

Diferenciação dos feixes vasculares e dos elementos traqueais no rizoma de algumas Cyperaceae

ANA CLAUDIA RODRIGUES¹ e MARIA EMÍLIA MARANHÃO ESTELITA^{2,3}

(recebido: 17 de abril de 2008; aceito: 11 de março de 2009)

ABSTRACT – (Differentiation of vascular bundles and tracheary elements in the rhizome of some Cyperaceae). Were analyzed the rhizomes of *Bulbostylis paradoxa* Ness, *Cyperus giganteus* Vahl, *C. odoratus* L., *Fuirena umbellata* Rottb. and *Hypolytrum schraderianum* Ness. The primary body results from activity of primary meristems and primary thickening meristem (PTM). Secondary growth occurs too, due to the activity of the secondary thickening meristem (STM). Collateral vascular bundles are formed from procambium and MEP in *H. schraderianum*, and amphivasal bundles in the other species. However, all of the vascular bundles having protophloem and protoxylem are originated from procambium. Phloem and xylem are formed from MES in a single vascular tissue. Vessel elements were present in the most of the stems in primary and secondary growth, exception to *H. schraderianum* that has only tracheids in the last one; this information supports the occurrence of secondary growth in Cyperaceae. The vessel elements show a great morphological variation; generally, vessel elements from the primary growth, are longer and tip of vessel elements are present. The vessel elements from secondary growth are shorter and show tip of vessel elements and branchings.

Key words - Cyperaceae, rhizome, tracheid, vascular bundles, vessel element

RESUMO – (Diferenciação dos feixes vasculares e dos elementos traqueais no rizoma de algumas Cyperaceae). Foram analisados os rizomas de *Bulbostylis paradoxa* Ness, *Cyperus giganteus* Vahl, *C. odoratus* L., *Fuirena umbellata* Rottb. e *Hypolytrum schraderianum* Ness. O corpo primário é resultante da atividade dos meristemas apicais e do meristema de espessamento primário (MEP). Também ocorre crescimento em espessura, que é decorrente da atividade do meristema de espessamento secundário (MES). O procâmbio e o MEP originam feixes colaterais em *H. schraderianum* e feixes anfvassais nas demais espécies. Entretanto, todos os feixes que têm protofloema e protoxilema são de origem procambial. O MES produz floema e xilema constituindo um tecido vascular único. Elementos de vaso foram encontrados na maioria dos caules em estrutura primária e secundária, com exceção de *H. schraderianum* que, na estrutura secundária, contém apenas traqueídes, informação que respalda a ocorrência de crescimento secundário nas Cyperaceae. Os elementos de vaso apresentam grande variação morfológica; em estrutura primária, geralmente são mais alongados, com apêndices. Os elementos de vaso do crescimento secundário são relativamente mais curtos, apresentam apêndices e ramificações.

Palavras-chave - Cyperaceae, elemento de vaso, feixes vasculares, rizoma, traqueíde

Introdução

As Cyperaceae são plantas herbáceas, geralmente perenes, com caules subterrâneos, onde o rizoma é o tipo predominante (Metcalf 1971).

A organização do sistema vascular em monocotiledôneas tem sido destacada principalmente por Zimmermann & Tomlinson (1968) que analisaram o caule aéreo de *Prionium* (Juncaceae) e de *Dracaena fragans* (L.) Ker-Gawl (Zimmermann & Tomlinson 1969, 1970). Os mesmos autores apresentaram um estudo geral sobre anatomia vascular em monocotiledôneas (1972) e, posteriormente, sobre as palmeiras (1974). Ainda chama-se a atenção

para o trabalho de Tomlinson & Zimmerman (1969) sobre monocotiledôneas com crescimento secundário, o de Menezes (1971) sobre a ocorrência de traqueídes de transfusão em *Vellozia* e o de Tomlinson & Vincent (1984) sobre diferenciação dos tecidos condutores de *Rhapis excelsa* (Thunb.) A. Henry ex Rehder.

As monocotiledôneas em geral, apresentam além do procâmbio, o meristema de espessamento primário (MEP), que é responsável pelo espessamento primário do caule (Rudall 1991). Algumas espécies, entretanto, apresentam também o meristema de espessamento secundário (MES) (Cheadle 1937, Tomlinson & Zimmermann 1969, Zimmermann & Tomlinson 1970, Chakraborty & Héribant 1983, Chueiri-Chiaretto 1987, Rudall 1984, 1991, Rodrigues & Estelita 2002).

Os tipos de feixes vasculares podem variar nos diferentes órgãos vegetais e em diferentes espécies; entretanto, considerando-se um órgão específico, os tipos dos feixes vasculares podem representar um caráter de valor taxonômico (Cheadle 1955).

1. Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, 88040-900 Florianópolis, SC, Brasil.
2. Universidade de São Paulo, Instituto de Biociências, Departamento de Botânica, 05508-090 São Paulo, SP, Brasil.
3. Autores para correspondência: estelita7@terra.com.br

Estudos sobre a morfologia dos elementos traqueais em monocotiledôneas foram realizados principalmente por Cheadle quando descreveu os tipos de vasos em vários órgãos (1942), indicou tendências à especialização (1943, 1944), abordou origens prováveis (1953) e empregou os vasos do metaxilema como critério taxonômico em Cyperaceae, entre outras famílias (1955). Posteriormente, Cheadle & Kosakai (1972) analisaram os elementos de vaso nas diferentes tribos de Cyperaceae.

Cheadle (1937) ainda observou em monocotiledôneas com crescimento secundário, a ocorrência de elementos traqueais ramificados provenientes do meristema de espessamento secundário (MES). Situação semelhante foi observada por Diggle & DeMason (1983) no rizoma de *Yucca whipplei* Torr. e por Rodrigues & Estelita (2002) no rizoma de *Cyperus giganteus* Vahl.

O presente trabalho tem por objetivo acompanhar as etapas de diferenciação e a organização dos feixes vasculares do procâmbio e do meristema de espessamento primário (MEP) e registrar as características estruturais dos elementos traqueais provenientes do procâmbio, do MEP e do meristema de espessamento secundário (MES), contribuindo com informações para a anatomia e taxonomia do grupo.

Material e métodos

Foram analisados os rizomas de *Bulbostylis paradoxa* Nees, *Cyperus giganteus* Vahl, *C. odoratus* L., *Fuirena umbellata* Rottb. e *Hypolytrum schraderianum* Ness. Exemplares de *B. paradoxa* foram coletados na Serra do Cipó/MG, indivíduos de *C. giganteus* foram provenientes do Pantanal sul-mato-grossense, *C. odoratus*, e *F. umbellata* foram coletados no jardim do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo e *H. schraderianum* foi coletado na Reserva Ecológica da Juréia-Itatins, município de Iguape, São Paulo/SP.

Amostras dos rizomas foram fixadas em FAA 70 (Johansen 1940) e estocadas em álcool 70%; para os caules mais rígidos foram acrescidas gotas de glicerina.

