



FELIPE FOGAROLI CORRÊA

**ONTOGÊNESE FOLIAR DE *Typha domingensis*
PERS. SOB INFLUÊNCIA DO FÓSFORO**

LAVRAS – MG

2015

FELIPE FOGAROLI CORRÊA

**ONTOGÊNESE FOLIAR DE *Typha domingensis* PERS. SOB
INFLUÊNCIA DO FÓSFORO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Fabricio José Pereira

Coorientador

Dr. Evaristo Mauro de Castro

LAVRAS – MG

2015

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Corrêa, Felipe Fogaroli.

Ontogênese foliar de *Typha domingensis* Pers. sob influência
do fósforo / Felipe Fogaroli Corrêa. – Lavras : UFLA, 2015.
75 p. : il.

Dissertação (mestrado acadêmico)—Universidade Federal de
Lavras, 2015.

Orientador(a): Fabricio Jose Pereira.

Bibliografia.

1. Macrófitas. 2. Ontogenia. 3. Meristema. 4. Plasticidade
anatômica. 5. Eutrofização. I. Universidade Federal de Lavras. II.
Título.

FELIPE FOGAROLI CORRÊA

**ONTOGÊNESE FOLIAR DE *Typha domingensis* PERS. SOB
INFLUÊNCIA DO FÓSFORO**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, área de concentração em Botânica Aplicada, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 24 de fevereiro de 2015

Dr. Thiago Corrêa de Souza	UNIFAL-MG
Dr. Fábio Akira Mori	UFLA
Dr. Marcelo Polo	UNIFAL-MG

Dr. Fabricio José Pereira
Orientador

Dr. Evaristo Mauro de Castro
Coorientador

**LAVRAS – MG
2015**

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, a Deus, por nos agradecer com a vida, por guiar nossas decisões e por provar a nossa capacidade independente das circunstâncias.

A minha esposa, Ana Carolina, pelo amor incondicional, pela compreensão e por ser a principal motivadora das minhas conquistas.

Aos meus pais, José Roberto e Maria Cristina, por estarem sempre presentes, pelo incentivo e pela ajuda concedida durante toda minha caminhada, e aos meus irmãos, Gustavo e Julia, por todo apoio e companheirismo.

Aos Professores Fabricio Jose Pereira e Evaristo Mauro de Castro, pela orientação e ensinamentos imprescindíveis para realização desse trabalho, e pela amizade e profissionalismo que contribuíram para o meu desenvolvimento pessoal e profissional.

A Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica aplicada pela oportunidade de realização do mestrado e por todo apoio concedido durante essa etapa.

Aos docentes do setor de Biologia Celular da Universidade Federal de Lavras que permitiram a realização da pós-graduação mesmo enquanto servidor público da instituição.

Aos colegas do setor de Botânica Estrutural que, de alguma forma, contribuíram para a realização desse trabalho.

RESUMO

A taboa (*Typha domingensis*) é uma macrófita que, em condições de eutrofização, pode apresentar elevada capacidade de crescimento e colonização. Portanto, o objetivo foi avaliar a ontogenia foliar e a estrutura e atividade dos meristemas nesta espécie na presença de fósforo. Plantas foram coletadas em populações naturais na região de Alfenas-MG, sendo cultivadas em casa de vegetação, visando à obtenção de clones para a condução do experimento. Rizomas desses clones foram selecionados e cultivados em solução nutritiva com diferentes concentrações de fósforo. Folhas e brácteas foram coletadas e submetidas a procedimentos usuais em microtécnica vegetal. A formação dos primórdios foliares acontece lateralmente ao meristema apical caulinar, sendo que essa formação e o crescimento prosseguem devido ao meristema apical foliar, meristema marginal, meristemas laminares e meristema intercalar. A diferenciação dos tecidos foliares acontece no sentido basípeto, exceto os tecidos de sustentação e vasculares que se diferenciam no sentido acrópeto. Foram observadas diferenças para todas as características quantitativas avaliadas. O fósforo promoveu a proporção de meristema fundamental e procâmbio, a taxa de produção de células nos meristemas derivados, a proporção e aérea média das câmaras de aerênquima e reduziu o tempo de ciclo celular no meristema fundamental. Além disso, esse elemento promoveu a formação de parênquima paliçádico e aerênquima em reduzido intervalo de tempo. O padrão de formação da folha na taboa, que compartilha característica com espécies de monocotiledôneas, bem como as diferenças causadas pela presença do fósforo, podem estar associadas a características morfológicas, fisiológicas e ecológicas da espécie.

Palavras-chave: Macrófitas. Ontogenia. Meristemas. Plasticidade anatômica. Eutrofização

ABSTRACT

The Cattail (*Typha domingensis*) is a macrophyte which in eutrophication conditions may have a high growth and colonization capacity. Therefore, the aim was to evaluate the leaf ontogeny and meristem structure and activity in *T. domingensis* species in the presence of phosphorus. Plants were collected from natural populations in Alfenas-MG region, and grown in greenhouse in order to obtain clones for the experiment. Clone rhizomes were selected and cultivated in nutritive solution with different phosphorus concentrations. Leaves and bracts were collected and subject to usual procedures in plant microtechnique. Leaf primordia formation occurs laterally to the shoot apical meristem, and its formation and growth continue due the leaf apical meristem, marginal meristem, laminar meristem and intercalary meristem. Leaf tissue differentiation occurs in basipetal sense, except for the vascular and support tissues which development shows acropetal sense. Differences were observed in all the quantitative characteristics. The phosphorus enhanced ground meristem and procambial proportions, cell production rate in the primary meristems, aerenchyma proportion, average area of aerenchyma chambers but reduced the cell cycle time in ground meristem. Furthermore, this element reduced the time for palisade parenchyma and aerenchyma development. The leaf formation pattern in cattail, which shares features with other monocot species, and the differences promoted by phosphorus, may be related to morphological, physiological and ecological characteristics.

Keywords: Macrophytes. Ontogeny. Meristems. Anatomical plasticity. Eutrophication.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	
1	INTRODUÇÃO	8
2	REFERÊNCIAL TEÓRICO	10
2.1	Macrófitas aquáticas	10
2.2	Caracterização morfofisiológicas das macrófitas	11
2.3	O manejo de macrófitas	13
2.4	O fósforo e as macrófitas	14
2.5	A influência de condições ambientais sobre a ontogenia vegetal ...	16
2.6	A espécie	18
3	CONSIDERAÇÕES GERAIS	19
	REFERÊNCIAS	20
	SEGUNDA PARTE – ARTIGOS	
	ARTIGO 1 – ONTOGÊNESE FOLIAR DE <i>Typha domingensis</i>	
	PERS (TYPHACEAE)	28
1	INTRODUÇÃO	30
2	MATERIAL E MÉTODOS	31
3	RESULTADOS	33
4	DISCUSSÃO	43
5	CONCLUSÃO	47
	REFERÊNCIAS	48
	ARTIGO 2 - ESTRUTURA E ATIVIDADE DOS MERISTEMAS	
	EM FOLHAS DE <i>Typha domingensis</i> PERS (TYPHACEAE) SOB	
	DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE FÓSFORO	53
1	INTRODUÇÃO	55
2	MATERIAL E MÉTODOS	57
3	RESULTADOS	60
4	DISCUSSÃO	66
5	CONCLUSÃO	70
	REFERÊNCIAS	71

1 INTRODUÇÃO

As macrófitas são consideradas plantas que retornaram do ambiente terrestre para o ambiente aquático, podendo apresentar seus órgãos parcialmente ou completamente submersos (COOK, 1996). Nos ambientes aquáticos fazem parte de diversos processos ecológicos que acontecem nesses ecossistemas. A ciclagem e o armazenamento de nutrientes, controle da poluição, eutrofização e produção de detritos orgânicos, são apenas alguns exemplos (ESTEVES; CAMARGO, 1986; POTT; POTT, 2000; PEREIRA et al., 2011). Além disso, algumas espécies de macrófitas ainda servem de alimento e abrigo para fauna (CERVI et al., 2009).

Em especial, a eutrofização destaca-se dentre as perturbações no ambiente aquático, pois leva a um grande crescimento de indivíduos e populações que colonizam extensas áreas nos corpos d'água, causando prejuízos para diversas atividades humanas realizadas nesses ambientes bem como para a biodiversidade (ESTEVES, 1998; THOMAZ, 2002). Li et al. (2009), por exemplo, relata que a diminuição de populações de *Cladium jamaicense* Crantz na região dos Everglades nos Estados Unidos, pode estar associada a expansão populacional de *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). Santos-Neves, Aragon e Silva-Filho (2011), por sua vez, observaram maior emissão de gás metano associada a local em condição eutrófica e colonizado por esta mesma espécie. O fenômeno da eutrofização ocorre em escala global e, muitas vezes, é associado à elevada concentração de nutrientes, principalmente fósforo (P). O aumento desses nutrientes é observado nos corpos d'água antes de sua ocupação descontrolada por espécies de macrófitas (ESTEVES, 1998). No entanto, a capacidade de crescimento desenvolvida por tais organismos também pode estar associada a modificações em características anatômicas e fisiológicas que possibilitam maior capacidade de crescimento e colonização desses ambientes

aquáticos (MANUS; SEAGO JUNIOR; MARSH, 2002; PIERINI; THOMAZ, 2004; PEREIRA et al., 2008; SOUZA et al., 2009). Dentre as espécies de macrófitas aquáticas nativas, a taboa (*T. domingensis*) é uma das mais representativas nesses processos de colonização descontrolada (THOMAZ, 2002).

Apesar disso, a maioria dos estudos com espécies de macrófitas estão relacionados a levantamentos florísticos e a sistemática, sendo escassos os trabalhos relacionados à fisiologia e anatomia desses organismos (PADIAL; BINI; THOMAZ, 2008). Alguns estudos sobre macrófitas submetidas a diferentes concentrações de fósforo (P), por exemplo, já foram realizados e descrevem, no geral, um aumento na capacidade de crescimento (LI et al., 2009; MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010; WANG et al., 2013; SANTOS et al., 2015). No entanto, outros estudos experimentais que relacionem o fósforo e outros elementos a modificações em características estruturais e fisiológicas ainda são escassos (WEBB; ZHANG, 2013), principalmente aqueles relacionados à ontogenia, diferenciação dos tecidos e atividade meristemática (WANG et al., 2013). Segundo Donabaum, Schagerl e Dokulil (1999), estudos relacionados a fatores limitantes, como o fósforo, podem contribuir significativamente para compreensão das respostas e da capacidade de crescimento dessas plantas. Além disso, informações sobre esses nutrientes são consideradas fatores centrais no manejo das macrófitas, podendo fornecer subsídio essencial para o seu controle e monitoramento (THOMAZ; BINI, 1999; THOMAZ, 2002).

Dessa forma, torna-se necessária a realização de estudos relacionando o P à morfologia e atividade dos meristemas durante a ontogenia dos diversos órgãos de importantes espécies de macrófitas, abrangendo características estruturais e fisiológicas, já que modificações nessas características podem estar associadas à capacidade de crescimento e colonização apresentada por essas

espécies de plantas. Portanto, o objetivo do trabalho foi avaliar a ontogenia e a estrutura e atividade dos meristemas foliares da espécie *Typha domingensis* submetidas a diferentes concentrações de P.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Macrófitas aquáticas

As macrófitas aquáticas são plantas que apresentam suas partes fotossinteticamente ativas em ambiente aquático, sejam elas totalmente ou parcialmente submersas ou mesmo flutuantes. Esses órgãos ainda podem permanecer submersos durante todo seu ciclo de vida ou apenas temporariamente (COOK, 1996).

Tais espécies são produtoras primárias, participam da ciclagem e armazenamento de nutrientes, do controle da poluição e da eutrofização (ESTEVES; CAMARGO, 1986; POTT; POTT, 2000), podendo, ainda, ser utilizadas como abrigo e alimento para a fauna (CERVI et al., 2009). Tais fatos justificam a importância de estudos sobre levantamentos florísticos dessas espécies de plantas, bem como estudos dos ambientes aquáticos, já que essas informações podem estar associadas à conservação e manejo das macrófitas. Além disso, esses estudos podem fornecer subsídio para conscientização da população sobre a importância dessas espécies para o ambiente aquático e preservação da diversidade (MATIAS; AMADO, 2003; CERVI et al., 2009).

Toda essa importância dos estudos relacionados ao levantamento de macrófitas e composição florística de ambientes aquáticos justifica o aumento na produção de trabalhos relacionados ao tema. Esse incremento vem sendo notado nos últimos 30 anos, principalmente nos trópicos. O Brasil, por exemplo, é o terceiro país do mundo em publicações com esse tipo de enfoque, ficando atrás

apenas dos Estados Unidos e Alemanha. No entanto, os trabalhos são, em sua grande maioria, relacionados à ambientes de lagos, rios ou terras inundáveis, sendo o ambiente de reservatórios pouco explorado (PADIAL; BINI; THOMAZ, 2008). Apesar do aumento dos trabalhos relacionados com o levantamento de macrófitas, pouco se conhece sobre as suas características anatômicas e fisiológicas.

2.2 Características morfofisiológicas das macrófitas

Segundo Sculthorpe (1967), as macrófitas formam um grupo de plantas que retornaram para o ambiente aquático a partir do ambiente terrestre, desenvolvendo uma série de adaptações. As mais notáveis dessas adaptações são aquelas de plantas completamente submersas, já que estas necessitam retirar todos os seus recursos da água, enquanto as flutuantes e enraizadas conseguem usufruir da atmosfera, do solo e/ou sedimento (PIERINI; THOMAZ, 2004).

Uma das principais adaptações dessas plantas ao ambiente aquático se refere à captação de CO_2 em folhas submersas. Além da reduzida difusão do gás carbônico nesse meio, é formada uma camada entre as células da epiderme e a água adjacente que recebe o nome de zona de interface, na qual o fluxo de água é reduzido e, conseqüentemente, a disponibilidade de CO_2 é menor. Dessa forma, plantas que conseguem aproveitar outras formas químicas de carbono com maior capacidade de difusão no meio aquoso, como o bicarbonato (HCO_3^-) que é fixado pela PEPCase, no metabolismo de plantas C_4 e CAM, possuem vantagem adaptativa em relação a plantas de metabolismo C_3 (PIERINI; THOMAZ, 2004).

Além de adaptações fisiológicas, tais plantas ainda podem desenvolver modificações em sua morfologia externa e interna que permitem a manutenção do seu metabolismo, principalmente no que se refere à captação e

armazenamento de CO₂ e O₂. Algumas macrófitas podem desenvolver folhas com grande capacidade de flutuação, o que permite que estas permaneçam acima do nível da água (PIERINI; THOMAZ, 2004), levando ao aproveitamento de gases direto da atmosfera e maior absorção da radiação incidente. Além disso, tais plantas podem apresentar um aumento na porosidade das raízes, que contribui para uma melhor difusão dos gases nesses órgãos (INSAUSTI et al., 2001).

As modificações nas características morfológicas internas (anatômicas) abrangem os diferentes tecidos e órgãos das plantas. Segundo Pereira et al. (2008) e Castro, Pereira e Paiva (2009), tanto plantas de ambientes aquáticos quanto as que são submetidas ao alagamento, podem desenvolver um tecido parenquimático especializado no armazenamento de gases, que recebe o nome de aerênquima e que permite a respiração celular e a manutenção do metabolismo aeróbio e da fotossíntese mesmo em condições de baixa disponibilidade de CO₂ e O₂. Espécies do gênero *Typha* desenvolvem esse tipo de tecido nas raízes, rizomas e folhas, sendo que apresentam grandes quantidades de fibras esclerenquimáticas que possibilitam a manutenção de suas folhas acima do nível da água (MANUS; SEAGO JUNIOR; MARSH, 2002). Tais plantas, bem como outras macrófitas, ainda podem apresentar modificações relativas a tecidos vasculares, fotossintéticos e características estomáticas (VASELATTI et al., 2001; CASTRO; PEREIRA; PAIVA, 2009).

Outras adaptações para a tolerância dessas espécies, ainda podem incluir modificações na atividade de diversas enzimas. Como exemplo, plantas submetidas ao alagamento podem apresentar maior atividade de enzimas do sistema antioxidante (PEREIRA et al., 2010). Segundo Drew (1997), condições adversas como o alagamento, levam as plantas a produzirem maiores quantidades de espécies reativas de oxigênio, que estão diretamente relacionadas à morte celular programada. Dessa forma, o aumento na atividade das enzimas

do sistema antioxidante, seria uma alternativa para manutenção do metabolismo celular e da integridade das membranas.

Apesar de o ambiente exercer grande influência no desenvolvimento e modificação de todas essas características, tais fatos também podem estar atrelados a características genéticas das plantas, que podem levar à diferentes respostas adaptativas e um melhor desempenho de determinados indivíduos ao ambiente em que se encontram (PEREIRA et al., 2008; SOUZA et al., 2009).

2.3 O manejo de macrófitas

Muitas espécies de macrófitas, inclusive a taboa (*T. domingensis*), possuem alta produtividade primária e intenso crescimento populacional, o que permite uma rápida expansão e a colonização de extensas áreas. Sabe-se que essa colonização de ambientes aquáticos por macrófitas pode ser um processo natural de sucessão ecológica (THOMAZ, 2002). No entanto, atividades antrópicas têm acelerado esse processo, principalmente devido ao assoreamento dos corpos d'água, desmatamento e atividades agrícolas, promovendo o estabelecimento de grandes populações dessas plantas nos ambientes aquáticos (FORD, 1990; THOMAZ, 2002).

