



JULIANA COSTA BUENO SANTOS

**PHOSPHORUS UPTAKE AND ROOT
ANATOMICAL TRAITS OF *Typha domingensis*
Pers. GROWN ON NUTRIENT SOLUTION**

**LAVRAS - MG
2017**

JULIANA COSTA BUENO SANTOS

**PHOSPHORUS UPTAKE AND ROOT ANATOMICAL TRAITS OF
Typha domingensis Pers. GROWN ON NUTRIENT SOLUTION**

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

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro
Orientador
Prof. Dr. Fabricio José Pereira
Coorientador

**LAVRAS - MG
2017**

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

Santos, Juliana Costa Bueno.

Phosphorus uptake and root anatomical traits of *Typha domingensis*
Pers. grown on nutrient solution / Juliana Costa Bueno Santos. - 2017.
50 p.

Orientador(a): Evaristo Mauro de Castro.

.
Tese (doutorado) - Universidade Federal de Lavras, 2017.
Bibliografia.

1. Macrófitas. 2. Eutrofização. 3. Fósforo. I. Castro, Evaristo Mauro
de. . II. Título.

JULIANA COSTA BUENO SANTOS

**PHOSPHORUS UPTAKE AND ROOT ANATOMICAL TRAITS OF
Typha domingensis Pers. GROWN ON NUTRIENT SOLUTION**

**ABSORÇÃO DE FÓSFORO E CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS
RADICULARES DE (*Typha domingensis*) Pers. CULTIVADAS EM
SOLUÇÃO NUTRITIVA**

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

APROVADA em 01 de setembro de 2017.

Dr. Marcelo Polo UNIFAL

Dr. Thiago Corrêa de Souza UNIFAL

Dr. Marcio Paulo Pereira UFLA

Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro
Orientador
Prof. Dr. Fabricio José Pereira
Coorientador

**LAVRAS - MG
2017**

*A Deus, autor do meu destino e meu guia, que permitiu minha presença aqui;
Aos meus pais, Sonia e Luiz Fernando, que me conduziram com amor nessa
extensa caminhada;
Aos meus sogros pela confiança e orações,
Dedico*

*Aos meus amores, Alyson, Leticia e Otávio, que caminharam junto comigo sem
jamais pensar em desistir...
Ofereço*

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada, pela oportunidade concedida para realização do Doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

Ao professor e amigo, Dr. Evaristo Mauro de Castro, pela orientação na caminhada acadêmica, pelos ensinamentos, conselhos, generosidade e solidariedade durante todo o convívio da pós-graduação.

Ao professor, Dr. Fabricio José Pereira, pelos ensinamentos, parceria e generosidade.

À professora, Dra. Marines Pires, pela amizade, apoio em todos os momentos e ensinamentos.

Aos amigos, muito queridos e essenciais, que a UFLA me deu: Daniel Silva, Flavio Zagotta, Ana Carolina, Cassiana, Paulyene, Alessandra, Paola, Katiucia, Quedes, Éder e tantos outros...

Aos meus queridos colegas, que foram tão imprescindíveis na reta final: Dr. Marcio Paulo Pereira, Vinicius Politi Duarte e Flávio Zagotta.

Às irmãs que a vida me deu, Adriana Abreu Sampaio Souza, Cristina Marques, Beth Mazzini e Doró Merlo, pela amizade e amor compartilhados.

Aos demais professores e técnicos administrativos, pela orientação e suporte técnico,

MINHA GRATIDÃO ETERNA

RESUMO

O aumento das atividades antrópicas tem causado a eutrofização, caracterizada pelo excesso de nutrientes e a fertilização excessiva, permanente e contínua de corpos d'água, podendo resultar no desenvolvimento massivo e indesejado de algas e macrófitas aquáticas. O fósforo é um dos principais elementos responsáveis por este processo, podendo estar envolvido no crescimento excessivo de populações de macrófitas. O objetivo deste trabalho foi avaliar os efeitos do fósforo sobre o crescimento radicular e as características anatômicas relacionadas à absorção desse nutriente na macrófita *Typha domingensis* Pers., que apresenta distribuição cosmopolita. As plantas foram cultivadas durante 60 dias, em solução nutritiva, contendo diferentes níveis de fósforo: 0, 0.2, 0.4, 0.6 e 0.8 mM. Ao final do experimento, avaliou-se o comprimento da raiz, a anatomia da zona de maturação e a ponta da raiz. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado com cinco tratamentos e seis repetições. A absorção de fósforo da raiz aumentou proporcionalmente aos seus níveis na solução nutritiva, mostrando 8 g Kg^{-1} no tratamento com 0.8 mM. O comprimento da raiz foi reduzido por maiores níveis de fósforo e todos os tratamentos apresentaram aumento do comprimento da raiz de 30 a 60 dias. O fósforo promoveu uma maior proporção da coifa da raiz, enquanto reduziu a proporção de procâmbio na ponta da raiz. Além disso, os tratamentos de 0.2 e 0.8 mM melhoraram a proporção de meristema fundamental. Níveis de fósforo mais elevados reduziram o diâmetro dos vasos do xilema e a proporção no cilindro vascular, enquanto aumentou a proporção de floema. A endoderme e a exoderme foram reduzidas por maiores níveis de fósforo. O aerênquima cortical da raiz foi reduzido tanto pela ausência quanto por 0.6 e 0.8 mM de fósforo. Portanto, a absorção de fósforo nas raízes de *T. domingensis*, favorecida por barreiras apoplásticas reduzidas, mas os níveis mais altos de nutrientes causam uma limitação no crescimento das raízes e no desenvolvimento de tecidos.

Palavras-chave: Macrófitas. Eutrofização. Fósforo. Taboa. Plantas aquáticas.

ABSTRACT

The increase of anthropic activities has caused eutrophication, characterized by the excess of nutrients and the excessive, permanent and continuous fertilization of bodies of water, which may result the massive and unwanted algae and aquatic macrophytes development. Phosphorus is one of the main elements responsible for this process, and may be involved in the excessive growth of macrophytes populations. This paper evaluates the effects of Phosphorus on root growth and the anatomical features related to the absorption of this nutrient in *Typha domingensis* macrophyte, worldwide spread. The plants were cultivated during 60 days in nutrient solution containing different levels of phosphorus: 0, 0.2, 0.4, 0.6 and 0.8mM. At the end of the experiment, root elongation, the anatomy of the Maturation and the tip of the root were evaluated. The experimental design was completely randomized with five treatments and six replicates. Phosphorus absorption from the root increased proportionally to its levels in the nutrient solution showing 8 g Kg⁻¹ in the treatment with 0.8 mM. Root elongation was reduced by higher levels of phosphorus and all treatments showed an increase in root length from 30 to 60 days. Phosphorus promoted a greater proportion of the root cap, while reducing the proportion of procambium at its tip. In addition, treatments of 0.2 and 0.8 mM improved the fundamental meristem ratio. Higher phosphorus levels reduced the diameter of the xylem vessels and the proportion in the vascular cylinder, while increasing the proportion of phloem. The endoderm and the exoderme were reduced by higher levels of phosphorus. The cortical aerenchyma of the root was reduced both by the absence and by 0.6 and 0.8 mM of phosphorus. Therefore, the absorption of phosphorus in the roots of *T. domingensis* is favored by reduced apoplastic barriers, but the higher levels of nutrients cause a limitation in root growth and tissue development.

Keywords: Macrophytes. Eutrophication. Phosphate. Aquaticplants. Taboa.

SUMÁRIO

	PRIMEIRA PARTE	9
1	INTRODUÇÃO GERAL	9
2	REFERENCIAL TEÓRICO	11
2.1	Macrófitas e sua importância botânica	11
2.2	Características morfofisiológicas e anatômicas das macrófitas	14
2.3	Características da espécie	15
2.4	Eutrofização das águas e Macrófitas	18
	REFERÊNCIAS	22
	SEGUNDA PARTE	29
	Phosphorus uptake and root anatomy of <i>Typha domingensis</i> Pers. grown under different phosphate levels	30

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO GERAL

Nas últimas décadas, tem-se observado, em diferentes corpos d'água, uma série de plantas aquáticas que causam distúrbios e causam mudanças expressivas no ambiente. As plantas aquáticas são parte integrante dos ecossistemas aquáticos e desempenham funções vitais à manutenção destes (SILVA; MARTINS, 2004) como ciclagem e armazenamento de nutrientes, controle da poluição, eutrofização e produção de detritos orgânicos (CORRÊA et al., 2017; ESTEVES; CAMARGO, 1986; PEREIRA et al., 2011; POTT; POTT, 2000). As diferentes comunidades são divididas em: plantas aquáticas emersas, submersas enraizadas, submersas livres e flutuantes (ESTEVES; CAMARGO, 1986).

A espécie *Typha domingensis* Pers. (Typhaceae), conhecida como taboa, é uma planta com uma ampla distribuição, ocorrendo como uma espécie nativa da América do Sul e pode colonizar vastas áreas (MARTINS et al., 2007). O conhecimento sobre a flora aquática e as mudanças que podem ocorrer na composição florística de ambientes limnicos, ao longo dos anos, é essencial para a compreensão das necessidades de manejo e para políticas menos impactantes, necessárias para a preservação da diversidade e de ecossistemas aquáticos (RANTA; TOIVONEN, 2008).

Segundo Fernandes (1997), a explosão demográfica e o crescimento tecnológico trazem como consequência imediata o aumento no consumo de água e a ampliação constante do volume produzido de efluentes, que, se não submetidos a um tratamento adequado, favorecem a eutrofização dos corpos receptores desencadeando desequilíbrios ecológicos e degradação da biota aquática (NOGUEIRA, 2003).

