

A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia das espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus* (Cyperaceae) ocorrentes no sul do Brasil¹

Sonia Marisa Hefler^{2,3,4} e Hilda Maria Longhi-Wagner²

Recebido em 17/02/2009. Aceito em 25/05/2010

RESUMO – (A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia das espécies de *Cyperus* subg. *Cyperus* (Cyperaceae) ocorrentes no sul do Brasil). Foi analisada a anatomia foliar de 15 táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* ocorrentes na Região Sul do Brasil, na busca de caracteres anatômicos auxiliares para a sua identificação. Todos os táxons analisados possuem clorênquima radiado em torno dos feixes vasculares, anatomia Kranz do tipo Clorociperóide e cavidades aeríferas com diafragma de células estreladas. Os caracteres que mostraram maior valor diagnóstico foram a forma da lâmina foliar em secção transversal, a distribuição e estratificação da hipoderme e das células bulbiformes, o grau de desenvolvimento das cavidades aeríferas, e a distribuição dos feixes vasculares. Os resultados permitiram separar algumas espécies com morfologia externa semelhante, porém, não foram conclusivos para a definição de todos os complexos específicos e infra-específicos observados. Por outro lado, reforçaram a proposição de sinonímias já indicadas por dados da morfologia externa e da micromorfologia da superfície do fruto obtidos em estudos anteriores. É discutida a importância diagnóstica dos caracteres analisados e fornecida uma tabela comparativa entre os táxons.

Palavras-chave: monocotiledôneas, morfoanatomia, plantas C4

ABSTRACT – (Contribution of leaf anatomy to the taxonomy *Cyperus* L. subg. *Cyperus* (Cyperaceae) species from Southern Brazil). The leaf anatomy of 15 taxa of *Cyperus* subg. *Cyperus* from Southern Brazil was analyzed aiming to find anatomic characteristics useful for identification. All the taxa studied have radiate chlorenchyma around the vascular bundles, Kranz anatomy of the Chlorocyperoid type and air cavities with starred cells in the diaphragms. The most important diagnostic characters are leaf-blade shape in cross section, arrangement and stratification of hypoderm and bulliform cells, degree of air-cavity development, and vascular-bundle arrangement. The results were useful to separate some exomorphologically similar species but were not conclusive for the definition of all specific or infra-specific complexes observed. On the other hand, the results reinforced the proposition of synonymies indicated by previous exomorphological analyses and micromorphological data of the fruit surface. The diagnostic value of the analyzed data is discussed and a comparative table is provided.

Key words: monocotyledons, morphoanatomy, C4 plants

Introdução

Cyperaceae Juss., terceira maior família entre as monocotiledôneas, é constituída por aproximadamente 104 gêneros e 5000 espécies de regiões temperadas e tropicais (Goetghebeur 1998).

Estudos da anatomia de órgãos vegetativos como escapos, rizomas, raízes ou lâminas foliares têm revelado bons resultados para a separação de táxons em Cyperaceae, como na tribo Sclerieae (Koyama 1967), em diferentes gêneros (Metcalf 1969; 1971; Bruhl 1995), nos gêneros *Eleocharis* R. Br. (Govindarajalu 1990), *Remirea* Aublet (Estelita 1993), *Trilepis* Nees (Arruda & Neves 2005), *Cyperus* L. (Govindarajalu 1974; 1979; Denton 1983; Estelita-Teixeira & Handro 1987; Estelita 1992; Araújo & Longhi-Wagner 1997; Rodrigues & Estelita 2002; 2003; Martins *et al.* 2008), *Fimbristylis* Vahl (Estelita-Teixeira & Handro 1987), *Hypolytrum* Rich. (Alves *et al.* 2002), *Carex* L. (Shepherd 1976; Standley 1990; Luceño 1992; Starr & Ford 2001), e em diferentes seções do gênero *Rhynchospora* Vahl (Gaglianone 2001).

Entre as características anatômicas mais utilizadas na família, a anatomia foliar é considerada um parâmetro indispensável (Koyama 1967; Metcalf 1971; Bruhl 1995). Uma das razões para a forte valorização da análise anatômica dos órgãos fotossintéticos está relacionada às

variações que estes apresentam quanto à via de assimilação do carbono, C3 ou C4.

Soros & Bruhl (2000) relataram que aproximadamente 32% das espécies de Cyperaceae utilizam o mecanismo fotossintético C4. Nestas, o parênquima clorofiliano geralmente é arranjado radialmente em torno dos feixes vasculares. Estes, dependendo do tipo Kranz presente, podem ser circundados por duas ou por três bainhas, e separados por duas a quatro células (Soros & Dengler 1998; 2001; Soros & Bruhl 2000). Soros & Dengler (1998) e Soros & Bruhl (2000) enfatizaram como principais características anatômicas das espécies C4 a presença de dois tipos de tecidos fotossintéticos especializados: o parênquima radiado, conhecido como tecido de assimilação do carbono primário (PCA), correspondente às células do mesófilo, e a bainha do feixe vascular, onde ocorre a redução dos ácidos C4 (PCR). A anatomia Kranz de muitas espécies C4 de Cyperaceae difere de outras famílias que também possuem esta via em um aspecto: pelo menos uma camada de células não fotossintéticas ocorre entre as células PCA e PCR, enquanto que nas variantes anatômicas encontradas em todas as outras famílias com táxons C4, os tecidos PCA e PCR são adjacentes (Soros & Dengler 2001). Exceção a isto, nas Cyperaceae, é o tipo anatômico Rincosporóide, onde a Kranz é a própria mestoma (Soros & Dengler 2001).

¹ Parte da tese de Doutorado da primeira Autora

² Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Departamento de Botânica, Porto Alegre, RS, Brasil

³ Universidade Federal do Rio Grande, Instituto de Ciências Biológicas, Rio Grande, RS, Brasil

⁴ Autor para correspondência: smhefler@yahoo.com.br

Muitos autores, como Ueno & Koyama (1987) e Goetghebeur (1998), citaram apenas três padrões para as espécies de Cyperaceae que apresentam anatomia Kranz, diferenciados pela organização das bainhas em torno dos feixes vasculares: Fimbristolóide, Clorociperóide e Rincosporóide. Em Cyperaceae C4 do tipo anatômico Clorociperóide há uma dupla bainha em torno do feixe, a mestoma, mais externa, e a mais interna do tipo Kranz, esta interrompida por elementos de metaxilema nos feixes maiores (Soros & Bruhl 2000). Em Rincosporóide, a Kranz também é a bainha mais interna, correspondente à mestoma, que é rodeada por uma bainha parenquimática. Em *Bulbostylis* e *Fimbristylis*, que apresentam o tipo anatômico Fimbristolóide, com três bainhas, a Kranz e a mestoma são como em Clorociperóide, porém são rodeadas por uma terceira bainha, que é parenquimática (Soros & Bruhl 2000). Um quarto tipo, Eleocaróide, é referido para parte das espécies do gênero *Eleocharis* e é semelhante ao tipo Clorociperóide, porém a Kranz interna é contínua (Soros & Bruhl 2000; Soros & Dengler 2001).

De acordo com Bruhl (1995), poucos gêneros de Cyperaceae incluem espécies C3 e C4, como *Abildgaardia* Vahl, *Fimbristylis*, *Eleocharis*, *Rhynchospora* e *Cyperus*, e esta é uma das características utilizadas para a divisão deste último em dois subgêneros.

A circunscrição aceita para o gênero *Cyperus* L. varia conforme o autor considerado (Tucker 1994; Bruhl 1995; Goetghebeur 1998; Muasya *et al.* 2002). A circunscrição aceita no presente trabalho segue Goetghebeur (1989; 1998), considerando *Cyperus sensu stricto*, com cerca de 550 espécies incluídas em dois subgêneros, *Cyperus* L. e *Anosporum* (Nees) C.B. Clarke, sendo *Kyllinga* Rottb. e *Pycneus* P. Beauv. aceitos como gêneros independentes. As espécies incluídas no subgênero *Cyperus* possuem as espiguetas dispostas em espiga do tipo antelódio, e são C4, com anatomia Kranz do tipo Clorociperóide. Por sua vez, *Anosporum* apresenta a inflorescência também do tipo antelódio, porém com as espiguetas dispostas em fascículos ou glomérulos, e inclui plantas C3, sem anatomia Kranz (Goetghebeur 1989; 1998).

