

Arquitetura do escapo de *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják (Cyperaceae)¹

Bianca Corsino², Maria Regina Torres Boeger² & Leila Terezinha Maranhão³

¹ Parte da dissertação de Mestrado da primeira autora, Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

² Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Caixa Postal 19031, CEP 81531 990 Curitiba, Paraná, Brasil. rboeger@ufpr.br

³ Universidade Positivo, Rua Prof. Pedro Viriato Parigot de Souza, 5300, CEP 81280 330, Curitiba, Paraná, Brasil.

Recebido em 08.VI.2012. Aceito em 07.V.2013

RESUMO – Esse estudo avaliou a morfologia e anatomia do escapo de *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják, para entender a organização dos tecidos e estruturas presentes na arquitetura vertical deste órgão. Trinta escapos foram coletados no Rio Cachoeira, Paraná, para a análise das características morfo-anatômicas. Entre todas as características morfológicas e anatômicas analisadas, a forma de pirâmide triangular do escapo, lacunas de ar com diafragmas e células braciiformes, feixes vasculares dispersos e cordões de fibras subepidérmicas parecem ser determinantes na verticalidade do escapo. A manutenção desta verticalidade reside no balanço entre o investimento nos tecidos mecânicos, representados pela organização dos cordões de fibras, feixes vasculares e sistema lacunar e o investimento do tecido fotossintético, representado pelo espesso parênquima paliádico, que envolve uniformemente o escapo garantindo as atividades fotossintéticas, sem comprometer a sua sustentação.

Palavras-chave: anatomia, aerênquima, diafragma, morfologia, verticalidade

ABSTRACT - **Scape architecture of *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják (Cyperaceae).** This study evaluated the scape morphology and anatomy of *Schoenoplectus californicus* (C.A. Mey.) Soják, to understand the organization of tissues and structures involved on the vertical architecture of this organ. Thirty scapes were collected in Cachoeira River, Antonina, Paraná, to evaluate quantitative morphological and anatomical traits. Among the anatomical and morphological analyzed characteristics, the triangle-pyramidal shape of the scape, air lacunae with diaphragms and arm cells, scattered vascular bundles and subepidermical fiber bundles seems to be determinants on the verticality of the scape. The maintenance of scape verticality resides on the balance between the investment on mechanical tissues represented by the organization of fiber and vascular bundles and aerenchyma, and the investment on the photosynthetic tissue, represented by the thick palisade parenchyma, that involves uniformly the scape, ensuring photosynthetic functions without compromising the sustentation.

Key Words: aerenchyma, anatomy, diaphragm, morphology, verticality

INTRODUÇÃO

A arquitetura vegetal é definida como a organização tridimensional do corpo das plantas (Valladares & Brites, 2004) e pode ser considerada um elemento limitante na distribuição da radiação solar. 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, além da 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 determinantes no processo de captura de luz e balanço energético do órgão (Gálvez & Percy, 2003). A arquitetura de uma planta leva em consideração o balanço entre o investimento em

tecidos, para a fixação de carbono, e o investimento de tecidos mecânicos para a sustentação (Givnish, 1988).

Em plantas com estruturas fotossintetizantes verticais, a disposição dos tecidos clorofilados é crucial para a manutenção das taxas fotossintéticas (DeLucia *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 domingensis*, a acentuada simetria associada à distribuição equivalente de estômatos, nas duas faces da folha, resultam 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).

No entanto, a verticalidade impõe restrições mecânicas na sustentação desses órgãos (Niklas, 1999). A disposição dos tecidos mecânicos, como colênquima e esclerênquima depende da relação massa/volume do órgão. O colênquima por ser um tecido flexível, composto de cerca de 60% de água na parede primária, permite uma maior maleabilidade do órgão em relação ao esclerênquima, que é mais rígido (Evert, 2006).

Em macrófitas aquáticas, a verticalidade pode ser influenciada por outros tecidos como o aerênquima (Evert, 2006). A vantagem do aerênquima sobre outros tecidos de sustentação reside na formação de um tecido de baixo custo energético, sem paredes lignificadas (Williams & Barber, 1961). Além da função de sustentação, o aerênquima é amplamente reconhecido como um tecido de ventilação, devido ao seu sistema contínuo de espaços intercelulares, 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; Jackson & Armstrong, 1999; Brian & Raymond, 2002).

Schoenoplectus californicus (C.A.Mey.) Soják (*Cyperaceae*), conhecido como piri, é uma planta herbácea, perene, rizomatosa que se caracteriza por ter um escapo ereto, de forma piramidal triangular, fotossintetizante, muito longo e fino, podendo atingir até 3 m de comprimento. Os rizomas são bem desenvolvidos com cerca de dois cm de diâmetros, rígidos, cobertos por escamas escuras. As raízes são numerosas, variando de brancas quando novas até marrons quando mais antigas e fibrosas (Lange *et al.*, 1998). A espécie é nativa das regiões costeiras do sudeste dos Estados Unidos estendendo-se até o Chile

e Argentina (Wagner *et al.*, 1990). Em alguns países, como na Nova Zelândia, essa espécie é considerada naturalizada devido a sua ampla distribuição no país (Lange *et al.*, 1998). Em margens de rios, essa espécie forma densas populações clonais, conhecidas como pirizais. Essa espécie é bastante utilizada comercialmente para a fabricação de móveis e esteiras, em vários países da América do Sul (Macía & Baslev, 2000), incluindo o Brasil.