Foram realizados cortes seriados dos ápices caulinares e de fragmentos em diferentes estágios de desenvolvimento. As amostras foram desidratadas em série butanólica terciária (Johansen 1940), infiltradas em acetato de butila e óleo de parafina, seguida de parafina pura e incluídas em parafina. O seccionamento foi realizado em micrótomo Reichert-Jung 2040, com navalha de aço, cuja espessura variou entre 8 a 15 mm; em seguida os cortes foram corados com safranina e azul de astra (Bukatsch 1972) ou safranina e “fast green” (Sass 1951) e montados em bálsamo-do-canadá.

Para análise dos elementos traqueais, amostras dos rizomas adultos foram maceradas em solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético, de acordo com Franklin (1945).

Para microscopia de luz, pequenas porções do macerado foram coradas com safranina e azul de astra e montadas em glicerina. A documentação das lâminas histológicas foi realizada em fotomicroscópio Olympus Vanox.

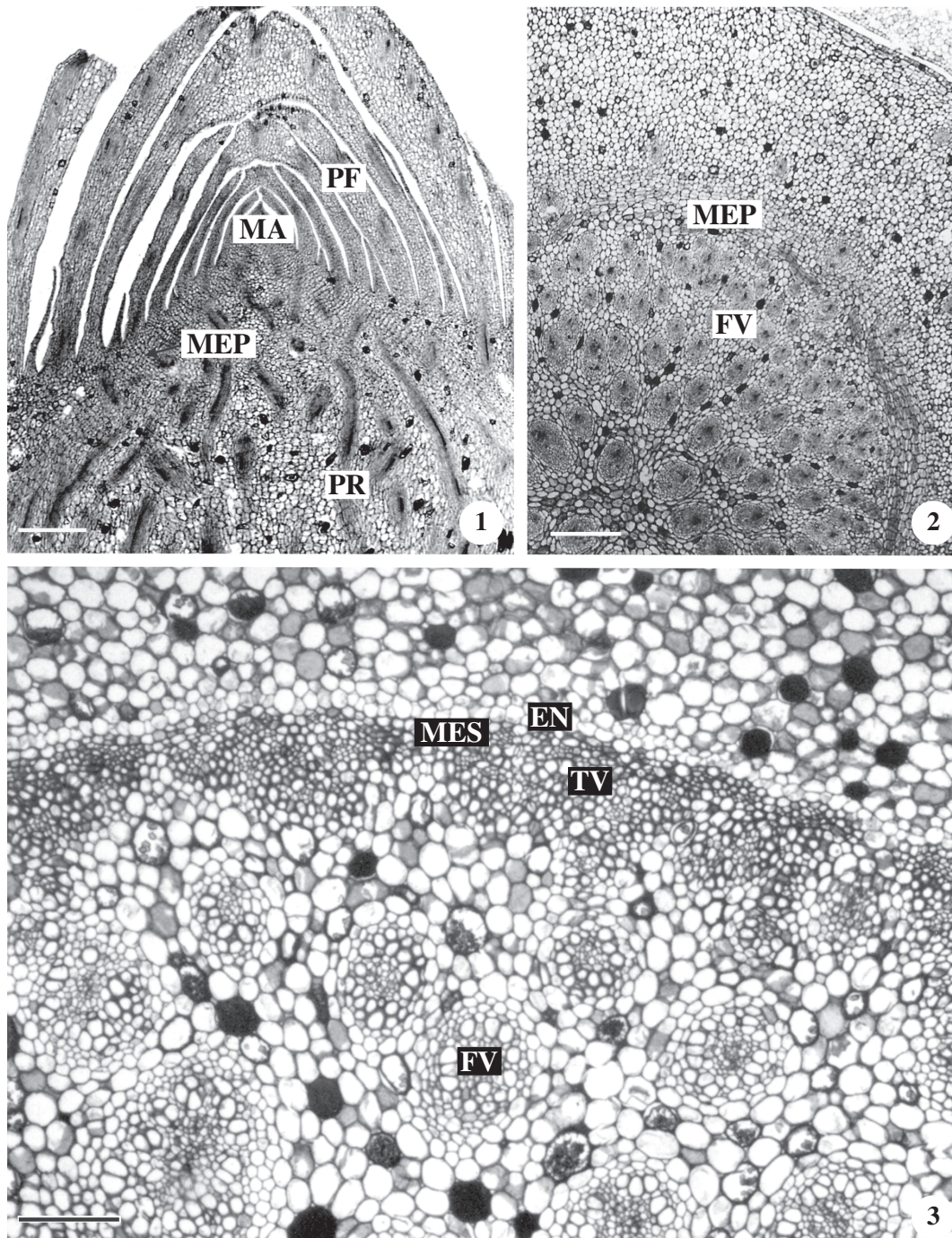
Para microscopia eletrônica de varredura, o material macerado foi desidratado em série etílica e submetido ao ponto crítico de CO₂. Posteriormente as amostras foram espalhadas em suporte de alumínio, com auxílio de fita dupla face de carbono, cobertas com ouro em metalizador Baltec, modelo SCD 005 e analisadas em MEV Philips, modelo XL30.

Resultados

O corpo primário das espécies em estudo é formado pela atividade da protoderme, do procâmbio, do meristema fundamental e do meristema de espessamento primário ou MEP (figuras 1, 2). Portanto, além da atividade usual dos meristemas apicais, ocorre também a atividade do MEP, que se diferencia lateralmente, numa região subapical ao ápice caulinar (figura 1). Do MEP diferencia-se a endoderme meristemática que produzirá o córtex interno; além disso, aquele meristema também dá origem ao periciclo, que irá produzir, para dentro, feixes vasculares anfigvaisais ou colaterais, de acordo com cada espécie. Em fases posteriores, o periciclo muda de atividade, transformando-se no meristema de espessamento secundário ou MES, o qual origina um tecido vascular contínuo, onde o floema e o xilema se entremeiam; o tecido vascular contínuo caracteriza o crescimento secundário (figuras 3, 16-18).