O presente trabalho apresenta uma análise foliar de táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* com o objetivo de buscar caracteres diagnósticos que possam auxiliar na delimitação dos mesmos, especialmente daqueles com morfologia externa semelhante.

Material e métodos

Foi analisada a anatomia foliar de 15 táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* coletados na Região Sul do Brasil (Tab. 1).

O material testemunho está depositado no Herbário do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (ICN), exceto *Cyperus mundulus*, depositado no Herbário Barbosa Rodrigues (HBR). Para as espécies com alta variabilidade morfológica e para as quais vários táxons infra-específicos haviam sido propostos anteriormente, a amostragem incluiu todos os "morfotipos" observados.

A análise anatômica foi realizada no Laboratório de Anatomia Vegetal da UFRGS. Foi utilizada a porção mediana da segunda lâmina foliar abaixo da inflorescência, de dois a três exemplares de cada táxon, exceto em

Cyperus imbricatus Retz. e *C. mundulus* Kunth, das quais foi analisado um exemplar de cada, devido à insuficiência de material.

Porções da lâmina foliar foram coletadas e conservadas em etanol 70% (Johansen 1940). Na ausência de material fixado, foram utilizadas amostras de material herborizado, submerso em líquido para hidratação por cinco a oito dias.

As amostras foram submetidas à desidratação em série etílica, seguida de clorofórmio (Gerrits & Smid 1983), deixadas em câmara a vácuo e, posteriormente, em solução de pré-infiltração (resina e álcool 1:1) em aparelho rotador de tubos, acondicionadas em microtubos de 1,5 ml, durante uma noite. O próximo passo foi a infiltração e o emblocamento em resina hidroxietilmetacrilato. Foram obtidos cortes de 5 µm de espessura em micrótomo de deslize Leitz 1400, corados com azul de toluidina 0,05% em tampão benzoato, pH 4,4 (Feder & O'Brien 1968) e montadas lâminas permanentes. Este procedimento incluiu um exemplar de cada táxon, marcados com asterisco na lista de materiais examinados acima (Tab. 1). Nos demais exemplares listados foram feitos cortes à mão livre, para a confirmação dos resultados. Para este método, as secções transversais foram feitas com lâmina de barbear, em seguida diafanizadas em hipoclorito de sódio a 13% e submetidas ao processo de coloração com safranina e azul de astra 9:1 (Bukatsch 1972 modificado por Kraus & Arduin 1997). Lâminas semi-permanentes foram montadas em glicerina 50%.

Fotomicrografias foram obtidas com câmara Olympus LM-C35B adaptada a fotomicroscópio Olympus BX 41, usando-se filme Kodak Gold 100. Os aumentos variaram entre 40 e 400 vezes.

A terminologia utilizada seguiu Metcalfé (1971) e Denton (1983).

Após a análise do material, foi elaborada uma lista de caracteres que se mostraram importantes no grupo, acompanhados dos estados observados, dados estes utilizados na comparação dos táxons (Tab. 2).

Resultados

Todas as espécies de *Cyperus* subg. *Cyperus* analisadas são C4 e apresentam anatomia Kranz do tipo Clorociperóide.

Os caracteres anatômicos analisados que se mostraram relevantes para a separação dos táxons, com seus estados, estão listados abaixo. A comparação entre os táxons encontra-se na Tabela 2.

I. Forma da lâmina foliar em secção transversal: (0) em "V" (Fig. 1); (1) "V" com sulco mediano adaxial (Fig. 2 e 10); (2) "V" expandido (Fig. 3); (3) "W" invertido (Fig. 4); (4) crescentiforme (Fig. 5 e 6).

II. Superfície das faces da lâmina em secção transversal: (0) retilínea em ambas as faces (Fig. 17); (1) retilínea na face abaxial e ondulada na face adaxial; (2) retilínea na face adaxial e ondulada na face abaxial (Fig. 19).

III. Altura das células epidérmicas nas faces abaxial e adaxial: (0) alturas semelhantes em ambas as faces (Fig. 19); (1) mais altas na face adaxial (Fig. 17 e 18).

IV. Distribuição e localização das células buliformes na epiderme: (0) presentes somente na face adaxial e restritas à região da nervura mediana (Fig. 9 e 11); (1) presentes somente na face adaxial e distribuídas tanto na região da nervura mediana quanto ao longo da lâmina; (2) presentes em ambas as faces, sendo restritas à região da nervura mediana na face adaxial e distribuídas ao longo da lâmina foliar na face abaxial (Fig. 10 e 19).

V. Disposição das células buliformes em relação às demais células epidérmicas na porção da nervura mediana (face adaxial): (0) no mesmo plano (Fig. 6; 11); (1) elevadas (Fig. 7).

Tabela 1. Material utilizado na análise da anatomia foliar dos táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* estudados. Siglas utilizadas: RS (Estado do Rio Grande do Sul), SC (Santa Catarina) e PR (Paraná). * Material utilizado para montagem de lâminas permanentes.

Táxons	Coletor(es)	Local de coleta
<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	<i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 321	SC, São Bento do Sul
	<i>S.M. Hefler</i> 516	RS, Sarandi
	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 345	PR, Campo Largo
	<i>S.M. Hefler & G.H. Silveira</i> 725	SC, Piçarras
<i>Cyperus coymbosus</i> var. <i>subnodosus</i> (Nees & Meyen) Kük.	* <i>S.M. Hefler et al.</i> 660	RS, Pelotas
	<i>B. Irgang & Gastal s.n.</i>	RS, Pelotas
<i>Cyperus distans</i> L.	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 305	SC, Joinville
	<i>S.M. Hefler</i> 507	PR, Guaratuba
<i>Cyperus esculentus</i> L.	* <i>S.M. Hefler et al.</i> 276	SC, Urubici
	* <i>S.M. Hefler & G.H. Silveira</i> 784	SC, Porto Belo
	<i>S.M. Hefler & G.H. Silveira</i> 738	SC, São Francisco do Sul
<i>Cyperus hermaphroditus</i> (Jacq.) Standl.	* <i>S.M. Hefler et al.</i> 278	SC, Lauro Müller
	<i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 371	PR, Piraí do Sul
	<i>S.M. Hefler</i> 628	RS, Marques de Souza
	* <i>S.M. Hefler</i> 526	RS, Tenente Portela
<i>Cyperus imbricatus</i> Retz.	<i>S.M. Hefler</i> 518	RS, Boa Vista das Missões
	* <i>G. Nhuch s.n.</i>	RS, Tapes
<i>Cyperus iria</i> L.	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 313	SC, Joinville
	<i>S.M. Hefler</i> 615	RS, Rosário do Sul
<i>Cyperus ligularis</i> L.	<i>S.M. Hefler & G.H. Silveira</i> 730	SC, Piçarras
	* <i>S.M. Hefler</i> 503	PR, Paranaguá
<i>Cyperus mundulus</i> Kunth	* <i>R.M. Klein & Bresolin</i> 5977	SC, Piçarras
<i>Cyperus odoratus</i> L.	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 391	PR, Chopinzinho
	<i>S.M. Hefler</i> 435	RS, Chuí
<i>Cyperus pohlii</i> (Nees) Steud.	* <i>S.M. Hefler & G. H. Silveira</i> 734	SC, Piçarras
	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 328	PR, Guaratuba
	<i>S.M. Hefler</i> 540	RS, Santo Ângelo
<i>Cyperus prolixus</i> Kunth	<i>S.M. Hefler</i> 468	RS, Rio Grande
	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 322	PR, Rio Negro
<i>Cyperus rigens</i> J. Presl & C. Presl	* <i>S.M. Hefler et al.</i> 275	SC, Urubici
	<i>S.M. Hefler</i> 541	RS, Santo Ângelo
	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 330	PR, Guaratuba
	* <i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 344	PR, Campo Largo
	<i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 402	SC, Lebon Régis
<i>Cyperus rotundus</i> L.	<i>S.M. Hefler et al.</i> 646	RS, Tapes
	* <i>S.M. Hefler</i> 510	PR, Guaratuba
<i>Cyperus sphacelatus</i> Rottb.	<i>S.M. Hefler</i> 559	RS, Campina das Missões
	* <i>S.M. Hefler</i> 500	PR, Paranaguá
	<i>S.M. Hefler & H.M. Longhi-Wagner</i> 839	PR, Morretes

VI. Estratificação das células buliformes na porção da nervura mediana: (0) não estratificadas (Fig. 11); (1) estratificadas (Fig. 8 e 9).