A eutrofização, que consiste no enriquecimento do meio ambiente por nutrientes, em que os principais estão na forma de fosfatos e nitratos (LI et al., 2009; NEWMAN et al., 1998) pode levar a espécies nativas, anteriormente dominantes, alguns problemas, como, por exemplo, a redução quase completa da população de *Eleocharis* sp. ao competir com *T. domingensis*. em ambientes ricos em fósforo e nitrogênio (MACEK; REJMÁNKOVA; LEPS, 2010).

Li et al. (2009) relatam que a diminuição de populações de *Cladium jamaicense* Crantz na região dos Everglades, nos Estados Unidos, pode estar associada à expansão populacional de *T. domingensis*.

Pouco se sabe sobre as modificações anatômicas de *T. domingensis* sob quaisquer condições ambientais e as características fisiológicas dessa planta ainda não são bem entendidas, mas Miao, Newman e Sklar (2000) relataram maior potencial fotossintético e de crescimento nas plantas de *T. domingensis*. em ambientes ricos em fósforo. Portanto, as diferenças entre as respostas de crescimento de *T. domingensis*, em estudos anteriores, podem estar relacionadas a diferentes adaptações anatômicas e fisiológicas da espécie em diferentes níveis de fósforo.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Macrófitas e sua importância botânica

Macrófitas aquáticas é a denominação genérica dada a um conjunto de plantas que crescem no meio aquático, em solos saturados ou alagados, independente do aspecto taxonômico, sendo constituídas por espécies como macroalgas, a exemplo do gênero *Chara*, angiospermas, como o gênero *Typha* (ESTEVES, 1998), e até árvores de ciprestes (*Taxodium* sp.) (AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION - APHA, 1995). Contudo, as maiores representantes das macrófitas são as plantas vasculares com flores (VALENTIM, 2003).

As macrófitas componentes - chave dos ecossistemas aquáticos, podem absorver nutrientes, metais pesados e outros contaminantes inorgânicos ou orgânicos da coluna de água e dos sedimentos (DHOTE; DIXIT, 2009; PANG et al., 2016). As macrófitas aquáticas são amplamente cultivadas em áreas de tratamento de águas residuais para melhorar a qualidade da água (THORÉN, 2007). No entanto, devido às atividades antropogênicas impróprias, as macrófitas aquáticas diminuíram significativamente, e isso será um dos principais impulsionadores da futura mudança do ecossistema (HOOPER et al., 2012; PANG et al., 2016).

Dependendo do tipo de fixação das macrófitas no meio em que vivem, são classificadas como: flutuantes, submergentes e emergentes. Plantas flutuantes podem ser enraizadas ou não e sua folhagem principal (coroa) flutua livremente na superfície da água. Plantas submergentes podem ou não ter raízes e quase toda a sua folhagem cresce sob a superfície da água. As extremidades dessas plantas podem emergir para a floração. Plantas emergentes têm sua folhagem principal em contato com o ar, podendo estar na superfície da água ou

acima dela e estão conectadas ao solo hidromórfico através das raízes. Plantas vasculares submergentes ou emergentes tipicamente são enraizadas ao fundo, mas podem ser encontradas destacadas deste e flutuantes (APHA, 1992; MELO JUNIOR, 2003).

De acordo com Esteves e Camargo (1986), as plantas aquáticas são parte integrante dos ecossistemas aquáticos e desempenham funções vitais à manutenção desses, entre as quais a oxigenação da água, refúgio para organismos, fonte de alimento, remoção de materiais da água e proteção contra ação erosiva nas margens. As macrófitas ainda reduzem a velocidade do vento próximo ao solo ou à superfície da água, inviabilizando a ressuspensão de material particulado e a aeração da coluna d'água. Sua presença ainda atenua a luminosidade próxima ao solo ou na superfície da água, limitando a reprodução das algas em excesso. Em regiões de clima frio, ou durante o inverno, a vegetação proporciona que o solo não fique totalmente coberto pela geada (ABRANTES, 2009). De acordo com Scheffer e Carpenter (1993), estudos anteriores indicaram que as plantas aumentam a clareza da água, aumentando assim suas próprias condições de crescimento.

Segundo Brix (1997) e Gopal (1999), os caules e folhas das macrófitas que se encontram submersos na coluna d'água providenciam uma intensa superfície de contato para ocorrência de biofilmes (conhecidos como microrganismos epífitos) nas interfaces gás-líquido e sólido-líquido. E, potencialmente, constituem um passo importante na integração de ciclos biogeoquímicos e dinâmica de microrganismos para a função do ecossistema (BATTIN et al., 2003; PANG et al., 2016). Os tecidos das plantas são colonizados por algas e bactérias. Da mesma forma, as raízes e rizomas que se encontram no solo proporcionam superfície para o crescimento de microrganismos. Segundo Eriksson (2001 citado por PANG et al., 2016) e Thorén (2007), as plantas aquáticas representam um substrato especial para

biofilmes, podem liberar oxigênio, o que é benéfico para bactérias aeróbicas ligadas à planta e promove a transformação do nitrogênio na água. Em contrapartida, herbivoria e flutuações do nível da água poderiam impedir a colonização bem sucedida de macrófitas submersas (HILT et al., 2006; WANG et al., 2017).

A luz é o fator mais importante que limita a distribuição de macrófitas submersas em lagos alcalinos eutróficos (BERG; JOOSSE; COOPS, 2003). A profundidade da água influencia a disponibilidade de luz e desempenha um papel fundamental na taxa precoce de crescimento e germinação de macrófitas submersas (JIAN et al., 2003; WANG et al., 2017; XIONG; HOU; ZHONG, 2005). De acordo com Roberts et al. (2003), a disponibilidade de luz para macrófitas submersas também pode ser dificultada pela epífita que contribui substancialmente para o sombreamento de macrófitas.

As macrófitas presentes em alagados também requerem nutrientes para seu crescimento e reprodução, sendo que absorção dos nutrientes é feita pelas raízes. Observa-se que uma grande quantidade desses nutrientes é assimilada e convertida em biomassa pelas macrófitas, que, posteriormente, pode ser colhida. Caso não ocorra a colheita, os nutrientes que foram incorporados à planta retornam a água pelos processos de decomposição das espécies vegetais (GOPAL, 1999).

Segundo Ford (1990) e Thomaz (2002), atividades antrópicas têm acelerado o processo natural de sucessão ecológica, principalmente devido ao assoreamento de corpos d'água, desmatamento e atividades agrícolas, promovendo o estabelecimento de grandes populações dessas plantas nos ambientes aquáticos.

Nas áreas de forte influência humana, são três os ambientes com grandes problemas de plantas aquáticas no Brasil: lagos e reservatórios eutrofizados, próximos de grandes centros urbanos; grandes reservatórios com finalidade de

geração de energia elétrica; e represas rurais e canais de irrigação e drenagem (SILVA; MARTINS, 2004).

As macrófitas aquáticas possuem elevada importância ecológica, e a sua manutenção nos ecossistemas depende dos estudos realizados e da obtenção de dados que possibilitem seu manejo, sendo utilizadas as informações que possibilitem a sua preservação e o controle da sua população (SANTOS et al., 2015).

2.2 Características morfofisiológicas e anatômicas das macrófitas

De acordo com 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. Dentre elas está a necessidade de retirar todos os nutrientes da água (PIERINI; THOMAZ, 2004), enquanto as flutuantes e enraizadas têm a capacidade de fixar CO_2 atmosférico ou retirar nutrientes do solo ou sedimento onde se encontram.

Dentre as principais adaptações que as macrófitas precisaram desenvolver está a de captar CO_2 por difusão em folhas submersas. Outro problema é a formação da zona de interface entre as células da epiderme e a água adjacente, onde o fluxo de água é reduzido e conseqüentemente o de CO_2 , diminuindo a absorção desse gás. Isso leva à seleção de plantas com potencial para o aproveitamento de outras formas de carbono, como o bicarbonato, que é fixado pela enzima PEPCase, selecionando, dessa forma, plantas com metabolismo C_4 ou CAM quando submersas ou com folhas submersas (PIERINI; THOMAZ, 2004).

As macrófitas possuem estruturas especializadas para sua sobrevivência, sendo o aerenquima a que mais se destaca, que é o termo dado a tecidos vegetais que contém grandes espaços intercelulares. O aerênquima tem a função de

transportar gases atmosféricos através das folhas e caule a fim de promover a oxigenação necessária à respiração do sistema radicular (EVANS, 2003; WATSON et al., 1989). O aerênquima reduz o volume de tecido respirante, diminuindo a demanda metabólica da planta (ABRANTES, 2009; ALMEIDA, 2005). A formação de aerênquima em macrófitas é, portanto, uma adaptação dessas plantas à baixa disponibilidade de oxigênio em virtude de diminuir a resistência de difusão desse elemento entre órgãos que apresentam ou não aeração (ARMSTRONG, 1979; TAIZ; ZEIGER, 1991). A mobilidade do oxigênio em direção ao sistema radicular dá-se pelo sistema osmótico diferenciado do gradiente de concentração, criado pelo crescimento e divisão de minúsculas células na raiz. Essas células liberam oxigênio para a rizosfera, criando microrregiões aeróbias em meio à predominância anaeróbica (TROTTER; THOMSON; COLEMAN, 1994).

Segundo Mitchell (1995), o aerênquima também transporta os subprodutos da respiração, o metano e outros gases gerados no solo no sentido inverso, pelas raízes, caule e folhas das plantas de alagados, a fim de liberá-los na atmosfera, reduzindo acumulações potencialmente tóxicas nas regiões das raízes em crescimento. Através dessas estruturas altamente especializadas, as plantas aquáticas são aptas a sobreviver e se desenvolver em ambientes inóspitos às plantas terrestres (KADLEC; KNIGHT, 1996).