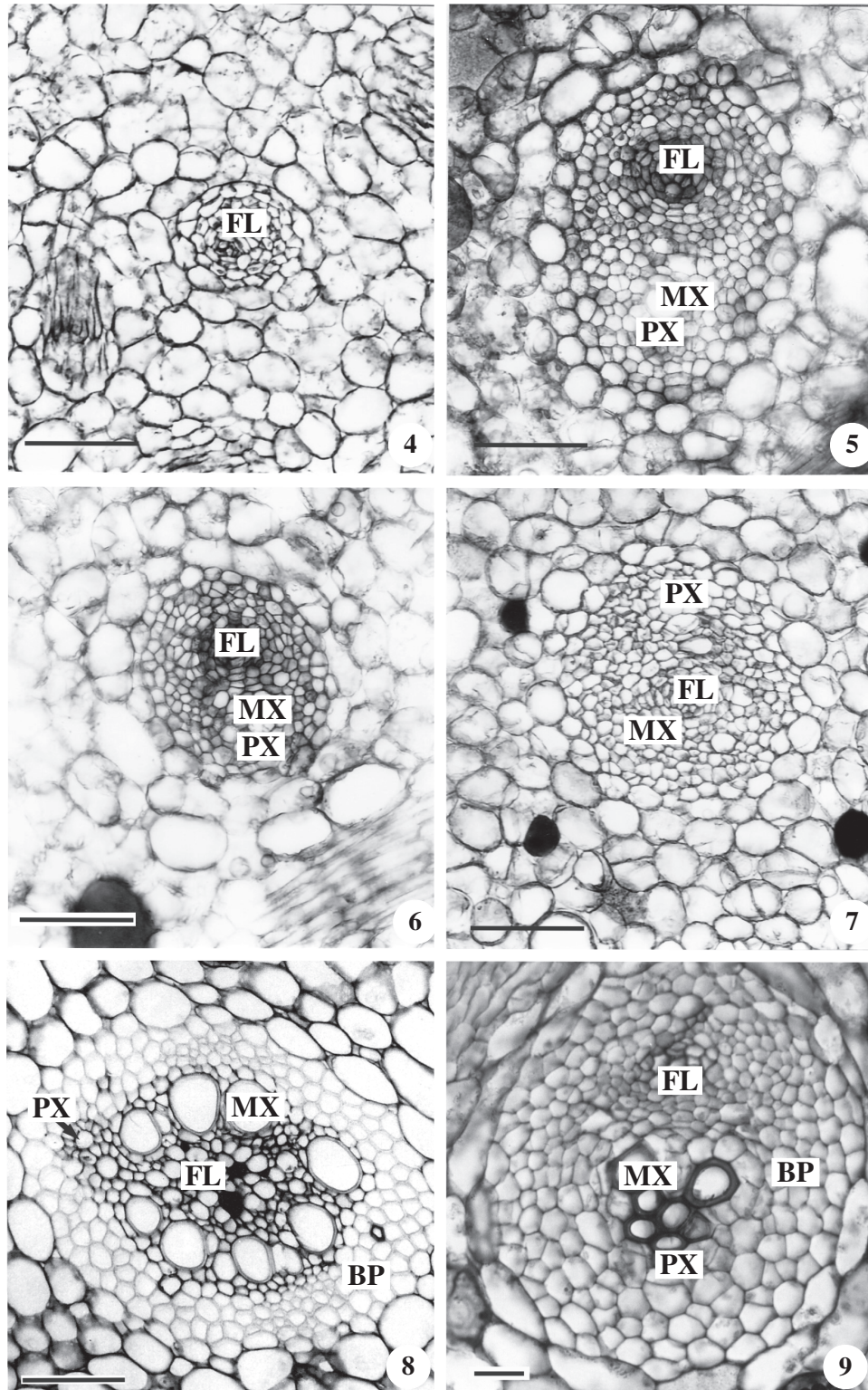
A diferenciação de um cordão procambial tem início pela formação do protofloema (figura 4) seguido pelo protoxilema (figura 5). Em níveis posteriores ocorre diferenciação do metaxilema contíguo ao protoxilema, o que resulta em feixes colaterais (figuras 5-6). À medida que o metafloema amadurece ocorre diferenciação de outros elementos do metaxilema, ao redor do floema formando um feixe anfigvasal (figuras 7-8). No rizoma de *Hypolytrum schraderianum* não são diferenciados os últimos elementos do metaxilema, portanto os feixes permanecem colaterais (figura 9). A distribuição do metaxilema nessa espécie caracteriza um feixe colateral em forma de “V”. Ainda durante a diferenciação do feixe observa-se a formação de uma bainha plurisseriada ao seu redor (figura 9) que no final do processo, geralmente torna-se lignificada.

Durante o desenvolvimento do caule, o MEP instala-se ao redor do conjunto dos feixes procambiais e forma feixes vasculares na direção centrípeta (figuras 10-11). Estes feixes diferenciam-se de forma semelhante àqueles originados do procâmbio, entretanto, não apresentam protoxilema (figuras 12-15). Formam-se feixes colaterais



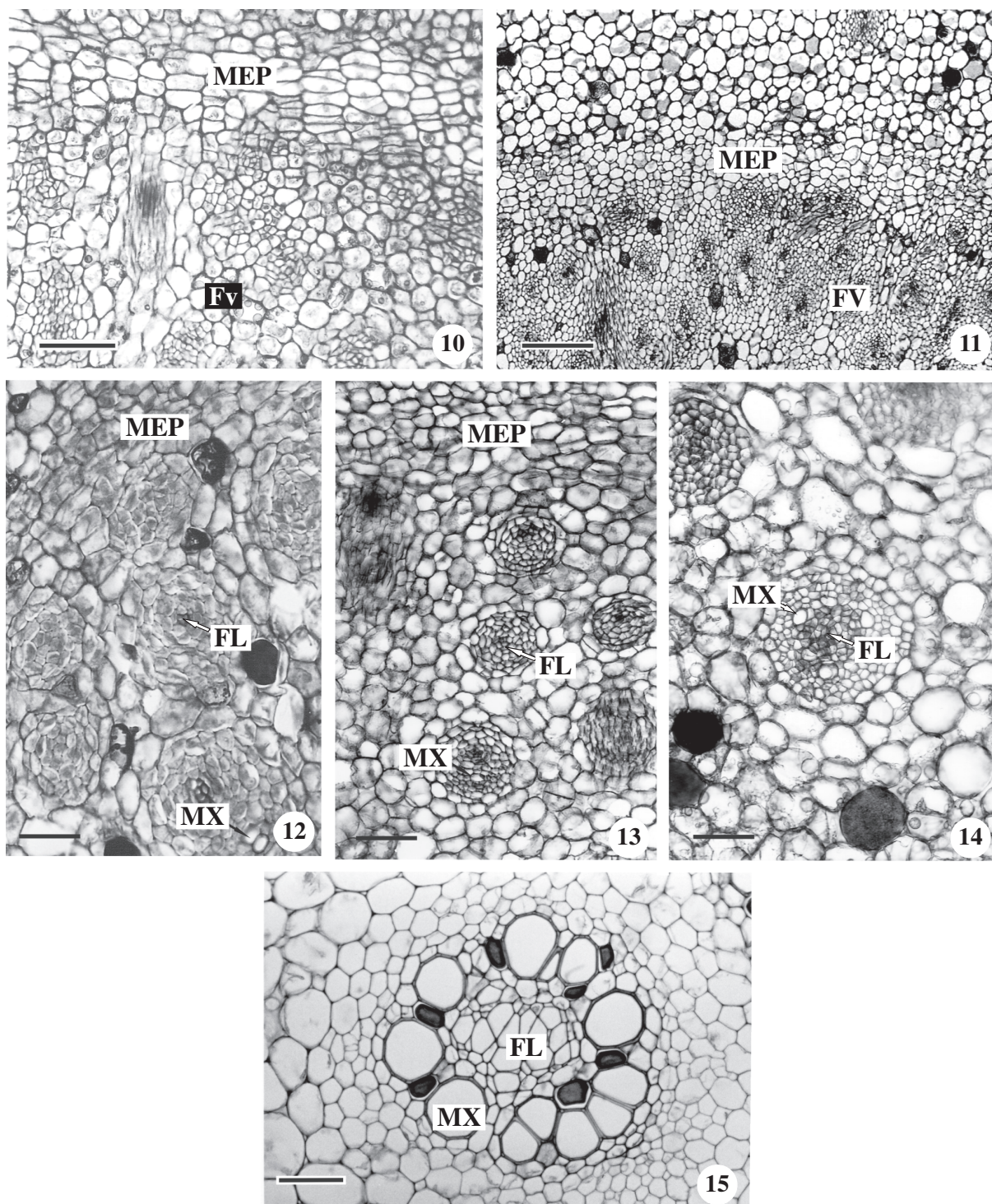
Figuras 1-3. Rizomas de espécies de Cyperaceae. 1-2. *Hypolytrum schraderianum*. 1. Secção longitudinal mediana do ápice caulinar. 2. Secção transversal mostrando o meristema de espessamento primário (MEP) em atividade. 3. *Cyperus odoratus*. Secção transversal mostrando o meristema de espessamento secundário (MES) em atividade. (FV = feixe vascular; MA = meristema apical; MEP = meristema de espessamento primário; MES = meristema de espessamento secundário; PF = primórdio foliar; PR = procâmbio; TV = tecido vascular). Barra = 300 μ m (1 e 2); 50 μ m (3).

