



YASMINI DA CUNHA CRUZ

**CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS
FOLIARES E CRESCIMENTO DE *Typha domingensis* Pers.
SUBMETIDA À DIFERENTES DISPONIBILIDADES
HÍDRICAS**

**LAVRAS-MG
2017**

YASMINI DA CUNHA CRUZ

**CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS FOLIARES E
CRESCIMENTO DE *Typha domingensis* Pers. SUBMETIDA À DIFERENTES
DISPONIBILIDADES HÍDRICAS**

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

Prof. Dr. Fabrício José Pereira
Orientador
Prof. Dr. Evaristo Mauro de Castro
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).**

Cruz, Yasmini da Cunha.

Características anatômicas e fisiológicas foliares e crescimento de *Typha domingensis* Pers. submetida à diferentes disponibilidades hídricas / Yasmini da Cunha Cruz. - 2017.

40 p. : il.

Orientador(a): Fabrício José Pereira.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2017.

Bibliografia.

1. Macrófita. 2. Seca. 3. Fotossíntese. I. Pereira, Fabrício José. .
II. Título.

YASMINI DA CUNHA CRUZ

**CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS E FISIOLÓGICAS FOLIARES E
CRESCIMENTO DE *Typha domingensis* Pers. SUBMETIDA À DIFERENTES
DISPONIBILIDADES HÍDRICAS**

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

Aprovada em 21 de Fevereiro de 2017.

Dra. Marinês Ferreira Pires Lira UFLA

Dr. Marcelo Polo UNIFAL-MG

Prof. Dr. Fabrício José Pereira

Orientador

**LAVRAS-MG
2017**

À minha mãe Patrícia, meu maior exemplo de força e superação.

Ao meu pai Geraldo por todo carinho e apoio.

Às minhas irmãs Jordane e Tamara pela paciência e a ternura de sempre.

Aos meus sobrinhos Fábio e Paulo, razões de minha plena felicidade.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A Deus.

Aos meus pais, irmãs e sobrinhos, pela confiança, dedicação, apoio e amor incondicionais que permitiram minha caminhada até aqui. Por entenderem e perdoarem minha ausência nos bons momentos e, principalmente, nas dificuldades.

Ao Guilherme, meu maior incentivador, por estar sempre ao meu lado.

Ao meu orientador Fabrício, pela oportunidade, confiança e ensinamentos que tanto contribuíram com meu crescimento acadêmico e pessoal.

Ao Professor Evaristo, sempre solícito, pela confiança e ensinamentos.

Aos demais professores, técnicos, em especial ao Ítalo, e funcionários do Departamento de Biologia (DBI) pela aprendizagem e convivência diária.

Aos membros da banca por aceitarem o convite para participação na defesa deste trabalho. À coordenação do Núcleo de Estudos em Botânica Aplicada – NEBOT, pela oportunidade e experiência.

À Mariana, pela amizade, paciência, pelas conversas e conselhos valiosos, pelas boas risadas e por todos os momentos de descontração, e Rayssa pela amizade, convivência e bom humor que sempre foram fundamentais.

À Ana Livia pela amizade, cumplicidade e por me ouvir sempre.

Aos amigos da Botânica por todos os bons momentos compartilhados, as boas conversas e pela convivência diária, em especial: Bethânia, Ray, Éder, Alejandro, Márcio, Vinícius, Flávio e Luciana.

À Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica Aplicada pela oportunidade para realização do Mestrado.

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

Tudo, aliás, é a ponta de um mistério. Inclusive, os fatos. Ou a ausência deles. Duvida?

Quando nada acontece, há um milagre que não estamos vendo.

(João Guimarães Rosa em 'Primeiras Estórias – O Espelho', 1962)