2.3 Características da espécie

A taboa (*Typha angustifolia* L.), cuja sinonímia é *Typha domingensis*., também recebe os nomes de tabua, partasana, paina-de-flexa, paineira-do-brejo, espadana, landim, capim-de-esteira, pau-de-lagoa, tabebuia e erva-de-esteira (ALMEIDA, 2005).

Segundo Simpson (2006), é uma macrófita pertencente à ordem Poales e à família Typhaceae. Os representantes dessa família crescem em brejos e alagadiços.

É uma espécie herbácea perene, que apresenta caule com uma parte rizomatosa rastejante e outra ereta que transporta as folhas sésseis, longas, lineares, com nervuras paralelas (JOLY, 1998), podendo apresentar de 2 metros ou mais de comprimento e 15 a 25 mm de largura. Apresentam flores reunidas em inflorescências cilíndricas, podendo ser monoicas ou dioicas, fruto minúsculo e seco e semente com endosperma farináceo. A propagação é feita por sementes e vegetativamente por meio de rizomas (ALMEIDA, 2005).

Figura 1 - *Typhadomingensis*. A. Parte vegetativa; B. Inflorescência; C. Flores.



Fonte: Carr (2017).

T. domingensis é nativa da América do Sul e apresenta uma distribuição cosmopolita, podendo ser encontrada nas regiões tropicais e temperadas (LORENZI, 2000). Suas folhas e hastes podem ser utilizadas na fabricação de papel, artesanatos, esteiras, utensílios decorativos e móveis. Do fruto, aproveita-se a paina de seda para encher almofadas, travesseiros e acolchoados (ALMEIDA, 2005; VALENTIM, 2003). As características das inflorescências cilíndricas, aveludadas, de cor de ferrugem são empregadas como ornamento (JOLY, 1998).

Os rizomas de *Typha* sp. são comestíveis, saborosos, possuindo altos teores de proteína e carboidrato. Além de nutritivos, podem ser consumidos crus ou cozidos. Destacam-se ainda suas propriedades adstringentes, diuréticas e

emolientes sendo utilizados na medicina caseira para tratamento de patologias no sistema urinário, disenteria e inflamações (ALZUGARAY; ALZUGARAY, 1988; LORENZI, 2000).

A espécie *Typha* é uma planta que tem elevados índices de saturação luminosa e suporta altas temperaturas. Caso esses índices sejam superados, essas plantas produzem altas taxas de transpiração com grandes perdas de água pelos seus estômatos para que a sua temperatura interna se reequilibre, cessando momentaneamente a fotossíntese (GUNTENSPERGEN et al., 1988; VALENTIM, 2003).

2.4 Eutrofização das águas e Macrófitas

Um dos problemas mais graves causados pela eutrofização de águas rasas é o desaparecimento de macrófitas submersas (KORNER, 2002).

Em função do aumento das atividades agrícolas, industriais e urbanas, a eutrofização vem merecendo maior atenção. Este processo é decorrente do excesso de nutrientes básicos, sendo este conceito aplicado, atualmente, à fertilização excessiva, permanente e contínua de um corpo d'água, podendo resultar no desenvolvimento massivo e indesejado de algas e macrófitas aquáticas (AZEVEDO NETO, 1988).

A perda de diversidade de espécies e a produção de biomassa resultam na perda de habitats faunísticos e mudanças na cadeia trófica, ciclos de carbono e nutrientes (CARPENTER; LODGE, 1986; DE NIE, 1987).

Segundo Granato (1995), a utilização de plantas como “agente purificador”, em ambientes aquáticos, justifica-se pela sua intensa absorção de nutrientes e pelo seu rápido crescimento, como também por oferecer facilidades de sua retirada das lagoas e, ainda, pelas amplas possibilidades de aproveitamento da biomassa colhida.

O fósforo é o constituinte do efluente que mais está associado à eutrofização das águas superficiais, pois é um nutriente essencial para o crescimento de algas, podendo, em certas ocasiões, conduzir à eutrofização dos corpos d'água, sendo limitado seu lançamento a $1,0 \text{ mg L}^{-1}$ de fósforo total para lagos e lagoas já eutrofizados (SPERLING, 1996). Como o nitrogênio, o fósforo também é usado pelos microrganismos responsáveis pela estabilização da matéria orgânica para a formação de suas células e tecidos.

Segundo APHA (1992), os fosfatos são classificados como ortofosfatos, fosfatos condensados (piro-, meta-, e outros polifosfatos), e fosfatos ligados a compostos orgânicos. Eles são encontrados em solução, em partículas ou detritos, ou em tecidos de organismos aquáticos (bactérias, fungos, algas, microinvertebrados, macrófitas); fosfatos também estão presentes em sedimentos no fundo de corpos de água e em lodos biológicos, tanto sob forma inorgânica precipitada como incorporados a compostos orgânicos, formando complexos organofosforados refratários (APHA, 1992). Todas estas formas de fósforo se interconvertem através de um complicado ciclo bioquímico que envolve muitas rotas (MITCHELL, 1995).

O fósforo é um elemento essencial ao metabolismo das plantas, participando nos processos de transferência de energia da célula, na respiração e na fotossíntese, assim como o de muitas coenzimas, fosfoproteínas e fosfolipídios (MALAVOLTA, 1980; SILVA et al., 2013). Segundo Barker e Pilbeam (2006), o fósforo faz parte das estruturas dos ácidos nucleicos, nucleotídeos, coenzimas, fosfolipídios, fosfoproteínas, e é estocado, em sementes, como reserva para o embrião. Esses estão associados a membranas plasmáticas, organelas e ainda são responsáveis pelo intercâmbio de substâncias e metabolismo, pela hereditariedade e funcionamento do organismo como um todo. Segundo Barker e Pillbeam (2006) e Umbrasaite et al. (2010), o fósforo 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. Além do consumo de fosfato pelas plantas, verifica-se que a colheita de sua biomassa também constitui um dos mecanismos de remoção do fosfato (ABRANTES, 2009).

Moortel et al. (2009) afirmam que a liberação de oxigênio pelas raízes pode aumentar a capacidade de absorção dos solos de alagados para fósforo. A absorção e retenção de fósforo são indiretamente afetadas pela temperatura e diretamente influenciadas pelas características do substrato, potenciais redox e valores de pH.

Em trabalhos realizados por Scheffer e Carpenter (2003) e Scheffer et al. (2001), em lagos na Alemanha, nos baixos níveis de nutrientes, apenas o equilíbrio dominado por macrófitas existe em lagos pouco profundos, enquanto que, em níveis elevados de nutrientes, apenas o equilíbrio turvo dominado pelo fitoplâncton é encontrado. Nos níveis intermediários de nutrientes, podem ocorrer estados estáveis. As transições de um estado para outro são, às vezes, referidas como mudanças de regime e são frequentemente induzidas por uma interação entre os processos internos do ecossistema e as flutuações externas.

O estado de água limpa é estabilizado por uma série de mecanismos de retorno ecológico em que as macrófitas, muitas vezes, desempenham um papel central. Diferentes mecanismos explicam a estabilização da transparência por macrófitas. As macrófitas reduzem a ressuspensão dos sedimentos, aumentam a sedimentação, competem por nutrientes com algas e fornecem um refúgio para o zooplâncton contra a predação de peixes (BERG; JOOSSE; COOPS, 1998; BLINDOW; HARGEBY; ANDERSSON, 2002; SCHEFFER et al., 1997; SCHRIVER et al., 1995). Os mecanismos de retorno entre cianobactérias e turbidez estabilizam o estado turvo (KORNER, 2002).

Dessa forma, a eutrofização por fósforo pode estar relacionada com um excesso de crescimento de populações sujeitas a esse aumento na

disponibilização do elemento, levando a problemas como o crescimento exagerado de populações de macrófitas aquáticas (SILVA et al., 2013).

REFERÊNCIAS

- ABRANTES, L. L. M. **Tratamento de esgoto sanitário em sistemas alagados construídos utilizando *Typha angustifolia* e *Phragmites australis***. 2009. 142 p. Dissertação (Mestrado em Recursos Hídricos e Saneamento Ambiental)-Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2009.
- ALMEIDA, R. A. **Substratos e plantas no tratamento de esgoto por zonas de raízes**. 2005. 108 p. Tese (Doutorado em Agronomia)-Escola de Agronomia e Engenharia de Alimentos, Universidade Federal de Goiás, Goiânia, 2005.
- ALZUGARAY, D.; ALZUGARAY, C. **Enciclopédia de plantas brasileiras**. São Paulo: Ed. Três, 1988. v. 2.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION. **Standard methods for the examination of water and wastewater**. 18th ed. Washington, 1992.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION. **Standard methods for the examination of water and wastewater**. 19th ed. Washington, 1995.
- ARMSTRONG, W. Aeration in higher plants. In: WOOLHOUSE, H. W. (Ed.). **Advances in botanical research**. New York: Academic, 1979. p. 225-332.
- AZEVEDO NETO, J. M. Novos conceitos sobre eutrofização. **Revista DAE**, São Paulo, v. 48, n. 151, p. 22-28, 1988.
- BARKER, A. V.; PILLBEAM, D. J. **Handbook of plant nutrition**. Boca Raton: CRC, 2006. 632 p.
- BATTIN, T. J. Effects of current velocity on the nascent architecture of stream microbial biofilms. **Applied and Environmental Microbiology**, Washington, v. 69, n. 9, p. 5443-5452, Sept. 2003.
- BERG, M. S. van den; JOOSSE, W.; COOPS, H. A statistical model predicting the occurrence and dynamics of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 506, p. 611-623, 2003.
- BLINDOW, I.; HARGEBY, A.; ANDERSSON, G. Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant Chara vegetation. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 72, p. 315-334, 2002.

BRIX, H. Do macrophytes play a role in constructed treatment *wetlands*? **Water Science & Technology**, Oxford, v. 35, n. 5, p. 11-17, 1997.