O presente estudo teve como objetivo avaliar a morfologia e anatomia do escapo, para entender a relação entre os tecidos e estruturas presentes envolvidas na arquitetura vertical deste órgão. Nossa hipótese é que a manutenção da verticalidade do escapo reside no balanço entre o investimento nos tecidos mecânicos e no tecido fotossintético, permitindo que o escapo desenvolva as atividades fotossintéticas sem comprometer a sua sustentação.

MATERIAL E MÉTODOS

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, Brasil. O Rio Cachoeira nasce na Serra do Mar e deságua na Baía de Antonina, que faz parte do Complexo Estuarino de Paranaguá. Este complexo abrange um grande corpo aquoso de forma irregular que se projeta continente adentro (Fávaro *et al.*, 2007).

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 e 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 (Angulo, 1990; IBGE, 1992).

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, em torno de 32°C, nos meses de janeiro e fevereiro. A precipitação está intimamente ligada à temperatura, sendo que o período com menores índices de chuva ocorrem no

inverno e o período com maiores índices ocorrem no verão. A precipitação anual foi de 617,4 mm, segundo os dados fornecidos pelo SIMEPAR (Instituto Tecnológico Simepar), para o ano de 2010. O solo é do tipo Gley, que compreende solos hidromórficos, permanente ou periodicamente saturado por água, de textura argilosa a muito argilosa (EMBRAPA, 2009).

Trinta indivíduos de *Schoenoplectus californicus* foram coletados em julho de 2010, nas margens do Rio Cachoeira, em diferentes pontos da margem. Indivíduos com estruturas férteis foram coletados para a identificação taxonômica. O material vegetal foi depositado no Herbário MBM, do Museu Botânico Municipal de Curitiba, PR, sob número de tombamento MBM 379393. No mesmo período, foram obtidos dados de salinidade (0 a 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).

Posteriormente à coleta, para cada indivíduo coletado ($n=20$) foi mensurado o comprimento total do escapo (em m), com uma fita milimetrada. Para a estimativa da massa seca (em g), os escapos foram desidratados em estufa a 60°C até obter massa constante, em balança analítica de precisão. A área transversal dos escapos (A_e , em mm^2), foi estimada considerando a forma piramidal 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, na porção apical, mediana e basal, e h representa a maior altura da secção transversal do escapo.

A área fotossintetizante do escapo (A_{fe} , em m^2) foi estimada de acordo com a seguinte equação: $A_{fe} = P_e \times C_{te}$, onde P_e representa o perímetro do escapo, na porção mediana, e C_{te} representa o comprimento da área fotossintetizante do escapo. Tanto P_e como C_{te} foram mensurados com uma fita micrometrada.

Para a descrição anatômica, foram selecionados dez escapos, nas regiões apical, mediana e basal, as quais 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 emblocadas em resina sintética Leica® (Feder & O'Brien, 1968). As secções transversais e longitudinais foram obtidas em micrótomo de rotação, com espessura de $7 \mu\text{m}$, 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 verificar a lignina nas paredes celulares das fibras, secções transversais do escapo fresco foram tratadas com floroglucinol acidificado (Kraus & Arduin, 1997).

Para a análise anatômica quantitativa, foram utilizadas lâminas semipermanentes. Secções transversais, longitudinais e paradérmicas, nas regiões apical, mediana e basal do escapo 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, montadas entre lâmina e lamínula com gelatina glicerina (Kraus & Arduin, 1997) e vedadas com esmalte incolor (Dop & Gautié, 1928).

Nas secções transversais, a espessura do tecido fotossintetizante do escapo das regiões apical e mediana ($n = 10$ em μm) foram mensuradas com o auxílio de ocular micrometrada. Para a densidade estomática, secções paradérmicas das regiões apical, mediana e basal do escapo foram confeccionadas 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 ($n = 20$) foi realizada em microscópio óptico com câmara clara acoplada das regiões apical, mediana e basal do escapo, numa área previamente conhecida e posteriormente estimada para uma 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, em secção transversal, realizados com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico. Os desenhos foram 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). Com os dados de área total e área lacunar do escapo foi calculada a percentagem da área lacunar. O comprimento das lacunas de ar do escapo (em mm), em secção longitudinal, foi mensurado em microscópio óptico com ocular micrometrada acoplada. Foram mensuradas cinco lacunas de ar por região (apical, mediana e basal) de cada escapo.