RESUMO

Macrófitas aquáticas apresentam grande plasticidade denotando tolerância a uma diversidade condições do ambiente. Variações na disponibilidade de água em ecossistemas aquáticos naturais são condicionadas principalmente pelo clima. As mudanças climáticas tem produzido instabilidade no clima alterando a temperatura e os períodos de chuva, dessa forma, oferta de água em algumas regiões está cada vez menor resultando em períodos de seca. Nesse sentido, o presente estudo foi realizado com a finalidade de avaliar as características anatômicas e fisiológicas foliares em *Typha domingensis* que denotam tolerância à redução da disponibilidade hídrica. Clones aclimatizados de *T. domingensis* produzidos em casa de vegetação foram padronizados quanto ao tamanho e transferidos para vasos com 2,4L de vermiculita contendo solução nutritiva. Diferentes níveis saturação do substrato foram utilizados: alagado, 100%, 75%, 50% e 25% da capacidade de campo do substrato por 60 dias. Foram analisadas as características anatômicas foliares em microscopia de luz, trocas gasosas, teor de clorofila, potencial hídrico foliar e ao final do experimento o crescimento foi avaliado. Plantas submetidas ao alagamento e a 100% da capacidade campo apresentaram capacidade semelhante de produzir novas plantas, em 75% e 50% essa capacidade foi reduzida, entretanto houve crescimento populacional, e em 25% todos os indivíduos morreram. A altura das plantas e a área foliar foram proporcionalmente reduzidas com menores disponibilidades de água em comparação com as plantas alagadas. Do mesmo modo, a fotossíntese e a transpiração total, assim como o uso eficiente da água reduziram em tratamentos de maior restrição hídrica. O potencial hídrico foliar reduziu a 75% e 50% da capacidade de campo. A densidade estomática reduziu nas faces abaxial e adaxial em tratamentos com disponibilidade reduzida de água em relação às plantas alagadas. Enquanto, a espessura do parênquima paliádico reduziu na face abaxial apenas no tratamento com 50% da capacidade de campo. A redução da fotossíntese em plantas de *T. domingensis* está relacionada a diminuição da área foliar. *T. domingensis* é tolerante a redução de 50% de água no substrato, entretanto 25% é limitante a sua sobrevivência.

Palavras-chave: Taboa. Seca. Crescimento Populacional. Trocas Gasosas. Densidade Estomática.

ABSTRACT

Aquatic macrophytes show great plasticity denoting tolerance to a wide range of environmental conditions. Variations in the water availability on natural aquatic ecosystems are regulated by the climate. Climate changes changes the temperature and rain periods resulting in periods of drought. The present study was carried out to evaluate the anatomical and physiological leaf traits in *Typha domingensis* which are related to its responses to drought. Acclimated clones of *T. domingensis* were produced in greenhouse using 2.4 L pots with vermiculite and nutrient solution. Different water saturation levels were used as follows: waterlogged, 100%, 75%, 50%, and 25% of field capacity of the substrate. The leaf anatomy; gas exchange, chlorophyll content, and leaf water potential, and growth were evaluated at the end of the experiment. Plants submitted to waterlogging and 100% of the field capacity conditions showed similar capacity to produce new plants; in 75% and 50% conditions, this trait was reduced, but there was still a population growth. Under 25% of the field capacity conditions, all the individuals died. Plant height and leaf area were reduced by the lower water availability as compared to waterlogged plants. Likewise, photosynthesis and transpiration, as well as the water use efficiency, were reduced by drought. The leaf water potential was reduced at the 75% and 50% of the field capacity treatments. The stomatal density was reduced on the abaxial and adaxial leaf sides under drought conditions. However, the thickness of the palisade parenchyma was reduced only on the abaxial face on plants from the treatment with 50% of the field capacity. The reduction of photosynthesis in *T. domingensis* plants was related to the decreased leaf area. *T. domingensis* can overcome up to 50% of the substrate field capacity but suffers growth limitations; however, 25% of the field capacity limits its survival.

Keywords: Cattail. Drought. Population Growth. Gas exchange. Stomatal Density.

SUMÁRIO

PRIMEIRA PARTE	11
1 INTRODUÇÃO	11
2 REFERENCIAL TEÓRICO	13
2.1 Mudanças climáticas globais e a água	13
2.2 Estresse hídrico em plantas	14
2.3 Macrófitas	15
2.4 <i>Typha domingensis</i> Pers.	16
REFERÊNCIAS	19
SEGUNDA PARTE	23
ARTIGO 1.....	23

PRIMEIRA PARTE

1 INTRODUÇÃO

Nativa da América do Sul, *Typha domingensis* Pers. pertencente à família Typhaceae e apresenta propagação vegetativa formando grandes populações nas margens de corpos hídricos diversos (REITZ, 1984). A espécie é considerada uma bioindicadora da qualidade de ambientes aquáticos (HEGAZY; ABDEL-GHANI; EL-CHAGHABY, 2011). Nesses locais *T. domingensis* representa uma fonte de alimento e abrigo para a fauna presente (SILVEIRA et al., 2012).

