae). **Iheringia**, Porto Alegre, v. 48, p. 103-120, 1997.
- ARMSTRONG, W. Aeration in higher plants. **Advances in Botanical Research**, London, v. 7, p. 225-332, 1979.
- BIGARELLA, J. J.; BECKER, R. D.; MATOS, D. J.; WERNER, A. 1978. Serra do Mar e a porção oriental do Estado do Paraná: um problema de segurança ambiental e nacional, Curitiba: Governo do Estado do Paraná/SELP/ADEA. 249.
- BOEGER, M. R. T.; PIL, M. W. B.O.; FILHO, N. B. ARQUITETURA FOLIAR COMPARATIVA DE *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) E DE *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). **Iheringia**, Porto Alegre, v. 62, n. 1-2, p. 113-120, 2007.
- BOVE, C. P.; GIL, A.S.B.; MOREIRA, C.B. & ANJOS, R.F.B. Hidrófitas fanerogâmicas de ecossistemas aquáticos temporários da planície costeira do estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 17, n 1, p. 119-135, 2003.
- BRIAN, R. M.; RAYMOND, W. L. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 74, n. 2, p. 109-120, 2002.
- CHUEIRI-CHIARETTO, I. A. Estrutura secundária do cormo de *Trimezia* Salisb. ex Herb. (Iridaceae). **Ciência e Cultura**, Campinas, v. 39, p. 651-654, 1987.

CONWAY, V. Studies on the autecology of *Cladium mariscus*. Part II. The aeration of the subterranean parts of the plant. **New Phytologist**, Cambridge, v. 36, p. 64-96, 1937.

COWAN, I. Regulation of water use in relation to carbon gain in higher plants. **Encyclopaedia of Plant Physiology**, v. 12, p. 589–612, 1982.

DAHLGREN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T.; YEO, P. F. **The families of the monocotyledons**: Structure, evolution and taxonomy. Berlin: Springer Verlag, 1985.

DELUCIA, E. H.; SHENOI, H. D.; NAIDU, S.L.; DAY, T. A. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. **Oecologia**, New York, v. 87, p. 51-57, 1991.

DEMASON D. A. & WILSON M. A. The continuity of primary and secondary growth in *Cordyline terminalis* (Agavaceae). **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 63, n 11, p. 1907-1913, 1985.

DICKISON, W. C. Integrative plant anatomy. **Harcourt Academic Press**, São Diego, p. 544, 2000.

DREW, M. C, JACKSON, M. B.; GIFFARD, S. Ethylene promoted adventitious rooting and development of cortical air spaces in *Zea mays* L. **Planta**, Berlin, v. 147, n.1, p. 83–88, 1979.

DREW, M. C.; HE, C. J.; MORGAN, P. W. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Trends Plant Science**, v. 5, n. 3, p. 123-127, 2000.

DOP, P. & GAUTIÉ, E. F. **Manuel de Technique Botanique**. Paris: J. Lamarre, 1928.

ELEUTERIUS, L. N. & ELEUTERIUS C. K. Tide levels and salt marsh zonation. **Bull. Mar. Science**, v. 29, p. 394-400, 1979.

ENSTONE, D. E., PETERSON, C.A. & MA, F. Root endodermis and exodermis: Structure, function, and responses to the environment. **J. Plant Growth Regulation**, v. 21, p. 335-351, 2003.

EMBRAPA - CNPS. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Brasília: Embrapa-SPI; Rio de Janeiro: Embrapa-Solos, 2009. 306 p.

ESAU, K. **Plant anatomy**. New York: John Wiley & Sons, 1977.

ESTELITA, M.E.M. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Remirea maritima* Aubl. (Cyperaceae). **Naturalia**, Rio Claro, v. 18, p. 123-134, 1993.

ESTELITA, M. E. M.; RODRIGUES, A. C. Subsídios estruturais à caracterização do sistema caulinar em Cyperaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, n. 3, p. 401-409, 2007.

EVANS, J. R. 1996. Developmental constraints on Photosynthesis: Effects of Light and Nutrition. In: p. 281–304. N. R. Baker, ed, Photosynthesis and the Environment. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

EVERT, R. F. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body, they structure, function, and development. New Jersey: John Wiley & Sons, 2006.

FAHN, A. **Plant anatomy**. São Paulo: Pergamon Press, 1982.

FAHN, A. **Plant anatomy**. Oxford: Pergamon Press, 1990.

FEDER, N.; O'BRIEN, T.P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 55, n. 2, p. 123-142, 1968.

FRANÇA, F.; MELO, E. DE; GÓES NETO, A.; ARAÚJO, D.; BEZERRA, M.G.; RAMOS, H.M.; CASTRO, I. & GOMES, D. Flora vascular de açudes de uma região do semi-árido da Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 17, p. 549-559, 2003.

FONT QUER, P. 1989. **Diccionario de Botánica**. Barcelona. Editorial Labor.

GÁLVEZ, D. & PEARCY, R.W. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, New York, v. 135, p. 22-29, 2003.