Para a análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV), as amostras do escapo em secção transversal e longitudinal, após fixação em FAA 70,

foram desidratadas em série etílica crescente até etanol absoluto e secas, via ponto crítico, com CO₂, 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 capturas de imagens foram realizadas em Microscópio Eletrônico de Varredura Jeol (JSM-6360 LV), no Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná.

Para todas as variáveis 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, comprimento das lacunas de ar, densidade estomática e 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 (versão 7.0 StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA).

RESULTADOS

O escapo apresenta forma piramidal triangular e é bastante longo em comprimento ($X = 2,8 \text{ m} \pm 0,4$ máximo = 3,9 m; mínimo = 2,1 m; coeficiente de variação = 13,3 %). A área fotossintetizante do escapo é de $1,42 \text{ m}^2 \pm 0,28$ (valor máximo = 2,1; mínimo = 0,97; coeficiente de variação = 20%) e a massa seca de $14,9 \text{ g} \pm 5,0$ (valor máximo = 23,8; mínimo = 7,5; coeficiente de variação = 34%). A área transversal do escapo variou significativamente no sentido ápice-base, sendo que a região transversal basal é cerca cinco vezes maior que a região transversal apical (Tab. 1).

Tabela 1. Valores médios, respectivos desvios-padrão e coeficientes de variação (CV, em %) das características quantitativas do escapo de *S. californicus*. Letras diferentes na mesma linha indicam valores estatisticamente diferentes pelo teste de Tukey, a 5% de significância

Características quantitativas	Região apical	CV	Região mediana	CV	Região basal	CV
Área transversal (mm ²)	40,04±9,7c	24,21	106,45±23,1b	21,68	203,44±68,4a	33,61
Comprimento da lacuna de ar (mm)	2,35±0,4b	16,68	2,80±0,4a	15,65	2,54±0,3b	13,67
Área lacunar (%)	66,67±5,2ab	7,8	60,70±13,3b	21,67	72,78±9,8a	13,47
Espessura do parênquima paliçádico (µm)	106,45±8,1a	7,62	97,3±9,5b	9,73	ausente	----
Densidade estomática (mm ²)	272,73±38,9a	14,26	236,68±40,5b	46,45	28,21±13,1c	17,12

A epiderme, em vista frontal, é formada por células de contorno retangular e tamanhos variados. Algumas células possuem sinuosidades nas paredes celulares. Os estômatos em forma de halteres estão arrançados em fileiras longitudinais e ocorrem no mesmo nível das demais células epidérmicas. A densidade estomática é significativamente maior (89,9%) no ápice do escapo do que na região mediana e basal (Tab. 1).

Em secção transversal, a epiderme é unisseriada, formada por células alongadas e com paredes espessas, porém de alturas diferentes, principalmente nas regiões apical e mediana (Figs. 1A, 1B e 1C). Internamente à epiderme, o parênquima paliçádico está presente apenas nas porções apical e mediana do escapo e contém de três a quatro camadas de células (Figs. 1A e 1B), sendo que sua espessura é significativamente maior na porção apical quando comparada com a região mediana do escapo (Tab. 1).

Cordões de fibras estão distribuídos periféricamente, numa posição subepidérmica e