Essa explosão populacional e ocupação de grandes áreas do habitat podem causar prejuízos para a biodiversidade e diversas atividades realizadas no ambiente aquático. A geração de energia hidrelétrica, captação de água para irrigação, prática de esportes náuticos e o transporte aquaviário são apenas algumas das atividades que podem ser prejudicadas por essas condições (THOMAZ, 2002). Apesar desses problemas causados pelas macrófitas, essas plantas possuem elevada importância para o ambiente aquático, tornando necessária a obtenção de dados para a realização de manejos da forma mais

adequada, sendo de grande valor informações que possibilitem sua preservação simultaneamente ao controle de suas populações (THOMAZ, 2002).

O conhecimento sobre a biologia das macrófitas, bem como os levantamentos e monitoramentos, além de conhecimentos sobre os fatores limitantes para a explosão populacional das macrófitas, com potencial para causar prejuízos, são fatores centrais no possível manejo dessas espécies e desses ecossistemas, podendo fornecer subsídios necessários para que eles sejam feitos da melhor forma possível (THOMAZ; BINI, 1999; THOMAZ, 2002). No entanto, a maioria dos trabalhos relacionados a essas espécies é de caráter descritivo, abrangendo, principalmente, levantamentos florísticos e sistemática, sendo trabalhos experimentais e aplicados ainda escassos (PADIAL; BINI; THOMAZ, 2008).

Segundo Donabaum, Schagerl e Dokulil (1999), os fatores limitantes têm sido estudados para predição do potencial de colonização do ambiente aquático por macrófitas. No entanto, conhecimentos sobre a influência desses fatores sobre o desenvolvimento dos diversos órgãos das plantas, bem como na fisiologia das macrófitas, ainda são pouco explorados, possuindo alto potencial para o auxílio no biomonitoramento dessas espécies aquáticas.

2.4 O fósforo e as macrófitas

O fósforo (P) é considerado um macronutriente para as plantas, sendo imprescindível para a manutenção da vida vegetal, já que faz parte de diversos processos e moléculas que compõe esses organismos. Tal importância justifica quantidade do elemento encontrada em plantas, que compreende valores entre 0,1 a 1% do organismo como um todo. (MALAVOLTA, 2006; BARKER; PILBEAM, 2006). Segundo Barker e Pilbeam (2006), o P faz parte das estruturas dos ácidos nucleicos, nucleotídeos, coenzimas, fosfolípidos,

fosfoproteínas e é estocado, através da molécula inositol, em sementes como reserva para o embrião. Esses compostos estão associados a muitos componentes importantes, como as membranas celulares que delimitam a célula e organelas e são responsáveis pelo intercâmbio de substâncias e metabolismo, e os cromossomos, que são responsáveis pela hereditariedade e pelo funcionamento do organismo como um todo. Além disso, o P também participa do controle da atividade de enzimas, como aquelas relacionadas à diferenciação de células protodérmicas em estômatos, e da transferência de energia entre processos bioquímicos (BARKER; PILLBEAM, 2006; UMBRASAITE et al., 2010).

Toda essa importância para a vida da planta aliada ao interesse na produção, bem como fatores ambientais, torna o P um dos elementos mais estudados e discutidos, já que, ao passo que este pode ser frequentemente limitante para a produção (MAPELI; VIEIRA; SIQUEIRA, 2005; MALAVOLTA, 2006), também pode estar associado a prejuízos para o meio ambiente (DAVIS, 1991; ESTEVES, 1998; WEBB; ZHANG, 2013).

Em relação ao ambiente aquático, o P é um dos principais elementos responsáveis pelo aumento da produtividade primária durante a eutrofização. Tal fenômeno corresponde a um processo natural que ocorre em corpos d'água, nos quais acontece uma elevada entrada de nutrientes, principalmente fósforo e nitrogênio, resultando na colonização de extensas áreas por macrófitas aquáticas. Acredita-se que a entrada demasiada do P nesses ambientes seja, principalmente, através de fontes artificiais, ou seja, esgotos domésticos, descartes industriais e atividades agrícolas (ESTEVES, 1998). Muitos trabalhos relatam diversas modificações em características populacionais de macrófitas quando submetidas a concentrações crescentes de P, similares as que são constatadas no fenômeno da eutrofização (LI; LIU; GUAN, 2010; WANG et al., 2013; WEBB; ZHANG, 2013). Webb e Zhang (2013), em trabalho realizado com *T. domingensis* e *Cladium jamaicense*, relataram aumento na taxa de crescimento, fotossíntese,

conteúdo proteico e níveis de RNA na parte aérea de plantas da primeira espécie quando submetidas ao enriquecimento com P. Li, Liu e Guan (2010), por sua vez, observaram maior aquisição de biomassa e aumento no número de sementes de *Trapa maximowiczii* em maiores concentrações do elemento.

Estudos relacionados a fatores limitantes para o crescimento das macrófitas possuem alto potencial para o auxílio no manejo dessas espécies (DONABAUM; SCHAGERL; DOKULIL, 1999). Dessa forma, sendo a concentração de P um desses fatores, novas informações sobre a influência desse elemento tanto em características morfológicas como fisiológicas, podem ser de grande importância para compreensão da elevada expansão populacional relatada em macrófitas. Além disso, tais informações, aliadas as já disponíveis na literatura que são relacionadas principalmente ao crescimento e ganho de biomassa pelos vegetais, podem fornecer ainda mais subsídio para o controle e biomonitoramento dessas espécies.

2.5 A influência de condições ambientais sobre a ontogenia vegetal

A ontogenia vegetal trata da descrição do desenvolvimento dos diversos órgãos e tecidos das plantas (KAUL, 1974; LEITÃO et al., 2002; MONTI; BARBANTI; VENTURI, 2007; DELMAIL et al., 2011a). No passado, tais estudos eram realizados apenas com o intuito de auxiliar na classificação das diversas espécies de plantas, aplicados, principalmente, na sistemática vegetal. Kaul (1974), por exemplo, estudou o desenvolvimento dos diafragmas foliares, que correspondem a placas de células originadas a partir do colapso ou desintegração de determinados meristemas, de uma espécie do gênero *Typha* com o objetivo de verificar se tal desenvolvimento poderia ser semelhante ao do gênero *Sparganium*, já que esses grupos parecem ser relacionados. Leitão et al., 2002, descreveram a ontogenia dos nectários extraflorais de *Triumfetta*

semitriloba, fornecendo possíveis contribuições para sistemática e até para compreensão da interação entre a espécie e os visitantes dos seus nectários.

Atualmente, esses estudos também têm sido utilizados para compreensão de respostas das plantas a diversas condições ambientais, sendo essas favoráveis ou desfavoráveis. Delmail et al. (2011a), por exemplo, descrevem a formação de uma endoderme dupla em raízes de *Myriophyllum alterniflorum* quanto submetidas a altas concentrações de cobre, que pode estar associada a defesa em condições desfavoráveis. No entanto, tais respostas não estão restritas às modificações estruturais das raízes, mas também a características anatômicas das folhas e a características fisiológicas fotossintéticas (MONTI; BARBANTI; VENTURI, 2007; DELMAIL et al., 2011b).

Além de condições ambientais desfavoráveis, como altas concentrações de cobre e baixa disponibilidade hídrica, outros fatores, como diferentes concentrações de nutrientes, também podem afetar a ontogenia do vegetal, podendo favorecer desde a aquisição de biomassa como um todo, expansão foliar, índice de área foliar e até a eficiência no uso da radiação (UHART; ANDRADE, 1995; McCONNAUGHAY; COLEMAN, 1999; ZAHOOR et al., 2010). Chiera, Thomaz e Rufty (2002) relatam que o fósforo pode aumentar o tempo necessário para expansão total da folha de soja. Keski-Saari e Julkunen-Tiitto (2003), por sua vez, relatam que esse elemento pode até afetar a concentração de compostos fenólicos em *Betula pubescens* durante o seu desenvolvimento.

Apesar dessas observações já relatadas, trabalhos relacionando o elemento P à ontogenia de espécies vegetais ainda são escassos, principalmente com macrófitas (WANG et al., 2013). Dessa forma, faz-se necessária a realização de trabalhos com este enfoque, já que estes podem auxiliar na compreensão da capacidade que diversas espécies de macrófitas possuem de

colonizar extensas áreas de corpos d'água, podendo fornecer subsídio para o manejo de populações dessas espécies.

2.6 A espécie

A espécie *Typha domingensis* Pers. ou taboa, como é popularmente conhecida, pertence à família Typhaceae, sendo considerada uma planta emergente encontrada comumente em áreas de menor profundidade dos corpos d'água (ZENDEL et al., 1995; MEXICANO et al., 2013). Possui uma ampla distribuição geográfica, sendo encontrada em diversas localidades do mundo. Alguns estudos relatam sua ocorrência em países como a Argentina, Brasil, México, Estados Unidos, Egito, Iraque e Austrália (DAVIS, 1991; HADAD; MAINE, 2007; HENRIQUES-DE-OLIVEIRA; BAPTISTA; NESSIMIAN, 2007; HAMDAN et al., 2010; EID; SHALTOUT; ASAEDA, 2012; ADAMS et al., 2013; MEXICANO et al., 2013). Suas folhas são anfiestomáticas com grande quantidade de fibras esclerenquimáticas presentes entre grupos de células de parênquima paliçádico e associadas aos feixes vasculares (HENRY, 2003). Segundo Yesilada (2002), a espécie é utilizada na medicina popular da Turquia, combatendo queimaduras e feridas. Trabalhos científicos realizados sob essa temática comprovam que partes das plantas de taboa, como as inflorescências e os frutos, podem estar associadas ao tratamento dessas enfermidades (AKKOL et al., 2011; GESCHER; DETERS, 2011).

Além disso, tais plantas, devido a sua capacidade de colonização, têm sido amplamente utilizadas em estudos relacionados à fitorremediação (MOLLARD; ROY; FOOTE, 2013; MOORE; TYLER; LOCKE, 2013). No entanto, estas também podem estar associadas à emissão de gases de efeito estufa e à perda de biodiversidade. Santos-Neves, Aragon e Silva-Filho (2011), por exemplo, observaram maior emissão de gás metano (CH₄) em ambiente

alagado construído, ocupado por plantas de *Typha domingensis* e em condições eutróficas, ou seja, condições onde é observada maior capacidade de colonização por espécies de macrófitas. Li et al. (2009), por sua vez, associam a redução de populações de *Cladium jamaicense* Crantz à expansão populacional de *T. domingensis* na região de Everglades nos Estados Unidos da América. Segundo Urban, Davis e Aumen (1993) e Santos et al. (2015), a explosão populacional de espécies de taboa, pode estar associada à concentração de nutrientes, principalmente o P. Dessa forma, estudos relacionados a esses nutrientes, bem como outros fatores, podem ser de grande importância para a compreensão da biologia e controle populacional da espécie.

3 CONSIDERAÇÕES GERAIS

Sabe-se que o fósforo está relacionado ao processo de eutrofização, no qual é observada a colonização de extensas áreas de corpos d'água por macrófitas. O fósforo pode modificar o crescimento, fotossíntese e anatomia foliar. Contudo, não se conhecem os efeitos do excesso ou restrição de fósforo na ontogênese foliar. Dessa forma, faz-se necessária a obtenção de novas informações sobre a biologia desses organismos, já que essas podem auxiliar no manejo das macrófitas e a evitar problemas que são causados para biodiversidade e atividades antrópicas realizadas em ambientes aquáticos.

REFERÊNCIAS

ADAMS, A. A.; RAMAN, A.; HODGKINS, D. S.; NICOL, H. I. Accumulation of heavy metals by naturally colonizing *Typha domingensis* (Poales: Typhaceae) in waste-rock dump leachate storage ponds in a gold-copper mine in the central tablelands of New South Wales, Australia. **International Journal of Mining Reclamation and Environment**, Oxford, v. 27, n. 4, p. 294-307, 2013.

AKKOL, E. K.; SÜNTAR, I.; KELES, H.; YESILADA, E. The potencial role of female flower inflorescence of *Typha domingensis* Pers. in wound management. **Journal of Ethnopharmacology**, Clare, v. 133, n. 3, p. 1027-1032, 2011.

BARKER, A. V.; PILBEAM, D. J. **Handbook of Plant Nutrition**. Boca Raton: CRC Press, 2006. 632 p.

CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia Vegetal: Estrutura e Função de Órgãos Vegetativos**. Lavras: UFLA, 2009. 234 p.

CERVI, A. C.; BONA, C.; MOÇO, M. C. C.; VON LINSINGEN, L. Macrófitas aquáticas do Município de General Carneiro, Paraná, Brasil. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 9, n. 3, p. 215-222, 2009.

CHIERA, J.; THOMAS, J.; RUFTY, T. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 368, p. 473-481, 2002.

COOK, C. D. K. **Aquatic Plant Book**. Amsterdam: SPB Academic Publishing, 1996. 228 p.

DAVIS, S. M. Growth, decomposition and nutrient retention of *Cladium jamaicense* Crantz and *Typha domingensis* Pers. in the Florida Everglades. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 40, n. 3, p. 203-224, 1991.

DELMAIL, D.; LABROUSSE, P.; HOURDIN, P.; LARCHER, L.; MOESCH, C.; BOTINEAU, M. Differential responses of *Myriophyllum alterniflorum* DC (Haloragaceae) organs to copper: physiological and developmental approaches. **Hydrobiologia**, Dordrecht, v. 664, n. 1, p. 95-105, 2011a.

DELMAIL, D.; LABROUSSE, P.; HOURDIN, P.; LARCHER, L.; MOESCH, C.; BOTINEAU, M. Physiological, anatomical and phenotypical effects of a cadmium stress in different-aged chlorophyllian organs of *Myriophyllum alterniflorum* DC (Haloragaceae). **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 72, n. 2, p. 174-181, 2011b.

DONABAUM, K.; SCHAGERL, M.; DOKULIL, M. T. Integrated management to restore macrophyte domination. **Hydrobiologia**, Dordrecht, v. 395/396, n. 1, p. 87-97, 1999.

DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo alto, v. 48, n. 1, p. 223-250, 1997.

EID, E. M.; SHALTOUT, K. H.; ASAEDA, T. Modeling growth dynamics of *Typha domingensis* (Pers.) Poir. ex Steud. in Lake Burullus, Egypt. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 243, n. 1, p. 63-72, 2012.

ESTEVEES, F. A.; CAMARGO, A. F. M. Sobre o papel das macrófitas aquáticas na estocagem e ciclagem de nutrientes. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 1, n. 1, p. 273-298, 1986.

ESTEVEES, F. A. **Fundamentos de Limnologia**. Rio de Janeiro: Editora Interciência- FINEP, 1998. 568 p.

FORD, D. E. Reservoir transport processes In: THORNTON, K. W.; KIMMEL, B. L.; PAYNE, F. E. **Reservoir limnology: ecological perspectives**. New York: John Wiley & Sons, 1990. p. 15-41.

GERSCHER, K.; DETERS, A. M. *Typha latifolia* L. fruit polysaccharides induce the differentiation and stimulate the proliferation of human keratinocytes in vitro. **Journal of Ethnopharmacology**, Clare, v. 137, n. 1, p. 352-358, 2011.

HADAD, H. R.; MAINE, M. A. Phosphorous amount in floating and rooted macrophytes growing in wetlands from the Middle Paraná River floodplain (Argentina). **Ecological Engineering**, Amsterdam, v. 31, n. 4, p. 251-258, 2007.

HAMDAN, M. A.; ASADA, T.; HASSAN, F. M.; WARNER, B. G.; DOUABUL, A.; AL-HILLI, M. R. A.; ALWAN, A. A. Vegetation Response to Re-flooding in the Mesopotamian Wetlands, Southern Iraq. **Wetlands**, Dordrecht, v. 30, n. 1, p. 177-188, 2010.

HENRIQUES-DE-OLIVEIRA, C.; BAPTISTA, D. F.; NESSIMIAN, J. L. Sewage input effects on the macroinvertebrate community associated to *Typha domingensis* Pers. in a costal lagoon in southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 67, n. 1, p. 73-80, 2007.

HENRY, R. **Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos**. São Carlos: Rima, 2003. 349 p.

INSAUSTI, P.; GRIMOLDI, A. A.; CHANETON, E. J.; VASELLATI, V. Flooding induces a suite of adaptive plastic responses in the grass *Paspalum dilatatum*. **New Phytologist**, Hoboken, v. 152, n. 2, p. 291-299, 2001.

KAUL, R. B. Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 61, n. 3, p. 318-323, 1974.

KESKI-SAARI, S.; JULKUNEN-TIITTO, R. Early developmental responses of mountain birch (*Betula pubescens* subsp. *czerepanovii*) seedlings to different concentrations of phosphorus. **Tree Physiology**, Oxford, v. 23, n. 17, p. 1201-1208, 2003.

LEITÃO, C. A. E.; MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A.; ARAUJO, J. M. Ontogenia dos nectários extrafoliares de *Triumfetta semitriloba* (Tiliaceae). **Planta daninha**, Viçosa, v. 20, n. 3, p. 343-351, 2002.

LI, S. MENDELSSON, I. A.; CHEN, H.; OREM, W. H. Does sulphate enrichment promote the expansion of *Typha domingensis* (cattail) in the Florida Everglades? **Freshwater Biology**, Hoboken, v. 54, n. 9, p. 1909-1923, 2009.

LI, K.; LIU, Z.; GUAN, B. Effects of nutrient levels in surface water and sediment on the growth of the floating-leaved macrophyte *Trapa maximowiczii*: implication for management of macrophytes in East Bay of Lake Taihu, China. **Limnology**, Tokyo, v. 11, n. 2, p. 91-101, 2010.