A maioria dos estudos envolvendo *T. domingensis* está relacionada ao crescimento descontrolado, fatores nutricionais e manejo da espécie. Corrêa et al. (2015) avaliando o efeito da densidade populacional na anatomia e fisiologia de *T. angustifolia* L. relataram que populações muito adensadas apresentam maior capacidade de crescimento, em função da redução nas barreiras apoplásticas, conferindo eficiência na absorção de nutrientes. Entretanto, o estresse em altas densidades populacionais condiciona o desenvolvimento de características anatômicas menos funcionais para o ambiente aquático (CORRÊA et al., 2016). Limitações nutricionais influenciam negativamente o desenvolvimento da espécie, por isso o crescimento descontrolado de *T. domingensis* vem sendo atribuído ao enriquecimento com fósforo no ambiente (LI et al., 2010). Santos et al. (2015) e Miao, Newman e Sklar (2000) relataram que eutrofização com fósforo aumenta a fotossíntese e o crescimento de *T. domingensis*. A espécie apresenta também função importante na remoção de diversos poluentes, incluindo metais pesados, em ambientes impactados sendo comumente utilizada com esta finalidade (CHEN; VAUGHAN, 2014).

A disponibilidade hídrica representa o fator ambiental cujos efeitos são mais estudados em relação ao crescimento e sobrevivência das plantas, sendo diretamente afetada por mudanças climáticas (SOUZA et al., 2013). Em reservatórios naturais a disponibilidade de água é extremamente variável ao longo do ano afetando as espécies presentes (ESTEVES, 2011) e limitando a disponibilidade de recursos essenciais a sobrevivência das plantas (DEEGAN; WHITE; GANF, 2007). A amplitude de variação da disponibilidade de água é determinada pelo clima, que condiciona períodos incertos e irregulares de chuva tornando a oferta de água cada vez menor e produzindo grandes secas como em 2004-2006 no Sul e Sudeste do Brasil (MARENGO, 2007).

T. domingensis tolera grandes amplitudes de variação no nível de água não apresentando limitações com até 1,5 m de alagamento (SORRELL; HAWES, 2010). Chen, Zamorano e Ivanoff (2013) relataram alta densidade populacional, redução na ocorrência de florescimento e do crescimento quando *T. domingensis* é exposta à grandes profundidades de inundação. Miao e Zou (2012) observaram que plantas de *T. domingensis* quando alagadas investem no aumento da parte aérea como estratégia para aumentar a captação de luz. Chen e Vaughan (2014) avaliando o efeito da inundação no crescimento da espécie relataram uma redução na densidade e alongamento de brotos afetando negativamente sua propagação.

Considerando que está bem estabelecido que o alagamento e fatores nutricionais possuem relação direta com o crescimento descontrolado de populações naturais de *T. domingensis*, a literatura dispõe de um vasto acervo relatando as respostas da espécie a essas condições, além de estratégias de manejo ao crescimento descontrolado visando a conservação dos reservatórios naturais. Por outro lado, em função das mudanças climáticas a disponibilidade hídrica em reservatórios naturais está cada vez menor, assim como os eventos de alagamento, submetendo as macrófitas a longos períodos de seca, tornando-se fundamental conhecer como essa condição afeta o crescimento e as populações naturais dessas espécies. Nesse sentido, o presente estudo foi realizado com a finalidade de avaliar alteração nas características anatômicas e fisiológicas foliares de *Typha domingensis* Pers. submetida à redução da disponibilidade hídrica.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Mudanças climáticas globais e a água

Mudanças no clima atribuídas ao aumento do aquecimento da terra têm afetado sistemas físicos e biológicos gerando anomalias climáticas que interferem diretamente no ciclo das chuvas e nas bacias hidrográficas, levando à períodos de estiagem prolongada ou inundações cada vez maiores (MARENGO, 2008). Estas mudanças podem trazer outras consequências como a desertificação, perda da biodiversidade florestal e aumento da incidência de patógenos (TUNDISI, 2008).

Os estudos sobre mudanças climáticas apontam que a precipitação é o elemento climático mais afetado com o aumento da temperatura global. A tendência geral é o aumento da evaporação da água superficial resultando no aumento da precipitação atmosférica em diferentes intensidades em cada região do planeta, contudo, muitos locais tendem a apresentar estações secas mais severas e estações úmidas maiores (CECÍLIO et al., 2010). Alterações na precipitação podem modificar o fluxo de rios, níveis de lagos e zonas úmidas (MELLO et al., 2008).

A umidade do solo representa um componente essencial para a manutenção do ciclo hidrológico e a umidade do solo é resultante do balanço entre a precipitação, evaporação, escoamento e drenagem (MELLO et al., 2008). O aumento da precipitação tende a aumentar a umidade do solo, entretanto altas temperaturas aumentam a taxa de evaporação reduzindo esta característica. A baixa umidade do solo representa um estresse às plantas e tem como consequência imediata a inibição da fotossíntese (CECÍLIO et al., 2010). Além disso, solos mais secos aumentam o impacto e a duração das ondas de calor prologando os efeitos da seca (BRABSON et al., 2005).