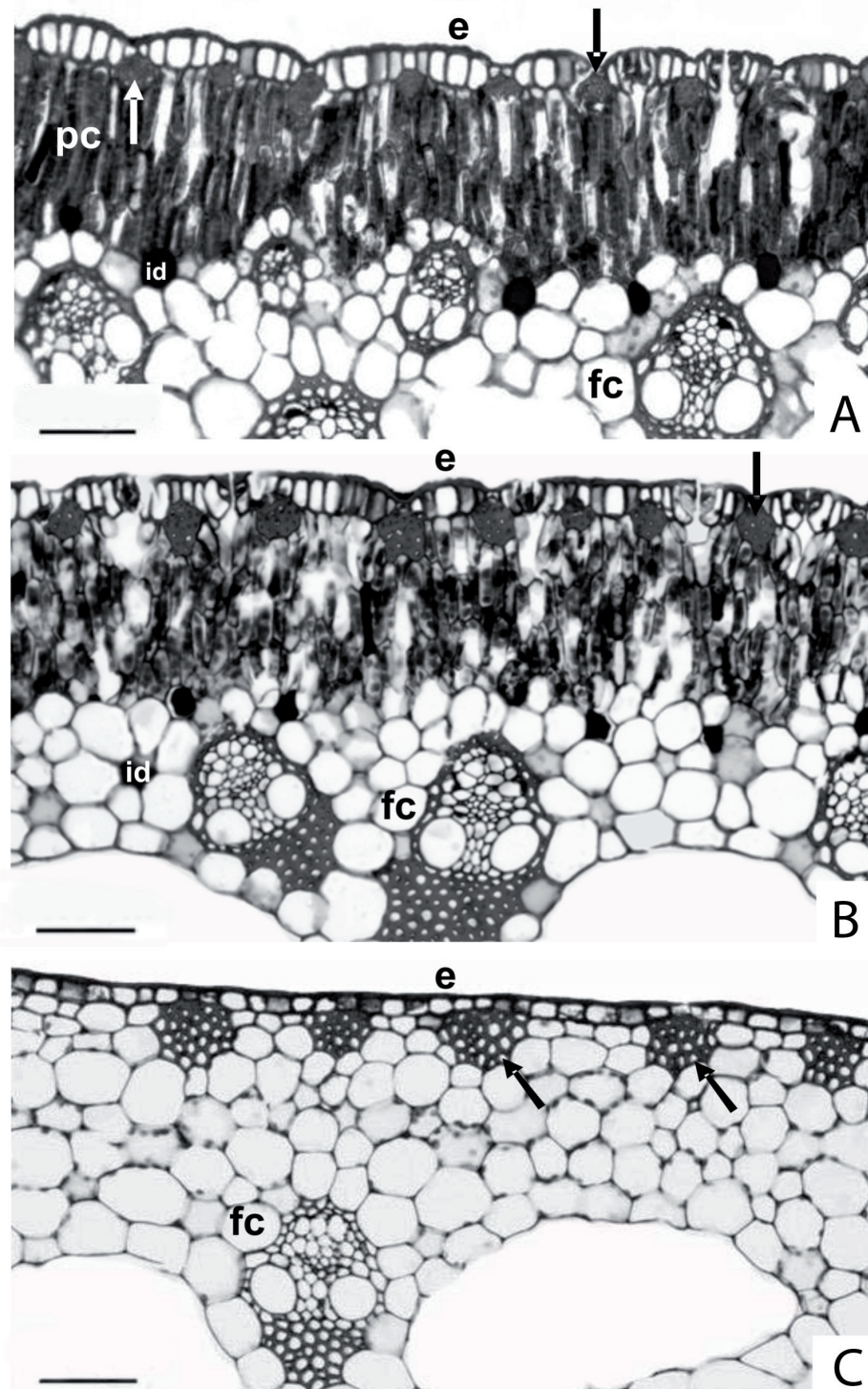
intercalados com o tecido clorofiliano (Figs. 1A e 1B) e /ou estão dispersos no parênquima cortical (Fig. 1C). Esses cordões estão também associados aos feixes vasculares. Idioblastos, com conteúdo denso, estão presentes na região do parênquima fundamental.

Localizados internamente ao parênquima paliçádico, os feixes vasculares são do tipo colateral (Figs. 1A, 1B e 1C) e estão dispostos de forma dispersa entre as lacunas. Os feixes vasculares estão envoltos parcialmente por uma bainha esclerenquimática. Em geral, os feixes vasculares de menor calibre estão situados mais próximos do parênquima paliçádico e os de maior calibre estão situados na região mais interna do escapo, entre as células parenquimáticas que delimitam as lacunas.

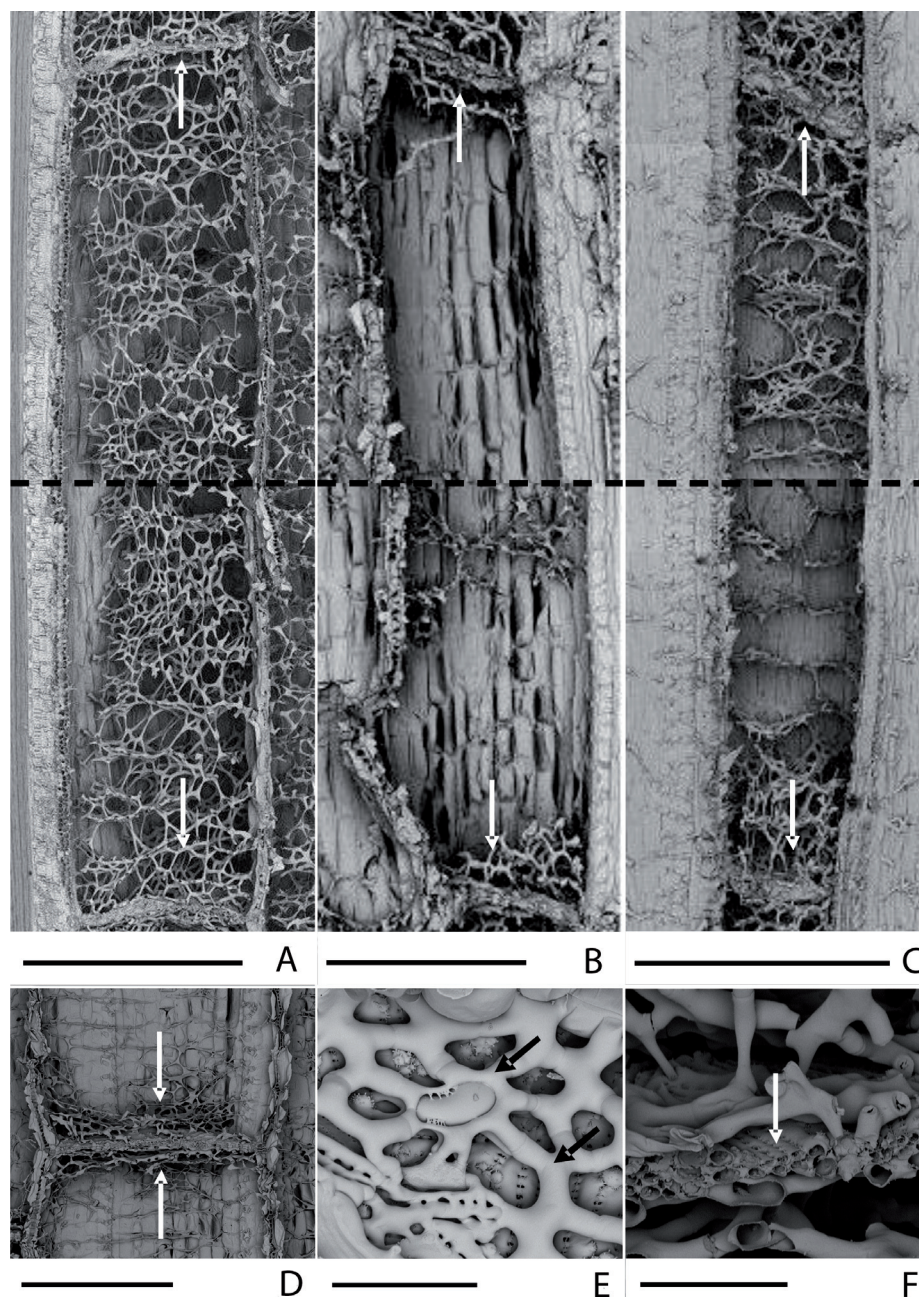
O aerênquima, em secção longitudinal, apresenta extensas lacunas de ar que podem ser parcialmente ou totalmente preenchidas por células parenquimáticas braciciformes, ligando internamente as paredes da lacuna (Figs. 2A, 2B e 2C). As extremidades de cada