Figures 1-3. Rhizomes of the species of Cyperaceae. 1-2. *Hypolytrum schraderianum*. 1. Longitudinal sections of the shoot apex. 2. Transversal section showing the activity of the primary thickening meristem (MEP). 3. *Cyperus odoratus*. Transversal section showing the activity of the secondary thickening meristem (MES). (FV = vascular bundle; MA = apical meristem; MEP = primary thickening meristem; MES = secondary thickening meristem; PF = primordium leaf; PR = procambium; TV = vascular tissue). Bar = 300 μ m (1 and 2); 50 μ m (3).



Figuras 4-9. Secções transversais mostrando a diferenciação dos feixes vasculares procambiais. 4-7. *Cyperus giganteus*. 8. *Fuirena umbellata*. 9. *Hypolytrum schraderianum*. (FL = floema; PX = protoxilema; MX = metaxilema). Barra = 50 μ m (4-7); 40 μ m (8); 20 μ m (9).

Figures 4-9. Transversal sections showing procambial vascular differentiation. 4-7. *Cyperus giganteus*. 8. *Fuirena umbellata*. 9. *Hypolytrum schraderianum*. (FL = phloem; PX = protoxylem; MX = metaxylem). Bar = 50 μ m (4-7); 40 μ m (8); 20 μ m (9).



Figuras 10-15. Secções transversais mostrando a diferenciação dos feixes vasculares originados pelo meristema de espessamento primário. 10. *Bulbostylis paradoxa*. 11. *Hypolytrum schraderianum*. 12. *Cyperus rotundus*. 13-14. *C. giganteus*. 15. *Fuirena umbellata*. (FL = floema; FV = feixe vascular; MEP = meristema de espessamento primário; MX = metaxilema). Barra = 70 µm (10); 110 µm (11); 25 µm (12); 40 µm (13-15).

Figures 10-15. Transversal sections showing the vascular bundles differentiation from primary thickening meristem. 10. *Bulbostylis paradoxa*. 11. *Hypolytrum schraderianum*. 12. *Cyperus rotundus*. 13-14. *C. giganteus*. 15. *Fuirena umbellata*. (FL = phloem; FV = vascular bundle; MEP = primary thickening meristem; MX = metaxylem). Bar = 70 µm (10); 110 µm (11); 25 µm (12); 40 µm (13-15).

em *Hypolytrum schraderianum* e anfiavasais nas demais espécies (figura 15).

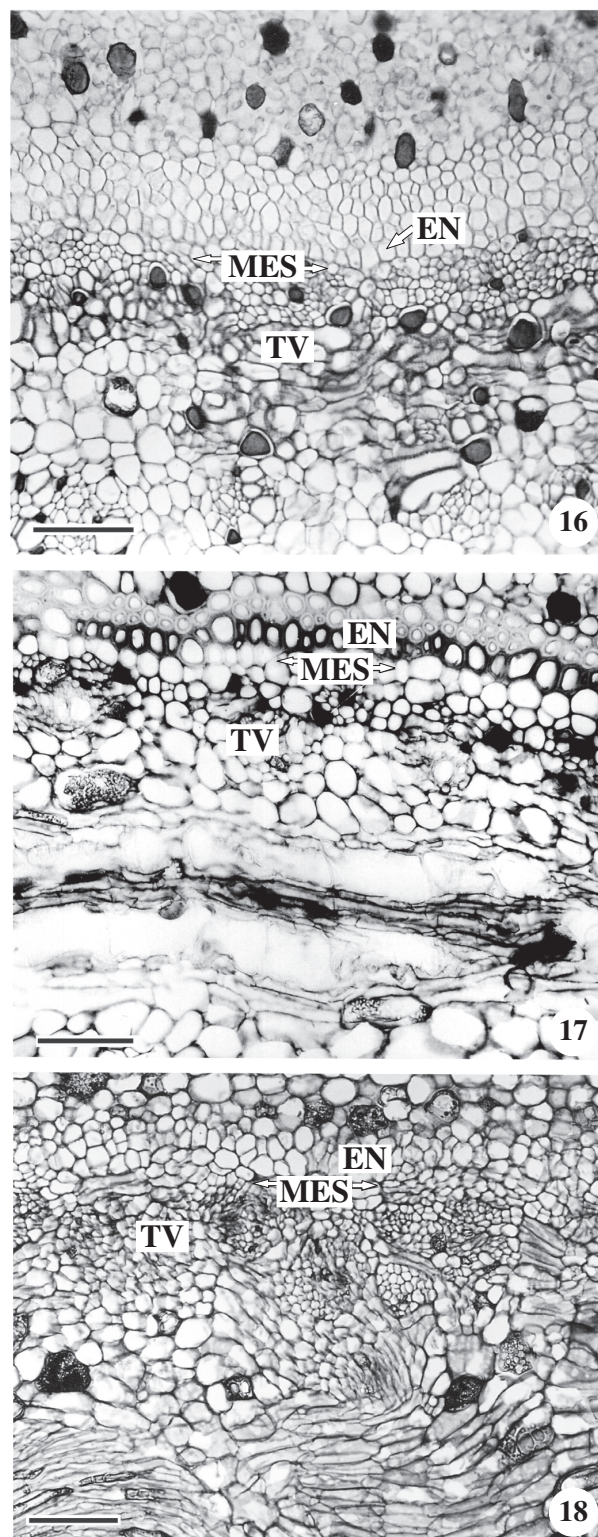
As espécies apresentam também, crescimento secundário, devido a atividade do MES, onde os seus produtos são tecidos vasculares contínuos, ou seja, não se apresentam mais organizados em feixes vasculares (figuras 16-18).