CARPENTER, S. R.; LODGE, D. M. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 16, p. 341-370, 1986.

CARR, G. D. **Flowering plant families**. Disponível em:
<<http://www.botany.hawaii.edu/faculty/carr/typh.htm>>. Acesso em: 10 mar. 2017.

CORREA, F. F. et al. Leaf ontogeny and meristem activity of *Typhadomingensis* Pers. (Typhaceae) under different phosphate concentrations. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 136, p. 43-51, 2017.

DE NIE, H. W. **The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations**. Rome: FAO, 1987. 52 p. (EIFAC/CECPI Occasional Paper, 19).

DHOTE, S.; DIXIT, S. Water quality improvement through macrophytes: a review. **Environmental Monitoring and Assessment**, Dordrecht, v. 152, p. 149-153, 2009.

ESTEVEZ, F. A. **Fundamentos da limnologia**. 2. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 1998. 602 p.

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

EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, Cambridge, v. 161, n. 1, p. 35-49, 2003.

FERNANDES, C. **Esgotos sanitários**. Joao Pessoa: Ed. UFPB, 1997. 434 p.

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

GOPAL, B. Natural and constructed *Wetlands* for wastewater treatment: potentials and problems. **Water Science & Technology**, Oxford, v. 40, n. 3, p. 27-35, 1999.

GRANATO, M. **Utilização do aguapé no tratamento de efluentes com cianetos**. Rio de Janeiro: CETEM/CNPq, 1995. 39 p. (Série Tecnologia Ambiental, 5).

GUNTENSPERGEN, G. R. et al. Wetlands vegetation. In: INTERNATIONAL CONFERENCE ON CONSTRUCTED WETLANDS FOR WASTEWATER TREATMENT, 1., 1988, Chattanooga. **Proceedings...** Chattanooga, 1988. p. 73-88.

HILT, S. et al. Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes: a guideline and state of the art in Germany. **Limnologica**, Berlin, v. 36, p. 155-171, 2006.

HOOOPER, D. U. et al. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. **Nature**, London, v. 486, n. 7401, p. 105-108, 2012.

JIAN, Y. et al. Control of turion germination in *Potamogeton crispus*. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 75, p. 59-69, 2003.

JOLY, A. B. **Botânica: introdução à taxonomia vegetal**. São Paulo: Nacional, 1998.

KADLEC, R. H.; KNIGHT, R. L. **Treatment wetlands**. Boca Raton: CRC; Lewis, 1996.

KORNER, S. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in north-eastern Germany. **International Review of Hydrobiology**, Berlin, v. 87, p. 375-384, 2002.

LI, S. et al. Does sulphate enrichment promote the expansion of *Typhadomingensis* (cattail) in the Florida Everglades? **Freshwater Biology**, Hoboken, v. 54, n. 9, p. 1909-1923, 2009.

LORENZI, H. **Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas**. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2000. 608 p.

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

MALAVOLTA, E. **Elementos de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980.

MARTINS, A. P. L. et al. Capacidade da *Typhadomingensis* na fitorremediação de efluentes de tanques de piscicultura na Bacia do Iraí, Paraná. **Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental**, Campina Grande, v. 11, p. 324-333, 2007.

MELO JUNIOR, A. da S. **Dinâmica da remoção de nutrientes em alagados construídos com *Typhasp***. 2003. 312 p. Dissertação (Mestrado em Água e Solos)-Faculdade de Engenharia Agrícola, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2003.

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

MITCHELL, D. S. The use of wetlands for water pollution control in Australia: an ecological perspective. **Water Science and Technology**, Oxford, v. 32, n. 3, p. 365-373, 1995.

MOORTEL, A. M. K. van de et al. Comparative study of surface and subsurface flow constructed wetlands for treatment of combined sewer overflows: a greenhouse experiment. **Ecological Engineering**, New York, v. 35, p. 175-183, 2009.

NEWMAN, S. et al. Factors influencing cattail abundance in the northern everglades. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 60, n. 3, p. 265-280, 1998.

NOGUEIRA, S. F. **Balço de nutrientes e avaliação de parâmetros biogeoquímicos em áreas alagadas construídas para o tratamento de esgoto**. 2003. 137 p. Dissertação (Mestrado em Energia Nuclear na Agricultura)-Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Piracicaba, 2003.

PANG, S. et al. Characterization of bacterial community in biofilm and sediments of wetlands dominated by aquatic macrophytes. **Ecological Engineering**, New York, v. 97, p. 242-250, 2016.

PEREIRA, F. et al. Anatomical and physiological mechanisms of water hyacinth plants to arsenic contamination tolerance. **Planta Daninha**, Viçosa, MG, v. 29, n. 2, p. 259-267, 2011.

- PIERINI, S. A.; THOMAZ, S. M. Adaptações de plantas submerses à absorção do carbon inorganic. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 18, n. 3, p. 629-641, 2004.
- POTT, V. J.; POTT, A. **Plantas aquáticas do Pantanal**. Brasília, DF: EMBRAPA, 2000. 404 p.
- RANTA, P.; TOIVONEN, H. Changes in aquatic macrophytes since 1933 in an urban lake, Iidesjärvi, SW Finland. **Annales Botanici Fennici**, Richmond, v. 45, n. 5, p. 359-371, 2008.
- ROBERTS, E. et al. The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 506, p. 525-530, 2003.
- SANTOS, K. R. et al. Typhadomingensis Pers. growth responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 122, p. 47-53, 2015.
- SCHEFFER, M.; CARPENTER, S. R. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 18, p. 648-656, 2003.
- SCHEFFER, M. et al. On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes. **Ecology**, Durham, v. 78, p. 272-282, 1997.
- SCHRIVER, P. et al. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton phytoplankton interactions: large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. **Freshwater Biology**, Oxford, v. 33, p. 255-270, 1995.
- SCULTHORPE, C. D. **The biology of aquatic vascular plants**. London: Belhaven Press, 1967. 610 p.
- SHEFFER, M. et al. Alternative equilibria in shallow lakes. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 8, p. 275-279, 1993.
- SILVA, G. R. N. et al. Diferentes concentrações de fósforo nas trocas gasosas do colmo de *Eleocharis acutangula* (Roxb.) Shult. In: CONGRESSO NACIONAL DE BOTÂNICA, 64., 2013, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte, 2013. 1 CD-ROM.

SILVA, J. R. V.; MARTINS, D. Controle químico da *Typhasubulata* em dois estágios de desenvolvimento. **Planta Daninha**, Viçosa, MG, v. 22, n. 3, p. 437-443, 2004.

SIMPSON, M. G. **Plants systematics**. San Diego: Academic, 2006. 590 p.

SPERLING, M. von. **Princípios do tratamento biológico de águas residuárias**. 2. ed. Belo Horizonte: Ed. UFMG, 1996. v. 2, 243 p.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Plant physiology**. Reedwood: Benjamim; Cummings, 1991. 565 p.

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

THORÉN, A. K. Urea transformation of wetland microbial communities. **Microbial Ecology**, New York, v. 53, p. 221-232, 2007.

TROTTER, E. A.; THOMSON, B.; COLEMAN, R. **Evaluation of a subsurface flow wetland processing sewage from the Sevilleta LTER field station**. Las Cruces: New Mexico Water Resources Research Institute, 1994. 52 p. (WRRRI Report, 287).

UMBRASAITTE, J. et al. 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.

VALENTIM, M. A. A. **Desempenho de leitos cultivados (“Constructed Wetland”) para tratamento de esgoto: contribuições para concepção e operação**. 2003. 233 p. Tese (Doutorado em Água e Solos)-Faculdade de Engenharia Agrícola, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2003.

WANG, C. et al. Short term succession of artificially restored submerged macrophytes and their impact on the sediment microbial community. **Ecological Engineering**, New York, v. 103, p. 50-58, 2017.

WATSON, J. T. et al. Performance expectations and loading rates for constructed wetlands. In: HAMMER, D. A. et al. (Ed.). **Constructed wetlands for wastewater treatment: municipal, industrial and agricultural**. Michigan: Lewis, 1989. chap. 27, p. 319-352.

XIONG, B. H.; HOU, H. B.; ZHONG, Y. The effect of water depth on seedling emergence and early growth of *Vallisneria natans* in a eutrophic lake with reduced transparency. **Journal of Freshwater Ecology**, Copenhagen, v. 20, p. 123-127, 2005.

SEGUNDA PARTE

Artigo formatado conforme as normas da revista Aquatic botany.

Phosphorus uptake and root anatomy of *Typha domingensis* Pers. grown under different phosphate levels

Juliana Costa Bueno Santos^a, Evaristo Mauro de Castro^a, Vinícius Politi Duarte^a,
Marcio Paulo Pereira^a, Felipe Fogaroli Corrêa^a, Fabricio José Pereira^{b*}.

^aUniversidade Federal de Lavras, Departamento de Biologia,
Campus Universitário, CEP 37200-000, Lavras - MG, Brasil.