lacuna de ar são delimitadas por diafragmas. Esses são constituídos de duas a três camadas de células com pequenos espaços intercelulares de formato arredondado e tamanho variável (Figs. 2D, 2E e 2F). As lacunas de ar são bastante longas e as maiores

lacunas em comprimento ocorrem na região mediana do escapo, em relação as demais regiões (Tab. 1). As áreas lacunares ocupam mais da metade da área total transversal do escapo, sendo maiores na região basal quando comparada com a região mediana (Tab. 1).



Figs. 1 A-C. Seções transversais da porção periférica do escapo de *Schoenoplectus californicus* (C.A.Mey.) Soják. MO. **A.** Região apical; **B.** Região mediana; **C.** Região basal. Epiderme (e), parênquima paliádico (pc), feixes vasculares (fc) e idioblastos (id). A seta branca em A e as setas pretas em A, B, C indicam cordões de fibras. Barras = 50 μ m



Figs. 2 A-F. Secções longitudinais do escapo de *Schoenoplectus californicus* (C.A.Mey.) Soják, evidenciando as lacunas de ar (MEV). **A, D.** Região apical; **B, E.** Região mediana; **C, F.** Região basal. As setas brancas em **A, B, C, D** indicam a posição dos diafragmas na lacuna. A seta branca em **F** indica as camadas mais internas do diafragma. As setas pretas em **E** indicam a camada mais externa do diafragma. Barras: **A** = 900 μm ; **B** = 500 μm ; **C** = 800 μm ; **D** = 720 μm ; **E, F** = 90 μm

DISCUSSÃO

As características morfológicas e anatômicas observadas que são determinantes na manutenção da verticalidade de *S. californicus* são: 1) a forma piramidal triangular do escapo, 2) a presença de lacunas de ar com diafragmas e células braciformes, 3) a presença de feixes vasculares dispersos e cordões de fibras sub-epidérmicos. Essas características se

arranjam de tal forma a manter a estrutura longa, fina e ereta do escapo. Algumas dessas características também foram observadas nas folhas de *Typha dominguensis*, sendo que nessa espécie ocorre uma acentuada simetria da lâmina, na qual o parênquima paliádico, formado por várias camadas de células, circunda um sistema denso de lacunas na região interna da folha (Boeger *et al.*, 2007). Segundo Rowlett & Morshead (1992), a maior parte da tensão e compressão, que ocorre na folhas de espécies de

Typha, é sustentada pelo turgor das células, tanto epidérmicas como parenquimáticas.

A forma piramidal triangular do escapo confere maior suporte na base do órgão, a qual é cinco vezes maior, em área transversal, do que o ápice. As espécies de *Cyperaceae* caracterizam-se por apresentarem plantas com caules e escapos de diferentes formas que variam desde de triangulares (em *Rhynchospora*) até arredondados (em *Eleocharis*), como descrito por Hinchliff & Roalson (2009). Estudos filogenéticos sobre *Eleocharis* e o subgênero *Limnochloa* mostraram uma complexa história para a forma do caule, caracterizada pelo alto grau de homoplasia, mas com um padrão consistente e direcionado de mudanças evolutivas (Hinchliff & Roalson, 2009). No entanto, ainda não é clara a importância adaptativa das diferentes formas de caule dentro deste grupo.