GAYNARD, T. J. & Armstrong, W. 1987. Some aspects of internal plant aeration in amphibious habitats. In: p. 303-320. R. M. M. Crawford. Plant life in aquatic and amphibious habitats. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

GIVNISH, T.J. Adaptation to sun vs. shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, Madison, v. 5, p. 63-92, 1988.

GODIN, C. Representing and encoding plant architecture: a review. **Annals of Forest Science**, v. 57, n. 5, p. 413-438, 2000.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: Kubitzki, K.; Huber, H.; Rudall, P.; Stevens, P. & Stutzel, T. (eds.). The families and genera of vascular plant. Flowering plants – monocotyledons. **Springer-Verlag**, v. 4, p. 141-190, 1998.

GRIME, J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and relevance to ecological and evolutionary theory. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1169-1194, 1977.

HEYWOOD, V. H. **Flowering plants of the world**. Oxford: University Press, 1978.

HOSTRUP, O, WIEGLEB, G. Anatomy of leaves of submerged and emergent forms of *Littorella uniflora* (L.). **Oecologia**, New York, v. 68, p. 615–622, 1991.

IBGE. **Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Série Manuais Técnicos em Geociências n° 1**. Rio de Janeiro, 1992.

JACKSON, M. B.; ARMSTRONG, W. Formation of aerenchyma and the process of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 1, p. 274–287, 1999.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book Company, 1940.

JOHN, C. D. Short Communication. **Plant and Soil**, Dordrecht, v. 47, p. 269-274, 1977.

JUSTIN, S. H. F. W. & ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, Cambridge, v. 106, p. 465-495, 1987.

KAISER, E. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. **Botanisch Zentralb**, v. 180, p. 25-26, 1880.

KAUL, R. B. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 58, p. 808-816, 1971.

KAUL, R. B. Adaptive leaf architecture in emergent and floating *Sparganium*. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 59, p. 270-278, 1972.

KAUL, R. B. Development of foliar diaphragms in *Sparganium eurycarpum*. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 60, p. 944-949, 1973.

LAAN, P.; BERREVOETS, M. J.; LYTHER, S.; ARMSTRONG, W.; BLOM, C. W. P. M. Root morphology and aerenchyma formation as indicator of the flood tolerance of *Rumex* species. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 77, p. 693-703, 1989.

LAANBROEK, H. J. Bacterial cycling of minerals that affect plant growth in waterlogged soils: a review. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 38, p. 109-125, 1990.

LACERDA, L. D. Manguezais: florestas de beira mar. **Ciência Hoje**, v. 3, p. 63-70, 1984.

LAMBERS, H., & H. Poorter. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. **Advances in ecological research**, v. 23, p. 187-261, 1992.

LEITE, K. R. B.; FRANÇA, F.; SCATENA, V. L. Anatomia de espécies anfíbias de Cyperaceae de lagoas do semi-árido, BA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 23, n. 3, p. 786-796, 2009.

LEWIS, M. C. The physiological significance of variation in leaf structure. **Science Progress**, v. 60, p. 25-51, 1972.

LI, M. Ecophysiological aspects of photosynthesis and respiration in C₃ e C₄ wetland plants. Ph.D. Thesis, University of Dublin. 1992.

LIMA, M. R.; SIRTOLI, A. E. **Diagnóstico e recomendações de manejo do solo**: Aspectos teóricos e metodológicos. Curitiba: UFPR/Setor de Ciências Agrárias, 2006.

MANI, P. A. Air-space tissue in *Cyperus*. **Science and Culture**, v. 28, p. 39-40, 1962.

MARICLE, B. R., LEE, R. W. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 74, p. 109-120, 2002.

MATIAS, L. Q.; AMADO, E. R. & NUNES, E. P. Macrófitas aquáticas da lagoa Jijoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 17, p. 623-623, 2003.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc, California. 1988.

METCALFE, C. R. **Anatomy of the monocotyledons. V. Cyperaceae**. Oxford: Clarendon Press, 1971.

MOOG, P. R. Flooding tolerance of *Carex* species. I. Root structure. **Planta**, Local, v. 207, p. 189-198, 1998.

MOSER, J. M. Solos. In: **Geografia do Brasil**: Região Sul. IBGE Ed. Rio de Janeiro. 1990. p. 81-102.

MOTT, K. A.; MICHAELSON, O. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 78, p. 76-79, 1991.

NICKERSON, N. H. & THIBODEAU, F. R. Association between porewater sulfide concentrations and the distribution of mangroves. **Biogeochemistry**, v. 1, p. 183–192, 1985

NILSEN, E. T. & ORCUTT, D. M. **The physiology of plants under stress abiotic factors**. United States of America: John Wiley & Sons. Inc. 1996.

NIKLAS, K. J. A mechanical perspective on foliage leaf form and function. **New Phytologist**, Cambridge, v. 143, p. 19–31, 1999.

NOBEL, P. S. **Physicochemical and Environmental Plant Physiology**. San Diego: Academic Press, 1991.

PEARCY, R.P.; MURAOKA, H.; VALLADARES, F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. **New Phytologist**, Cambridge, v. 166, p. 791-800, 2005.