VII. Disposição da hipoderme na face adaxial da lâmina: (0) em uma camada descontínua, às vezes células isoladas (Fig. 16 e 20); (1) em duas camadas, sendo a primeira contínua e a segunda descontínua (Fig. 17); (2) em duas ou mais camadas contínuas (Fig. 19 e 21).

VIII. Grau de desenvolvimento das cavidades aeríferas no mesofilo: (0) inconspícuas (Fig. 20 e 22); (1) restritas à metade abaxial do mesofilo (Fig. 21); (2) ocupando grande parte do mesofilo (Fig. 16, 18 e 19).

IX. Cordões esclerenquimáticos na face abaxial na região da nervura mediana: (0) dois cordões isolados (Fig. 12); (1) três cordões isolados, às vezes o central mais desenvolvido (Fig. 8, 11); (2) mais de três cordões (Fig. 9).

X. Calota de fibras associada ao xilema no feixe vascular mediano: (0) ausente (Fig. 12); (1) presente e pouco desenvolvida (Fig. 9); (2) presente e bem desenvolvida (Fig. 8).

XI. Presença de feixe vascular de segunda ou terceira ordens abaixo do feixe vascular mediano: (0) ausente (Fig. 12); (1) presente (Fig. 9 e 10).

XII. Distribuição dos feixes vasculares no mesofilo: (0) em fileira mais ou menos central (Fig. 20); (1) em fileira deslocada

Tabela 2. Caracteres anatómicos da lâmina foliar em microscópio óptico nos táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* estudados. Os números dos caracteres e dos estados de caráter correspondem à lista apresentada no texto. () estado do caráter mais raramente encontrado.

Táxons/ Caracteres	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV
<i>C. aggregatus</i>	0(2)	0	1	0	0	0	0	0	1	(1)0	0	0	1	0
<i>C. corymbosus</i> var. <i>subnodosus</i>	4	0	1	0	0	1	2	1	0,1	1	0	0,1	1	0
<i>C. distans</i>	2,3	0	1	0	0	0	0	2	1	2	0	1	1	1
<i>C. esculentus</i>	2,3	0	1	0	0	0	0	1,2	1	1,2	0	1	1	0
<i>C. hermaphroditus</i>	(0)2,3	0	1	0	0	0	0	0	0,1	0, 1, 2	0	0	1	0
<i>C. imbricatus</i>	0	1	1	1	0	0	0	2	0	2	0	1	1	0
<i>C. iria</i>	2	0	1	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0,1	1	0
<i>C. ligularis</i>	1	2	0	2	0	1	2	2	0,1	1	0,1	2	1	2
<i>C. mundulus</i>	2	0	0	0	0	1	2	2	2	1	1	2	1	0
<i>C. odoratus</i>	2,3	0	1	0	1	0	0	1,2	1	1	0	1	0	1
<i>C. pohlii</i>	2,3	0	1	0	1	0	1(2)	(1)2	1	2	0	1	1	0
<i>C. prolixus</i>	0	0	1	0	0	1	2	1,2	1	2	0	1	1	1
<i>C. rigens</i>	(0)2	0	1	0	0,1	0	0,1	1(2)	1	2	0	1	0	2
<i>C. rotundus</i>	2	0	1	0	1	0	0	1,2	1	1	0	0,1	1	0
<i>C. sphacelatus</i>	2	0	1	0	0	0	0	0,1	1	0	0	0	1	2

para a face adaxial (Fig. 16 e 18); (2) feixes distribuídos em torno da cavidade aerífera (“Kranzkette”) (Fig. 19).

XIII. Forma do bordo foliar: (0) arredondada, levemente truncada (Fig. 24); (1) aguda ou obtusa (Fig. 25).

XIV. Distribuição dos feixes de segunda e terceira ordens na região do bordo foliar: (0) em fileira única mediana (Fig. 25); (1) em duas fileiras (Fig. 23); (2) aleatória (Fig. 24).

Nos táxons estudados a lâmina foliar é dorsiventral, com nervura mediana sempre de posição central. De acordo com características da quilha (face abaxial), da região da nervura central na face adaxial, e da presença ou não de costelas laterais no mesófilo, foi possível determinar cinco tipologias da lâmina em secção transversal (Tab. 2, I). Estas, quando possuem quilha bem marcada, geralmente determinam a presença de feixe vascular de segunda (*C. ligularis*) e também de terceira ordem (*C. mundulus*) abaixo do feixe vascular mediano (Fig. 9 e 10, respectivamente, Tab. 2, XI).

A epiderme é unisseriada, com células da face adaxial geralmente mais altas (Fig. 17 e 18, Tab. 2, III), sem células papilosas, com células silicosas (Fig. 15) e estrias epicuticulares (Fig. 14).

As células buliformes podem ser estratificadas (Fig. 8 e 9) ou não (Fig. 11) e apresentam localização e distribuição variáveis (Tab. 2, IV e VI).

No mesófilo, a diferenciação de colunas típicas, formadas pela extensão da bainha parenquimática (Fig. 16, 18 e 21) e por número variado de fileiras de células, está associada com a formação de cavidades aeríferas que apresentam diferentes graus de desenvolvimento (Fig. 16, 18 e 19, Tab. 2, VIII). Em *Cyperus ligularis* e *C. mundulus* os feixes vasculares

menores distribuem-se em forma de anel em torno das cavidades aeríferas, estrutura esta denominada de “Kranzkette”, por Li & Jones (1994) (Fig. 19).

A hipoderme está presente em ambas as faces da epiderme, embora na face abaxial geralmente constituída por células menores e isoladas. Na face adaxial pode ser contínua e multisseriada (Fig. 8, 10, 19 e 21) ou descontínua, neste último caso interrompida pelo clorênquima radiado em torno dos feixes, enquanto que na face abaxial sempre é descontínua, interrompida pelo complexo estomático ou pelas cavidades aeríferas (Fig. 16 e 20, Tab. 2, VII).