MACEK, P.; REJMÁNKOVA, E.; LEPS, J. Dynamics of *Typha domingensis* spread in *Eleocharis* dominated oligotrophic tropical wetlands following nutrient enrichment. **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 24, n. 1, p. 1505-1519, 2010.

MALAVOLTA, E. **Manual de Nutrição Mineral de Plantas**. Piracicaba: Ceres, 2006. 638 p.

MANUS, H. A.; SEAGO JUNIOR, J. L.; MARSH, L. C. Epifluorescent and histochemical aspects of shoot anatomy of *Typha latifolia* L., *Typha angustifolia* L., and *Typha glauca* Godr. **Annals of Botany**, Oxford, v. 90, n. 4, p. 1-5, 2002.

MAPELI, N. C.; VIEIRA, M. C.; SIQUEIRA, J. M. Produção de biomassa e de óleo essencial dos capítulos florais da camomila em função de nitrogênio e fósforo. **Horticultura Brasileira**, Campinas, v. 23, n.1, p.32-37, 2005.

MATIAS, L. Q.; AMADO, E. R. Macrófitas aquáticas da lagoa de Jicoca de Jericoacoara, Ceará, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 17, n. 4, p. 623-631, 2003.

McCONNAUGHAY, K. D. M.; COLEMAN, J. S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. **Ecology**, Washington, v. 80, n. 8, p. 2581-2593, 1999.

MEXICANO, L.; NAGLER, P. L.; ZAMORA-ARROYO, F.; GLENN, E. P. Vegetation dynamics in response to water inflow rates and fire in a brackish *Typha domingensis* Pers. marsh in the delta of the Colorado River, Mexico. **Ecological Engineering**, Amsterdam, v. 59, n. 1, p. 167-175, 2013.

MOLLARD, F. P. O.; ROY, M.; FOOTE, A. L. *Typha latifolia* plant performance and stand biomass in wetlands affected by surface oil sands mining. **Ecological Engineering**, Amsterdam, v. 58, n. 1, p. 26-34, 2013.

MONTI, A.; BARBANTI, L.; VENTURI, G. Photosynthesis on individual leaves of sugar beet (*Beta vulgaris*) during the ontogeny at variable water regimes. **Annals of Applied Biology**, Hoboken, v. 151, n. 2, p. 155-165, 2007.

MOORE, M. T.; TYLER, H. L.; LOCKE, M. A. Aqueous pesticide mitigation efficiency of *Typha latifolia* (L.), *Leersia oryzoides* (L.) Sw., and *Sparganium americanum* Nutt. **Chemosphere**, Oxford, v. 92, n. 10, p. 1307-1313, 2013.

PADIAL, A. A.; BINI, L. M.; THOMAZ, S. M. The study of aquatic macrophytes in Neotropics: a scientometrical view of the main trends and gaps. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 68, n. 4 supl, p. 1051-1059, 2008.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C. Evolução da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos. **Pesquisa agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p. 1649-1656, 2008.

PEREIRA, F. J.; MAGALHÃES, P. C.; SOUZA, T. C.; CASTRO, E. M.; ALVES, J. D. Atividade do sistema antioxidante e desenvolvimento de aerênquima em raízes de milho 'Saracura'. **Pesquisa agropecuária brasileira**, Brasília, v. 45, n. 5, p. 450-456, 2010.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; OLIVEIRA, C.; PIRES, M. F.; PASQUAL, M. Anatomical and physiological mechanisms of water hyacinth plants to arsenic contamination tolerance. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 29, n. 1, p. 259-267, 2011.

PIERINI, S. A.; THOMAZ, S. M. Adaptações de plantas submersas à absorção de carbono inorgânico. **Acta Botanica Brasilica**, São Paulo, v. 18, n. 3, p. 629-641, 2004.

POTT, V. J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília: Embrapa, 2000. 404 p.

SANTOS, K. R.; PEREIRA, M. P.; FERREIRA, A. C. G.; RPDRIGUES, L. C. A.; CASTRO, E. M.; CORREA, F. F.; PEREIRA, F. J. *Typha domingensis* Pers. Growth responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 122, n. 1, p. 47-53, 2015.

SANTOS-NEVES, J. M. C. O.; ARAGON, G. T.; SILVA-FILHO, E. V. Effects of eutrophication and *Typha domingensis* Pers on methanogenesis in tropical constructed wetland. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 23, n. 2, p. 145-153, 2011.

SCULTHORPE, C. D. **The biology of aquatic vascular plants**. London: Belhaven Press, 1967. 610 p.

SOUZA, T. C.; CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PARENTONI, S. N.; MAGALHÃES, P. C. Morpho-anatomical characterization of root in recurrent selection cycles for flood tolerance of maize (*Zea mays* L.). **Plant Soil and Environment**, Prague, v. 55, n. 11, p. 504-510, 2009.

THOMAZ, S. M.; BINI, L. M. A expansão das macrófitas aquáticas e implicações para o manejo de reservatórios: um estudo na represa de Itaipu. In: HENRY, R. **Ecologia de reservatórios**: estrutura, função e aspectos sociais. Botucatu: Fundibio, 1999. p. 599- 625.

- THOMAZ, S. M. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 20, n. spe, p. 21-33, 2002.
- UHART, S. A.; ANDRADE, F. H. Nitrogen deficiency in maize. 1. Effects on crop growth, development, dry-matter partitioning, and kernel set. **Crop Science**, Madison, v. 35, n. 5, p. 1376-1383, 1995.
- UMBRASAITÉ, J.; SCHWEIGHOFER, A.; KAZANAVICIUTE, V.; MAGYAR, Z.; AYATOLLAHI, Z.; UNTERWURZACHER, V.; CHOPAYAK, C.; BONIECKA, J.; MURRAY, J. A. H.; BOGRE, L.; MESKIENE, I. MAPK Phosphatase AP2C3 induces ectopic proliferation of epidermal cell leading to stomata development in Arabidopsis. **PLoS one**, San Francisco, v. 5, n. 12, p. 1-18, 2010.
- URBAN, N. H.; DAVIS, S. M.; AUMEN, N. G. Fluctuations in sawgrass and cattail densities in Everglades Conservation Area 2A under varying nutrient, hydrologic and fire regimes. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 46, n. 3-4, p. 203-223, 1993.
- VASELLATI, V.; OESTERHELD, M.; MECHAN, D.; LORETI, J. Effects of flooding and drought on the anatomy of *Paspalum dilatatum*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 88, n. 3, p. 355-360, 2001.
- VICENCIO, A. L.; CASTRO, A. J. A.; ÁLVAREZ, C. C.; PORTALES, R. L. Removal and accumulation of As, Cd, by *Typha latifolia*. **Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology**, New York, v. 90, n. 6, p. 650-653, 2013.
- WANG, L.; YANG, T.; ZHU, D.; HAMILTON, D. P.; NIE, Z.; LIU, L.; WAN, X.; ZHU, C. Growth and turion formation of *Potamogeton crispus* in response to different phosphorus concentrations in water. **Aquatic Ecology**, Dordrecht, v. 47, n. 1, p. 87-97, 2013.

WEBB, J.; ZHANG, X. Organ-disparate allocation of plasticity in phosphorus response as and underlying mechanism for the sawgrass-to-cattail habitat shift in Florida Everglades wetlands. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 174, n. 5, p. 779-790, 2013.

YESILADA, E. Biodiversity in Turkish folk medicine. In: SENER, B. **Biodiversity: Biomolecular Aspects of Biodiversity and Innovative Utilization**. London: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 2002. p. 119–135.

ZAHOOR, A.; RIAZ, M.; AHMAD, S.; ALI, H.; KHAN, M. B.; JAVED, K.; ANJUN, M. A.; ZIA-UL-HAQ, M.; KHAN, M. A. Ontogeny growth and radiation use efficiency of *Helianthus annuus* L., as affected by hybrids, nitrogenous regimes and planting geometry under irrigated arid conditions. **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 42, n. 5, p. 3197-3207, 2010.

ZENGEL, S. A.; MERETSKY, V. J.; GLEN, E. P.; FELGER, R. S.; ORTIZ, D. Cienega de Santa Clara, a remnant wetland in the Rio Colorado delta (Mexico): vegetation distribution and the effects of water flow reduction. **Ecological Engineering**, Amsterdam, v. 4, n. 1, p. 19-36, 1995.

**ARTIGO 1: ONTOGÊNESE FOLIAR DE *Typha domingensis* PERS
(TYPHACEAE)**

RESUMO

O objetivo do trabalho foi investigar a ontogênese foliar de *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). Plantas foram coletadas em açudes naturais na região de Alfenas-MG, sendo cultivadas em casa de vegetação para aclimatização, por período de 30 dias. Após esse período, rizomas foram selecionados e suas folhas retiradas para observação do surgimento de novas brotações. Foram coletados fragmentos de rizomas contendo brotações com folhas até o sétimo dia de desenvolvimento, além de brácteas completamente expandidas para comparação com folhas fotossintéticas. Esses materiais foram submetidos a procedimentos usuais em microtécnica vegetal e avaliados em microscópio trinocular. As folhas são formadas a partir do meristema apical caulinar produzido por gemas laterais, localizadas no eixo longitudinal do rizoma. A estrutura interna das brácteas apresenta diferenças em relação às folhas fotossintéticas, já que apresentam inclusões solidas e não possuem parênquima paliádico. Os primórdios foliares surgem lateralmente a partir de sucessivas divisões celulares de um misto de células do meristema apical caulinar, que é organizado em forma de túnica-corpo. A formação e o crescimento da folha, até sua completa expansão, são determinados pela atividade do meristema apical foliar, meristema marginal, meristemas laminares e meristema intercalar. A diferenciação dos tecidos que compõem a folha acontece no sentido basípeto, exceto os tecidos vasculares e de sustentação, que são os primeiros a se diferenciarem e acontecem no sentido acrópeto. O padrão de formação e diferenciação da folha da espécie *Typha domingensis* compartilha características com espécies de monocotiledôneas e tem relação com sua morfologia, fisiologia e ecologia.

Palavras-chave: Macrófitas. Taboa. Meristemas. Brácteas. Ontogenia.

ABSTRACT

This work aimed to investigate foliar ontogeny of *Typha domingensis* Pers (Typhaceae). Plants were collected from natural wetlands in Alfenas-MG region, and cultivated in greenhouse for acclimatization for 30 days. After this period, rhizomes were selected and their leaves removed to observe the emergence of new shoots. Rhizomes fragments containing with leaves were collected in one day interval up to the seventh day of development, as well as fully expanded bracts for comparison with photosynthetic leaves. These samples were subject to usual procedures in plant microtechnique and were evaluated in trinocular microscope. Leaves were developed from shoot apical meristem which was produced by lateral buds, located on the rhizome longitudinal axis. The internal structure of bracts differs from photosynthetic leaves, presenting solid inclusions without palisade parenchyma. Leaf primordia arise laterally from successive cell divisions from shoot apical meristem, which is organized in tunica-carpus. Leaf formation and growth up to its full expansion, were promoted by leaf apical meristem, marginal meristem, laminar meristem, and intercalary meristem activities. The differentiation of leaf tissues occurs in basipetal sense, except by vascular and support tissues which are the first tissues to differentiate and occurs in acropetal sense. The pattern of leaf formation and differentiation of *Typha domingensis* shares features with monocot species and are related to its morphology, physiology and ecology.

Keywords: Macrophytes. Cattail. Meristems. Bracts. Ontogeny.

1 INTRODUÇÃO

Ambientes alagados ou aquáticos são constantemente colonizados por espécies de plantas que são conhecidas como macrófitas e muitas dessas espécies possuem importância para a ecologia desses ambientes (THOMAZ; CUNHA, 2010). *Typha domingensis* (Pers.) - Typhaceae é uma espécie de macrófita que possui importância mundial. Essa planta pode ser considerada de interesse por fornecer alimento e abrigo para animais (SILVEIRA et al., 2012) ou para o interesse humano, que utiliza suas fibras em processos industriais (PONNUKRISHNAN; CHITHAMBARA; RICHARD, 2014) ou em recuperação de áreas contaminadas (HEGAZY; ABDEL-GHANI; EL-CHAGHABY, 2011). Contudo, essa espécie pode se alastrar descontroladamente em ambientes aquáticos, principalmente aqueles eutrofizados (MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010) e, apesar de sua origem na América do Sul, pode colonizar diferentes regiões do planeta como espécie invasora (SPENCER; VINCENT, 2013).

A espécie pode crescer intensamente em função de fatores ambientais, principalmente a eutrofização (LI; LIU; GUAN, 2010; MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010; CHEN; VAUGHAN, 2014). Sabe-se ainda que o crescimento intenso nesses ambientes está relacionado com maior fotossíntese (MIAO; NEWMAN; SKLAR, 2000) e que a fotossíntese dessa espécie, em ambientes eutrofizados, pode estar diretamente relacionada com a espessura do parênquima paliçádico e com um maior investimento da planta em folhas (SANTOS et al., 2015). Dessa forma, torna-se necessário conhecer os fatores que definem a formação das folhas em *T. domingensis*, pois são esses órgãos que definem o potencial de crescimento da planta.

Estudos sobre a ontogênese da folha são importantes para se compreender a origem e estrutura dos tecidos fotossintéticos, visto que podem

ocorrer muitas variações em um mesmo tipo de sistema fotossintético, como relatado por Koteyeva et al. (2014) para plantas com fotossíntese do tipo C4. Esses estudos relacionam-se diretamente com fatores da própria planta, como as fases fenotípicas (WELLS, 1988), e fatores externos (CHIERA; THOMAS; RUFTY, 2002), sendo que o efeito desses fatores pode gerar modificações nos tecidos que compõem as folhas maduras das macrófitas (SILVA et al., 2013; PEREIRA et al. 2014; CORRÊA et al., 2015), já que estes possuem origem durante a ontogênese da planta em função da atividade dos meristemas que constituem este órgão.

Em relação à espécie *T. domingensis*, apesar de sua importância, pouco se sabe sobre a sua ontogênese foliar, sendo disponíveis apenas informações sobre a formação dos diafragmas foliares, que correspondem a colunas de células que ocorrem no mesófilo e delimitam câmaras de aerênquima em uma espécie próxima, a *T. latifolia* (KAUL, 1974). Devido importância do aerênquima para a ecologia de macrófitas (COLMER; VOESENEK, 2009) e do parênquima clorofiliano para fotossíntese e crescimento da espécie (SANTOS et al., 2015), além de outras partes da anatomia foliar da taboa, o conhecimento sobre a sua ontogenia é de extrema importância para se compreender a estrutura, fisiologia e ecologia dessa espécie.

Este trabalho teve como objetivo o estudo da ontogenia foliar de *T. domingensis* para auxiliar na compreensão da sequência de eventos relacionados bem como a origem dos tecidos e estruturas foliares, subsidiando futuros trabalhos.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de *Typha domingensis* foram coletadas de populações localizadas em açudes naturais, na região do município de Alfenas, Minas

Gerais (21° 25' 44" S, 45° 56' 49" O), sendo tais plantas compostas por rizomas (com aproximadamente 25 cm de comprimento e 3 cm de diâmetro) com 10 folhas completamente expandidas (com 1,5 m de comprimento). Esses exemplares foram desinfestados em solução de hipoclorito de sódio 1% por 10 minutos, sendo posteriormente lavados em água corrente.

Após o processo de desinfestação dos espécimes, estes foram colocados em vasos de poliuretano de 60 L com 10 L de solução nutritiva (HOAGLAND; ARNON, 1950) a 40% de força iônica, onde permaneceram por 30 dias para aclimatização. Após esse período, rizomas com aproximadamente 10 cm de comprimento, 18 mm de diâmetro e 110 g de massa fresca, foram selecionados e cultivados em solução nutritiva semelhante às descritas anteriormente, sendo todas as folhas removidas dos rizomas para que fosse possível observar a formação de novas folhas e realizar as coletas.

Para as avaliações, foram coletados fragmentos dos rizomas contendo brotações de folhas diariamente até o sétimo dia de desenvolvimento, sendo essas marcadas com auxílio de etiquetas e corda de nylon branca, colocada junto a raízes lignificadas e próximas ao local do seu surgimento. Além disso, foram coletadas duas brácteas isoladas que envolvem a parte externa da brotação para caracterização das brácteas já formadas em comparação com as folhas fotossintéticas. Após a etapa de coleta, todo material foi fixado em solução de F.A.A._{70%} (Formaldeído, ácido acético e etanol 70% na proporção de 1:1:18) por 72 horas, sendo posteriormente transferido para solução de etanol 70%, onde permaneceram até a data das análises (JOHANSEN, 1940).

Para obtenção das secções longitudinais das folhas e transversais das brácteas isoladas, o material fixado foi submetido à série de desidratação etílica (etanol 70%, 90% e 100%), permanecendo por duas horas em cada etapa. Após esse procedimento, o material foi submetido a processo de infiltração por historesina de hidroxietil-metacrilato Leica® (Leica Microsystems, Wetzlar,

Alemanha), seguindo as instruções propostas pelo fabricante. Foram realizadas secções transversais com auxílio de micrótomo semiautomático rotativo Yidi YD-335 (Jinhua Yidi Medical Appliance CO., LTD, Zhejiang, China) com espessura ajustada para 8 μm . As secções obtidas foram coradas com azul de toluidina 1% e montadas em lâmina e lamínula com bálsamo do Canadá (O'BRIEN; FEDER; MCCULLY, 1964).