No material dissociado, os elementos traqueais dos feixes procambiais (figuras 19-24) são anelados e espiralados no protoxilema (figura 19) e escalariformes no metaxilema (figuras 20-24). As placas de perfuração são escalariformes (figura 20) ou reticuladas com poucas barras (figuras 21-22). Ainda no metaxilema encontram-se além de elementos de vaso (figuras 20-22), traqueídes (figuras 23-24). O xilema formado a partir do MEP é constituído por elementos de vaso escalariformes a reticulados, com placa de perfuração simples, terminais, transversais ou oblíquas (figuras 25-27), com exceção de *H. schraderianum* que são escalariformes (figura 28). Esses elementos são consideravelmente alongados e geralmente apresentam apêndices (figuras 25-27). O xilema proveniente do MES é constituído por elementos de vaso (figuras 29-31), com exceção de *H. schraderianum*, onde só ocorrem traqueídes (figura 32). O espessamento de parede é reticulado e os elementos de vaso são relativamente mais curtos que os do MEP. Existe grande variação morfológica entre os mesmos, que além de apresentarem apêndices apresentam também ramificações nas paredes laterais. As placas de perfuração são simples (figuras 29-31).

Discussão

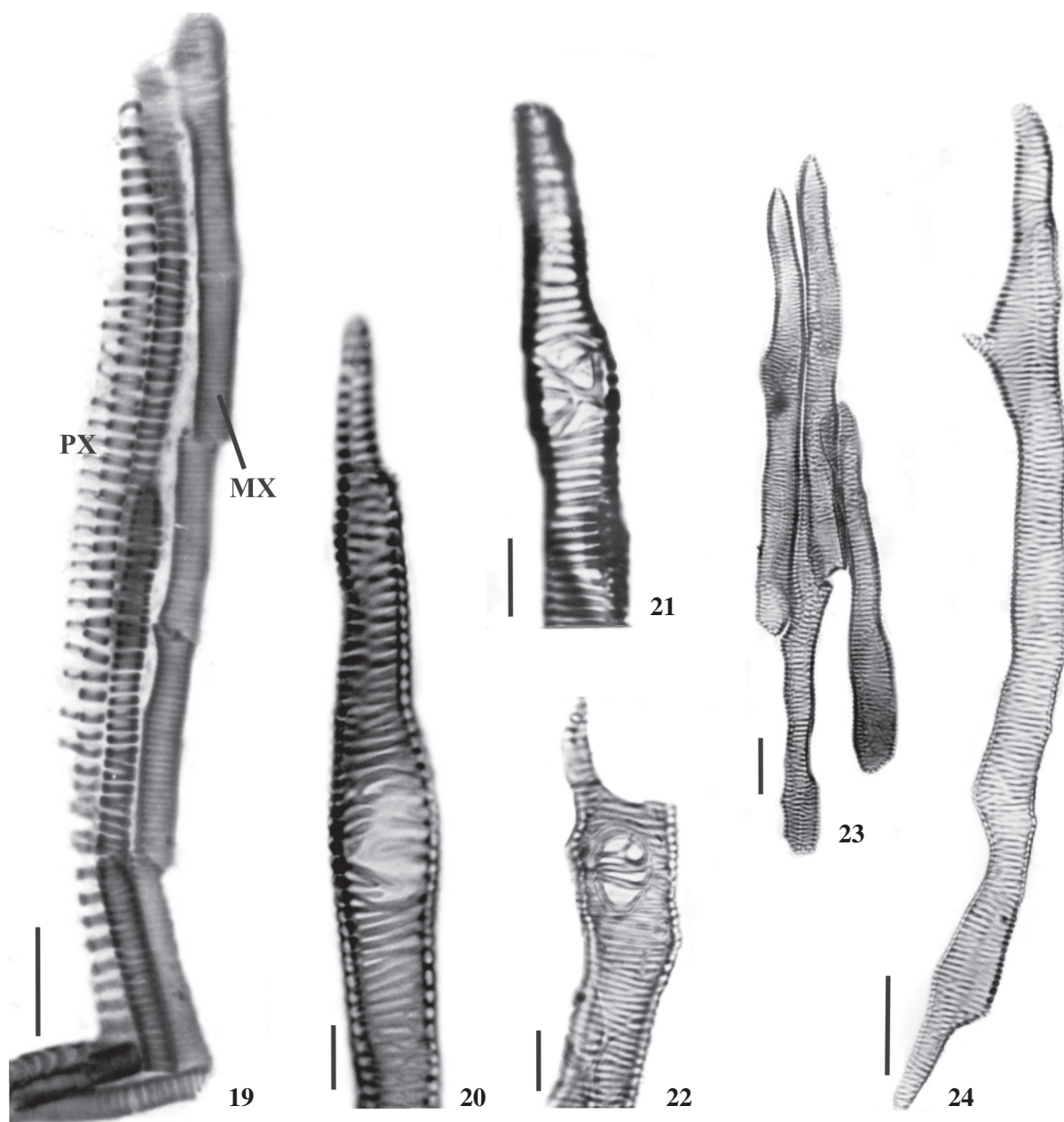
Os tecidos vasculares derivados do procâmbio podem formar feixes de diferentes tipos. Nos caules das monocotiledôneas esses feixes são, na maioria, anfiavasais (Cheadle 1942) e apresentam-se distribuídos de forma atactostélica, como Prata *et al.* (2007) constataram em *Bulbostylis paradoxa*. Nas espécies analisadas a distribuição atactostélica é representada por feixes anfiavasais, com exceção de *Hypolytrum schraderianum* que são colaterais.

A diferenciação do cordão procambial é semelhante nas espécies estudadas iniciando-se pela diferenciação