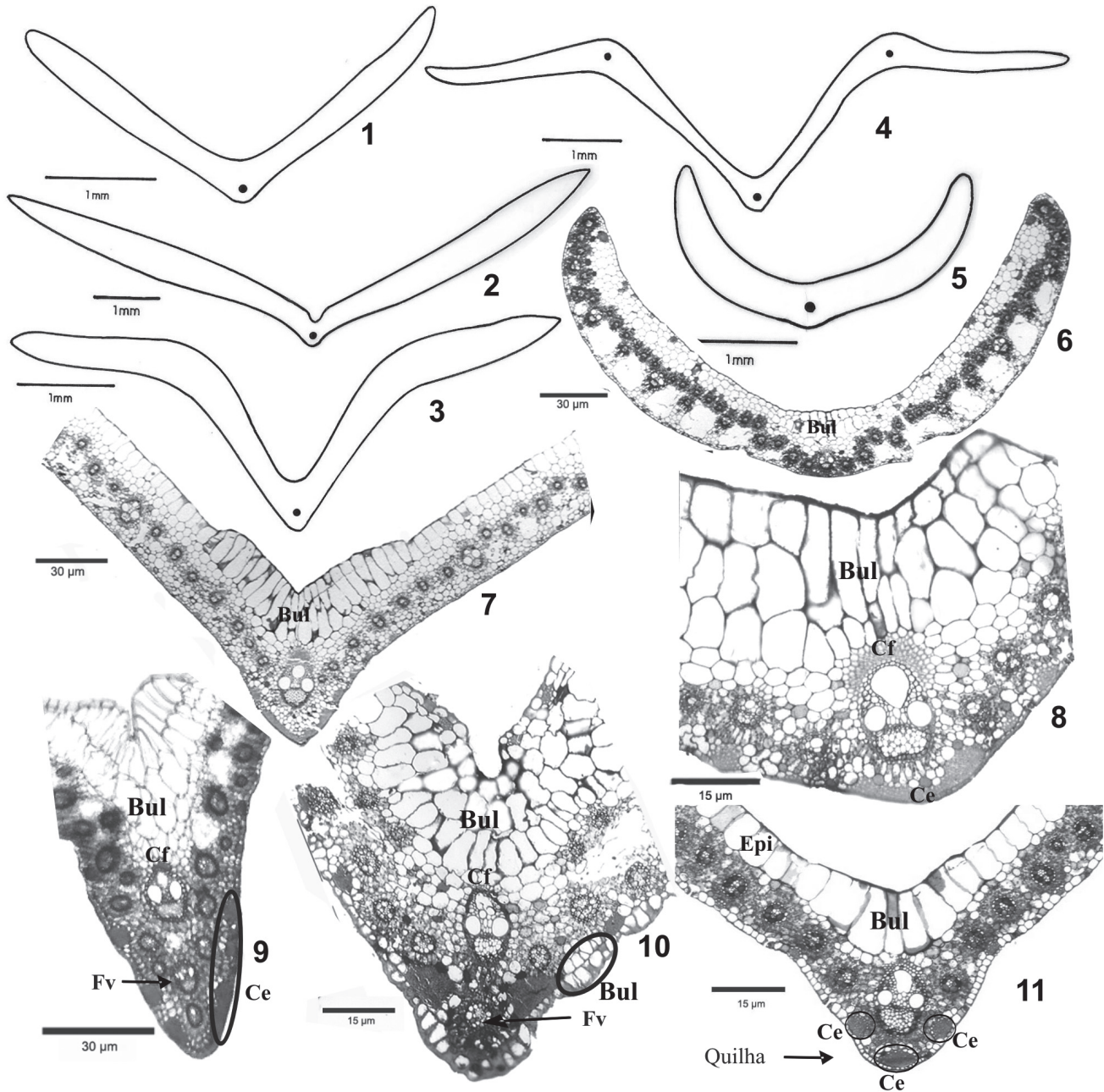
Na região da nervura mediana verificou-se, na maior parte dos táxons, a presença de uma calota de fibras associada ao xilema do feixe principal (Fig. 8, Tab. 2, X) e pelo menos três cordões esclerenquimáticos abaxiais (Fig. 8 e 11, Tab. 2, IX).

No bordo foliar, além de dois padrões de forma (Fig. 24 e 25, Tab. 2, XIII), verificou-se que os feixes vasculares de segunda e terceira ordens distribuem-se diferentemente (Fig. 23, 24 e 25, Tab. 2, XIV).

De acordo com os resultados obtidos, os táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* analisados podem ser distribuídos em quatro grupos:

1) táxons bem delimitados tanto pela morfologia externa quanto pela anatomia foliar, como *C. ligularis*, *C. prolixus* e *C. corymbosus* var. *subnodosus*, especialmente pela forma da lâmina foliar, características das células buliformes, da hipoderme e das cavidades aeríferas.

2) táxons com variação contínua da morfologia externa formando complexos de espécies ou correspondendo a



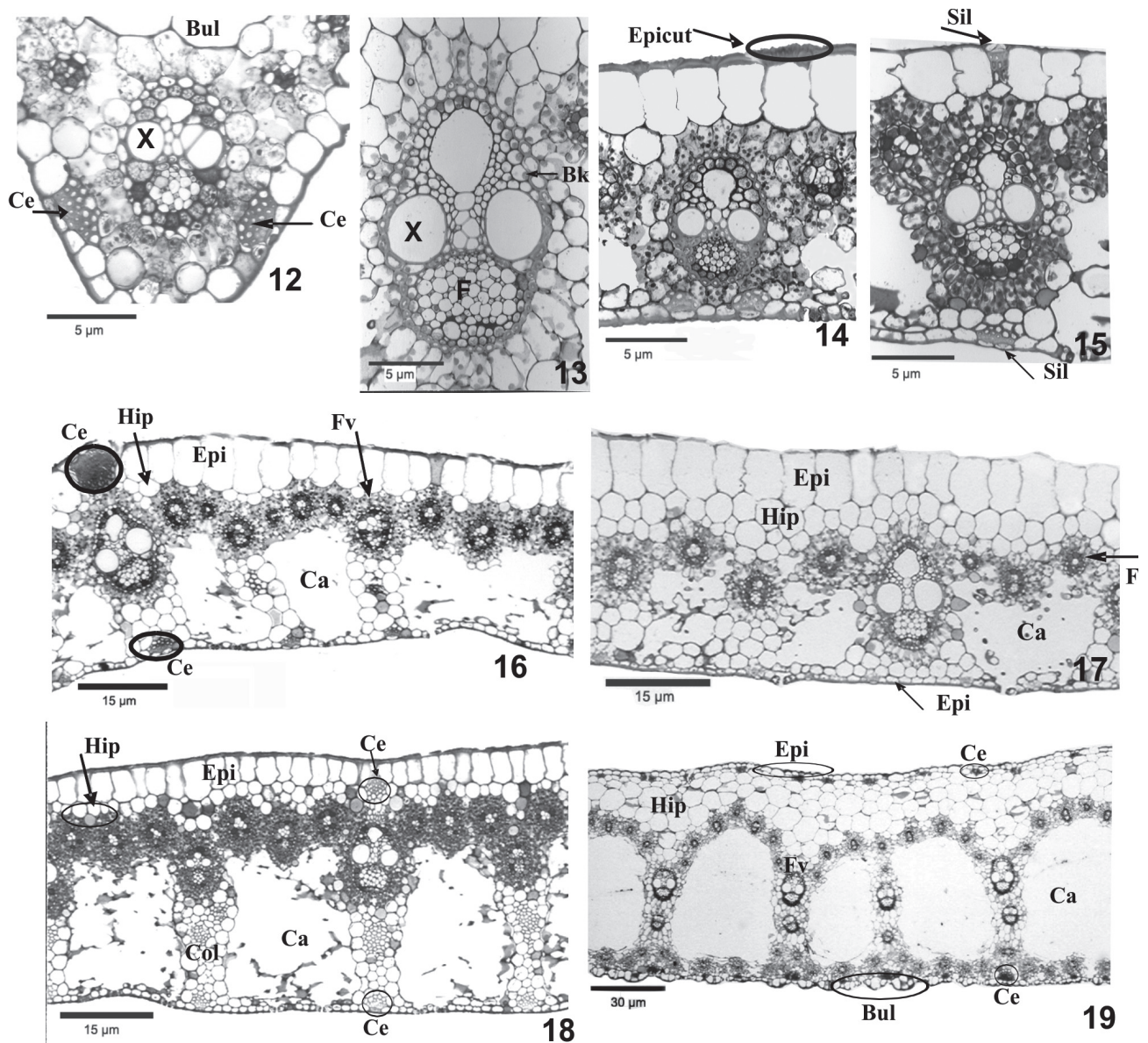
Figuras 1-11. Secção transversal de lâminas foliares em táxons de *Cyperus* L. subg. *Cyperus*. 1-6. Esquemas das formas da lâmina 1. *C. aggregatus* (Willd.) Endl., em "V". 2. *C. ligularis* L., em "V" com reentrância mediana adaxial. 3. *C. odoratus* L., em "V" expandido. 4. *C. esculentus* L., em "W" invertido. 5-6. *C. corymbosus* var. *subnodosus* (Nees & Meyen) Kük., crescentiforme, sem quilha marcada, Fad com células Bul no mesmo plano das demais epidérmicas. 7-11. Região da nervura mediana. 7. *C. pohlii* (Nees) Steud., Fad com células Bul mais elevadas que as demais Cepi. 8. *C. prolixus* Kunth, Cf bem desenvolvida, células Bul em duas ou mais camadas. 9. *C. mundulus* Kunth, mais de três Ce na Fad, Cf pouco desenvolvida, Fv de 2º e 3º ordens dois ou mais. 10. *C. ligularis* L., quilha muito marcada, Fad com sulco bem marcado, Fab ondulada, com células Bul. 11. *C. esculentus* L., quilha pouco marcada, ambas faces retilíneas, Fab com três Ce, Fad com células Bul no mesmo plano das demais Cepi. Bul: buliformes; Ce: cordões esclerenquimáticos; Cepi: células epidérmicas; Cf: calota de fibras; Fab: face abaxial; Fad: face adaxial; Fv: feixe vascular.