Para as avaliações paradérmicas das brácteas isoladas, as secções foram realizadas a mão livre com auxílio de lâminas de aço, sendo as secções clarificadas em solução de hipoclorito de sódio 50% por 10 minutos e lavadas duas vezes em água destilada. Posteriormente, as secções foram coradas com solução de Safranina 1% e montadas em lâminas e lamínula com glicerol 50% (KRAUS; ARDUIN, 1997).

Foram confeccionadas cinco lâminas em cada uma das duas brotações coletadas por dia de avaliação, sendo tais lâminas observadas em microscópio trinocular (CX31, Olympus Tóquio, Japão), com sistema de captura acoplado, com o qual foram digitalizadas as imagens. Além disso, foram avaliadas 10 secções por lâmina, a partir das quais foram obtidas as médias do diâmetro da célula e de seu respectivo núcleo, sendo esta etapa realizada com auxílio do software de análise de imagens UTHSCSA-Imagetool (The University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, USA).

3 RESULTADOS

A formação das folhas acontece a partir de meristemas apicais caulinares produzidos por gemas laterais localizadas ao longo do eixo longitudinal dos rizomas, que foram formadas pelo meristema apical do rizoma durante a sua expansão (Figura 1). Nas figuras 1A e 1B, observa-se a visão externa do rizoma iniciando a formação das brotações que contém as folhas de *T. domingensis*.

Inicialmente, o meristema apical caulinar é formado em uma posição lateral do rizoma (Figura 1C), produzindo muitos primórdios foliares em sua porção mais interna sendo envolvidos por três a quatro brácteas (Figura 1D e 2A), que se abrem devido à produção e crescimento de novas folhas.

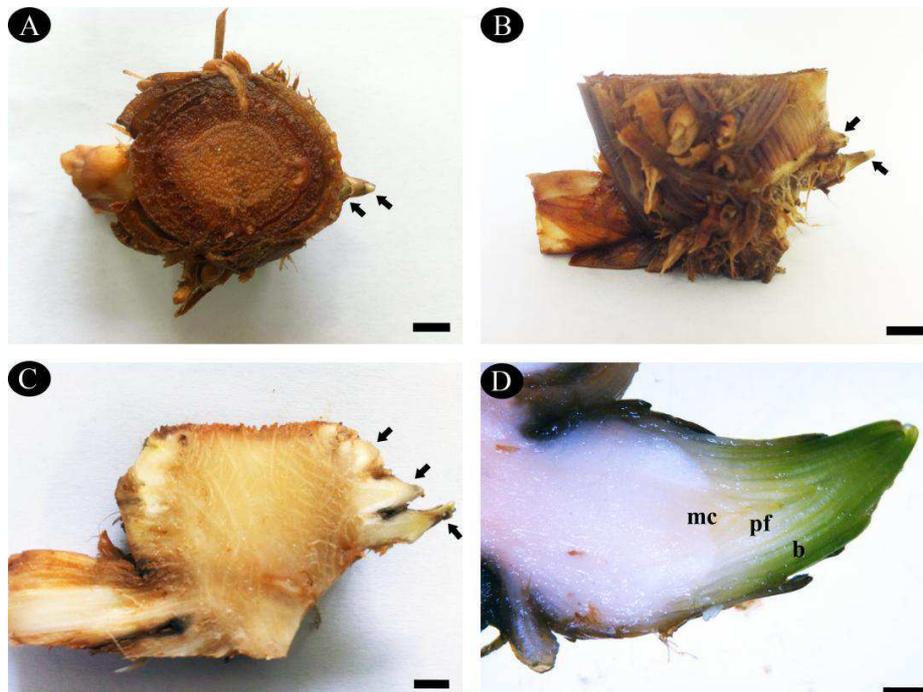


Figura 1 Rizomas com folhas em desenvolvimento de *Typha domingensis*. A – Vista superior, barra = 0,5 cm; B – Vista lateral, barra = 0,5 cm; C – Vista lateral do rizoma seccionado, barra = 0,5 cm; D – vista lateral da brotação contendo o meristema apical caulinar, brácteas e folhas seccionadas após sete dias de desenvolvimento, barra = 0,2 cm. (mc) – meristema apical caulinar; (pf) – primórdios foliares; (b) – brácteas. Setas indicam o ponto de surgimento de novas brotações.

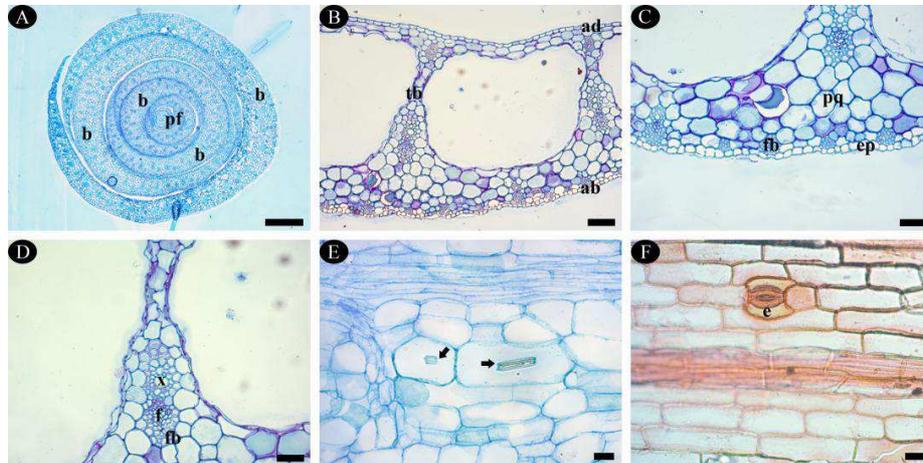


Figura 2 Anatomia das brácteas de *Typha domingensis*. A – Secção transversal evidenciando as folhas em desenvolvimento envoltas por brácteas, barra = 500 μm ; B – Aspecto geral de bráctea completamente expandida em secção transversal, barra = 100 μm ; C – Secção transversal da bráctea evidenciando epiderme unisseriada e parênquima fundamental interrompido por feixes vasculares e feixes de fibras na face abaxial, barra = 50 μm ; D – Secção transversal da bráctea evidenciando feixe colateral em trabécula de parênquima fundamental, barra = 50 μm ; E – Secção longitudinal da bráctea evidenciando a presença de idioblastos com monocristais (setas), barra = 20 μm ; F – Secção parádermica evidenciando as células epidérmicas e estômato, barra = 20 μm . (x) – xilema; (f) – floema; (fb) – fibras esclerenquimáticas; (ep) – epiderme; (ad) – face adaxial; (ab) – face abaxial; (tb) – trabéculas de parênquima fundamental; (pq) – parênquima fundamental; (e) – estômato; (b) – brácteas; (pf) – primórdios foliares.

As brácteas são definitivamente diferentes das folhas fotossintéticas com relação à sua estrutura interna. Dessa forma, serão caracterizadas inicialmente antes da apresentação da formação das folhas fotossintéticas. Em secção transversal, a epiderme é unisseriada em ambas as faces da bráctea e mais internamente encontra-se parênquima fundamental constituído por quatro ou cinco camadas de células na face abaxial e duas a três camadas na face adaxial (Figura 2 B). O parênquima fundamental da face abaxial é interrompido por feixes vasculares colaterais com xilema voltado para a face adaxial e floema para a face abaxial, envoltos por extensões de bainha dos feixes composta por

fibras esclerenquimáticas. Podem ocorrer na face abaxial feixes de fibras esclerenquimáticas isolados entre si e com um arranjo paralelo (Figura 2 C). O parênquima fundamental se projeta em trabéculas, conectando ambas as faces das brácteas, o que delimita grandes câmaras de aerênquima que se encontram por toda a folha (Figura 2 B). Na base dessas trabéculas também são observados feixes colaterais envoltos por fibras de esclerênquima, sendo que os feixes localizados no lado abaxial das brácteas possuem um maior tamanho em relação aos da face adaxial (Figura 2 D). Além disso, são encontrados, ao longo do parênquima fundamental, idioblastos com cristais de oxalato de cálcio (Figura 2 E). Em secção paradérmica, quando completamente expandidas, apresentam estômatos do tipo tetracítico, sendo observada pouca ou nenhuma sinuosidade nas células epidérmicas, tanto na face abaxial como adaxial (Figura 2 F). Nessas secções, ainda, é possível observar células epidérmicas formando feixes paralelos acima de feixes vasculares e extensões da bainha do feixe composta por fibras esclerenquimáticas (Figura 2 F).

O meristema apical caulinar é organizado em forma de túnica-corpo, sendo que as células da túnica possuem morfologia mais tabular, alongadas horizontalmente, enquanto que as células do corpo possuem morfologia variável (Figura 3A). A túnica é formada por uma camada de células que se divide apenas no sentido anticlinal. O corpo, por sua vez, é formado por cerca de cinco camadas de células que se dividem em sentidos variados (Figura 3B). O corpo é formado por células aproximadamente isodiamétricas e justapostas, que apresentam diâmetro médio 7,15 μm . Além disso, possuem citoplasma denso e núcleo volumoso com diâmetro médio de 4,76 μm . Os primórdios foliares surgem de um conjunto misto de células provenientes da túnica e do corpo do meristema apical caulinar, aparecendo como uma projeção lateral na região do meristema apical (Figura 3B). A parte externa do primórdio foliar é formada por células alongadas provenientes, no início, de divisões anticlinais da túnica do

meristema apical. Internamente, observa-se uma região com muitas células de morfologia variável, mas tendendo a serem isodiamétricas que surgem do corpo do meristema apical e imediatamente iniciam divisões celulares, constituindo um centro de produção de células no primórdio em formação (Figura 3 B). Em seguida, o primórdio alonga-se, assumindo uma morfologia lanceolada, demonstrando uma sede apical de divisões celulares, constituindo o meristema apical foliar que, inicialmente, promove o alongamento da estrutura (Figura 3 C). As folhas são imbricadas e dispostas em formato de roseta envolvendo o meristema apical que não se alonga no eixo longitudinal, permanecendo no centro da brotação produzindo continuamente novas folhas (Figura 3 D).

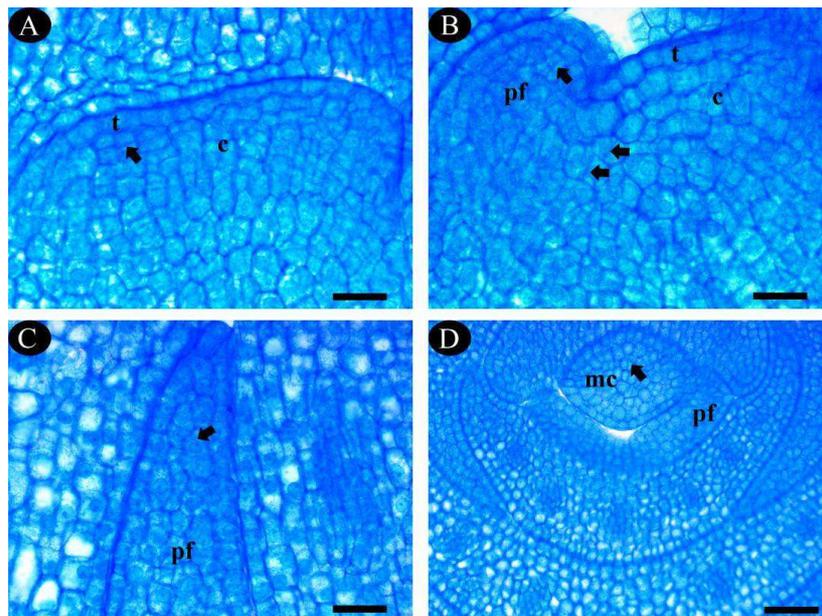


Figura 3 Meristema apical caulinar e primórdios foliares de *Typha domingensis*. (A) – Meristema apical caulinar em secção longitudinal, barra = 20 μm ; (B) – início da formação do primórdio foliar em secção longitudinal, barra = 20 μm ; (C) – primórdio foliar durante sua expansão em secção longitudinal, barra = 20 μm ; (D) – início da formação do primórdio foliar em secção transversal, barra = 50 μm . (t) – túnica; (c) – corpo; (mc) – meristema apical caulinar; (pf) – primórdio foliar. Setas indicam células em divisão.

A formação e o crescimento posteriores da folha até a sua completa expansão se dão, principalmente, por meio do meristema apical foliar, meristema marginal, meristemas laminares e meristema intercalar. O meristema apical é responsável pelo crescimento inicial da folha é formado por células com características semelhantes ao meristema apical caulinar, apresentando $7,81 \mu\text{m}$ de diâmetro médio para as células e $5,09 \mu\text{m}$ para os núcleos, sendo o primeiro meristema foliar claramente definido. Nesse meristema foram observadas divisões anticlinais para as células iniciais apicais, que contribuem para a formação da protoderme, e divisões periclinais e anticlinais para as iniciais subapicais, que contribuem para a formação do meristema fundamental e procâmbio (Figura 3 B, C).

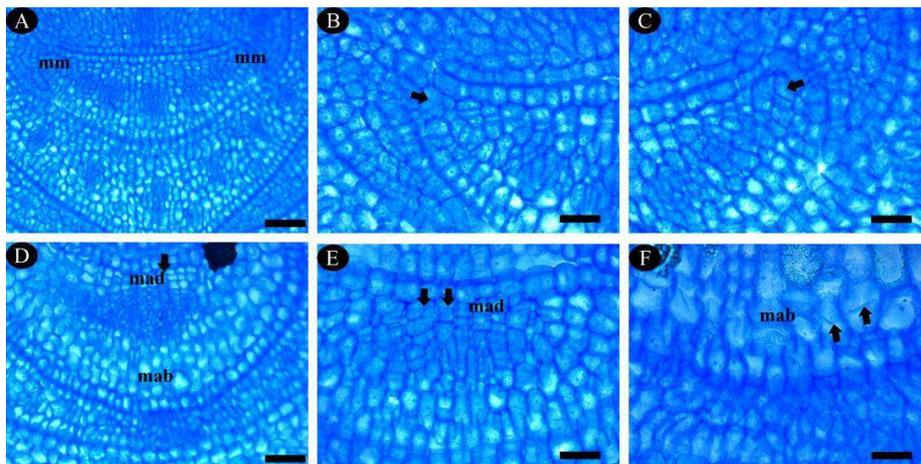


Figura 4 Meristema laminar e marginal em folhas da espécie *Typha domingensis*. (A) – primórdio foliar em secção transversal, barra = $50 \mu\text{m}$; (B e C) – Secção transversal evidenciando a presença do meristema marginal em ambas às extremidades da folha, barra = $20 \mu\text{m}$; (D, E e F) – Secções transversais evidenciando divisões celulares nos meristema abaxial e adaxial (laminares), barra = $20 \mu\text{m}$. (mm) – meristema marginal; (mad) – meristema adaxial; (mab) – meristema abaxial. Setas indicam células em divisão.

Após o alongamento inicial do primórdio foliar, os meristemas marginais surgem em ambas às extremidades das folhas na região da borda, localizados imediatamente mais internos a protoderme que reveste a estrutura (Figura 4 A), sendo observadas divisões anticlinais em suas células iniciais marginais, que contribuem para a formação da protoderme, e anticlinais nas iniciais submarginais, que formaram as camadas abaxial e adaxial da folha (Figura 4 B, C). O meristema marginal possui características citológicas semelhantes às observadas para o meristema apical, onde os diâmetros médios observados para as células e núcleos foram de 8,16 μm e 4,31 μm , respectivamente. A atividade do meristema marginal produz meristema fundamental e procâmbio e ainda conduz as folhas a um crescimento semicircular que faz com que envolvam o meristema apical caulinar, bem como se encaixem, protegendo as novas folhas que surgem mais internamente. Em seguida, surgem regiões meristemáticas na parte mediana dos primórdios, constituindo os meristemas adaxial e abaxial, que se dividem periclinalmente formando, principalmente a nervura central e contribuindo com parte da formação do procâmbio e meristema fundamental (Figura 4 D, E e F).

O último dos meristemas responsáveis pela formação da folha em *T. domingensis* corresponde a aglomerados de células que permanecem indiferenciadas na base dessas folhas, sendo responsáveis por grande parte do seu crescimento em comprimento. Suas células são poliédricas e justapostas, apresentando diâmetro médio de 13,70 μm . Os núcleos, por sua vez, apresentam diâmetros semelhantes aos dos demais meristemas, com valor médio de 5,34 μm de diâmetro. No meristema intercalar são observadas divisões somente no sentido anticlinal (Figura 5).

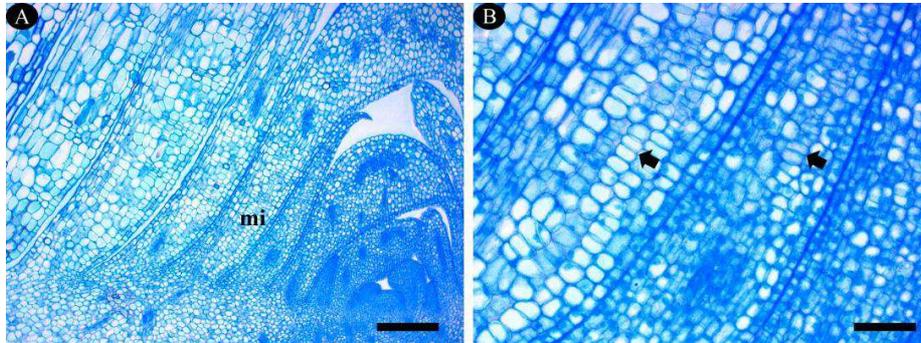


Figura 5 Meristema intercalar em folhas de *Typha domingensis*. (A) – meristema intercalar foliar em secção longitudinal, barra = 200 µm; (B) – Secção longitudinal evidenciando células em divisão no meristema intercalar foliar, barra = 50 µm. (mi) – meristema intercalar. Setas indicam células em divisão.