O sistema lacunar é uma das características morfológicas mais importantes na manutenção da verticalidade do escapo da espécie estudada. Apesar do sistema lacunar ser associado ao transporte de gases por vários autores (Sculthorpe, 1967; Kaul, 1971; Purnobasuki & Suzuki, 2004), ele também atua como um eficiente sistema de sustentação, com vantagens adicionais (Williams & Barber, 1961). O sistema de lacunas, por ser formado por células parenquimáticas e grandes lacunas cheias de ar, é um sistema flexível, de baixo custo estrutural, associado à disponibilidade de água no solo para a manutenção do turgor celular (Kaul, 1974; Boeger *et al.*, 2007). Outra característica importante do sistema de lacunas observado em *S. californicus* é a presença de células braciiformes, conectando internamente as lacunas. Essas células formam uma rede interna, dando sustentabilidade interna às lacunas, que por sua vez são bem longas e visíveis a olho nu.

A manutenção das longas lacunas ocorre também pela presença de diafragmas que delimitam as extremidades das mesmas. A presença desses diafragmas fortalece as paredes das lacunas, compartimentalizando-as, sem necessidade do investimento de um tecido mais rígido (Williams & Barber, 1961; Rowlatt & Morshead, 1992). Os pequenos espaços celulares presentes nos diafragmas permitem a ventilação interna do órgão e o possível transporte interno de gases (Purnobasuki & Suzuki, 2004).

A organização subepidérmica dos cordões de fibras, imediatamente abaixo da epiderme, permite ao mesmo tempo o suporte do escapo, pela presença da lignina, e as trocas gasosas do órgão, pela presença dos estômatos que se alternam com os cordões de fibras. Niklas (1993) considera essa

organização anelar de cordões das fibras como sendo análoga a várias estruturas caulinares que não possuem crescimento secundário, nas quais uma hipoderme esclerenquimática é presente e confere sustentabilidade ao órgão.

Alguns cordões de fibras estão também associados aos feixes vasculares, formando uma bainha ao redor do feixe vascular, o que incrementa o seu suporte. Os feixes vasculares ocorrem em número e tamanho variável nas diferentes regiões do escapo. As unidades menores são mais externas enquanto que os feixes de maior calibre estão posicionados mais internamente no órgão. Os feixes vasculares tem uma distribuição atactostélica, típica dos caules de monocotiledôneas (Dickson, 2000) e de outras ciperáceas (Rocha & Martins, 2011).

A ausência de folhas nessa espécie, aparentemente, impõe algumas restrições estruturais para a atividade fotossintética. No entanto, o escapo, que é o principal órgão fotossintetizante, apresenta uma arquitetura que atende tanto à manutenção da verticalidade quanto às atividades fisiológicas, tais como a fotossíntese e as trocas gasosas. Assim, a distribuição homogênea de estômatos e do parênquima paliádico nos três faces da estrutura piramidal do escapo, restritos às regiões apical e mediana, parecem ser cruciais nessa organização.

A possível restrição de distribuição de gases para as células mais internas do escapo, devido à estrutura piramidal triangular, é semelhante à observada para as folhas espessas de espécies ocorrentes em dunas (Boeger & Gluzezak, 2006). Assim, a distribuição de estômatos nas três faces do escapo pode ser considerada funcionalmente similar das folhas anfiestomáticas. Estudos mostraram que a distribuição uniforme de estômatos nas duas faces epidérmicas garante um maior suprimento de gases, diminuindo a distância da difusão interna de gases na folha (Mott *et al.*, 1982; Mott & Michaelson, 1991).

A ocorrência de estômatos nas regiões apical e mediana do escapo está relacionada com a presença do parênquima clorofiliano apenas nessa região e, provavelmente, à maior circulação de ar na parte mais apical da planta. Na região basal, as trocas gasosas parecem ser dificultadas pela proximidade dos escapos e pela constante inundação, pela ação das marés. A densidade estomática encontrada nesse estudo foi semelhante ao observado por Li & Jones (1995) em escapos de espécies presentes em ambientes alagados.

Estruturas fotossintetizantes orientadas verticalmente apresentam uma tendência de

apresentar simetria estrutural (DeLucia *et al.*, 1991), a qual parece regular a distribuição de luz e níveis de CO₂ (Smith *et al.*, 1998; Poulson & DeLucia, 1993). A ocorrência e posição sub-epidérmica do parênquima paliçádico nas três faces do escapo reforça a simetria do órgão e a manutenção das atividades fotossintéticas. O parênquima paliçádico é formado por duas a três camadas celulares, sendo mais espesso na região apical. Parênquima paliçádico espesso é típico de xerófitas, halófitas e folhas de sol (Dickson, 2000), sendo que *S. californicus* pode ser classificado tanto como halófito quanto planta de sol, devido ao ambiente salobro onde se desenvolve e a intensa luz solar que recebe, respectivamente.