táxons infra-específicos aceitos por outros autores, e que apresentam a anatomia foliar semelhante. Isto foi verificado no complexo "*C. esculentus/C. rotundus*", em *C. hermaphroditus* e nas divisões infra-específicas propostas por diferentes autores para *C. rigens* e *C. aggregatus*.

3) Espécies bem delimitadas pela morfologia externa, porém com muitas características anatômicas em comum,

como *C. odoratus* e *C. rotundus*, *C. prolixus* e *C. rigens*, *C. sphacelatus* e *C. esculentus*.

4) Espécies semelhantes pela morfologia externa, porém bem delimitadas pela anatomia foliar, como "*C. distans/C. mundulus/C. pohlii*" e "*C. iria/C. imbricatus*". Neste caso, a anatomia foliar forneceu valiosos caracteres diagnósticos.



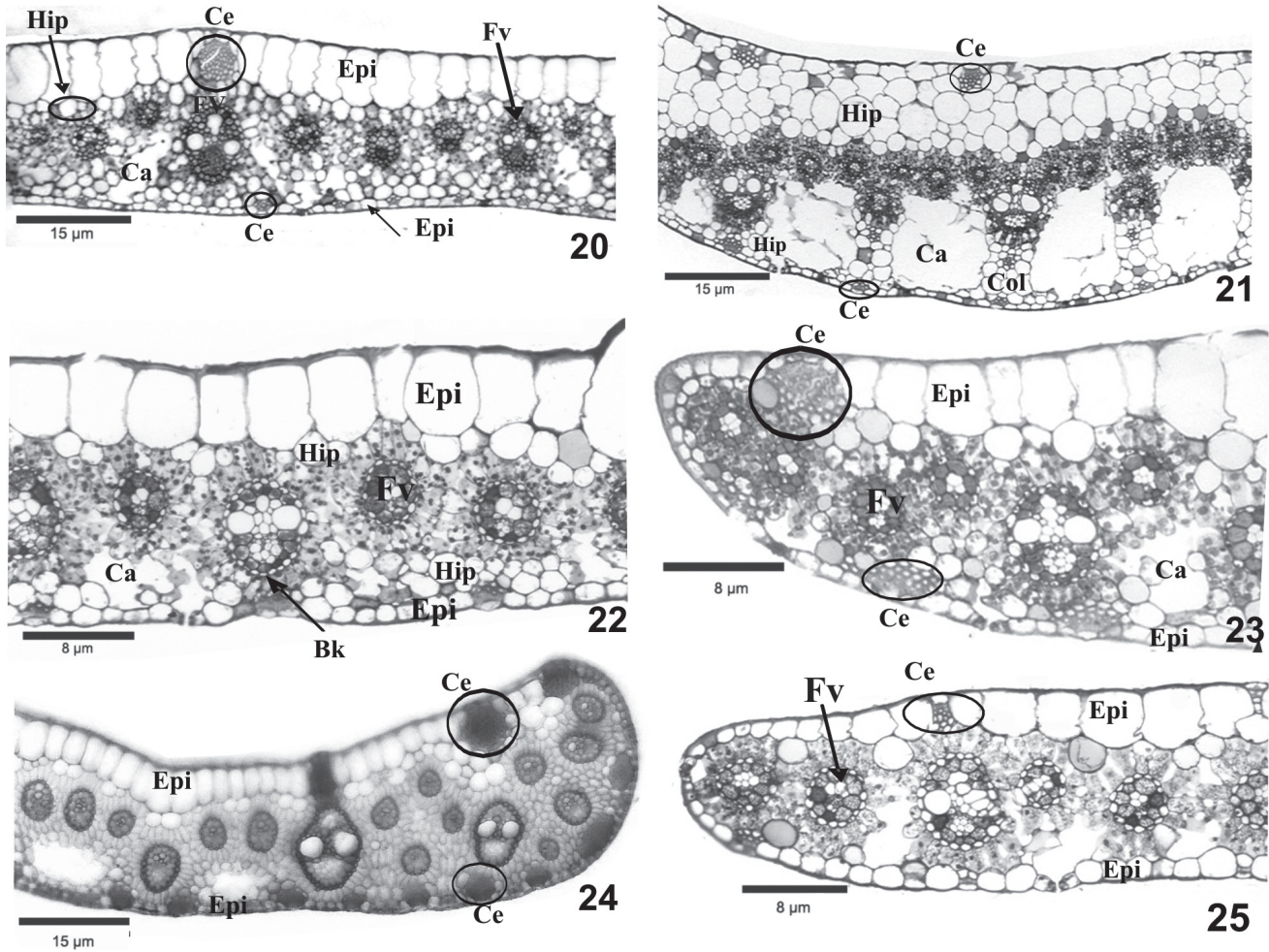
Figuras 12-19. Secção transversal de lâminas foliares em espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus*. 12. Região da nervura mediana. *C. iria* L., ausência da Cf no xilema, dois Ce isolados na Fab. 13-15. Detalhe de estruturas. 13. *C. pohlii* (Nees) Steud., bainha kranz (Bk). 14. *C. aggregatus* (Willd.) Endl., estrias epicuticulares (Epicut). 15. *C. esculentus* L., células silicosas (Sil) em ambas faces da Epi. 16-19. Mesofilo. 16. *C. rotundus* L., Hip descontínua, Fv deslocados para a Fad. 17. *C. pohlii* (Nees) Steud., Hip em duas camadas, apenas uma contínua, Cepi da Fad mais altas. 18. *C. rigens* J. Presl & C. Presl. Hip descontínua, Col bem diferenciada e Ca conspicuas, ocupando grande parte do mesofilo, Cepi da Fad mais altas. 19. *C. ligularis* L., Hip com duas ou mais camadas contínuas, Fv distribuídos em anel em torno da Ca muito desenvolvida ("Kranzkette"), células Bul na Fab ao longo da lâmina, Cepi de altura semelhante em ambas as faces. Bul: buliformes; Ca: cavidade aerífera; Ce: cordões esclerenquimáticos; Cepi: células epidérmicas; Epi: epiderme; Fab: face abaxial; Fad: face adaxial; Hip: hipoderme.

Discussão

Em Cyperaceae, a forma da lâmina foliar em secção transversal tem sido um caráter relevante na delimitação genérica e específica, em alguns grupos (Metcalf 1969; 1971; Standley 1990; Alves *et al.* 2002). Neste estudo, a forma em "V" expandido da lâmina foliar foi verificada como a mais comum, confirmando a informação de Metcalf (1971) e Denton (1983). Segundo Alves *et al.* (2002), a forma "V" ("canaliculada") diminui a superfície de exposição à luz,

conferindo também suporte mecânico. Segundo Martins *et al.* (2008), esta forma pode ser uma estratégia para redução da perda de água por evaporação. No caso das espécies analisadas, esta característica foi diagnóstica apenas para *Cyperus corymbosus* var. *subnodosus*, com lâmina foliar crescentiforme (Fig. 5 e 6), e *C. ligularis*, com forma "V" e sulco mediano adaxial (Fig. 2 e 10).