A diferenciação dos tecidos, de maneira geral, acontece no sentido basípeto, ou seja, do ápice em direção à base. No entanto, esse processo, nos tecidos vasculares e nos tecidos de sustentação, acontece de forma acrópeta (da base em direção ao ápice), sendo tais tecidos (esclerênquima, xilema e floema) os primeiros a se diferenciarem. As primeiras células procambiais foram observadas logo no início da formação do primórdio foliar, apresentando diâmetro médio de 14,16 µm (Figura 6 A, B) sendo, portanto, mais longas que as demais células meristemáticas observadas. O procâmbio se organiza em feixes vasculares elípticos, colaterais, envoltos por fibras esclerenquimáticas em formação com xilema voltado para face adaxial e floema para a face abaxial. Foi observado, enquanto as células do parênquima fundamental ainda apresentavam-se com volume reduzido e isodiamétricas e as células da protoderme ainda pouco alongadas (Figura 6 C), o início da formação do protoxilema e protofloema.

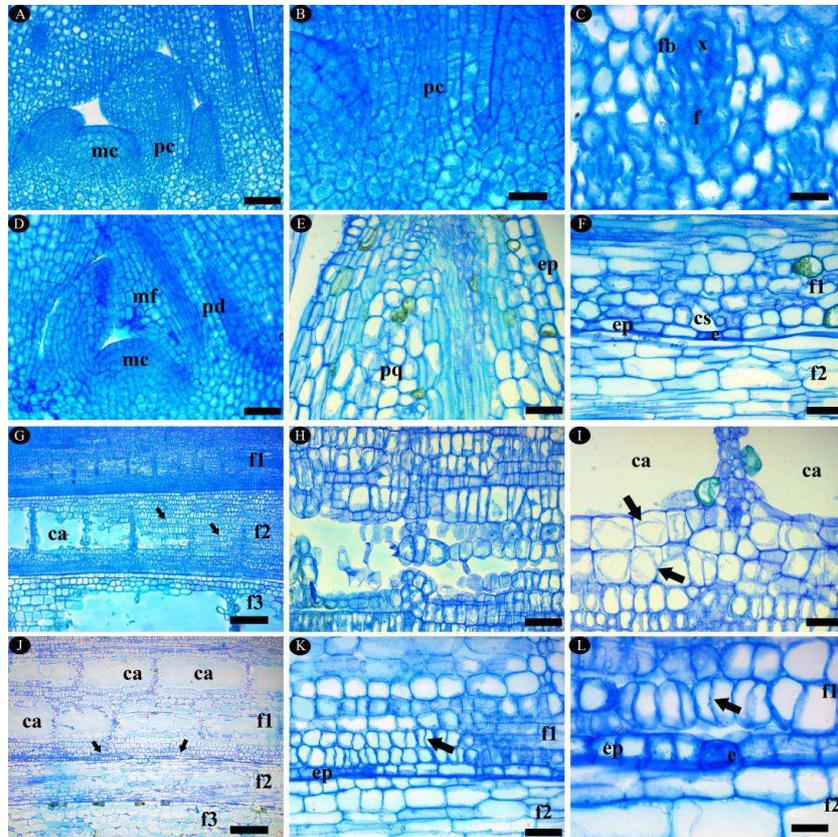


Figura 6 Diferenciação dos tecidos foliares da espécie *Typha domingensis*. (A e B) – início da formação do procâmbio em secção longitudinal; (C) – Secção longitudinal evidenciando feixes vasculares em formato característico da espécie; (D) – Secção longitudinal evidenciando o início da formação do meristema fundamental e protoderme; (E) – Epiderme e parênquima fundamental em secção longitudinal; (F) – Estômato em secção longitudinal; (G e H) – Secção longitudinal evidenciando o aerênquima em processo de diferenciação com a presença de células em divisão (setas); (I) – Secção longitudinal de células próximas a grandes câmaras de aerênquima, apresentando vacúolo retraído (setas); (J, K e L) – Secção longitudinal evidenciando o parênquima paliádico em processo de diferenciação, apresentando células em divisão (setas). (pc) – procâmbio; (mf) – meristema fundamental; (pd) – protoderme; (x) – xilema; (f) – floema; (fb) – fibras esclerenquimáticas; (ep) – epiderme; (pq) – parênquima fundamental; (e) – estômato; (cs) – câmara subestomática; (mc) – meristema apical caulinar; (ca) – câmara de aerênquima; (f1) – folha 1; (f2) – folha 2; (f3) – folha 3. (A, D, E, F, H, I e K) – barra = 50 μm ; (B, C, L) – barra = 20 μm ; (G e J) – barra = 200 μm .

Posteriormente aos tecidos vasculares, ocorre a diferenciação das células do parênquima fundamental e da epiderme (Figura 6 D e E), sendo tal processo marcado pelo aumento de volume nas células parenquimáticas e alongamento das células epidérmicas, que apresentam diâmetros médios de 15,46 μm e 12,21 μm , respectivamente. Estas células são observadas apenas quando as procambiais apresentavam-se maiores, com diâmetro médio de 19,71 μm . Posteriormente, surgem os estômatos (Figura 6 F). Para a completa diferenciação do mesofilo ainda são observadas a formação do aerênquima e do parênquima paliçádico. O aerênquima forma-se do ápice em direção à base, sendo que no início da sua formação é observada grande quantidade de células se dividindo no sentido anticlinal. Além disso, essas células possuem formato poliédrico, citoplasma denso e medem em média 15,81 μm de diâmetro (Figura 6 G, H). Algumas dessas células entram em morte celular programada levando a formação de grandes espaços intercelulares. Em regiões da folha onde já são notadas grandes câmaras de aerênquima, observam-se células parenquimáticas volumosas, medindo em média 43,96 μm de diâmetro, que apresentam características relacionadas com processos de morte celular programada. Dentre essas características, destacam-se células com vacúolo retraído (Figura 6 I). O último tecido a diferenciar-se corresponde ao parênquima paliçádico, que é encontrado abaixo de ambas as faces da folha e separado pelo aerênquima. Em *T. domingensis*, a diferenciação do parênquima clorofiliano acontece, primeiramente, nas camadas de células de meristema fundamental próximas da epiderme, e se dá por meio de alongamento e divisões celulares, ambos no sentido anticlinal, que conferem o formato alongado característico das células do parênquima paliçádico. Durante o processo, o diâmetro médio aproximado dessas células é de 15,96 μm (Figura 6 J, K, L). Além disso, durante o alongamento, observa-se a diferenciação dos proplastídeos em cloroplastídeos.

4 DISCUSSÃO

Estudos referentes à ontogênese foliar de espécies do gênero *Typha* são escassos na literatura e inexistentes para *T. domingensis*. Entretanto, os resultados obtidos no presente trabalho estão de acordo com os observados por Kaul (1974) para *T. latifolia*. Este autor descreve que a parte aérea das plantas de *T. latifolia* é formada basicamente por folhas que crescem de forma imbricada permitindo o suporte das folhas internas pelas mais externas, sendo a estrutura revestida por brácteas. Esse padrão é muito semelhante ao observado para *T. domingensis*. Observa-se ainda, que o não há alongamento do eixo caulinar na parte aérea das plantas, apenas quando há a formação dos escapos contendo as inflorescências. Em *T. domingensis* a presença de rizomas que produzem folhas dísticas é bem estabelecida (KAUL, 1974; SPENCER; VINCENT, 2013) e essa espécie destaca-se pela intensa capacidade de crescimento e grande número de folhas (SPENCER; VINCENT, 2013). Sabe-se que essa espécie é nativa de ambientes neotropicais, mas que se espalha rapidamente para várias regiões do mundo (SPENCER; VINCENT, 2013), sendo que essa expansão pode ter relação com fatores nutricionais (MACEK; REJMÁNKOVÁ; LEPŠ, 2010) que afetam sua capacidade de crescimento, produção de folhas e fotossíntese (LI; LIU; GUAN, 2010; SANTOS et al., 2015).

A forma como as folhas de *T. domingensis* são produzidas possibilita o grande porte dessas plantas que, segundo Spencer e Vincent (2013), pode ser uma característica distintiva dessa espécie em relação a outras espécies do gênero. Nesse contexto, observa-se que a grande quantidade de folhas produzidas de forma imbricada possibilita um reforço estrutural que permite o alongamento das mesmas. Em função desse mesmo efeito, observa-se que os primeiros tecidos diferenciados são relacionados à sustentação dessa estrutura aérea. As fibras de esclerênquima destacam-se nessa função e, de fato, são

relatadas na literatura como importantes para a sustentação das folhas (HENRY, 2003), sendo inclusive utilizadas como componente para reforço em fibras têxteis (PONNUKRISHNAN; CHITHAMBARA; RIHARD, 2014). Em *Arabidopsis*, um padrão adaxial e abaxial é estabelecido após o início da formação do primórdio foliar e apenas posteriormente ocorre à formação dos meristemas marginais (TSUKAYA, 2013). Além disso, em muitas folhas de eudicotiledôneas o desenvolvimento ocorre do ápice para a base, ao contrário de monocotiledôneas (SINHA, 1999). O caso de *T. domingensis* segue o padrão para monocotiledôneas, onde o desenvolvimento ocorre da base para o ápice para alguns tecidos, especialmente os tecidos vasculares e os de sustentação. Isso pode ter relação com a necessidade de manter a estrutura das longas folhas dessa espécie, e fornecer nutrientes e água para as partes mais distantes desses órgãos. Em adição, sabe-se que a formação de tecidos vasculares em monocotiledôneas é diretamente relacionada com a presença de auxinas e que em algumas espécies, o procâmbio foliar é gerado em conexão com partes desse meristema já existentes (SCARPELLA; MEIJER, 2004). Portanto, o procâmbio pode estar se diferenciando primeiro em relação aos demais meristemas primários e imediatamente dando origem aos tecidos vasculares de *T. domingensis*, que podem permitir o crescimento das folhas a tamanhos consideráveis por transportar água, nutrientes e fotoassimilados ao longo do processo de alongamento dessas folhas.

As brácteas de *T. domingensis* claramente desempenham um papel de proteção para toda a brotação em desenvolvimento. Esses órgãos são facilmente distinguíveis das folhas fotossintéticas pela ausência de parênquima paliçádico. Portanto, apesar de algumas brácteas serem esverdeadas, o parênquima clorofiliano que se desenvolve deve relacionar-se com a proteção das folhas em formação. Essa afirmação pode ser corroborada pelo fato das clorofilas possuírem papel antioxidante (PRAVEENA; MURTHY, 2014) e de

fotoproteção pelo quenching não fotoquímico da clorofila (TERJUNG, 1998). Outra evidência do papel de proteção da bráctea em *T. domingensis* é a presença de cristais de oxalato de cálcio, que podem estar relacionados à defesa contra herbívoros por penetrar na pele do animal causando irritações, por exemplo (FRANCESHI; NAKATA, 2005), sendo esses cristais ausentes nas folhas fotossintéticas da espécie. O grande reforço de fibras encontrado nas brácteas de *T. domingensis* apoia a afirmação de Kaul (1974), que aponta essas estruturas como importantes na sustentação da parte aérea das plantas de *T. latifolia*. Até o momento, pouco se conhece da anatomia de brácteas em plantas do gênero *Typha*, mas certamente o papel protetor é evidenciado pela estrutura anatômica e a presença de aerênquima nesses órgãos relaciona-se com uma melhor capacidade de armazenar O₂ necessário para a produção de ATP e tolerar ambientes alagados (COLMER; VOESENEK, 2009).

As folhas fotossintéticas de *T. domingensis* destacam-se pela grande capacidade de alongamento (LI; LIU; GUAN, 2010), chegando a grandes tamanhos (SPENCER; VINCENT, 2013). Esse crescimento intenso pode ser contínuo por vários meses, promovendo o alongamento dessas folhas por um grande período. Esse alongamento prolongado relaciona-se com a presença do meristema intercalar na base das folhas da espécie. De fato, Kaul (1974) relatou a presença de meristemas intercalares em folhas de *T. latifolia*, contudo, a localização na base foliar não foi relatada. Para *T. domingensis* a porção meristemática localizada na base produz células constantemente, promovendo o crescimento da folha de forma continuada. Esses meristemas são comuns em folhas de monocotiledôneas (SINHA, 1999) e possibilitam uma diferenciação da base para o ápice das folhas acompanhando o crescimento desses órgãos em *T. domingensis*. Esse tipo de mecanismo relaciona-se com a ausência de um caule permanente na parte aérea da planta e possibilita o fototropismo para a aquisição de luz por essas folhas. Dessa forma, a presença de um meristema intercalar na

base das folhas fotossintéticas é muito importante para a ecologia de *T. domingensis* e, apesar da falta de dados para outras espécies, pode ser uma característica distintiva para o gênero *Typha* devido ao porte semelhante dessas espécies.

Devido à sua importância, o aerênquima diferencia-se logo após a formação dos tecidos vasculares e de sustentação, em conjunto com a epiderme, derivando do parênquima fundamental inicialmente formado. A epiderme possui claro papel de proteção em todos os órgãos que ocorre, desenvolvendo uma barreira mais resistente à penetração de patógenos. É necessário o desenvolvimento desse tecido bem no início da formação das folhas devido à necessidade de proteção dos tecidos mais internos aos patógenos do solo, que, segundo, Parent et al. (2008), podem aumentar em função do alagamento desses ambientes. Além do papel de proteção, a epiderme desenvolve os estômatos que são cruciais na captação de gases da atmosfera e, promovem a entrada de O₂ e CO₂ nas folhas. Inicialmente, quando a folha ainda é, em grande parte meristemática, o consumo de carbono (C) é muito grande devido à atividade dos meristemas. A atividade desses meristemas depende da biosíntese de compostos utilizados em mitoses e isso leva a um considerável consumo de O₂ (BIDEL et al., 2000) para a produção de novas organelas e energia. Como o ambiente alagado pode levar a uma condição de baixa quantidade de O₂ (PARENT et al., 2008; COLMER; VOESENEK, 2009) e o aerênquima é um dos principais tecidos relacionados ao armazenamento de gases, especialmente o O₂, em plantas submetidas à ambientes alagados (COLMER; VOESENEK, 2009; PEREIRA et al., 2008), o desenvolvimento de aerênquima em estádios iniciais da formação da folha de *T. domingensis* pode promover uma melhor difusão e armazenamento de O₂ promovendo o correto funcionamento dos meristemas e o grande alongamento foliar típico dessa espécie.

O último dos tecidos foliares a se diferenciar nas folhas de *T. domingensis* é o parênquima clorofiliano. Nessa espécie, esse tecido nas folhas completamente expandidas é separado em duas partes, adaxial e abaxial, constituídas de algumas camadas de células alongadas, ricas em cloroplastídeos e possui relação direta com a fotossíntese e o crescimento da planta (CORRÊA et al., 2015; SANTOS et al., 2015). Esse tecido possui origem direta no meristema fundamental que foi formado em regiões próximas às partes da folha onde a epiderme já se encontrava diferenciada e com estômatos. Com a formação do tecido, rapidamente as folhas de *T. domingensis* assumem uma coloração esverdeada e possivelmente iniciam a produção fotossintética estabelecendo a folha como funcional. Essa folha pode ainda se alongar por muito tempo, mas a configuração básica da folha madura já aparece na época amostrada. Possivelmente, à medida que a folha se alonga, em função do meristema intercalar, é produzido na base da folha meristema fundamental que se diferencia constantemente do ápice para a base em parênquima clorofiliano, conectando-se a esse primeiro grupo de células que foi formado.

5 CONCLUSÃO

As folhas de *Typha domingensis* possuem origem em meristemas apicais caulinares produzidos pelos rizomas e formam-se a partir da atividade do meristema apical foliar, meristemas marginais e laminares que produzem os meristemas primários. Entretanto, uma região com meristema intercalar permanece ativa na base das folhas. Esse padrão é semelhante às folhas de monocotiledôneas e relaciona-se com a morfologia, fisiologia e ecologia da espécie.

REFERÊNCIAS

BIDEL, L. P. R. Mapping meristem respiration of *Prunus persica* (L.) Batsch seedlings: potential respiration of the meristems, O₂ diffusional constraints and combined effects on root growth. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 51, n. 345, p. 755-768, 2000.

CHEN, H.; VAUGHAN, K. Influence of inundation depth on *Typha domingensis* and its implication for phosphorus removal in the Everglades stormwater treatment area. **Wetlands**, Dordrecht, v. 34, n. 2, p. 325-334, 2014.

CHIERA, J.; THOMAS, J.; RUFTY, T. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 368, p. 473-481, 2002.

COLMER, T. D.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. **Functional Plant Biology**, Victoria, v. 36, n. 8, p. 665-681, 2009.

CORRÊA, F. F.; MADAIL, R. H.; BARBOSA, S.; PEREIRA, M. P.; CASTRO, E. M.; SORIANO, C. T. G.; PEREIRA, F. J. Anatomy and physiology of cattail as related to different population densities. **Planta Daninha**, Viçosa, 2015. No prelo.

FRANCESCHI, V. R.; NAKATA, P. A. Calcium oxalate in plants: formation and function. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 56, n. 1, p. 41-71, 2005.