A presença de várias camadas periféricas de parênquima paliçádico no escapo está relacionada com a otimização da fotossíntese. A disposição deste parênquima nas três faces do escapo e sua maior espessura na porção apical incrementam esse processo de captura de luz e, conseqüentemente, favorecem os processos fotossintéticos. Segundo Volgemann *et al.* (1996), a posição e o número de camadas do parênquima paliçádico otimiza a absorção da luz canalizada, facilitando a penetração da radiação luminosa para o interior desse tecido.

A verticalidade do escapo de *S. californicus* se deve, também, ao sistema caulinar subterrâneo bem desenvolvido dos quais os escapos são originados. Aliado a isso, o sistema radicial é bem extenso, o que confere maior estabilidade aos escapos, formando juntamente com os rizomas uma malha densa. O sistema lacunar observado no escapo também se encontra tanto nas raízes como nos rizomas (dados não publicados), assim como no sistema subterrâneo de outras ciperáceas (Rodrigues & Estelita, 2002, 2004). Esse sistema lacunar parece garantir um transporte de gases no interior desses órgãos, uma vez que o solo lodoso e não consolidado é um fator limitante para a absorção e difusão de gases nesses órgãos (Armstrong, 1979).

O sucesso ecológico dessa espécie, formando densas populações clonais denominadas de pirizais, se deve, pelo menos em parte, ao conjunto de características morfológicas e anatômicas que definem a arquitetura do escapo. A simetria proporcionada pela forma piramidal triangular permite as trocas gasosas e fixação de carbono nas três faces do escapo.

Apesar da redução das folhas, o escapo possui uma grande área fotossintetizante (1,42 m²) e espessa (106 µm) que garante a atividade fotossintética. O arranjo dos tecidos mecânicos (cordões de fibras e feixes vasculares) e do sistema lacunar permite a sustentação ereta do órgão sem

comprometer a atividade fotossintética do mesmo. O baixo custo estrutural do aerênquima permite que esse ocupe cerca de 60 a 70% do escapo, auxiliando na manutenção da forma do mesmo. No entanto, a verticalidade do escapo também é dependente da estrutura do rizoma e do sistema radicial que forma uma malha densa no solo lodoso e não consolidado, garantindo maior estabilidade ao órgão ereto.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Biólogo Osmar dos Santos Ribas, do Museu Botânico Municipal de Curitiba, PR pela identificação do material; a Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem (SPVS) pela permissão da coleta; ao Programa REUNI pela bolsa de Mestrado para a primeira autora e ao CNPq pela bolsa Produtividade para a segunda autora (processo no. 309386/2007-1).

REFERÊNCIAS

- Angulo, R.J. 1990. O manguezal como unidade dos mapas geológicos. *In: Simpósio de ecossistemas da costa sul e sudeste brasileira. Resumos Expandidos.* São Paulo, v. 2, p. 54-62.
- Armstrong, W. 1979. Aeration in higher plants. *Advances in Botanical Research*, 7: 225-332.
- 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. Governo do Estado do Paraná/SELP/ADEA, Curitiba. 249 p.
- Boeger, M.R. & Gluzezak, R.M. 2006. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia. Série Botânica*, 61(1-2): 73-82.
- Boeger, M.R.T., Pil, M.W.B.O. & Filho, N.B. 2007. Arquitetura foliar comparativa de *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) e de *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). *Iheringia. Série Botânica*, 62(1-2): 113-120.
- Brian, R.M. & Raymond, W.L. 2002. Aerenchyma development and oxygen transport in the estuarine cordgrasses *Spartina alterniflora* and *S. anglica*. *Aquatic Botany*, 74(2): 109-120.
- DeLucia, E.H., Sheno, H.D., Naidu, S.L., Day, T.A. 1991. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. *Oecologia*, 87: 51-57.
- Dickson, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy.* Harcourt Academic Press, São Diego, 544 p.
- Dop, P. & Gautié, E. F. 1928. *Manuel de Technique Botanique.* J. Lamarre, Paris. 594 p.
- Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Solos. 2009. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Brasília: Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária

- ria- Informação Tecnológica; Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária – Solos Rio de Janeiro, 306 p.
- Evert, R.F. 2006. Esau's Plant Anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body, they structure, function, and development. John Wiley & Sons, New Jersey. 601 p.
- Fávaro, L.F., E.C. Oliveira & N.F. Verani. 2007. Estrutura da população e aspectos reprodutivos do peixe-rei *Atherinella brasiliensis* (Quoy & Gaimard) (Atheriniformes, Atherinopsidae) em áreas rasas do complexo estuarino de Paranaguá, Paraná, Brasil. Revista Brasileira de Zoologia, 24(4): 1150-1156.
- Feder, N. & O'Brien, T.P. 1968. Plant Microtechnique: some principles and new methods. American Journal of Botany, 55(2):123-142.
- Gálvez, D. & Pearcy, R.W. 2003. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. Oecologia, 135: 22-29.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun vs. shade: a whole-plant perspective. Australian Journal of Plant Physiology, 5: 63-92.
- Godin, C. 2000. Representing and encoding plant architecture: a review. Annals of Forest Science, 57(5): 413-438.
- Hinchliff, C.E. & Roalson, E.H. 2009. Stem architecture in *Eleocharis* subgenus *Limnochloa* (Cyperaceae): Evidence of dynamic morphological evolution in a group of Pantropical sedges. American Journal of Botany, 96(8): 1487-1499.
- IBGE. 1992. Manual Técnico da Vegetação Brasileira: Série Manuais Técnicos em Geociências nº 1. Rio de Janeiro. 92 p.
- Jackson, M.B. & Armstrong, W. 1999. Formation of aerenchyma and the process of plant ventilation in relation to soil flooding and submergence. Plant Biology, 1: 274-287.
- Johansen, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York. 523 p.
- Kaul, R.B. 1971. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. American Journal of Botany, 58: 808-816.
- Kaul, R.B. 1974. Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. American Journal of Botany, 61: 318-323.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Editora da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 198 p.
- Lange, P. J. de, Gardner, R. O., Champion, P.D. & Tanner, C.C. 1998. *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae) in New Zealand, New Zealand Journal of Botany, 36: 319-327.
- Li, M. & Jones, M.B. 1995. CO₂ and O₂ transport in the aerenchyma of *Cyperus papyrus* L. Aquatic Botany, 52: 93-106.
- Macía, J. M. & Baslev, H. 2000. Use and management of totora (*Choenoplectus californicus*, Cyperaceae) in Ecuador. Economic Botany, 54(1): 82-89.
- Mott, K.A., Gibson, A.C. & O'Leary, J.W. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. Plant, Cell and Environment, 5: 455-460.
- Mott, K.A. & Michaelson, O. 1991. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). American Journal of Botany, 78: 76-79.
- Niklas, K.J. 1993. The scaling of plant height: a comparison among major plant clades and anatomical grades. Annals of Botany, 72: 165-172.
- Niklas, K.J. 1999. A mechanical perspective on foliage leaf form and function. New Phytologist, 143: 19-31.
- Nobel, P.S. 1991. Physicochemical and Environmental Plant Physiology. San Diego: Academic Press. 635 p.
- Poulson, M.E. & DeLucia, E.H. 1993. Photosynthetic and structural acclimation to light direction in vertical leaves of *Silphium terebinthinaceum*. Oecologia, 95: 393-400.
- Purnobasuki, H. & Suzuki, M. 2004. Aerenchyma formation and porosity in root of a mangrove plant, *Sonneratia alba* (Lythraceae). Journal of Plant Research, 117: 465-472.
- Reinhardt, D. & Kuhlemeier, C. 2002. Plant architecture. Embo Reports, 3: 846-851.
- Rocha, D.C. & Martins, D. 2011. Adaptações morfoanatômicas de Cyperaceae ao ambiente aquático. Planta Daninha, 29(1): 7-15.
- Rodrigues, A.C. & Estelita, M.E. 2002. Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Vahl rhizome (Cyperaceae). Revista Brasileira Botânica, 25(3): 251-258.
- Rodrigues, A.C. & Estelita, M. E. 2004. Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. Revista Brasileira de Botânica, 27(4): 629-638.
- Rowlatt, U. & Morshead, H. 1992. Architecture of the leaf of the greater red mace, *Typha latifolia* L. Botanical Journal of the Linnean Society, 110: 161-170.
- Sakai, W.S. 1973. Simple method for differential staining of paraffin embedded plant material using toluidine blue. Stain Technology, 43:247-249.
- Sculthorpe, C.D. 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold. London. 610 p.
- Silva, M.A.B., Bernini, E. & Carmo, T.M.S. 2005. Características estruturais de bosques de mangue do estuário do rio São Mateus, ES, Brasil. Acta Botanica Brasílica, 19(3): 465-471.
- Smith, W.K., Bell, D.T. & Shepherd, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five western Australian Communities. American Journal of Botany, 85(1): 56-63.
- Valladares, F. & Brites, D. 2004. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? Plant Ecology, 174(1): 11-17.
- Vogelmann, T.C., Nishio, J.N. & Smith, W.K. 1996. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. Trends in Plant Science, 1: 65-70.
- Wagner, W. L., Herbst, D. R. & Sohmer, S. H. 1990. Manual of the flowering plants of Hawai'i. Vol. 2. Bishop Museum special publication 83. Hawai University of Hawai and Bishop Museum Press. 1853 p.
- Williams, W.T. & Barber, D.A. 1961. The functional significance of aerenchyma in plants. Symposia Society for Experimental Biology, 15: 132-144.