^bUniversidade Federal de Alfenas, Instituto de Ciências da Natureza,
Rua Gabriel Monteiro da Silva, nº 700, Centro, Alfenas-MG, CEP: 37130-001,
Brasil

*Corresponding author: fabricio.pereira@unifal-mg.edu.br Phone: +55 35 3701-9685

Conflicts of interest: none

ABSTRACT

Invasive and uncontrolled macrophyte growth is related to wetland eutrophication mainly with phosphorus causing problems to biodiversity and human use of these environments. The objective of this work was to evaluate the phosphorus effects on root growth and anatomical traits related to the uptake of this nutrient on the worldwide spread macrophyte *Typha domingensis*. Plants were grown for 60 days in nutrient solution containing different phosphorus levels: 0, 0.2, 0.4, 0.6 and 0.8 mM. At the end of the experiment the root length, P root content, the anatomy of the maturation zone and the root tip were evaluated. The experimental design was completely randomized with five treatments and six replicates. The root phosphorus uptake increased proportionally to its levels on the nutrient solution showing 7 g Kg⁻¹ at the 0.8

mM treatment. The root length was reduced by higher phosphorus levels and all treatments showed increased root length from 30 to 60 days. Phosphorus promoted larger proportion of the root cap whereas reduced the procambium proportion on the root tip. In addition, the 0.2 and 0.8 mM treatments improved the ground meristem proportion. Higher phosphorus levels reduced the xylem vessel diameter and proportion on the vascular cylinder whereas increased the phloem proportion. Endodermis and exodermis were reduced by higher phosphorus levels. Root cortical aerenchyma was reduced by both the absence and 0.6 and 0.8 mM phosphorus. Therefore, phosphorus uptake on *T. domingensis* roots is favored by reduced apoplastic barriers but higher levels of the nutrient cause limited root growth and tissue development.

Keywords: Cattail, Root meristems, Eutrophication, Macrophyte growth.

1 INTRODUCTION

Wetland eutrophication is a worldwide problem which arises from uncontrolled deposition of nutrients on the environment; affecting both the soil and plant communities (Zamparas and Zacharias, 2014). Eutrophication is highly enhanced by agriculture and other human activities (Johnson and Rejmánková, 2005). Phosphorus is one of the main causes of environment eutrophication. A wide range of concentrations is found on the literature on classifying the phosphorus levels on the environment starting from those considered eutrophic with 0.2 mM (White et al., 2000) to hypetrophic ones showing 0.999 mM of the nutrient (Steinbachová-Vojtísková et al., 2006).

Uncontrolled population growth is often reported for macrophytes under phosphorus eutrophication (Zamparas and Zacharias, 2014). This effect is often reported for *T. domingensis* Pers. (Miao et al., 2000; Li et al., 2010; Macek et al., 2010). This species causes problems for the communities under high phosphorus levels by limiting the growth of other native species (Li et al., 2009; Macek et

al., 2010). However, the growth of *T. domingensis* under phosphorus eutrophication still brings questions as these plants may remain irresponsible to this nutrient (Escutia-Lara et al., 2009; 2010). In addition, the growth of *Typha* species may be related to endogenous factors attached to different populations (Corrêa et al., 2015). Likewise, phosphorus limitation or excess both promoted limitation to *T. domingensis* growth and photosynthesis (Santos et al., 2015) and for the leaf meristems activities (Corrêa et al., 2017a). In despite of several works regarding on phosphorus effects on *T. domingensis* growth, very little is known by its phosphorus uptake dynamics although these plants have potential to be used for the removal of excess phosphorus from water (Di Luca et al., 2015). Thus, the phosphorus effects on *T. domingensis* growth need more information regarding on the nutrient uptake and the plant demand for the element.

Roots are the first plant organs to face soil and water changes on nutrient availability. The root anatomy is related to plant capacity to uptake nutrients and pollutants (Ribeiro et al., 2015). *T. domingensis* may change its root anatomy in response of population density (Corrêa et al., 2017b), however, no information is available about the phosphorus effects on the root anatomy of this species.

We hypothesize that: a) *T. domingensis* that has high capacity to uptake phosphorus whereas its demand for this essential nutrient is low. b) the root anatomy of *T. domingensis* hows traits which are related to enhance nutrient uptake. c) the response of *T. domingensis* roots can be either positive or negative depending on the concentration of phosphorus. Therefore, the objective of this work was to evaluate the root growth and anatomy of *T. domingensis* exposed to different phosphorus levels.

2 EXPERIMENTAL

2.1 Plant materials and experimental design

T. domingensis plants were collected in southeastern region of Brazil in Alfenas, Minas Gerais State, 21°25'44"S, 45°56'49"W, from natural wetlands. Plants sampled in environment comprised of rhizomes (23 cm length and 2.5 cm of diameter) and about eight leaves. The plants were grown in a greenhouse in a nutrient solution (Hoagland and Arnon, 1940) at 40% ionic strength for 60 days to obtain acclimatized clone plants.

The 60 days-old clone plants were standardized according to size (rhizomes showing about 15 cm length) and number of leaves (about six leaves), all plants were at good phytosanity condition and at vegetative stage. Plants were placed in polypropylene vases (38×53×8 cm) containing 4 L of modified nutrient solution at 20% ionic strength with increasing P levels (0.0, 0.2, 0.4, 0.6 and 0.8 mM) as proposed by Santos et al. (2015). The experiment was carried out under these conditions for 60 days and nutrient solution was replenished in 15 days intervals, nutrient levels was monitored with handheld conductivimeter (Mettler–Toledo, Greifensee, Switzerland). The nutrient solution comprised from concentrations described by Hoagland and Arnon (1940) using the following salts: $\text{NH}_4\text{H}_2\text{PO}_4$, $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, $\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$, KNO_3 , K_2SO_4 , $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, H_2BO_3 , $\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$, $\text{H}_2\text{MoO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$.

The experimental design was completely randomized with five treatments and six replicates and with one plant for each replicate.

2.2 Phosphorus measurements

At the end of the experiment (passed 60 days from the beginning), the P content in roots was measured. Roots were dried at 45 °C for 48 h. Dry mass (500 mg) was triturated in small particles and further digested in 10 mL of HNO_3 for 30 min at 150 °C in a block digestion system. Subsequently, 1.0 mL of

HClO₄ was added, and the temperature was elevated to 210 °C for 20 min. The digested material was diluted to a volume 25 mL with distilled water, and the P concentration was determined with an atomic absorption spectrometer (Sarruge and Haag, 1974).

2.3 Anatomical evaluation and root growth

For the anatomical analysis, fragments of roots (20 mm from the root tip) were fixed in a solution of formaldehyde, acetic acid and 70% ethanol (F.A.A. 70) for 72 h and then stored in 70% ethanol until further analysis (Johansen, 1940). Sections were subjected to increasing ethanol concentrations (70%, 90% and 100%) for 2-h intervals. The samples were embedded in historesin according to the manufacturer's instruction (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). Sections (8µm thick) were obtained using a semi-automated rotary microtome Yidi YD-335 (JinhuaYidi Medical Appliance CO., LTD, Zhejiang, China). The slides were photographed using a trinocular microscope attached to an image capture system CX31 (Olympus, Tokyo, Japan). For each replicate, we evaluated five sections and five fields for each section. UTHSCSA-Imagetool software was used for image analysis. We measured the following parameters: exodermis thickness, diameter of xylem vessel elements, the proportion of xylem in the vascular cylinder, the proportion of phloem xylem in the vascular cylinder, aerenchyma area and gray level in endodermis cell walls, the proportion of protodermis, the proportion of procambium, the proportion of ground meristem and the proportion of root cap on the root apex.

The roots were chosen randomly and the root length was measured 30 and 60 days passed the beginning of the experiment by measuring five roots per replication with a digital caliper. Data was averaged to one replicate.

2.4 Statistical analysis

Statistical analyses were performed using the SISVAR 5.0 software (Ferreira 2011). Prior to parametric analysis, data were tested for a normal distribution using the Shapiro–Wilk test. Further, data were subjected to analysis of variance and means compared by the Scott–Knott test at 5% probability.

3 RESULTS

The phosphorus uptake on the roots of *T. domingensis* increased with increasing P content on the nutrient solution (Fig. 1). The root growth was higher on the treatment with no phosphorus, reducing by 45.68% on plants under 0.2 and 0.4 mM of phosphorus and by 60.42% under 0.6 and 0.8 mM of phosphorus (Table 1). In despite, all treatments showed root length from 30 to 60 days under effect of the treatments (Table 1). No interaction between time and phosphorus levels were found for the level of significance proposed ($P < 0.05$) for the root growth.

The proportion of the meristems on the root tip was changed by phosphorus (Fig. 2). The root cap increased by a maximum of 59.7% under all phosphorus levels as compared to no phosphorus treatment (Table 2). In despite, the absence of phosphorus promoted the development of higher proportion of the procambium (Table 2). No effect was found for the proportion of the protodermis whereas the proportion of the ground meristem was higher under the 0.2 and 0.8 mM of phosphorus (Table 2).

The root anatomy of *T. domingensis* shows one layered epidermis containing very thin cuticle and no trichomes. The cortex is comprised of three parts: external cortex which shows three layers of parenchyma cells with thick walls and no intercellular spaces; the middle cortex that shows large aerenchyma chambers and parenchyma cells and the innermost part of the cortex shows two layers of parenchyma cells with no intercellular spaces and the one layered

endodermis with Casparian strips. The vascular cylinder shows two layers of pericycle and intercalary xylem and phloem vessels, the central part of the vascular cylinder is comprised of parenchymal pith. This overall structure was not changed by phosphorus but differences on the tissue traits were found (Fig. 3 and 5).

The exodermis thickness was reduced by increasing phosphorus levels (Fig. 4A). However, the aerenchyma proportion on the middle cortex was increased under 0.2 and 0.4 mM of phosphorus whereas it was reduced under higher levels of this nutrient (Fig. 3 and 4B). The endoderm cell wall was also changed by increased phosphorus levels showing low density as showed by the grey level analysis (Fig. 4C and 5). The diameter of the vessel elements was increased under 0.2 and 0.4 mM of phosphorus but was reduced at higher concentrations (Fig. 4D and 5). In despite, the xylem proportion on the vascular cylinder was reduced by phosphorus whereas it enhanced the proportion of the phloem (Fig. 3, 4E and 4F and 5).