HEGAZY, A. K.; ABDEL-GHANI, N. Y.; EL-CHAGHABY, G. A. Phytoremediation of industrial wastewater potentially by *Typha domingensis*. **International Journal of Environmental Science and Technology**, New York, v. 8, n. 3, p. 639-648, 2011.

HENRY, R. **Ecótonos nas interfaces dos ecossistemas aquáticos**. São Carlos: Rima, 2003. 349 p.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, Davis, v. 347, n. 1, p. 1-39, 1950.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. 2nd ed. New York: Mc-Graw-Hill, 1940. 523 p.

KAUL, R. B. Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. **American Journal of Botany**, Saint Louis, v. 61, n. 3, p. 318-323, 1974.

KOTEYEVA, N. K.; VOZNESENSKAYA, E. V.; COUSINS, A. B.; EDWARDS, G. E. Differentiation of C₄ photosynthesis along a leaf developmental gradient in two *Cleome* species having different forms of Kraz anatomy. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 65, n. 13, p. 3525-3541, 2014.

KRAUS, J. E.; ARDUIM, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997. 221 p.

LI, K.; LIU, Z.; GUAN, B. Effects of nutrient levels in surface water and sediment on the growth of the floating-leaved macrophyte *Trapa maximowiczii*: implication for management of macrophytes in East Bay of Lake Taihu, China. **Limnology**, Tokyo, v. 11, n. 2, p. 91-101, 2010.

MACEK, P.; REJMÁNKOVÁ, E.; LEPS, J. Dynamics of *Typha domingensis* spread in *Eleocharis* dominated oligotrophic tropical wetlands following nutrient enrichment, **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 24, n. 1, p. 1505-1519, 2010.

MIAO, S.; NEWMAN, S.; SKLAR, F. H. Effects of habitat nutrients and seed sources on growth and expansion of *Typha domingensis*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 68, n. 4, p. 297-311, 2000.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue. **Protoplasma**, Wien, v. 59, n. 2, p. 368-373, 1964.

PARENT, C.; CAPELLI, N.; BERGER, A.; CRÈVECOEUR, M.; DAT, J. F. An overview of plant responses to waterlogging. **Plant Stress**, Hong Kong, v. 2, n. 1, p. 20-27, 2008.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C. Evolução da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos, **Pesquisa agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p.1649-1656, 2008.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; OLVEIRA, C.; PIRES, M. F.; PEREIRA, M. P.; RAMOS, S. J.; FAQUIN, V. Lead tolerance of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* Mart. – Pontederiaceae) as defined by anatomical and physiological traits. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 86, n. 3, p. 1423-1433, 2014.

PONNUKRISHNAN, P.; CHITHAMBARA, T. M.; RICHARD, S. Mechanical characterization of *Typha domingensis* natural fiber reinforced polyester composites. **American International Journal of Research in Science, Technology, Engineering & Mathematics**, Byron, v. 6, n. 3, p. 241-244, 2014.

PRAVEENA, B.; MURTHY, S. D. S. Role of Photosynthetic pigments in protection against oxidative damage. **International Journal of Plant, Animal and Environmental Sciences**, India, v. 4, n. 1, p. 167-171, 2014.

SANTOS, K. R.; PEREIRA, M. P.; FERREIRA, A. C. G.; RODRIGUES, L. C. A.; CASTRO, E. M.; CORREA, F. F.; PEREIRA, F. J. *Typha domingensis* Pers. Growth responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 122, n. 1, p. 47-53, 2015.

SCARPELLA, E.; MEIJER, A. H. Pattern formation in the vascular system of monocot and dicot plant species. **New Phytologist**, Hoboken, v. 164, n. 2, p. 209-242, 2004.

SILVA, S. A.; TECHIO, V.; CASTRO, E.; FARIA, M. PALMIERI, M. Reproductive, cellular and anatomical alterations in *Pistia stratiotes* L. plants exposed to cadmium. **Water, Air and Soil Pollution**, Dordrecht, v. 224, n. 1, p. 1454, 2013.

SILVEIRA, T. C. L.; RODRIGUES, G. G.; SOUZA, G. P. C.; WÜRDIG, N. L. Effect of *Typha domingensis* cutting: response of benthic macroinvertebrates and macrophyte regeneration. **Biota Neotropica**, Campinas, v. 12, n. 3, p. 122-130, 2012.

SINHA, N. Leaf development in angiosperms. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 50, n. 1, p. 419-46, 1999.

SPENCER, J. M.; VINCENT, M. A. Southern cat-tail (*Typha domingensis*, Typhaceae) discovered in Ohio. **Phytoneuron**, Fort Worth, v. 22, n. 1, p. 1-5, 2013.

TERJUNG, F. Photoprotective energy dissipation in higher plant leaves investigated by chlorophyll fluorescence decay measurements with additional radiation pulses. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 35, n. 4, p. 621-629, 1998.

THOMAZ, S. M.; CUNHA, E. R. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods for measurement, causes and consequences on animal assemblages, composition and biodiversity. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 22, n. 2, p. 218-236, 2010.

TSUKAYA, H. Leaf development. **The Arabidopsis Book**, Washington, v. 11, n. 1, p 1-21, 2013.

WELLS, R. Response of leaf ontogeny and photosynthetic activity to reproductive growth in cotton. **Plant Physiology**, Rockville, v. 87, n. 1, p. 274-279, 1988.

ARTIGO 2: ESTRUTURA E ATIVIDADE DOS MERISTEMAS EM FOLHAS DE *Typha domingensis* PERS (TYPHACEAE) SOB DIFERENTES CONCENTRAÇÕES DE FÓSFORO

RESUMO

O objetivo foi avaliar o efeito do fósforo na diferenciação tecidual e atividade e estrutura dos meristemas foliares de taboa (*Typha domingensis*). Plantas foram coletadas de populações naturais na região de Alfenas-MG, sendo cultivadas em casa de vegetação durante 30 dias, visando à obtenção de clones que foram utilizados na condução do experimento. Esses clones foram cultivados em solução nutritiva, variando-se apenas sua fonte de fósforo. Folhas foram coletadas diariamente até o sétimo dia de desenvolvimento, sendo avaliados o seu crescimento, proporção de meristemas primários, taxa de produção de células, número de células em divisão, tempo de ciclo celular, proporção e área das câmaras de aerênquima e a diferenciação dos tecidos foliares. Plantas submetidas a maior disponibilidade de fósforo apresentaram maiores proporções de meristema fundamental e procâmbio, enquanto as submetidas à restrição desse elemento apresentaram maior proporção de protoderme. Resultado semelhante foi observado para a taxa de produção de células, onde foram observadas maiores médias associadas a maior concentração do elemento. O número de células em divisão e o tempo de ciclo celular do meristema fundamental diminuíram em função das concentrações de fósforo. As características do aerênquima também foram influenciadas positivamente pelo fósforo, apresentando maiores valores em maiores concentrações. Além disso, esse elemento encurtou o tempo de diferenciação do aerênquima e do parênquima paliçádico. Essas modificações estão relacionadas à produção de folhas mais funcionais, que podem estar associadas a maior capacidade de crescimento e colonização apresentada por plantas de taboa submetidas a diferentes concentrações de fósforo.

Palavras-chave: Macrófitas. Taboa. Plasticidade anatômica. Eutrofização. Limnologia.

ABSTRACT

The objective of this work was to evaluate the effect of phosphorus in leaf tissue differentiation as well as meristematic activity and structure of cattail (*Typha domingensis*). Plants were collected from natural populations in Alfenas-MG region and cultivated in a greenhouse for 60 days, in order to obtain clones that were used for the experiment conduction. Clones were cultivated in nutritive solution with different phosphorus concentrations. Leaves were collected daily until the seventh day of development and were utilized for evaluate leaf growth, primary meristems proportion, cell production rate, dividing cell number, cell cycle time, aerenchyma proportion, aerenchyma chamber area and tissue differentiation. Plants submitted to higher phosphorus levels showed higher proportion of ground meristem and procambium, when plants submitted to poor phosphorus solution showed higher proportion of protodermis. Similar results were observed for cell production rate which was in highest phosphorus concentration. The dividing cell number and cell cycle time of ground meristem decreased depending on the phosphorus concentration. Aerenchyma characteristics were positively influenced by phosphorus, showing higher values in higher concentrations. Furthermore, this element shortened aerenchyma and palisade parenchyma differentiation time. These modifications are related to the production of more functional leaves, which may be related with greater capacity for growth and colonization showed by cattail plants when it exposed to different phosphorus concentration.

Keywords: Macrophytes. Cattail. Anatomical plasticity. Eutrophication. Limnology.

1 INTRODUÇÃO

Espécies do gênero *Typha* são plantas que ocupam ambientes aquáticos por todo mundo (SVENGSOUK; MITSCH, 2001), apresentando muitas vezes uma elevada capacidade de colonização, o que resulta em prejuízos para o ambiente e para biodiversidade (SANTOS-NEVES; ARAGON; SILVA-FILHO, 2011). Alguns estudos relatam que a expansão populacional apresentada pela espécie *Typha domingensis* pode levar a diminuição da abundância de outras macrófitas, como as espécies *Cladium jamaicense* (LI et al., 2009), *Eleocharis* spp. (MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010) e *Schoenoplectus americanus* (ESCUTIA-LARA; GÓMEZ-ROMERO; LINDIG-CISNEROS, 2009).

Essa elevada capacidade de colonização apresentada pela taboa (*T. domingensis*) e outras espécies de macrófitas está, na maioria das vezes, associada ao aumento da concentração de nutrientes em corpos d'água, principalmente o fósforo (P) (MIAO; NEWMAN; SKLAR, 2000; LI; LIU; GUAN, 2010; MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010). Todo esse processo, que se inicia com grande aporte de nutrientes para ambientes aquáticos, causando diversas alterações nas propriedades físico-químicas da água e a colonização por espécies de macrófitas, recebe o nome de eutrofização (ZAMPARAS; ZACHARIAS, 2014). Sua ocorrência faz parte da sucessão ecológica natural de corpos d'água, no entanto, atividades antrópicas, como a agricultura, podem acelerar a sua ocorrência (JOHNSON; REJMÁNKOVÁ, 2005).

Estudos anteriores relatam diferentes concentrações de P associadas a ambientes eutrofizados. White, Bayley e Curtis (2000), por exemplo, classificam, como hipertróficos, ambientes alagados com concentração de 0,2 mM de P. Steinbachová-Vojtísková et al. (2006), por sua vez, associam essa condição a ambientes com 0,999 mM de P. Outros autores ainda afirmam que

ambientes com concentrações inferiores, como 25 mg L^{-1} , já podem ser considerados como eutrofizados (WANG et al., 2013). Independente da classificação utilizada para categorizar os ambientes aquáticos onde ocorrem espécies de macrófitas, esses e outros trabalhos mostram que a disponibilidade de P pode afetar características fisiológicas e estruturais dessas plantas (AL-HARDANI; SIRNA, 2008; WANG et al., 2013). Trabalhos realizados com a espécie *T. domingensis*, em especial, mostram que o déficit, bem como o excesso de P, podem promover a alocação de biomassa para as folhas, fotossíntese, respiração, quantidade de proteínas e RNA e espessura de tecidos foliares responsáveis pela fotossíntese e pelo transporte de nutrientes (WEBB; ZHANG, 2013; SANTOS et al., 2015). Tais informações são de elevada importância para a compreensão da biologia das macrófitas, já que podem refletir em alterações na funcionalidade das folhas e, conseqüentemente, no crescimento apresentado por essas espécies (SANTOS et al., 2015).

Outros trabalhos mostram ainda que o P pode afetar as folhas desde o início da sua formação, principalmente na atividade dos meristemas e diferenciação dos tecidos, resultando em folhas menores e menos funcionais (CHIERA; THOMAZ; RUFTY, 2002; KAVANOVÁ et al., 2006). No entanto, esses estudos foram realizados apenas com espécies cultivadas, sendo escassos estudos com macrófitas. Dessa forma, vê-se necessária a realização de estudos que elucidem os efeitos do P desde o início da formação da folha, já que esses estudos são escassos e podem refletir, como mencionado acima, na capacidade de crescimento e colonização apresentada por espécies de macrófitas. Além disso, segundo Thomaz (2002), tais estudos podem fornecer informações substanciais para o controle e manejo de populações dessas espécies.

Portanto, o objetivo do presente trabalho foi avaliar as modificações na estrutura e atividade dos meristemas e na diferenciação dos tecidos foliares de plantas de *T. domingensis* submetidas a três concentrações crescentes de P.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Plantas de taboa (*T. domingensis*) foram coletadas de populações naturais em açudes naturais na região de Alfenas - MG (21° 25' 44" S, 45° 56' 49" O), a fim de se obterem clones para a montagem do experimento. Essas plantas compreendiam rizomas (com aproximadamente 25 cm de comprimento e 3 cm de diâmetro) com dez folhas completamente expandidas (com 1,5 m de comprimento). Os exemplares foram desinfestados em solução de hipoclorito de sódio com 1% de cloro ativo por 10 minutos, lavados em água corrente e cultivados em casa de vegetação por um período de 30 dias, sendo esse cultivo realizado em vasos de poliuretano de 60 L com 10 L de solução nutritiva a 40% de força iônica, segundo a metodologia proposta por Hoagland e Arnon (1950).

Após esse período todas as folhas foram removidas das plantas, restando apenas os rizomas dos clones produzidos. Rizomas com aproximadamente 10 cm de comprimento, 18 mm de diâmetro e 110 g de massa foram selecionados e cultivados em solução nutritiva modificada a 40% de força iônica (HOAGLAND; ARNON, 1950). Tal solução utilizada compreendeu, seguindo as concentrações descritas por Hoagland e Arnon (1950), os seguintes sais: $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$, KNO_3 , K_2SO_4 , $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, H_2BO_3 , $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$. Os tratamentos foram estabelecidos variando-se apenas a concentração da fonte de fósforo (P) dessa solução, o fosfato de amônio ($\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$). Dessa forma, as plantas foram submetidas à concentração normal do P (0,4 mM), segundo o proposto por Hoagland e Arnon (1950), uma inferior (0,1 mM) e uma superior (0,8 mM) a esse valor. A concentração de 0,1 mM foi considerada como deficiente em P e a de 0,8 mM excesso de P, pois concentrações próximas a 0,8 mM podem ser consideradas hipertróficas para o elemento (STEINBACHOVÁ-VOJTÍSKOVÁ et al., 2006; SANTOS et al., 2015).

Foram coletados fragmentos de rizoma contendo as brotações com grupos de folhas em formação, sendo amostrados dois por dia de avaliação até o sétimo dia de desenvolvimento. A marcação do local de surgimento dessas folhas realizada com auxílio de etiquetas e cordão de nylon branco, colocado junto a raízes lignificadas e próximo a esse local. O sétimo dia foi escolhido como data limite, pois nesse dia era possível observar folhas longas, com a morfologia próxima da folha madura e com coloração verde denotando a presença de tecidos fotossintéticos.

Após as coletas, foram mensuradas a massa fresca e comprimento de todo material. A primeira dessas avaliações foi realizada com auxílio de balança analítica (AY 220, Shimadzu, São Paulo, Brasil). Já a segunda, foi realizada através de fotografias obtidas a partir de estereomicroscópio trinocular (SMZ745T, Nikon Imaging, Japan) com sistema de captura acoplado, sendo as imagens avaliadas com auxílio do software de análise de imagem UTHSCSA-Imagetool (The University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, USA). Além disso, a partir dos dados de altura obtidos, foi calculada a taxa de alongamento foliar, dividindo-se a diferença entre as alturas do sétimo e primeiro dia pelo número total de dias, semelhante ao realizado por Orrico Junior et al. (2013).

Posteriormente, as folhas foram fixadas em solução de F.A.A.^{70%} (formaldeído, ácido acético e etanol 70%, na proporção de 1:1:18) onde permaneceram por 72 horas. Após esse período, o material foi transferido para solução de etanol 70%, permanecendo armazenado nessas condições até a data das análises (JOHANSEN, 1940).

Para obtenção das secções longitudinais das folhas de *T. domingensis*, o material fixado foi submetido à série de desidratação etílica (etanol 70%, 90% e 100%) permanecendo por duas horas em cada etapa. Após esse procedimento, o material foi submetido a processo de infiltração por historesina de hidroxietil-

metacrilato Leica® (Leica Microsystems, Wetzlar, Alemanha), seguindo as instruções propostas pelo fabricante. O material foi seccionado com auxílio de micrótomo semiautomático rotativo Yidi YD-335 (Jinhua Yidi Medical Appliance CO., LTD, Zhejiang, China) com espessura ajustada para 8 µm. As secções obtidas foram coradas com solução azul de toluidina 1% e montadas em lâmina e lamínula com bálsamo do Canadá (O'BRIEN; FEDER; MCCULLY, 1964).

As secções foram observadas e digitalizadas em microscópio trinocular (CX31, Olympus Tokyo, Japan) com sistema de captura acoplado, sendo essas fotomicrografias avaliadas com auxílio do software de análise de imagem UTHSCSA-Imagetool. No primeiro e segundo dias de desenvolvimento (quando os primórdios foliares eram completamente meristemáticos, sem tecidos diferenciados), foram mensuradas a área total dos primórdios foliares e a área de cada um dos meristemas primários, dos quais foram obtidas a proporção de meristema fundamental (PMF), proporção de protoderme (PPD) e proporção de procâmbio (PPC), dividindo-se a área de cada um desses meristemas pela área total do primórdio. Foram fotomicrografadas 30 secções por tratamento e mensurados dois campos por secção, que contabilizaram 60 avaliações por tratamento. Ao sétimo dia de desenvolvimento, foram mensurados o diâmetro das células maduras do parênquima fundamental, diâmetro das células maduras da epiderme, diâmetro das células maduras do sistema vascular e o número de células em divisão no meristema fundamental (NMF).