PETERSON, C. A. Adaptations of root structure in relation to biotic and abiotic factors. **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 70, p. 661-675 1992.

PONNAMPERUMA, F. N. 1984. Effects of flooding on soils. Pp. 9-45. In: **Flooding and Plant Growth**. Academic Press, Orlando.

POTT, V. J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: Embrapa Comunicação para Transferência de Tecnologia, 2000.

POULSON, M. E.; DELUCIA, E. H. Photosynthetic and structural acclimation to light direction in vertical leaves of *Silphium terebinthinaceum*. **Oecologia**, New York, v. 95, p. 393-400, 1993.

PRATA, A. P.; MENEZES, N. L.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; WANDERLEY, M. G. L. & THOMAS, W. W. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis Kunth* (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, p. 245-256, 2007.

PURNOBASUKI, H.; SUZUKI, M. Aerenchyma formation and porosity in root of a mangrove plant, *Sonneratia alba* (Lythraceae). **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 465-472, 2004.

REINHARDT, D. & KUHLEMEIER, C. Plant architecture. **Embo Reports**, v. 3, p. 846-851, 2002.

ROBERTS, D. G., MCCOMB, A. J. & KUO, J. The structure and continuity of the lacunar system of the seagrass. *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. f. **Aquatic Botany**, v. 18, p. 377-388, 1984.

ROCHA, D. C. & MARTINS, D. Adaptações morfoanatômicas de Cyperaceae ao ambiente aquático. **Planta Daninha**, v. 29, n. 1, p. 7-15, 2011.

RODRIGUES, A. C. & ESTELITA, M. E. Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Vahl rhizome (Cyperaceae). **Revista Brasileira Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 251-258, 2002.

RODRIGUES, A. C. & ESTELITA, M. E. Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 4, p. 629-638, 2004.

RODRIGUES, A. C. & ESTELITA, M. E. Diferenciação dos feixes vasculares e dos elementos traqueais no rizoma de algumas Cyperaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 32, n. 2, p. 349-359, 2009.

ROWLATT, U.; MORSHEAD, H. Architecture of the leaf of the greater red mace, *Typha latifolia* L. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 110, p. 161-170, 1992.

RUDALL, P. Taxonomic and evolutionary and evolutionary implications of rhizome structure and secondary thickening in Iridaceae. **Botanical Gazette**, v. 145, p. 524-534, 1984.

SAJO, M. G. & CASTRO, N. M. Caule. In: APEZZATODA-GLÓRIA, B. & CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Ed). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: Editora UFV, 2006.

SAKAI, W. S. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue. **Stain Technology**, v. 43, p. 247-249, 1973.

SANTAMARÍA, L. Why are most aquatic plants broadly distributed? Dispersal, clonal grow and small-scale heterogeneity in a stressful environment. **Acta Ecológica**, v. 23, p. 137-154, 2002.

SCHULGASSER, K.; WITZTUM, A. Spiralling upward. **Journal of Theoretical Biology**, v. 230, p. 275-280, 2004.

SCULTHORPE, C. D. **The biology of aquatic vascular plants**. London: Edward Arnold, 1967.

SEAGO, J. L.; PETERSON, C. A.; ENSTONE, D. E. Cortical development in roots of the aquatic plant *Potenderia cordata* (Pontederiaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 87, p.1116–1127, 2000.

SIMEPAR. Disponível em: <<http://www.simepar.br>>. Acesso em: junho/2004.

SMIRNOFF, N.; CRAWFORD, R. M. M. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. **Annals of Botany**, London, v. 51, p. 237–249, 1983.

SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C.; DELUCIA, E. H.; BELL; D. T. & SHEPHERD, K. A. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, v. 47, p. 785-793, 1997.

SMITH, W. K.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five western Australian Communities. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 85, n. 1, p. 56-63, 1998.

SPVS. Resumo executivo do plano de manejo da Reserva Natural Rio Cachoeira. http://www.spvs.org.br/projetos/rnt_cachoeira.php (acesso em Junho de 2010).

TURESSON, G. Habit modifications in some widespread plant species. **Botany Notiser**, v. 114, p. 435-452, 1961.

VALLADARES, F., BRITES, D. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Plant Ecology**, v. 174, n. 1, p. 11-17, 2004.

VARTAPETIAN, B. B. & JACKSON, M. B. Plant adaptations anaerobic stress. **Annals of Botany**, London, v. 79, p. 3-20, 1997.

VITOUSEK, P. M. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitations in tropical forests. **Ecology**, v. 65, p. 285-298, 1984.

WILLIAMS, W. T.; BARBER, D. A. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. **Symposia Society for Experimental Biology**, v. 15, p. 132-144, 1961.

WHITE, S. D.; GANF, G. G. Lacunal anatomy and resistance to convective flow in *Typha domingensis* and *Phragmites australis*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 68, p. 165-177, 2000.

YAMASAKI, T. Studies on the "excess moisture injury" of upland crops in overmoist soil from the viewpoint of soil chemistry and plant physiology. **Bulletin of the National Institute of Agricultural Sciences (Japan) B**, v. 1, p. 1-92, 1952.