4 DISCUSSION

The root responses to phosphorus concentrations found in this work are important to give insight on the *T. domingensis* growth under phosphorus eutrophication. Uncontrolled growth resulting from increased phosphorus availability on the environment is often reported for *T. domingensis* (Miao et al., 2000; Li et al., 2010; Macek et al., 2010). This response is related to increased photosynthesis promoted by phosphorus (Webb and Zhang, 2013). In addition, the higher photosynthetic activity is related to thicker palisade parenchyma (Santos et al., 2015) which is enhanced by an effect previously induced by meristems under optimal phosphorus levels (Corrêa et al., 2017a). In despite, this nutrient has may cause no effect on these plants (Escutia-Lara et al. 2009; 2010) and both poor-phosphorus or hypertrophic conditions may cause

limitation to photosynthesis (Santos et al., 2015) or meristem activity (Corrêa et al., 2017a). However, the optimal phosphorus level for *T. domingensis* remains unclear as no information can be found on previous works detailing the plant demand for this nutrient. We showed that the phosphorus uptake by *T. domingensis* increased by higher phosphorus concentrations on the nutrient solution without limitation even at the highest level (0.8 mM) which is considered hypertrophic. This uncontrolled uptake may be related to excess phosphorus on plants, causing limitation to a number of plant metabolic processes. In fact, excess phosphorus is recently reported to mediate ethylene induced negative responses to plant growth (Shukla et al., 2017). The excess phosphorus negative responses are still very little investigated but it clearly raises questions on the eutrophication-stimulated *T. domingensis* growth. Our results and the consulted literature show that there is a limit to the enhanced growth promoted by phosphorus to *T. domingensis* growth and colonizing capacity which should be explored on further works.

Typha domingensis invests on root development under poor phosphorus condition to improve nutrient uptake. The changes in the root architecture in response to phosphorus are very little investigated (Strieder et al., 2017). There are plants which can enhance the root growth under phosphorus deficiency (Dissanayaka et al., 2017) whereas sensitive plants such as *Arabidopsis thaliana* shows reduced root growth under poor phosphorus condition (Strieder et al., 2017). Phosphorus is required by plants at high concentrations once it is an essential macronutrient as the element is part of key molecules such as DNA and RNA nucleotides as well as the process to provide energy to plant metabolism (Heuer et al., 2017).

These important roles of the nutrient on plant structure and metabolic processes are related to the enhanced root growth found under poor phosphorus conditions for *T. domingensis*. These plants show the ability to invest on the root

system trying to achieve parts of the soil with better nutritional condition. The mechanism of phosphorus signaling to stimulated root growth is still unclear whereas lower concentrations of the element showed to enhance meristem activity on leaves (Corrêa et al., 2017a) and similar responses may be present on the roots. In addition, *T. domingensis* seems to be interestingly tolerant to poor phosphorus condition once it can survive and maintain photosynthetic activity passed 60 days with no phosphorus on the nutrient solution (Santos et al., 2015). Our results and previous literature support the hypothesis that *T. domingensis* demand for phosphorus is not that high and P-hypertrophy may damage plant growth over it stimulation and the plant response to phosphorus is concentration-dependent.

The modifications on the root apex anatomy of *T. domingensis* support meristematic responses to modulate root growth depending on phosphorus concentration. The root cap is a protective structure which can develop higher capacity to produce mucilage to constrain metal penetration such as aluminum by its immobilization (Cai et al., 2013) preventing its uptake on the meristematic region where it may damage tissues. Likewise, this protective role of the root cap may explain its larger proportion under higher phosphorus levels. The reduced proportion of this structure on plants from the solution lacking phosphorus suggests responses to improve the nutrient uptake. Procambium is the primary meristem related to the development of vascular tissues (Zeng et al., 2016). Therefore, higher proportion of this tissue on the roots from plants growing under solution lacking phosphorus may be related to higher plant investment on vascular tissues. Another interesting result was the *T. domingensis* higher proportion of the ground meristem under low and high concentration of phosphorus. This meristem is related to the development of root cortex including the aerenchyma. The aerenchyma is a key tissue for the roots of *Typha* species as an aquatic macrophyte (Corrêa et al., 2017b).

The enhanced proportion of the ground meristem at 0.2 and 0.8 mM suggests similar responses from both poor and excess phosphorus levels to aerenchyma formation. This result is supported by the meristem analysis on the *T. domingensis* roots under low and high phosphorus concentrations (Corrêa et al., 2017a). Therefore, the root apex modifications on *T. domingensis* plants shows that phosphorus starvation may be related to higher plant investment on procambium and ground meristem to enhance nutrient transport and aerenchyma development whereas reduced root cap results optimize phosphorus uptake under.

The anatomical changes on the root mature tissues highlight the *T. domingensis* investment on vascular under poor-phosphorus condition and high permeability to this nutrient. The larger xylem vessel diameter is correlated to higher efficiency on water conductance on xylem (Sperry et al., 2008). *Typha domingensis* showed larger xylem vessels at lower phosphorus concentrations whereas it was reduced under 0.6 and 0.8 mM. The investment on xylem at lower phosphorus levels may be related to enhance the efficiency of xylem hydraulics favoring the transport of this nutrient to shoot. However, excess phosphorus reduced the xylem capacity as well as the proportion of this tissue on the vascular cylinder. This supports other data that excess phosphorus may be negative to this species due to its low demand (Santos et al., 2015; Corrêa et al., 2017b).

In addition, as both xylem and phloem develop after the procambium (Zeng et al., 2016) the lower investment on xylem promoted higher phloem development at higher phosphorus levels for *T. domingensis*. The root endodermis and exodermis are called apoplastic barriers for pollutants as a consequence of the deposition of suberin on cell walls which become hydrophobic (Ribeiro et al., 2015). The higher gray level of endodermis cell wall may indicate lower density and deposition of suberin or pectins favoring excess

phosphorus uptake. In addition, exodermis was strongly reduced at all concentrations of phosphorus. Therefore, the root of *T. domingensis* highly permeable to phosphorus letting plants to proportionally uptake this nutrient with its increasing levels on the nutrient solution. As a consequence of excess phosphorus uptake, lower aerenchyma development was found on plants at higher levels of the nutrient.

It is well known that aerenchyma development is stimulated at poor phosphorus conditions (Coelho et al., 2006; Vejchasarn et al., 2016) and excess phosphorus may limit the development of this tissue on some species. The root aerenchyma is a key tissue for *Typha* species in order to diffuse air and oxygen throughout the root (Corrêa et al., 2015). Thus, reduced aerenchyma development under excess phosphorus concentrations may limit several processes on *T. domingensis* metabolism and growth.

5 CONCLUSION

T. domingensis show high phosphorus uptake capacity due to root anatomical traits such as limited development of apoplastic barriers and xylem high vessel diameter. Poor phosphorus condition promotes root growth on *T. domingensis* which invest on vascular tissues to enhance root hydraulics. Excess phosphorus constrains the development of aerenchyma and xylem leading to limited plant development.

6 ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico [National Counsel of Technological and Scientific Development]), CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior [Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel]), and FAPEMIG (Fundação de Amparo à Pesquisa do

estado de Minas Gerais [Minas Gerais State Research Foundation]) for funding and research grants awarded to complete the present study.

7 REFERENCES

Cai, M., Wang, N., Xing, C., Wang, F., Wu, K., Du, X., 2016. Immobilization of aluminum with mucilage secreted by root cap and root border cells is related to aluminum resistance in *Glycine max* L. Environ. Sci. Pollut. Res. 20, 8924–8933.

Coelho, G.T.C., Souza, I.R.P., Carneiro, N.P., Schaffert, R.E., Brandão, R.A.L., Alves, V.M.C., Paiva, L.V., Carneiro, A.A., 2006. Aerenchyma formation in maize plants under phosphorus deficiency. Rev. Bras. Milho e Sorgo 5, 443-449.

Corrêa, F.F., Madail, R.H., Barbosa, S., Pereira, M.P., Castro, E.M., Soriano, A.C.T.G., Pereira, F.J., 2015. Anatomy and physiology of cattail as related to different population densities. Planta Daninha 33, 1-12.

Corrêa, F.F., Pereira, M.P., Madail, R.H., Santos, B.R., Barbosa, S., Castro, E.M., Pereira, F.J., 2017b. Anatomical traits related to stress in high density populations of *Typha angustifolia* L. (Typhaceae). Braz. J. Biol. 77, 52-59.

Corrêa, F.F., Pereira, M.P., Kloss, R.B., Castro, A.C.T.G., Pereira, F.J., 2017a. Leaf ontogeny and meristem activity of *Typhadomingensis* Pers. (Typhaceae) under different phosphate concentrations. Aquat. Bot. 136, 43–51.

Di Luca, G.A., Maine, M.A., Mufarrege, M.M., Hadad, H.R., Bonetto, C.A., 2015. Influence of *Typhadomingensis* in the removal of high P concentrations from water. Chemosphere 138, 405-411.

Dissanayaka, D.M.S.B., Maruyama, H., Nishida, S., Tawaraya, K., Wasaki, J., 2017. Landrace of japonica rice, Akamai exhibits enhanced root growth and efficient leaf phosphorus remobilization in response to limited phosphorus availability. *Plant Soil* 414, 327–338.

Escutia-Lara, Y., Gómez-Romero, M., Lindig-Cisneros, R., 2009. Nitrogen and phosphorus effect on *Typhadomingensis* Pers. rhizome growth in a matrix of *Schoenoplectus americanus* (Pers.) Volkart ex Schinz and Keller. *Aquat. Bot.* 90, 74-77.

Escutia-Lara, Y., Barrera, E., Cruz, Y.M., Lindig-Cisneros, R., 2010. Respuesta a la adición de nitrógeno y fósforo en el crecimiento de *Typhadomingensis* y *Schoenoplectus americanus*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87, 83-87.

Ferreira, D.F., 2011. Sisvar: a computer statistical analysis system. *Cienc. Agrotec.* 35, 1039-1042.