A taxa de alongamento foliar, juntamente com o diâmetro das células maduras e o número de células em divisão, foram utilizados para a obtenção da taxa de produção de células pelo meristema fundamental (TMF), taxa de produção de células pela protoderme (TPD), taxa de produção de células pelo procâmbio (TPC), tempo de ciclo celular no meristema fundamental (TCF), seguindo metodologia proposta por Ivanov e Dubrovsky (1997). Além disso,

foram mensuradas proporção de câmaras de aerênquima no parênquima fundamental foliar (PA) e área média das câmaras de aerênquima (CA), sendo a primeira dessas avaliações obtida a partir da divisão da área total de aerênquima pela área total do mesofilo. Para essas avaliações, bem como para as taxas de produção de células e tempo de ciclo celular, foram fotomicrografadas 20 secções por tratamento e mensurados cinco campos por secção, que contabilizaram 100 avaliações por tratamento.

Os dados obtidos foram submetidos ao teste de normalidade e análise de variância, sendo as médias comparadas pelo teste de regressão ou Scott-Knott, com 5% de significância. Os procedimentos estatísticos foram realizados com auxílio do software Sisvar 5.0 (FERREIRA, 2011).

3 RESULTADOS

O crescimento inicial das folhas de plantas de *T. domingensis* foi afetado pelas concentrações de fósforo, sendo tais efeitos mais evidenciados no comprimento dessas folhas. Em relação a essa característica, foram observadas maiores médias associadas às concentrações de 0,4 e 0,8 mM ao longo dos sete dias de desenvolvimento (Figura 1 A). Resultado semelhante foi observado para as avaliações de massa ao longo dos sete dias. Porém, foram observadas, no último dia de avaliação, médias semelhantes para a concentração de 0,1 mM quando comparada a concentração de 0,8 mM (Figura 1 B).

Em relação às características meristemáticas foliares, foram observadas diferenças em todas as avaliações (Figura 2). A proporção de protoderme apresentou valores 68,95% superiores para o tratamento de 0,1 mM de P quando comparado aos tratamentos de 0,4 e 0,8 mM desse elemento (Tabela 1). A proporção de meristema fundamental, por sua vez, apresentou incremento de 16,12% para os tratamentos de 0,4 e 0,8 mM de P quando comparados ao

tratamento de 0,1 mM (Tabela 1). Além disso, foi observado incremento de 13,32% para a proporção de procâmbio no tratamento de 0,8 mM quando comparado aos demais tratamentos (Tabela 1). Os primórdios foliares produzidos em concentrações maiores de P possuem claramente um maior tamanho comparados com as menores concentrações, além de um maior número de primórdios foliares formados no primeiro dia (Figura 2).

As taxas de produção de células apresentaram comportamento semelhante para os três tecidos meristemáticos derivados avaliados, sendo observado incremento ao longo das concentrações de fósforo, porém com queda no tratamento de 0,8 mM quando comparado ao de 0,4 mM (Tabela 1). Em relação à taxa de produção de células pela protoderme, as menores médias foram observadas no tratamento de 0,1 mM, com um aumento de 97,86% na concentração de 0,4 mM, seguido de uma redução de 23,84 % na concentração de 0,8 mM. Para a taxa de produção de células do meristema fundamental, as menores médias também foram observadas para o tratamento de 0,1 mM, com aumento de 109,12% para a concentração de 0,4 mM, seguido de uma redução de 25,70% no tratamento de 0,8 mM. Semelhante foi observado para a taxa de produção de células no procâmbio, onde as menores médias foram observadas para o tratamento de 0,1 mM, ao passo que foi observado incremento de 122,13% para a concentração de 0,4 mM, seguido de redução de 31,41% no tratamento de 0,8 mM (Tabela 1).

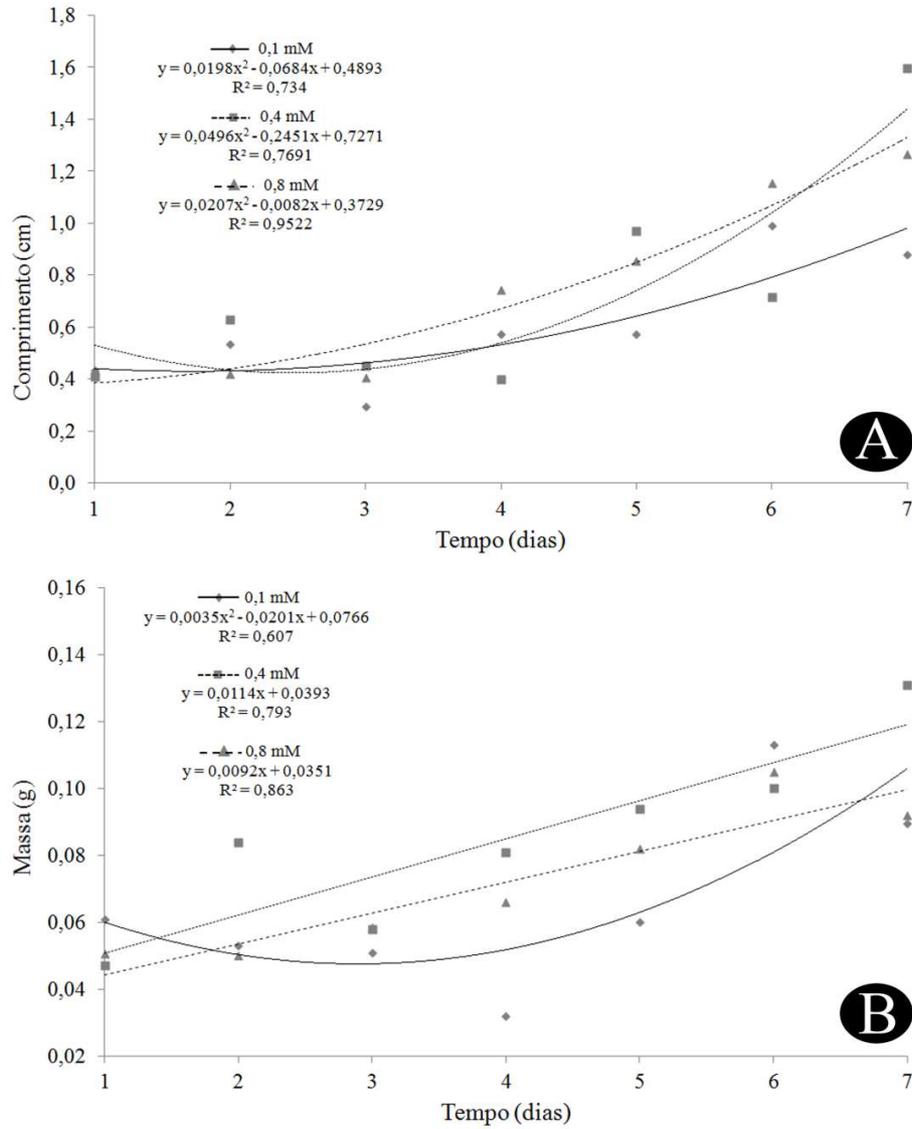


Figura 1 Crescimento inicial das folhas de *T. domingensis* submetidas a concentrações crescentes de fósforo. A – comprimento; B – massa fresca.

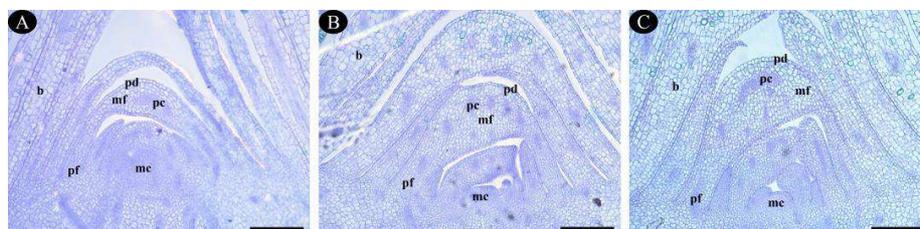


Figura 2 Aspecto geral, em secção longitudinal, do meristema apical caulinar e dos primórdios foliares de *T. domingensis* submetidas a concentrações crescentes de fósforo em seu primeiro dia de desenvolvimento. A – 0,1 mM; B – 0,4 mM; C – 0,8 mM. (mc) – meristema apical caulinar; (pf) – primórdio foliar; (pd) – protoderme; (mf) – meristema fundamental; (pc) – procâmbio; (b) – bráctea. Barra = 200 μm .

Tabela 1 Características meristemáticas e do aerênquima de folhas em desenvolvimento de *T. domingensis* submetidas a concentrações crescentes de fósforo.

Características	0,1 mM de P	0,4 mM de P	0,8 mM de P
PPD (%)	27,149 a	16,072 b	16,697 b
PMF (%)	66,801 b	77,596 a	76,446 a
PPC (%)	6,049 b	6,357 b	6,855 a
TPD (n° células h ⁻¹)	2,175 c	4,304 a	3,278 b
TMF (n° células h ⁻¹)	1,096 c	2,292 a	1,703 b
TPC (n° células h ⁻¹)	3,403 c	7,559 a	5,185 b
NMF (n° células)	52,450 a	46,350 b	25,950 c
TCF (h)	34,510 a	14,615 b	10,979 c
PA (%)	23,750 b	22,594 b	28,115 a
CA (mm ²)	0,014 c	0,016 b	0,026 a

PPD – proporção de protoderme; PMF – proporção de meristema fundamental; PPC – proporção de procâmbio; TPD – taxa de produção de células na protoderme; TMF – taxa de produção de células no meristema fundamental; TPC – taxa de produção de células no procâmbio; NMF – número de células em divisão no meristema fundamental; TCF – tempo de ciclo celular no meristema fundamental; PA – proporção de aerênquima no parênquima fundamental foliar; CA – área das câmaras de aerênquima. Médias seguidas da mesma letra na linha não diferem entre si pelo teste de Scott-Knott a 5% de significância.

O número de células em divisão no meristema fundamental foi 13,16% e 102,12% superior para o tratamento de 0,1 mM quando comparado aos tratamentos de 0,4 e 0,8 mM, respectivamente (Tabela 1). Semelhante foi observado para o tempo de ciclo celular no meristema fundamental, onde o tratamento com 0,1 mM de P apresentou médias 136,13% e 214,36% superiores aos tratamentos de 0,4 e 0,8 mM, respectivamente (Tabela 1).

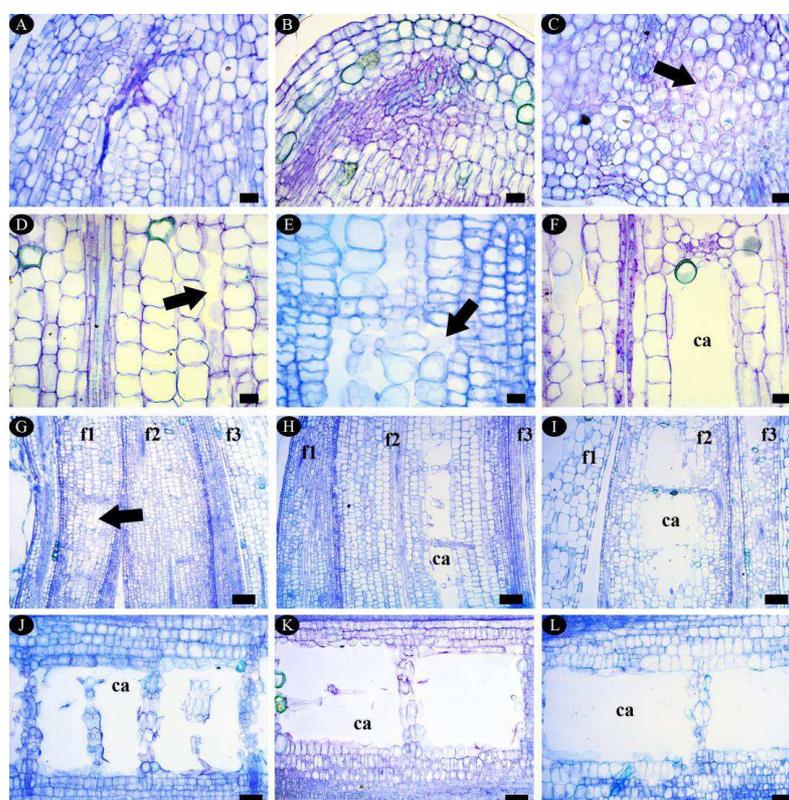


Figura 3 Secções longitudinais evidenciando o aerênquima ao longo do desenvolvimento das folhas de *T. domingensis* submetidas a concentrações crescentes de fósforo. A, B e C – terceiro dia de desenvolvimento, barra = 20 μ m; D, E e F – quarto dia de desenvolvimento, barra = 20 μ m; G, H e I – quinto dia de desenvolvimento, barra = 100 μ m; J, K e L – sétimo dia de desenvolvimento, barra = 50 μ m. A, D, G e J = 0,1 mM; B, E, H e K = 0,4 mM; C, F, I e L = 0,8 mM. Setas apontam o surgimento de espaços intercelulares. (ca) – câmaras de aerênquima; (f1) – folha 1; (f2) – folha 2; (f3) – folha 3.

Em relação às características do aerênquima foliar, maiores valores foram observados para as maiores concentrações de P (Tabela 1). A proporção de aerênquima no parênquima fundamental foliar apresentou incremento de 24,44% para a concentração de 0,8 mM quando comparada as demais concentrações (Tabela 1). A área das câmaras de aerênquima apresentou valores 14,29% e 85,71% superiores para os tratamentos de 0,4 e 0,8 mM, respectivamente, quando comparados ao tratamento de menor concentração (Tabela 1).

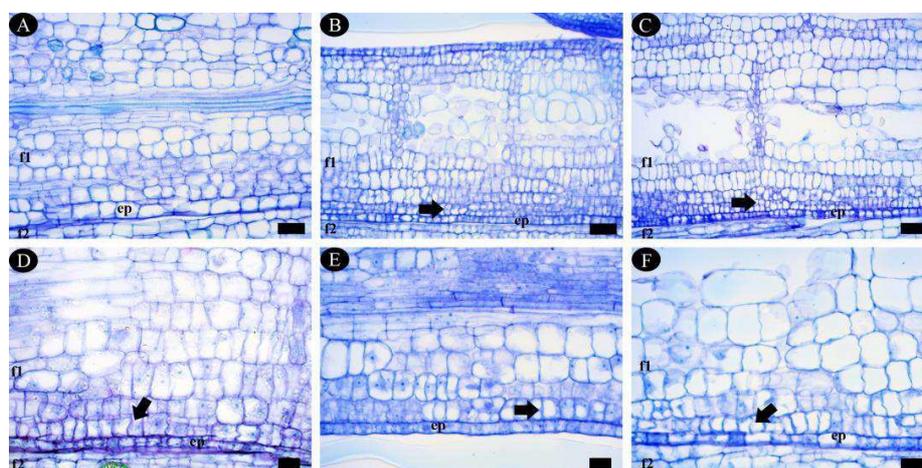


Figura 4 Estrutura foliar em secção longitudinal ao quarto e quinto dia de desenvolvimento em plantas de *T. domingensis* submetidas a três concentrações de fósforo. A, B e C = quarto dia de desenvolvimento, barra = 50 μ m; D, E e F = quinto dia de desenvolvimento, barra = 20 μ m. A e D = 0,1 mM; B e E = 0,4 mM; C e F = 0,8 mM. Setas apontam células em divisão. (ep) – epiderme; (f1) – folha 1; (f2) – folha 2.

Além disso, foram observadas diferenças relacionadas ao tempo necessário para a diferenciação do aerênquima e do parênquima paliádico, sendo que ambos apresentaram características relacionadas à sua diferenciação em tempo menor para as concentrações de 0,4 e 0,8 mM, quando comparadas a concentração de 0,1 mM. Em relação ao aerênquima, no terceiro dia de

desenvolvimento foram observados espaços intercelulares nas folhas de plantas de *T. domingensis* submetidas ao tratamento de 0,8 mM, não sendo notada tal característica para os outros tratamentos (Figura 3). Ao quarto dia de desenvolvimento, foram observadas câmaras de aerênquima associadas às folhas do maior tratamento, ao passo que os tratamentos de 0,4 e 0,1 mM passaram a apresentar apenas espaços intercelulares e lacunas de aerênquima (Figura 3). Diferenças ainda foram notadas no quinto dia de desenvolvimento, sendo observadas maiores câmaras em maiores concentrações de P, ao passo que o tratamento de 0,1 mM apresentou apenas pequenos espaços intercelulares e lacunas de aerênquima (Figura 3). O parênquima paliçádico, por sua vez, apresentou características de sua diferenciação, como o alongamento das suas células, ao quarto dia de desenvolvimento para os tratamentos de 0,4 e 0,8 mM, ao passo que estas características foram observadas apenas ao quinto dia de desenvolvimento para o tratamento de 0,1 mM de P (Figura 4).