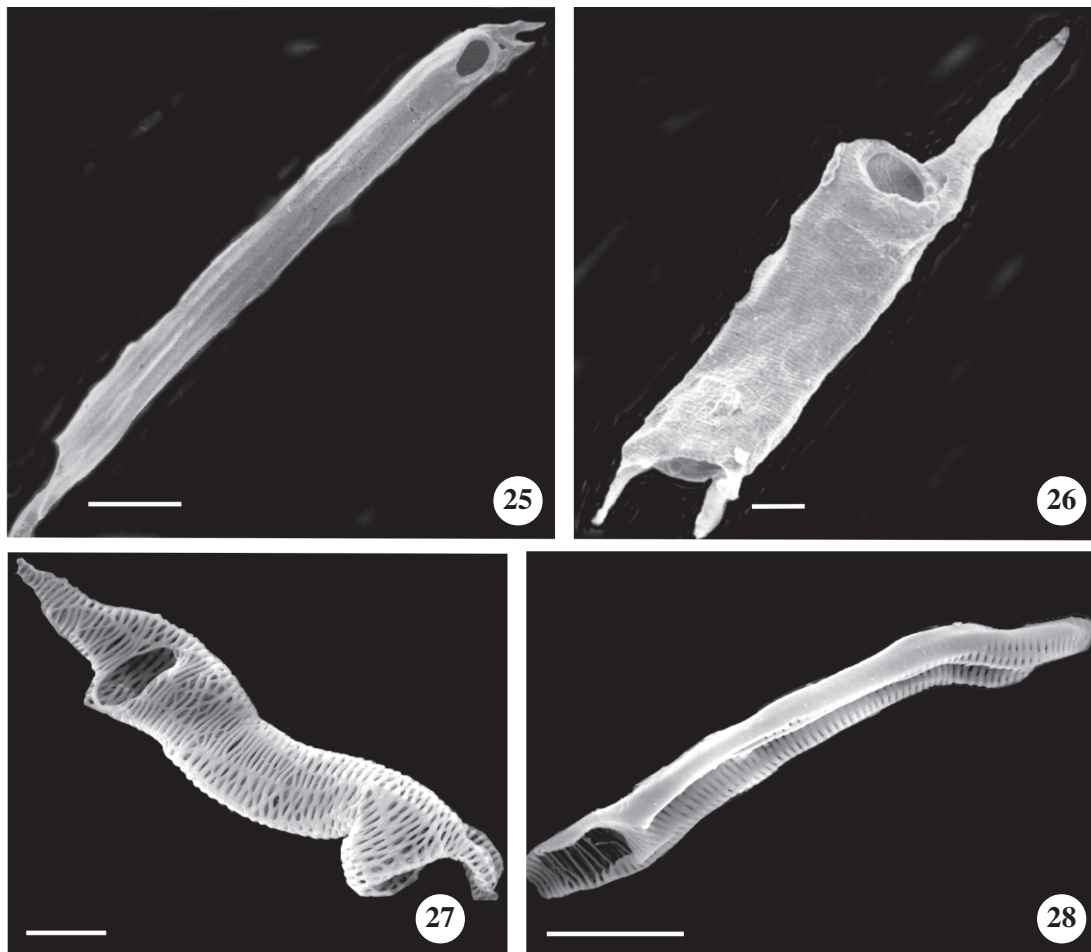
Figuras 16-18. Secções transversais mostrando a diferenciação do sistema vascular originado pelo meristema de espessamento secundário (MES). 16. *Fuirena umbellata*. 17. *Cyperus giganteus*. 18. *C. odoratus*. (EN = endoderme; MES = meristema de espessamento secundário; TV = tecido vascular). Barra = 80 µm (16-18).

Figures 16-18. Transversal sections showing the vascular system differentiation from secondary thickening meristem (MES). 16. *Fuirena umbellata*. 17. *Cyperus giganteus*. 18. *C. odoratus*. (FA = anfiavasal bundle; EN = endodermis; MES = secondary thickening meristem; TV = vascular tissue). Bar = 80 µm (16-18).



Figuras 19-24. Elementos traqueais dissociados do rizoma de *Cyperus giganteus* derivados do procâmbio. 19. Proto e metaxilema. 20-24. Metaxilema. 20 e 21. Elementos de vaso com placas de perfuração aparentemente em formação. 22. Elemento de vaso com placa reticulada, com poucas barras. (PX = protoxilema; MX = metaxilema). Barra = 38 μ m (19); 14 μ m (20 e 22); 40 μ m (23); 90 μ m (24).

Figures 19-24. Traqueary elements from procambium of *Cyperus giganteus* rhizome. 19. Proto and metaxylem. 20-24. Metaxylem. 20 and 21. Vessel elements with perforation plate in differentiation (probably). 22. Vessel elements with reticulate plate with few bars. (PX = protoxylem; MX = metaxylem). Bar = 38 μ m (19); 14 μ m (20 e 22); 40 μ m (23); 90 μ m (24).



Figuras 25-28. Elementos de vaso originados pelo meristema de espessamento primário (MEP). 25-26. *Cyperus giganteus*. 27. *Fuirena umbellata*. 28. *Hypolytrum schraderianum*. Barra = 100 μ m (25); 20 μ m (26 e 27); 50 μ m (30).

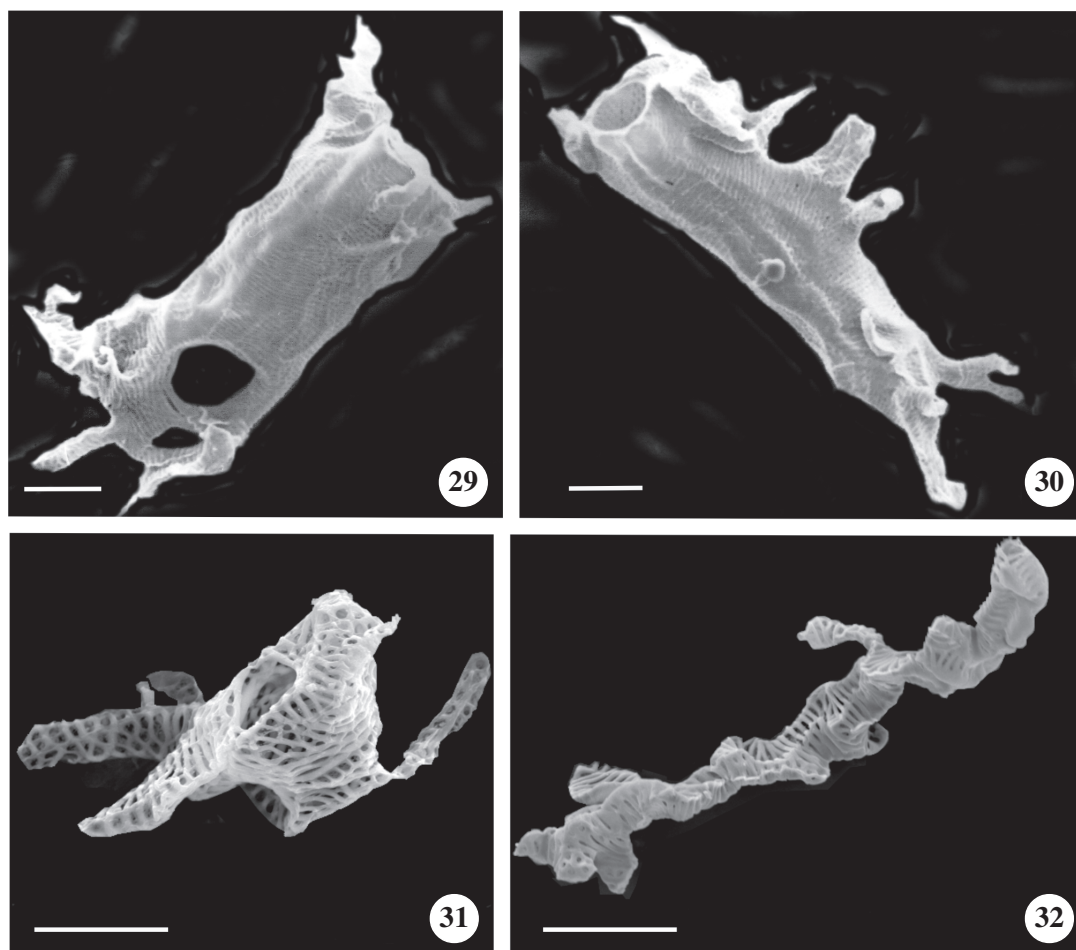
Figures 25-28. Vessel elements from primary thickening meristem (MEP). 25-26. *Cyperus giganteus*. 27. *Fuirena umbellata*. 28. *Hypolytrum schraderianum*. Bar = 100 μ m (25); 20 μ m (26 e 27); 50 μ m (30).