Heuer, S., Gaxiola, R., Schilling, R., Herrera-Estrella, L., López-Arredondo, D., Wissuwa, M., Delhaize, E., Rouached, H., 2017. Improving phosphorus use efficiency: a complex trait with emerging opportunities. *Plant J.* 90, 868–885.

Hoagland, D.R., Arnon, D.I., 1940. Crop production in artificial culture solutions and in soils with special reference to factors influencing yield absorption of inorganic nutrients. *Soil Sci.* 50, 463-483.

Johansen D.A., 1940. *Plant Microtechnique*. 2 ed. McGraw-Hill, New York.

Johnson, S., Rejmánková, E., 2005. Impacts of land use on nutrient distribution and vegetation composition of freshwater wetlands in Northern Belize. *Wetlands* 25, 89-100.

Li, S., Mendelssohn, I.A., Chen, H., Orem, W.H., 2009. Does sulphate enrichment promote the expansion of *Typhadomingensis* (cattail) in the Florida Everglades? *Freshwater Biol.* 54, 1909-1923.

Li, S., Lissner, J., Mendelssohn, I., Brix, H., Lorenzen, B., McKee, K.L., Miao, S., 2010. Nutrient and growth responses of cattail (*Typhadomingensis*) to redox intensity and phosphate availability. *Ann. Bot.* 105, 175–84.

Macek, P., Rejmánková, E., Lepš, J., 2010. Dynamics of *Typhadomingensis* spread in *Eleocharis* dominated oligotrophic tropical wetlands following nutrient enrichment. *Evol. Ecol.* 24, 1505–1519.

Miao, S., Newman, S., Sklar, F.H., 2000. Effects of habitat nutrients and seed sources on growth and expansion of *Typhadomingensis*. *Aquat. Bot.* 68, 297–311.

Ribeiro, E.S., Pereira, M.P., Castro, E.M., Baroni, G.R., Corrêa, F.F., Pereira, F.J., 2015. Relações da anatomia radicular na absorção, no acúmulo e na tolerância ao chumbo em *Echinodorus grandiflorus*. *Rev. Bras. de Engenharia Agrícola e Ambiental* 19, 605-612.

Santos, K.R., Pereira, M.P., Ferreira, A.C.G., Rodrigues, L.C.A., Castro, E.M., Corrêa, F.F., Pereira, F.J., 2015. *Typhadomingensis* Pers. Growth responses to

leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. *Aquat. Bot.* 122, 47-53.

Sarruge, J.R., Haag, H.P., 1974. *Análises químicas em plantas*. ESALQ, Piracicaba.

Shukla, D., Rinehart, C.A., Sahi, S.V., 2017. Comprehensive study of excess phosphate response reveals ethylene mediated signaling that negatively regulates plant growth and development. *Sci. Rep.* 7, 1-16.

Sperry, J.S., Meinzer, F.C., McCulloh, K.A., 2008. Safety and efficiency conflicts in hydraulic architecture: scaling from tissues to trees. *Plant, Cell Environ.* 31, 632–645.

Steinbachová-Vojtíšková, L., Tylová, E., Soukup, A., Nonická, H., Votrubová, O., Lipavská, H., Čížková, H., 2006. Influence of nutrient supply on growth carbohydrate, and nitrogen metabolic relations in *Typhaangustifolia*. *Environ. Exp. Bot.* 57, 246-257.

Strieder, M.L., Pinto, K.G., Bertoldi, C., Schneider, A. de B., Delatorre, C.A., 2017. Response of *Arabidopsis thaliana* root growth to phosphorus and its relation to media chemical composition. *Biol. Plantarum* 61, 587-594.

Vejchasarn, P., Lynch, J.P., Brown, K.M., 2016. Genetic Variability in Phosphorus Responses of rice root Phenotypes. *Rice* 9, 1-16.

Webb, J., Zhang, X., 2013. Organ-disparate allocation of plasticity in phosphorus response as and underlying mechanism for the sawgrass-to-cattail habitat shift in Florida Everglades wetlands. *Int. J. Plant Sci.* 174, 779-790.

White, J.S., Bayley, S.R., Curtis, P.J., 2000. Sediment storage of phosphorus in a northern prairie wetland receiving municipal and agro-industrial wastewater. *Ecol. Eng.* 14, 127-138.

Zamparas, M., Zacharias, I., 2014. Restoration of eutrophic freshwater by managing internal nutrient loads. *Sci. Total Environ.* 496, 551-562.

Zeng, M., Hu, B., Li, J., Zhang, G., Ruan, Y., Huang, H., Wang, H., Xu, L., 2016. Stem cell lineage in body layer specialization and vascular patterning of rice root and leaf. *Sci. Bull.* 61, 847–858.

Figure captions

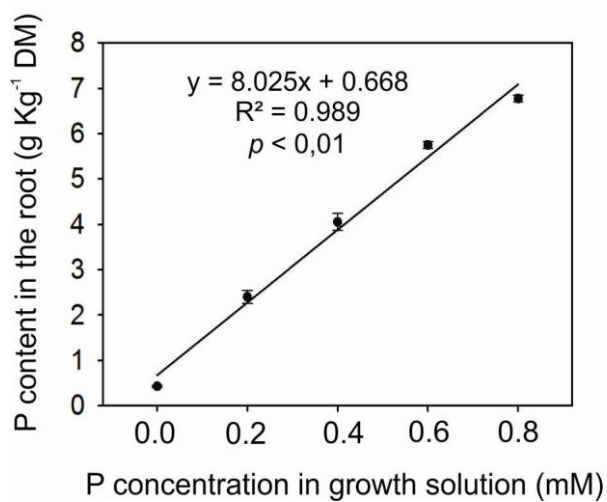


Figure 1. Phosphorus uptake by *T. domingensis* plants grown under different phosphorus levels on the nutrient solution. Bars= standard error.

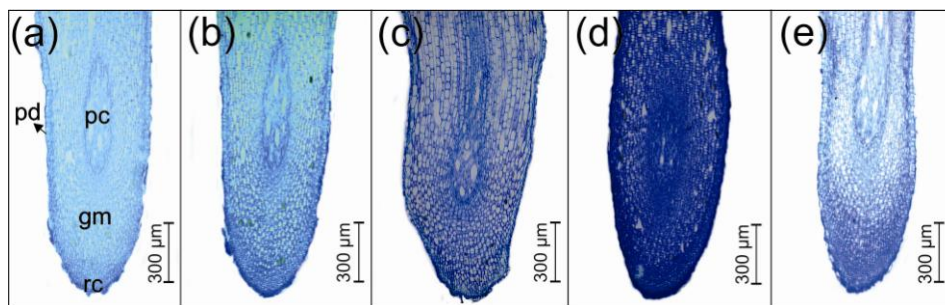


Figura 2. Longitudinal sections of *T. domingensis* root apex grown under different phosphorus levels on the nutrient solution. (a)= 0.0; (b) = 0.2; (c) = 0.4; (d) = 0.6; (e) = 0.8 mM of phosphorus. pd = protoderm, pc = procambium; gm = ground meristem, rc = root cap.

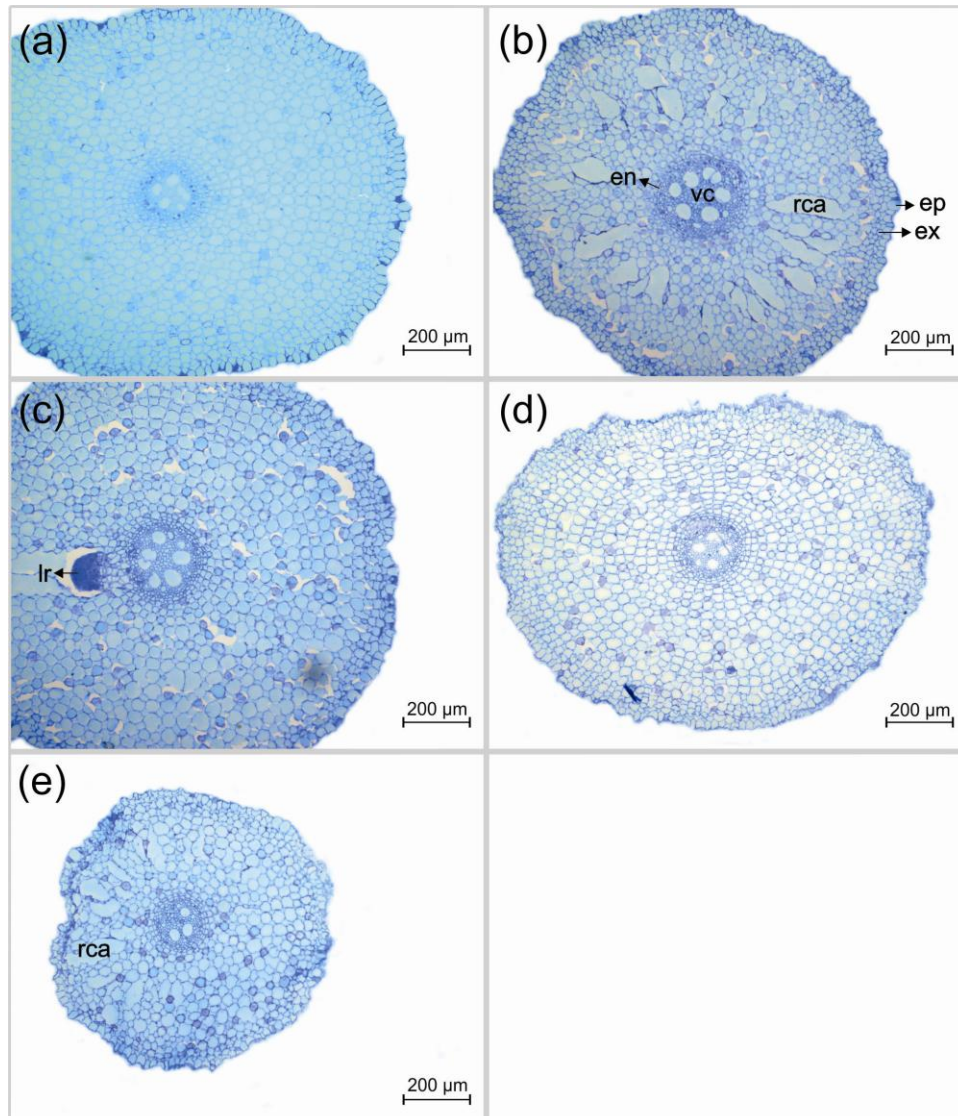


Figure 3. Root anatomical modifications of *T. domingensis* plants grown under different phosphorus levels on the nutrient solution. (a)= 0.0 ; (b) = 0.2; (c) = 0.4; (d) = 0.6; (e) = 0.8 mM of phosphorus. ep = epidermis, ex = exodermis, en = endodermis, rca = root cortical aerenchyma, vc = vascular cylinder, lr = lateral root.