A epiderme é unisseriada, concordando com o que foi observado por Denton (1983) para espécies de *Cyperus* do grupo informal *Luzulae*, e por Araújo & Longhi-Wagner



Figuras 20-25. Seção transversal de lâminas foliares em táxons de *Cyperus* L. subg. *Cyperus*. 20-22. Mesofilo. 20. *C. hermaphroditus* (Jacq.) Standl., Hip com células isoladas, Ca inconspícuas, Fv em fileira mais ou menos mediana. 21. *C. corymbosus* var. *subnodosus* (Nees & Meyen) Kük., Hip duas ou mais camadas contínuas na Fad, uma camada descontínua na Fab, Col bem diferenciada, Ca conspícuas e restritas à metade abaxial do mesofilo. 22. *C. odoratus* L., Fv de menor calibre com Bk contínua, Hip Fad e Fab com células isoladas, Ca inconspícuas. 23-25. bordo foliar. 23. *C. distans* L., bordo foliar agudo, Fv em duas fileiras. 24. *C. rigens* J. Presl & C. Presl, bordo foliar arredondado, levemente truncado, Fv aleatórios. 25. *C. iria* L., bordo foliar obtuso, Fv em fileira única mediana. Bk: bainha kranz; Ca: cavidade aerífera; Ce: cordões esclerenquimáticos; Col: coluna; Epi: epiderme; Fab: face abaxial; Fad: face adaxial; Fv: feixe vascular; Hip: hipoderme.

(1997), para espécies de *Cyperus* subg. *Anosporum*, assim como por Alves *et al.* (2002), para espécies de *Hypolytrum*.

Células epidérmicas da face adaxial mais altas do que as da face abaxial foram consideradas comuns em *Carex* (Standley 1990), em *Hypolytrum* (Alves *et al.* 2002), e em espécies de *Cyperus* subg. *Anosporum* (Denton 1983; Araújo & Longhi-Wagner 1997). Este estado foi confirmado neste trabalho como sendo o mais comum, pois apenas *C. ligularis* e *C. mundulus* apresentaram as células epidérmicas de tamanhos semelhantes nas duas faces (Fig. 19), o que permite diferenciá-las das demais, inclusive de algumas com morfologia externa semelhante.

A superfície de ambas as faces da lâmina foliar é retilínea, na maior parte dos táxons analisados, como também descrito para espécies de *Hypolytrum* e *Mapania* por Alves *et al.* (2002). Apenas em *Cyperus ligularis* e *C. imbricatus* a superfície da lâmina apresenta ondulações na face abaxial e

na adaxial, respectivamente, devido à presença de grupos de células buliformes ao longo do mesofilo. Isto permite separá-las de outras espécies com morfologia externa semelhante.

Células buliformes restritas à face adaxial, na região da nervura mediana da lâmina foliar, parece ser uma condição comum em Cyperaceae. Isto foi constatado em espécies de *Carex* (Shepherd 1976; Standley 1990), *Cyperus* (Govindarajalu 1974; 1979; Denton 1983; Araújo & Longhi-Wagner 1997), *Kyllinga* e *Pycneus* (Govindarajalu 1968; 1978), e *Hypolytrum* (Alves *et al.* 2002), assim como na maior parte dos táxons estudados. A ocorrência de células buliformes ao longo da lâmina, além de na região da nervura mediana, foi aqui constatada em *C. ligularis* e *C. imbricatus*, assim como em *C. andreanus* Maury e *C. virens* Michx., por Araújo & Longhi-Wagner (1997). Este estado de caráter foi importante para diferenciá-las de outras espécies do gênero cuja morfologia externa é similar. Na maior parte dos

táxons analisados, as células buliformes ocorrem apenas em uma camada, exceto em *C. corymbosus* var. *subnodosus*, *C. ligularis*, *C. mundulus* e *C. prolixus* (Fig. 9 e 10, Tab. 2). A presença de células buliformes na face abaxial da epiderme, caráter pouco comum em Cyperaceae, foi observada apenas em *C. ligularis* (Fig. 10), o que serviu para reforçar sua diferenciação das demais espécies.

Estrias epicuticulares, associadas à redução da perda de água durante a transpiração (Martins *et al.* 2008), foram referidas apenas para *Cyperus consanguineus* por Araújo & Longhi-Wagner (1997), em análise de 14 táxons de *C.* subg. *Anosporum*. Entretanto, foram constatadas em todas as espécies analisadas no presente estudo, sendo mais abundantes e, portanto, mais evidentes em algumas, como *C. aggregatus* (Fig. 14), *C. ligularis*, *C. hermaphroditus* e *C. rigens*, não auxiliando na separação de táxons. Por outro lado, este possivelmente possa ser um caráter diferencial entre os dois subgêneros de *Cyperus*, mas é necessário uma maior amostragem para confirmar este aspecto.

A presença de cristais de sílica na epiderme, característica que auxilia na redução da transpiração em folhas e no aumento da eficiência no uso da água (Prichid *et al.* 2004), é comum em Cyperaceae (Metcalf 1969; 1971; Standley 1990), como já descrito para outras espécies de *Cyperus* (Govindarajalu 1974; 1979; Araújo & Longhi-Wagner 1997), *Fimbristylis* (Sharma & Mehra 1972) e *Hypolytrum* (Alves *et al.* 2002), neste último denominado de grânulos translúcidos. No presente estudo foram observados cristais de sílica em todos os táxons, localizados geralmente acima dos cordões de fibras e em ambas as faces da epiderme (Fig. 15), não auxiliando na delimitação de táxons.

A presença de hipoderme no mesofilo de gêneros de Cyperaceae foi verificada em *Carex* (Standley 1990), em *Cyperus* subg. *Anosporum* (Araújo & Longhi-Wagner 1997), neste denominado de parênquima incolor, e em *Hypolytrum* (Alves *et al.* 2002), entre outros. Nos táxons analisados a hipoderme está sempre presente, geralmente constituída de uma camada descontínua. Em *C. corymbosus* var. *subnodosus*, *C. ligularis*, *C. mundulus*, *C. prolixus* e em parte de *C. pohlii*, táxons que ocorrem principalmente em regiões litorâneas, esta apresenta-se multisseriada (Fig. 19 e 21). De acordo com Menezes *et al.* (2003), a hipoderme tem presença marcante em xerófitas, e é grande armazenadora de água.

Denton (1983), analisando algumas espécies de *Cyperus* subg. *Anosporum*, denominou de cavidades aeríferas os espaços resultantes do desaparecimento, durante a ontogênese, de células translúcidas com paredes delgadas, exceto em alguns pontos onde constituem o diafragma. Os espaços intercelulares contidos no diafragma promovem a comunicação entre as cavidades aeríferas, formando um aerênquima (Metcalf 1971; Denton 1983). Cavidades aeríferas também foram descritas para espécies de *Cyperus* por Govindarajalu (1974; 1979) e Araújo & Longhi-Wagner (1997), para *Carex* por Shepherd (1976), que as denominou “espaços aéreos”, e para *Hypolytrum* por Alves *et al.* (2002), que as consideraram como parênquima aerífero.

Nos táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* analisados no presente trabalho as cavidades aeríferas estão sempre presentes, embora com graus diferentes de desenvolvimento. O diafragma sempre é constituído de células estreladas, diferentemente do referido por Araújo & Longhi-Wagner (1997) onde, dos 14 táxons de *Cyperus* subg. *Anosporum* analisados, apenas dois apresentaram diafragma com células estreladas, sendo os demais com células arredondadas. Do mesmo modo que para as estrias epicuticulares, este possivelmente, possa ser um caráter diferencial entre os subgêneros de *Cyperus*, necessitando de mais estudos para confirmar.