do protofloema seguida pelo protoxilema, metaxilema e metafloema. Diferenciação semelhante foi verificada por Sharman (1942) no caule de *Zea mays* L. Ainda, o autor chama atenção às divisões do tipo cambiais, com células vacuoladas, entre o protofloema e o protoxilema, como verificadas anteriormente por Arber (1925) para várias monocotiledônes. Apesar de existirem muitas dúvidas no reconhecimento da existência ou não de um câmbio fascicular nos feixes vasculares das gramíneas, para Sharman (1942) há evidências da presença de um câmbio fascicular efêmero. Chakroun & Hérbant (1983) também observaram um câmbio rudimentar, com divisões tangenciais mais ou menos regulares entre o floema e o xilema dos feixes vasculares em diferenciação de *Aphyllanthes monspeliensis* Moore. De acordo com os últimos autores, a ocorrência de um câmbio fascicular

nos feixes vasculares é relevante, apesar da sua existência ser efêmera e não originar nenhum tecido secundário. Entretanto, no presente trabalho não foi observada situação semelhante e não foram encontradas citações para as Cyperaceae.

O tipo de diferenciação dos feixes anfigasais das espécies estudadas é semelhante ao observado em Iridaceae por Rudall (1984) e em espécies de *Trimezia* por Chueiri-Chiaretto (1987). Entretanto, próximo ao ápice, onde os feixes vasculares estão ainda em diferenciação, o arranjo é colateral; em fases subseqüentes do desenvolvimento, são diferenciados outros elementos do metaxilema, constituindo feixes anfigasais.

Em muitas monocotiledôneas herbáceas existe pouco ou nenhum crescimento em espessura do caule, mas naquelas onde ocorre o aumento em espessura ele é



Figuras 29-32. Elementos traqueais originados pelo meristema de espessamento secundário (MES). 29-30. Elementos de vaso do rizoma de *Cyperus giganteus*. 31. Elementos de vaso do rizoma de *Fuirena umbellata*. 32. Traqueíde do rizoma de *Hypolytrum schraderianum*. Barra = 10 μ m (29); 20 μ m (30-32).

Figures 29-32. Tracheary elements from secondary thickening meristem (MES). 29-30. Vessel elements of *Cyperus giganteus* rhizome. 31. Vessel elements of *Fuirena umbellata* rhizome. 32. Tracheid of *Hypolytrum schraderianum* rhizome. Bar = 10 μ m (29); 20 μ m (30-32).

iniciado pelo MEP próximo ao ápice do caule (Rudall 1991). A atividade do MEP tem sido o objetivo de trabalhos de vários autores, como DeMason (1979, 1983), Rudall (1991), Rodrigues & Estelita (2002). Menezes *et al.* (2005) admitem que o MEP seja constituído por dois meristemas diferentes, ou seja, um de origem do meristema fundamental (endoderme meristemática) e o outro do procâmbio (periciclo); por esta razão propõem a eliminação do termo MEP. Ressalta-se, entretanto, que ainda não foram feitos estudos que comprovem que sejam dois meristemas distintos. Todas as espécies analisadas no presente trabalho apresentam MEP, o qual produz feixes anfibasais, com exceção de *Hypolytrum schraderianum*, que são colaterais.

Nos feixes produzidos pelo MEP observa-se a ausência de protoxilema e os mesmos estão situados externamente aos feixes originados do procâmbio, os quais possuem protoxilema e localizam-se na região mais central do órgão. Os dados são similares aos encontrados por DeMason & Wilson (1984) em *Cordyline terminalis* (L.) Kunth e aos de LaFrankie (1986) em *Smilacina racemosa* (L.) Desf.

Em monocotiledôneas lenhosas, como algumas Asparagales, o aumento em espessura do caule ocorre através do MES (Rudall 1995). Entretanto, o MES pode ocorrer também em espécies herbáceas, como em *Trimezia* (Chueiri-Chiaretto 1987), *Aphyllanthes monspeliensis* (Chakroun & Hérbant 1983), *Patersonia*

(Rudall 1984) e em *Cyperus giganteus* (Rodrigues & Estelita 2002). Esse meristema é responsável por um padrão de desenvolvimento secundário em monocotiledôneas, cujos produtos podem apresentar variações, como o tipo e a disposição dos feixes vasculares (Tomlinson & Zimmermann 1969). O MES ocorre em todas as espécies analisadas e apresenta o mesmo padrão de atividade citado anteriormente para *Cyperus giganteus* (Rodrigues & Estelita 2002), onde os seus produtos são tecidos vasculares contínuos, não mais organizados em feixes.

Segundo Cheadle (1937), Diggle & DeMason (1983) e Waterhouse (1987) no crescimento secundário das monocotiledôneas ocorrem apenas traqueídes. Esta característica foi observada no presente estudo apenas em *Hypolytrum schraderianum*, pois nas outras espécies ocorrem elementos de vaso. Essa constatação respalda a ocorrência do crescimento secundário nas Cyperaceae, citado por Rodrigues e Estelita (2002) em *C. giganteus*. Elementos de vaso na estrutura secundária também foram observados em *Aloe vera* (L.) Burm. f. (Lu & Tsai-Chiang 1976).

A ocorrência de elementos traqueais ramificados no corpo secundário foi observada também por Cheadle (1937) em outras monocotiledôneas, por Diggle & DeMason (1983) em *Yucca whipplei* Torr. e por Rodrigues & Estelita (2002) em *C. giganteus*. Esses elementos podem ser provenientes de um crescimento intrusivo, devido à contração caulinar, aparentemente presente, nos caules estudados. É conhecido que nos processos de contração de certos órgãos, geralmente são as células de parênquima que iniciam o processo ao encurtarem-se rapidamente ou colapsarem, processo que não é acompanhado pelo xilema, devido ao espessamento das paredes dos elementos traqueais. Sem espaço suficiente, os elementos traqueais tornam-se retorcidos (Thoday & Davey 1932, Estelita-Teixeira 1978). No material em estudo, pode-se admitir que os elementos de vaso, expandiram-se por crescimento intrusivo, formando ramificações ao penetrarem entre as demais células.

De acordo com Cheadle (1943) elementos de vaso com placas de perfuração escalariformes são mais primitivos do que os com placas simples. Também Cheadle & Kosakai (1972) relatam que os vasos em Hypolythrae (a qual pertence *Hypolytrum*) são os menos especializados dentro das Cyperaceae. No presente trabalho, só os elementos de vaso de *H. schraderianum* apresentam placa de perfuração escalariforme enquanto as demais espécies apresentam placa de perfuração simples.