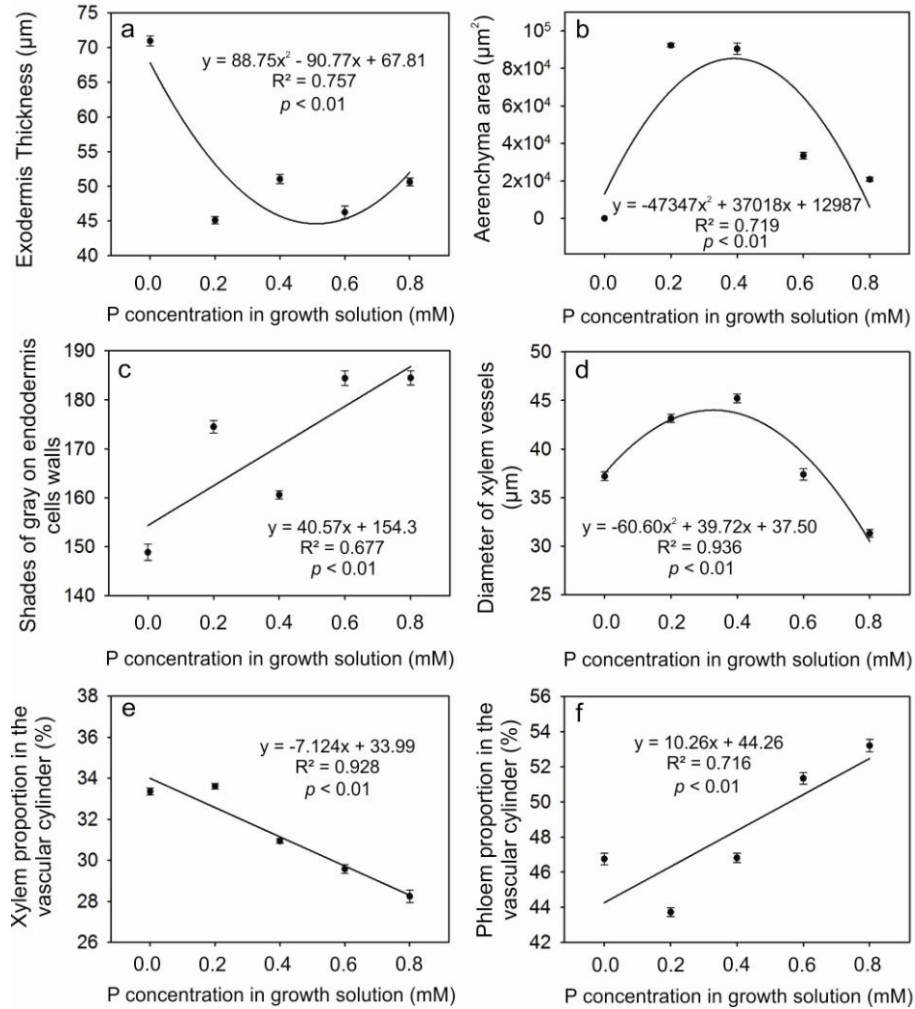


Figure 4. Micromorphometry of root tissues from *T. domingensis* plants grown under different phosphorus levels on the nutrient solution. Bars= standard deviation.

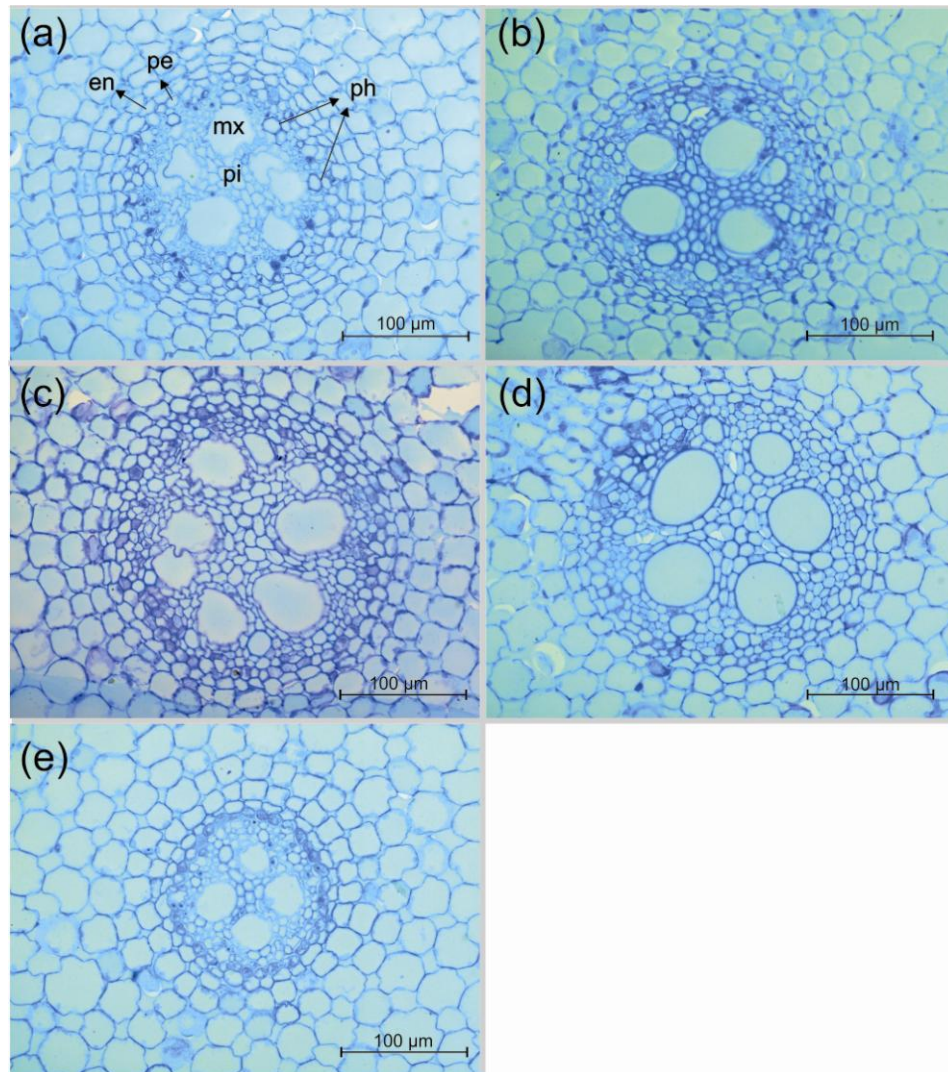


Figure 5. Stele anatomical modifications of *T. domingensis* plants grown under different phosphorus levels on the nutrient solution. (a)= 0.0; (b) = 0.2; (c) = 0.4; (d) = 0.6; (e) = 0.8 mM of phosphorus. en = endodermis, pe = pericycle, pi = pith, mx = metaxylem, ph = phloem.

Tables

Table 1. Root elongation of *T. domingensis* plants grown under different phosphorus levels. Data is shown as mean \pm standard deviation.

<i>Phosphorus concentration (mM)</i>					
	0	0.2	0.4	0.6	0.8
Root length (cm)	19.48 \pm 4.5a	10.88 \pm 1.8b	10.28 \pm 2.6b	7.30 \pm 0.6c	8.12 \pm 2.7c
<i>Root age (days)</i>					
	30		60		
Root length (cm)	10.13 \pm 3.8b		12.29 \pm 6.1a		

Means followed by the same letter in rows do not differ by the Scott-Knott test to $P < 0.05$.

Table 2. Anatomical traits of root meristems of *T. domingensis* grown under different phosphorus concentrations. Data is shown as mean \pm standard deviation.

<i>Phosphorus concentration (mM)</i>	<i>Root cap (%)</i>	<i>Procambium (%)</i>	<i>Protodermis (%)</i>	<i>Ground meristem (%)</i>
0	6.38 \pm 0.6 b	19.04 \pm 1.2 a	8.45 \pm 2.4 a	66.11 \pm 1.9 b
0.2	8.70 \pm 1.3 a	14.98 \pm 0.4 b	4.80 \pm 2.3 a	71.51 \pm 2.4 a
0.4	10.03 \pm 2.6 a	16.95 \pm 2.3 b	4.85 \pm 2.6 a	68.16 \pm 3.8 b
0.6	10.19 \pm 2.4 a	18.31 \pm 1.8 b	6.77 \pm 3.4 a	64.72 \pm 2.3 b
0.8	9.23 \pm 1.6 a	12.93 \pm 2.4 b	5.00 \pm 2.7 a	72.83 \pm 4.9 a

Means followed by the same letter in rows do not differ by the Scott-Knott test to $P < 0.05$.