A presença de cavidades aeríferas desenvolvidas e diafragmas bem evidentes são características comuns em plantas de ambientes inundados e conferem sustentação às folhas (Scatena & Scremin-Dias 2003). Esta observação ecológica foi confirmada para os táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* analisados. Indivíduos ocorrentes em locais inundados, ou com maior umidade, sempre apresentam cavidades aeríferas bem desenvolvidas (Fig. 16, 18 e 19) e com diafragma conspícuo, enquanto aqueles de ambientes mais secos, cavidades pouco desenvolvidas (Fig. 20) e com diafragma reduzido.

O padrão de anatomia Kranz denominado “Kranzkette” por Li & Jones (1994) foi observado em *Cyperus ligularis* e em *C. mundulus*, servindo para diferenciá-las das demais espécies, especialmente *C. mundulus* de *C. distans* e de *C. pohlii*, muito confundidas pela morfologia externa. Embora Li & Jones (1994) tenham descrito este padrão como exclusivo para *C. japonicus* Mak., outros autores (Metcalf 1971; Govindarajalu 1974; Bruhl 1995) já descreveram estrutura similar em outras espécies de *Cyperus*.

Estudos ecológicos e biogeográficos realizados com espécies C4 relatam a preferência dessas plantas por determinados ambientes, como campos tropicais, savanas, dunas litorâneas e pântanos salinos, com poucas plantas sobrevivendo em florestas sombreadas, onde a intensidade luminosa é baixa (Estelita 1992; Li *et al.* 1999; Sage 2001). Soros & Bruhl (2000) afirmaram que as variações existentes nos padrões fotossintéticos em Cyperaceae são estreitamente associadas a diferentes características anatômicas, ultraestruturais, fisiológicas e ecológicas.

Nas espécies de Cyperaceae C4 há um maior número de feixes vasculares, quando comparado às espécies C3, assim como em outros grupos de plantas, sendo os feixes vasculares geralmente separados por somente duas células do PCA (Soros & Dengler 1998; Soros & Bruhl 2000). No material estudado, estas células correspondem ao parênquima radiado e, em alguns casos, a mais uma camada de células translúcidas. Esta pequena distância constitui-se como uma das principais características utilizadas para identificar anatomicamente as espécies C4 (Soros & Dengler 1998; Soros & Bruhl 2000; Li & Jones 1994). Deste modo, nos táxons analisados, a anatomia Kranz caracteriza-se pela presença da camada MS (mestoma) não fotossintética entre as células PCA e PCR, confirmando as informações de Soros & Dengler (2001).

Tal como no estudo de Alves *et al.* (2002) com espécies de *Hypolytrum*, no presente trabalho a forma dos cordões esclerenquimáticos em secção transversal, referida por Metcalfe (1971) como caráter representativo em Cyperaceae, mostrou-se variável e pouco confiável, não sendo utilizada como característica diagnóstica. Da mesma forma, o número e a distribuição destes cordões não foram diagnósticos.

Standley (1990) mencionou que, em Cyperaceae, há algumas tribos com anatomia foliar relativamente homogênea, com todos os seus membros possuindo um determinado caráter, como a presença de dois cordões de esclerênquima na porção mediana da lâmina foliar, típica da tribo Cypereae. Isto foi também verificado em espécies de *Cyperus* do grupo informal *Luzulae* (Denton 1983), onde há a presença de dois cordões de fibras esclerenquimáticas associados à nervura mediana. Entretanto, no presente estudo, a presença de três cordões de fibras foi mais comum, apenas *C. imbricatus*, *C. iria* e parte dos exemplares de *C. corymbosus* var. *subnodosus*, *C. hermaphroditus* e *C. ligularis* apresentaram dois (Tab. 2), demonstrando uma importância diagnóstica relativa para os táxons analisados.

A forma arredondada e levemente truncada do bordo foliar, constatada apenas em *Cyperus rigens* e *C. odoratus*, serviu para reforçar sua separação das demais espécies estudadas, já apontada pela morfologia externa. Em estudos de Alves *et al.* (2002), a forma do bordo foliar teve uma maior importância diagnóstica separando espécies de *Hypolytrum* e *Mapania*.

A distribuição dos feixes de segunda e terceira ordens na região do bordo foliar foi importante para a separação de espécies com os feixes em duas fileiras (Fig. 23, Tab. 2) e com distribuição aleatória (Fig. 24, Tab. 2), servindo inclusive para separar espécies muito semelhantes pela morfologia externa, como *Cyperus distans* de *C. mundulus* e *C. prolixus* de *C. pohlii*.

Os dados anatômicos analisados no presente estudo demonstraram relevância taxonômica, mas não com tanta importância como em Alves *et al.* (2002), para espécies de *Hypolytrum* Rich., e em Araújo & Longhi-Wagner (1997), para espécies de *Cyperus* subg. *Anosporum*. onde foi possível, inclusive, fornecer chaves de identificação com base na anatomia foliar para todos os táxons analisados.

Li *et al.* (1999) mencionaram que *C. aggregatus* não possui anatomia Kranz, ao contrário do que foi confirmado no presente estudo, onde apresentou anatomia C4. Portanto, o exemplar estudado por Li *et al.* (1999) precisa ser mais bem analisado, pois pode ter havido erro de identificação.

Os resultados obtidos permitem o diagnóstico específico da maioria dos táxons estudados. No entanto, não foram suficientes para separar algumas espécies muito semelhantes pela morfologia externa e para sustentar categorias infra-específicas anteriormente propostas em *Cyperus* subg. *Cyperus*. Deste modo, não auxiliaram na diferenciação do Complexo “*C. esculentus/C. rotundus*”, e “*C. hermaphroditus/C. meyenianus*” e nem sustentaram

categorias infra-específicas para *C. rigens* e *C. aggregatus*. Isto foi constatado também em análises prévias da superfície do fruto em microscópio eletrônico de varredura, auxiliando na proposta de sinonimização de alguns táxons de *Cyperus* subg. *Cyperus* ocorrentes na Região Sul do Brasil (Hefler & Longhi-Wagner 2008).

A maior contribuição do estudo para a separação de espécies deu-se entre os Complexos “*C. distans/C. mundulus/C. pohlii*” e “*C. iria/C. imbricatus*”, cuja morfologia externa é muito semelhante. *Cyperus mundulus* caracteriza-se pela distribuição dos feixes vasculares do mesofilo em “Kranz-kete” e pela estratificação das células buliformes. *Cyperus distans* caracteriza-se pela hipoderme em camada única ou com células isoladas e pelos feixes vasculares distribuídos em duas fileiras na região do bordo foliar, enquanto *C. pohlii*, especialmente, pelas células buliformes elevadas na região da nervura central na face adaxial. *Cyperus imbricatus* diferencia-se de *C. iria* por apresentar células buliformes ao longo do mesofilo, característica pouco comum em Cyperaceae.

Agradecimentos

Ao Dr. Jorge Ernesto Mariath, pela atenção dispensada e pela disponibilidade do laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Ao Dr. Paulo Oliveira, pela atenção e sugestões. Aos colegas, estagiários e funcionários do laboratório de Anatomia Vegetal, pelo auxílio na obtenção das fotomicrografias e na montagem das lâminas. Ao CNPq, pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida à segunda autora.