Por outro lado, com base na presença de traqueídes no xilema secundário de *Hypolytrum schraderianum* e nas considerações de Cheadle (1937), Cheadle (1942),

Cheadle (1943), Diggle & DeMason (1983) e Waterhouse (1987), pode-se admitir uma condição mais plesiomorfa de *Hypolytrum schraderianum* em relação às demais espécies.

Agradecimentos – As autoras agradecem à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Fapesp) pela bolsa de doutorado (proc. 00/01040-6) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq) pela bolsa de produtividade em pesquisa (proc. 300942/2005-2).

Referências bibliográficas

- ARBER, A. 1925. Monocotyledons: a morphological study. Cambridge Botanical Handbooks Series. University Press, Cambridge.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablao-Safranin. *Microkosmos* 61:255.
- CHAKROUN, S. & HÉRBANT, C.H. 1983. Developmental anatomy of *Aphyllanthe monspeliensis*, a herbaceous monocotyledons with secondary growth. *Plant Systematic and Evolution* 141:231-241.
- CHEADLE, V.I. 1937. Secondary growth by means of a thickening ring in certain monocotyledons. *Botanical Gazette* 98:535-555.
- CHEADLE, V.I. 1942. The occurrence and types of vessels in various organs of the plant in the Monocotyledoneae. *American Journal of Botany* 29:441-450.
- CHEADLE, V.I. 1943. The origin and certain trends of specialization of the vessel in the Monocotyledoneae. *American Journal of Botany* 30:11-17.
- CHEADLE, V.I. 1944. Specialization of vessels within the xylem of each organ in the Monocotyledoneae. *American Journal of Botany* 31:81-92.
- CHEADLE, V.I. 1953. Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons. *Phytomorphology* 3:23-44.
- CHEADLE, V.I. 1955. The taxonomic use of specialization of vessels in the metaxylem of Gramineae, Cyperaceae, Juncaceae and Restionaceae. *Journal of the Arnold Arboretum* 36:141-157.
- CHEADLE, V.I. & KOSAKAI, H. 1972. Vessel in the Cyperaceae. *Botanical Gazette* 133:214-223.
- CHUEIRI-CHIARETTO, I.A. 1987. Estrutura secundária do corno de *Trimezia Salisb. ex Herb.* (Iridaceae). *Ciência e Cultura* 39:651-654.
- DEMASON, D.A. 1979. Function and development of primary thickening meristem in the monocotyledon *Allium cepa* L. *Botanical Gazette* 140:51-66.
- DEMASON, D.A. 1983. The primary thickening meristem: definition and function in monocotyledons. *American Journal of Botany* 70:955-962.
- DEMASON, D.A. & WILSON, M.A. 1984. The continuity of primary and secondary growth in *Cordylone terminalis* (Agavaceae). *Canadian Journal of Botany* 63:1907-1913.

- DIGGLE, P.K. & DEMASON, D.A. 1983. The relationship between the primary thickening meristem and the secondary thickening meristem in *Yucca whipplei* Torr. I. Histology of the mature vegetative stem. American Journal of Botany 70:1195-1204.
- ESTELITA-TEIXEIRA, M.E. 1978. Desenvolvimento anatômico do sistema subterrâneo de *Oxalis latifolia* Kunth (Oxalidaceae). II. Sistema radicular. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 6:27-38.
- FRANKLIN, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resin and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. Nature 155(3924):51.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co, New York.
- LAFRANKIE, J.V. 1986. A new species of *Maianthemum* (Liliaceae) from Costa Rica with an upright and aerial rhizome. American Journal of Botany 73:1258-1260.
- LU, CHIN-YI & TSAI-CHIANG, SU-HWA. 1976. Lateral thickening in the stem of *Agave rigida* Mill and *Aloe vera* L. Taiwan 21:204-219.
- MENEZES, N.L. 1971. Traqueídes de transfusão no gênero *Vellozia* Vand. Ciência e Cultura 23:389-409.
- MENEZES, N.L., SILVA, D.J., ARRUDA, R.C., MELO-PINNA, G.F., CARDOSO, V.A., CASTRO, N.M., SCATENA, V.L. & SCREMIN-DIAS, E. 2005. Meristematic activity of endodermis and pericycle in the primary thickening in monocotyledons. Considerations on the "PTM". Anais da Academia Brasileira de Ciências 77:1-16.
- METCALFE, C.R. 1971. Anatomy of the monocotyledons. Cyperaceae. Oxford. University Press, London.
- PRATA, A.P., MENEZES, N.L., MAZZONI-VIVEIROS, S.C., WANDERLEY, M.G.L. & THOMAS, W.W. 2007. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). Revista Brasileira de Botânica 30:245-256.
- 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.
- RUDALL, P. 1984. Taxonomic and evolutionary implications of rhizome structure and secondary thickening in Iridaceae. Botanical Gazette 145:524-534.
- RUDALL, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in monocotyledons. Botanical Review 57:150-163.
- RUDALL, P. 1995. New records of secondary thickening in monocotyledons. IAWA Journal 16:261-268.
- SASS, J.E. 1951. Botanical microtechnique. Iowa State College, Iowa.
- SHARMAN, B.C. 1942. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays* L. Annals of Botany 22:245-282.
- THODAY, D. & DAVEY, A.J. 1932. Contractile roots. II. On the mechanism of root contraction in *Oxalis incarnata*. Annals of Botany 46:993-1006.
- TOMLINSON, P.B. & ZIMMERMANN, M.H. 1969. Vascular anatomy of monocotyledons with secondary growth – an introduction. Journal of the Arnold Arboretum 50:159-179.
- TOMLINSON, P.B. & VINCENT, J.R. 1984. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. X. Differentiation of stem conducting tissue. Journal of the Arnold Arboretum 65:191-214.
- WATERHOUSE, J.T. 1987. The phylogenetic significance of *Dracaena*-type growth. Journal of the Proceedings of the Linnean Society 109:129-138.
- ZIMMERMANN, M.H. & TOMLINSON, P.B. 1968. Vascular construction and development in the aerial stem of *Prionium* (Juncaceae). American Journal of Botany 55:1100-1109.
- ZIMMERMANN, M.H. & TOMLINSON, P.B. 1969. The vascular system in the axis of *Dracaena fragans* (Agavaceae). I. Distribution and development of primary strands. Journal of the Arnold Arboretum 50:370-383.
- ZIMMERMANN, M.H. & TOMLINSON, P.B. 1970. The vascular system in the axis of *Dracaena fragans* (Agavaceae). II. Distribution and development of secondary vascular tissue. Journal of the Arnold Arboretum 51:478-491.
- ZIMMERMANN, M.H. & TOMLINSON, P.B. 1972. The vascular anatomy of monocotyledonous stems. Botanical Gazette 133:141-155.
- ZIMMERMANN, M.H. & TOMLINSON, P.B. 1974. Vascular patterns in palm stems: variations of the *Rhapis* principle. Journal of the Arnold Arboretum 55:402-424.