4 DISCUSSÃO

No início da formação das folhas da espécie *T. domingensis* predominam tecidos meristemáticos, sendo a proporção de cada um deles afetada pela disponibilidade de P. O meristema fundamental e o procâmbio, que apresentaram maiores proporções em função da concentração de fósforo, são diretamente responsáveis pela formação de todos os tecidos que compõem o mesofilo. Segundo Corrêa et al. (2015) e Santos et al. (2015), o mesofilo da espécie é composto por grandes câmaras de aerênquima, muitos feixes vasculares e diversas camadas de parênquima clorofiliano, que é formado por parênquima fundamental e paliçádico. A epiderme, por sua vez, é formada por apenas uma camada de células em ambas as faces da folha. Estudos anteriores relatam que plantas de taboa, quando submetidas a maior disponibilidade de P,

demonstram maior alocação de biomassa para folhas, espessura do mesofilo, espessura do parênquima paliçádico e número de folhas (WEBB; ZHANG, 2013; SANTOS et al., 2015). Esses relatos, bem como os observados no presente estudo relacionados ao parênquima clorofiliano e ao aerênquima, podem estar associados ao efeito do fósforo sobre a proporção do meristema fundamental e do procâmbio, que formam quase que a totalidade dos tecidos que compõe a folha da taboa.

O parênquima clorofiliano e o aerênquima, que são os principais tecidos originados a partir do meristema fundamental e que apresentaram diferenças em sua formação em função da concentração de P, estão diretamente relacionados ao metabolismo das plantas, principalmente, a fotossíntese e respiração. Segundo Santos et al. (2015), maiores espessuras de parênquima paliçádico, em plantas de taboa quando submetidas a diferentes concentrações de fósforo, podem estar associadas a incremento na fotossíntese. De fato, outros trabalhos mostram que a espécie *T. domingensis* e *Zea mays* podem apresentar maiores taxas de fotossíntese em função da disponibilidade de fósforo (WEBB; ZHANG, 2013; ZHANG et al., 2014; SANTOS et al., 2015). Grandes quantidades de aerênquima, por sua vez, estão relacionadas ao estabelecimento das macrófitas em ambientes aquáticos, bem como a sobrevivência de outras espécies em condições de estresse (PIERINI; THOMAZ, 2004; PEREIRA et al., 2008). Tal fato pode estar associado à capacidade do aerênquima de armazenar gases, como o O₂ e o CO₂, que estão diretamente relacionados à produção de ATP na respiração e a fotossíntese, respectivamente (ZHOU; HAN, 2005; RAKHMANKULOVA, 2014). Dessa forma, o efeito do fósforo na diferenciação do parênquima paliçádico e o aerênquima, bem como sobre a proporção e área média das câmaras desse tecido, pode estar associado ao incremento de biomassa através da fotossíntese, bem como a maior quantidade de energia disponível a ser utilizada por plantas de taboa submetidas a condições

de alta disponibilidade de P. Outros trabalhos corroboram este estudo, revelando que diferentes níveis de fósforo podem afetar a fotossíntese e a quantidade de ATP disponível para as plantas (WEBB; ZHANG et al., 2013; ZHANG et al., 2014).

O presente estudo mostra que a formação da folha e de alguns tecidos, como o aerênquima e o parênquima paliádico, pode ter relação com a proporção de meristemas presentes no início do desenvolvimento foliar. No entanto, outros estudos revelam que esse processo também pode estar associado ao número de divisões celulares e a diferenciação celular (KAVANOVÁ et al., 2006; NI et al., 2014; RODRIGUES et al., 2014). A formação de aerênquima na espécie *T. angustifolia*, por exemplo, se dá através de sucessivas divisões celulares, seguidas por processo de morte celular programada. Os resultados do trabalho mostram que maiores concentrações de P, ao sétimo dia de desenvolvimento promovem a taxa de produção de células nos três meristemas derivados e reduzem o tempo necessário para completar o ciclo celular no meristema fundamental. Segundo Seguí-Simarro, Coronado e Staehelin (2008), os tecidos meristemáticos apresentam grandes quantidades de mitocôndrias, já que demandam uma alta quantidade de energia para suas atividades. Portanto, esses resultados podem estar associados a maior disponibilidade de ATP oriunda de uma maior quantidade de gases armazenados pelo aerênquima, visto que as maiores concentrações de P promovem a produção e a diferenciação desse tecido em tempo reduzido. Isso provavelmente possibilita a manutenção de altas taxas de produção de células até o sétimo dia de desenvolvimento, o que pode estar associado os dados de ganho de biomassa e comprimento observados para as plantas de taboa em função da disponibilidade de P.

Outros estudos que abordam a taxa de produção de células, tempo de ciclo celular e a diferenciação celular em diferentes concentrações de P, revelam que a disponibilidade desse elemento pode afetar essas características de forma

positiva ou negativa. Kavanová et al. (2006) observaram maiores taxas de produção de células e menor tempo de ciclo celular em plantas de *Lolium perenne* submetidas a altas concentrações de fósforo. Chiera, Thomaz e Rufty (2002), por sua vez, notaram que o déficit de P pode culminar em folhas de soja pouco desenvolvidas. Gentili, Wall e Huss-Danell (2006), em trabalho realizado com *Alnus incana*, observaram que tanto o excesso quanto o déficit de P pode afetar a produção de células. Tal constatação pode estar associada à capacidade de fosforilação por compostos fosfatados, o que pode atuar como um fator limitante para a ocorrência do evento da mitose (SANO et al., 1999). Portanto, a redução observada na taxa de produção de células para o tratamento de 0,8 mM de P pode estar associada a efeitos negativos causados pelo excesso de fósforo. Esses resultados refletem, principalmente, no ganho de biomassa pelas plantas de taboas, onde tais plantas apresentaram menores médias para a concentração de 0,8 mM quando comparadas as plantas submetidas a concentração de 0,4 mM, sendo ambas superiores as de 0,1 mM. O excesso de P parece não afetar a diferenciação de tecidos, como o parênquima paliçádico e o aerênquima, até o sétimo dia de desenvolvimento. No entanto, Santos et al. (2015), em estudo realizado com a mesma espécie, observaram que, após 60 dias de cultivo, tanto o excesso como o déficit de P levaram a menores espessuras do parênquima paliçádico, menores espessura do floema e menores taxas de fotossíntese. Dessa forma, tanto a diferenciação celular como a produção de novas células podem ser afetadas negativamente a longo prazo pela disponibilidade de P.

Semelhante a esse trabalho, outros estudos relatam efeitos positivos do P no crescimento das macrófitas *Potamogeton crispus* (WANG et al., 2013), *Typha domingensis* (MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010), *Typha angustifolia* (STEINBACHOVÁ-VOJTÍSKOVÁ et al., 2006), *Salvinia minima* (AL-HAMDANI; SIRNA, 2008), *Trapa maximowiczii* (LI; LIU; GUAN, 2010) e *Eichhornia crassipes* (KOBAYASHI; THOMAZ; PELICICE, 2008). Os

relacionados à taboa, em especial, revelam um alto investimento na parte aérea por parte dessas plantas, apresentando maiores aquisições de biomassa relacionadas à maior disponibilidade de P (MIAO; NEWMAN; SKLAR, 2000; STEINBACHOVÁ-VOJTÍSKOVÁ et al., 2006; WEBB; ZHANG, 2013). Segundos Santos et al. (2015), a maior alocação de biomassa para as folhas pode estar associada a uma maior área disponível para fotossíntese, que consequentemente pode contribuir para o maior crescimento observado para essa espécie, bem como para o surgimento de novos indivíduos. Segundo Grace e Wetzel (1981), essa alta capacidade de crescimento e colonização demonstrada por plantas de taboa pode estar associada ao potencial da espécie para desenvolver folhas com áreas fotossintéticas extensas. Portanto, o presente trabalho, demonstra que esse potencial de crescimento e colonização desenvolvido pela espécie *T. domingensis* em condições de alta disponibilidade de P, pode estar associado ao efeito de elemento, como demonstrado nos tópicos anteriores, sobre a estrutura e atividade dos meristemas. Isso resulta em folhas com maiores comprimentos, maiores massa e mais funcionais, que refletem maiores taxas fotossintéticas e consequentemente, maiores capacidade de crescimento e colonização.

5 CONCLUSÃO

A diferenciação dos tecidos e a atividade e estrutura dos meristemas derivados foliares da espécie *T. domingensis* variam em função da disponibilidade de fósforo. As modificações nessas características podem estar associadas à formação de folhas mais funcionais que contribuem para a capacidade de crescimento e colonização das plantas de taboa quando submetidas a maior disponibilidade desse elemento.

REFERÊNCIAS

- AL-HAMDANI, S.; SIRNA, C. B. Physiological responses of *Salvinia minima* to different phosphorus and nitrogen concentrations. **American Fern Journal**, Saint Louis, v. 98, n. 2, p. 71-82, 2008.
- CHIERA, J.; THOMAS, J.; RUFTY, T. Leaf initiation and development in soybean under phosphorus stress. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 53, n. 368, p. 473-481, 2002.
- CORRÊA, F. F.; MADAIL, R. H.; BARBOSA, S.; PEREIRA, M. P.; CASTRO, E. M.; SORIANO, C. T. G.; PEREIRA, F. J. Anatomy and physiology of cattail as related to different population densities. **Planta Daninha**, Viçosa, 2015. No prelo.
- ESCUTIA-LARA, Y.; GÓMEZ-ROMERO, M.; LINDIG-CISNEROS, R. Nitrogen and phosphorus effect on *Typha domingensis* Pers. rhizome growth in a matrix of *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 90, n. 1, p. 74-77, 2009.
- FERREIRA, D. F. Sisvar: a computer statistical analysis system. **Ciência e Agrotecnologia**, Lavras, v. 35, n. 6, p. 1039-1042, 2011.
- GRACE, J. B.; WETZEL, R. G. Habitat partitioning and competitive displacement in cattails (*Typha*): experimental field studies. **The American Naturalist**, Chicago, v. 118, n. 4, p. 463-474, 1981.
- GENTILI, F.; WALL, L. G.; HUSS-DANELLE, K. Effects of phosphorus and nitrogen on nodulation are seen already at the stage of early cortical cell divisions in *Alnus incana*. **Annals of Botany**, Oxford, v. 98, n. 2, p. 309-315, 2006.

HOAGLAND, D. R.; ARNON, D. I. The water-culture method for growing plants without soil. **California Agricultural Experiment Station Circular**, Davis, v. 347, n. 1, p. 1-39, 1950.

IVANOV, V. B.; DUBROVSKY, J. G. Estimation of the cell-cycle duration in the root apical meristem: a model of linkage between cell-cycle duration, rate of cell production, and rate of root growth. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 158, n. 6, p. 757-763, 1997.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. 2nd ed. New York: Mc-Graw-Hill, 1940. 523 p.

JOHNSON, S.; REJMÁNKOVÁ, E. Impacts of land use on nutrient distribution and vegetation composition of freshwater wetlands in Northern Belize. **Wetlands**, Dordrecht, v. 25, n. 1, p. 89-100, 2005.

KAVANOVÁ, M.; LATTANZI, F. A.; GRIMOLDI, A. A.; SCHNYDER, H. Phosphorus deficiency decreases cell division and elongation in grass leaves. **Plant Physiology**, Rockville, v. 141, n. 2, p. 766-775, 2006.

KOBAYASHI, J. T.; THOMAZ, S. M.; PELICICE, F. M. Phosphorus as a limiting factor for *Eichhornia crassipes* growth in the upper Paraná River floodplain. **Wetlands**, Dordrecht, v. 28, n. 4, p. 905-913, 2008.

LI, S.; MENDELSSOHN, I. A.; CHEN, H.; OREM, W. H. Does sulphate enrichment promote the expansion of *Typha domingensis* (cattail) in the Florida Everglades? **Freshwater Biology**, Hoboken, v. 54, n. 9, p. 1909-1923, 2009.

LI, K.; LIU, Z.; GUAN, B. Effects of nutrient levels in surface water and sediment on the growth of the floating-leaved macrophyte *Trapa maximowiczii*: implication for management of macrophytes in East Bay of Lake Taihu, China. **Limnology**, Tokyo, v. 11, n. 2, p. 91-101, 2010.

MACEK, P.; REJMÁNKOVA, E.; LEPS, J. Dynamics of *Typha domingensis* spread in *Eleocharis* dominated oligotrophic tropical wetlands following nutrient enrichment, **Evolutionary Ecology**, Dordrecht, v. 24, n. 1, p. 1505-1519, 2010.

MIAO, S.; NEWMAN, S.; SKLAR, F. H. Effects of habitat nutrients and seed sources on growth and expansion of *Typha domingensis*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 68, n. 4, p. 297-311, 2000.

NI, X. L.; MENG, Y.; ZHENG, S. S.; LIU, W. Z. Programmed cell death during aerenchyma formation in *Typha angustifolia* leaves. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 113, n. 1, p. 8-18, 2014.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue. **Protoplasma**, Wien, v. 59, n. 2, p. 368-373, 1964.

ORRICO JUNIOR, M. A. P.; CENTURION, S. R.; ORRICO, A. C. A.; OLIVEIRA, A. B. M.; SUNADA, N. S. Características produtivas, morfológicas e estruturais do capim Piatã submetido à adubação orgânica. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 43, n. 7, p. 1238-1244, 2013.

PEREIRA, F. J.; CASTRO, E. M.; SOUZA, T. C.; MAGALHÃES, P. C. Evolução da anatomia radicular do milho 'Saracura' em ciclos de seleção sucessivos. **Pesquisa agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 43, n. 12, p. 1649-1656, 2008.

PIERINI, S. A.; THOMAZ, S. M. Adaptações de plantas submersas à absorção de carbono inorgânico. **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 18, n. 3, p. 629-641, 2004.

RAKHMANKULOVA, Z. F. Respiratory supercomplexes of plant mitochondria: structure and possible functions. **Russian Journal of Plant Physiology**, New York, v. 61, n. 6, p. 721-732, 2014.

RODRIGUES, S. P.; PICOLI, E. A. T.; OLIVEIRA, D. C.; CARNEIRO, R. G. S.; ISAIAS, R. M. S. The effects of *in vitro* culture of the leaf anatomy of *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae). **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 30, n. 6, p. 1933-1941, 2014.

SANO, T.; KURAYA, Y.; AMINO, S.; NAGATA, T. Phosphate as a limiting factor for the cell division of Tobacco BY-2 Cells. **Plant and Cell Physiology**, Oxford, v. 40, n. 1, p. 1-8, 1999.

SANTOS, K. R.; PEREIRA, M. P.; FERREIRA, A. C. G.; RODRIGUES, L. C. A.; CASTRO, E. M.; CORREA, F. F.; PEREIRA, F. J. *Typha domingensis* Pers. Growth responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 122, n. 1, p. 47-53, 2015.

SANTOS-NEVES, J. M. C. O.; ARAGON, G. T.; SILVA-FILHO, E. V. Effects of eutrophication and *Typha domingensis* Pers on methanogenesis in tropical constructed wetland. **Acta Limnologica Brasiliensia**, Rio Claro, v. 23, n. 2, p. 145-153, 2011.

SEGUÍ-SIMARRO, J. M.; CORONADO, M. J.; STAEHELIN, L. A. The mitochondrial cycle of Arabidopsis shoot apical meristem and leaf primordium meristematic cells is defined by a perinuclear tetaculate/cage-like mitochondrion. **Plant Physiology**, Rockville, v. 148, n. 3, p. 1380-1393, 2008.

STEINBACHOVÁ-VOJTÍSKOVÁ, L.; TYLOVÁ, E.; SOUKUP, A.; NOVICKÁ, H.; VOTRUBORÁ, O.; LIPA VSKÁ, H.; CIZKOVÁ, H. Influence of nutrient supply on growth carbohydrate, and nitrogen metabolic relations in *Typha angustifolia*. **Environmental and Experimental Botany**, Oxford, v. 57, n. 3, p. 246-257, 2006.

SVENGSOUK, L. J.; MITSCH, W. J. Dynamics of mixtures of *Typha latifolia* and *Schoenoplectus tabernaemontani* in nutrient-enrichment wetland experiments. **The American Midland Naturalist Journal**, Notre Dame, v. 145, n. 2, p. 309-324, 2001.

THOMAZ, S. M. Fatores ecológicos associados à colonização e ao desenvolvimento de macrófitas aquáticas e desafios de manejo. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 20, n. spe, p. 21-33, 2002.

WANG, L.; YANG, T.; ZHU, D.; HAMILTON, D. P.; NIE, Z.; LIU, L.; WAN, X.; ZHU, C. Growth and turion formation of *Potamogeton crispus* in response to different phosphorus concentrations in water. **Aquatic Ecology**, Dordrecht, v. 47, n. 1, p. 87-97, 2013.

WEBB, J.; ZHANG, X. Organ-disparate allocation of plasticity in phosphorus response as and underlying mechanism for the sawgrass-to-cattail habitat shift in Florida Everglades wetlands. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 174, n. 5, p. 779-790, 2013.

WHITE, J. S.; BAYLEY, S. R.; CURTIS, P. J. Sediment storage of phosphorus in a northern prairie wetland receiving municipal and agro-industrial wastewater. **Ecological Engineering**, Amsterdam, v. 14, n. 1-2, p. 127-138, 2000.

ZAMPARAS, M.; ZACHARIAS, I. Restoration of eutrophic freshwater by managing internal nutrient loads. **Science of the Total Environment**, Amsterdam, v. 496, n. 1, p. 551-562, 2014.

ZHANG, K.; LIU, H.; TAO, P.; CHEN, H. Comparative proteomic analyses provide new insights into low phosphorus stress responses in maize leaves. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 9, n. 5, p. 1-16, 2014.

ZHOU, Y. M.; HAN, S. J. Photosynthetic response and stomatal behaviour of *Pinus koraiensis* during the fourth year of exposure to elevated CO₂ concentration. **Photosynthetica**, Dordrecht, v. 43, n. 3, p. 445-449, 2005.