Referências bibliográficas

- Alves, M.V.; Estelita, M.E.M.; Wanderley, M.G.L. & Thomas, W.W. 2002. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 25: 1-9.
- Araújo, A.C. & Longhi-Wagner, H.M. 1997. Anatomia foliar e micromorfologia da superfície do fruto na taxonomia de *Cyperus* L. (Cyperaceae). **Iheringia, Série Botânica** 48: 103-120.
- Arruda, R.C.O. & Neves, L. J. 2005. Anatomia foliar de *Trilepis lhotzkiana* Nees e *Trilepis ciliatifolia* T. Koyama (Cyperaceae) Juss. **Acta Botanica Brasílica** 19: 889-897.
- Bruhl, J.J. 1995. Sedge genera of the World: relationships and a new classification of the Cyperaceae. **Australian Systematic Botany** 8: 125-305.
- Denton, M.F. 1983. Anatomical studies of the “*Luzulae*” group of *Cyperus* (Cyperaceae). **Systematic Botany** 8: 250-262.
- Estelita, M.E.M. 1992. Origin and structure of the Kranz tissues in Cyperaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo** 13: 41-48.
- Estelita, M.E.M. 1993. *Remirea* Aubl. (Cyperaceae), a new Kranz genus. **Revista Brasileira de Botânica** 16: 137-141.
- Estelita-Teixeira, M.E. & Handro, W. 1987. Kranz pattern in leaf, scape and bract of *Cyperus* and *Fimbristylis* species. **Revista Brasileira de Botânica** 10: 105-111.
- Feder, N. & O'Brien, T.P. 1968. Plant Microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany** 55: 123-142.
- Gerrits, P. O. & Smid, L. 1983. A new, less toxic polymerisation system for the embedding of soft tissues in glycol methacrylate and subsequent preparing of serial sections. **Journal of Microscopy** 132: 81-85.
- Goetghebeur, P. 1989. Studies in Cyperaceae 9. Problems in the lectotypification and infrageneric taxonomy of *Cyperus* L. **Bulletin Société Royale Botanique Belgique** 122: 103-114.

- Goetghebeur, P. 1998. Cyperaceae. Pp. 141-190. In: Kubitzki, K.; Huber, H.; Rudall, P.J.; Stevens P.S. & Stützel T. (eds.). **The families and genera of vascular plants** (4), Berlin Springer-Verlag.
- Govindarajalu, E. 1968. The systematic anatomy of south Indian Cyperaceae: *Cyperus* L. subg. *Kyllinga* (Rottb.) suringar. **Botanical Journal of the Linnean Society** **62**: 41-58.
- Govindarajalu, E. 1974. The systematic anatomy of south Indian Cyperaceae: *Cyperus* L. subg. *Juncellus*, C. subg. *Mariscus* and *Lipocarpa* R.Br. **Botanical Journal of the Linnean Society** **68**: 235-266.
- Govindarajalu, E. 1978. The systematic anatomy of South Indian Cyperaceae: *Cyperus* subg. *Pycreus* (P. Beauv.) Clarke. C.B. **Adansonia** **18**(ser.2): 95-128.
- Govindarajalu, E. 1979. Studies in Cyperaceae: XVI. Novelties in *Cyperus* Linn. and their vegetative anatomy. **Proceedings of the Indian academy of sciences** **88**: 229-242.
- Govindarajalu, E. 1990. Cyperaceae Indiae Australis Precursores - A novelty in *Eleocharis* R.Br. and its vegetative anatomy. **Proceedings of the Indian academy of sciences** **100**: 71-75.
- Guaglianone, R. 2001. Contribuición al estudio del genero *Rhynchospora* (Cyperaceae) V. seccion *Longirostres* em America Austral. **Darwiniana** **39**: 287-342.
- Hefler, S. M. & Longhi-Wagner, I. M. 2008. Análise da morfologia do fruto em espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus* - Cyperaceae. **Acta botanica brasílica** **22**: 637-651.
- Johansen, D. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw-Hill book Co.
- Koyama, T. 1967. The systematic significance the leaf structure in the Tribe *Sclerieae* (Cyperaceae). **Memoirs of the New York Botanical Garden** **16**: 46-70.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. **Manual básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica, EDUR.
- Li, M. & Jones, M. 1994. Kranzketten, a unique C4 anatomy occurring in *Cyperus japonicus* leaves. **Photosynthetica** **30**: 117-131.
- Li, M.R.; Wedin, D.A. & Tieszen, L.L. 1999. C3 and C4 photosynthesis in *Cyperus* (Cyperaceae) in temperate eastern North America. **Canadian Journal of Botany** **77**: 209-218.
- Luceño, M. 1992. Estudios en la seccion *Spirostachyae* (Dreger) Bailey del genero *Carex* L. Revalorización de *C. helodes* link. **Anales del Jardín Botánico de Madrid** **50**: 73-81.
- Martins, S.; Machado, S.R. & Alves, M. 2008. Anatomia e ultra-estrutura foliar de *Cyperus maritimus* Poir. (Cyperaceae): estratégias adaptativas ao ambiente de dunas litorâneas. **Acta Botânica Brasileira** **22**: 493-503.
- Menezes, N.L. de; Silva, D.C. & Melo-De-Pinna, G. F. 2003. Folha. Pp.304-326. In: Appezzato-da-Glória B. & Carmello-Guerreiro S.M. (eds.). **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Viçosa, UFV.
- Metcalfe, C.R. 1969. Anatomy as an aid to classifying the Cyperaceae. **American Journal of Botany** **56**: 782-790
- Metcalfe, C.R. 1971. **Anatomy of the monocotyledons: Cyperaceae**. v.5. Oxford, Clarendon Press.
- Muasya, A.M.; Simpson, D.A. & Chase, M.W. 2002. Phylogenetic relationships in *Cyperus* L. *S.L.* (Cyperaceae) inferred from plastid DNA sequence data. **Botanical Journal of the Linnean Society** **138**: 145-153.
- Prichid, C.J.; Rudall, P.J. & Gregory, M. 2004. Systematic and Biology Bodies in Monocotyledons. **The Botanical Review** **69**: 377-440.
- Rodrigues, A.C. & Estelita, M.E.M. 2002. Primary and secondary development of *Cyperus giganteus* Vahl rhizome (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **25**: 251-258.
- Rodrigues, A.C. & Estelita, M.E.M. 2003. Origin and structure of the Kranz tissue in bracts of *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica** **26**(43): 445-452.
- Sage, R.F. 2001. Environmental and evolutionary preconditions for the origin and diversification of the C4 photosynthetic syndrome. **Plant Biology** **3**: 202-213.
- Scatena, V.L. & Scremin-Dias, E. 2003. Parênquima, Colênquima e Esclerênquima. Pp.109-119. In: Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, S.M. (eds.). **Anatomia Vegetal**. 2 ed. Minas Gerais, UFV.
- Sharma, O. & Mehra, P. 1972. Systematic anatomy of *Fimbristylis* Vahl (Cyperaceae). **Botanical Gazette** **133**: 87-95.
- Shepherd, G.J. 1976. The use os anatomical characters in the infrageneric classification of *Carex* (Cyperaceae). **Hoehnea** **6**: 33-54.
- Soros, C.L. & Bruhl, J.J. 2000. Multiple evolutionary origins of C4 photosynthesis in the Cyperaceae. Pp. 629-635. In: Wilson K.L. & Morrison D. (eds.). **Monocots: Systematics and evolution**. Melbourne, CSIRO.
- Soros, L.C. & Dengler, G.N. 1998. Quantitative leaf anatomy of C3 and C4 Cyperaceae and comparisons with the Poaceae. **International Journal of Plant Science** **159**: 480-491.
- Soros, L.C. & Dengler, G.N. 2001. Ontogenetic derivation and cell differentiation in photosynthetic tissues of C3 and C4 Cyperaceae. **American Journal of Botany** **88**(6): 992-1005.
- Standley, L.A. 1990. Anatomical aspects of the taxonomy of sedges (*Carex*, Cyperaceae). **Canadian Journal of Botany** **68**: 1449-1456.
- Starr, J.R. & Ford, B.A. 2001. The taxonomic and phylogenetic utility of vegetative anatomy and fruit epidermal silica bodies in *Carex* section *Phyllostachys* (Cyperaceae). **Canadian Journal of Botany** **79**: 362-379.
- Tucker, G.C. 1994. Revision of the Mexican Species of *Cyperus* (Cyperaceae). **Systematic Botany Monographs** **43**: 96-111.
- Ueno, O. & Koyama, T. 1987. Distribution and evolution of C4 syndrom in *Rhynchospora* (Rhynchosporeae - Cyperaceae). **Botanical Magazine** **100**: 63-85.