Grande parte da literatura disponível acerca dos efeitos das mudanças climáticas globais apresentam previsões com base em modelos interpretativos passivos de muitas discussões (GRANDIS; GODOI; BUCKERIDGE, 2010). As mudanças nos padrões de aquecimento, vento e precipitação serão intensas, culminando em eventos extremos do clima que afetam diretamente a duração e intensidade da estação seca e de alagamento (IPCC, 2007). O impacto das mudanças climáticas sobre as plantas será decorrente do efeito tríplice, que consiste no aumento do CO₂ atmosférico, da temperatura e do aumento ou diminuição da disponibilidade de água (GRANDIS; GODOI; BUCKERIDGE, 2010).

2.2 Estresse hídrico em plantas

O estresse pode ser caracterizado como uma condição adversa que inibe o funcionamento normal de sistemas biológicos (MAHAJAN; TUTEJA, 2005). Plantas submetidas ao estresse recebem uma série de sinais celulares que desencadeiam respostas que definem a sobrevivência e capacidade de adaptação da planta ao estresse (BENGOUGH et al., 2006).

Ambientes alagados apresentam redução da difusão de oxigênio levando à restrições metabólicas. Para atenuar os efeitos do alagamento, as plantas adaptadas à essa situação alteram comportamentos geneticamente definidos em resposta às condições adversas a (COLMER; VOESENEC, 2009). Essas respostas em algumas espécies incluem menor taxa de alongamento foliar, crescimento da parte aérea e taxa fotossintética em função da baixa condutância estomática (CAETANO; DIAS-FILHO, 2008).

Macrófitas aquáticas são plantas tolerantes ao alagamento e ao longo de sua evolução desenvolveram características adaptativas, como a formação de aerênquima que representa uma alternativa a baixa difusão de oxigênio em ambientes alagados e permite a flutuabilidade dessas espécies (ESTEVES, 2011). Macrófitas enraizadas quando alagadas em profundidades de até 1,5 m investem em biomassa foliar como estratégia para aumentar a parte aérea e a captação de luz (MIAO; ZOU, 2012). Contudo, em profundidades maiores, como consequência do alagamento da parte aérea, ocorre uma redução na fotossíntese e no crescimento (CHEN; ZAMORANO; IVANOFF, 2010).

O déficit hídrico é um evento que tem impacto negativo no crescimento e desenvolvimento de plantas. Ele está associado a fatores como a precipitação, a demanda evaporativa e a retenção de água no solo (FAROOQ et al., 2009). A redução da umidade do solo por períodos prolongados pode promover danos mesmo em espécies adaptadas à seca. Nessas condições, a planta reduz a abertura estomática gerando conservando água mas reduzindo a captação de CO₂ (MAHAJAN; TUTEJA, 2005). Algumas espécies quando submetidas ao estresse hídrico aumentam a densidade estomática e reduzem os diâmetros equatorial e polar dos estômatos permitindo maior eficiência no uso da água, ou seja, a planta assimila carbono para a fotossíntese e reduz a perda de água por transpiração (MELO et al., 2007).

A perda do turgor celular é a primeira resposta ao déficit hídrico, afetando diretamente o crescimento celular que é dependente da turgidez e promovendo redução do tamanho e número de folhas (DIAS, 2008). A redução da área de transpiração é outra estratégia ao

estresse hídrico que pode ser caracterizada por um rápido enrolamento das folhas, pela redução da área foliar e abscisão durante o período seco (PAIVA; OLIVEIRA, 2006). A redução no número de folhas diminui o consumo de energia e mais carboidratos são deslocados para as raízes (DIAS, 2008).

2.3 Macrófitas

Macrófitas aquáticas, plantas aquáticas ou hidrófitas são plantas que possuem partes vegetativas que realizam fotossíntese e crescem ativamente em condições permanente ou periodicamente submersas na água ou flutuantes na superfície (ESTEVES, 2011). Tundisi, Matsumura-Tundisi e Tundisi (2008) definem macrófitas aquáticas como organismos que ocupam de ambientes úmidos até ambientes saturados de água, incluindo organismos flutuantes de pequenas dimensões (1-5 mm) até grandes árvores. Essas plantas ocorrem em locais como brejos, lagos, rios, cachoeiras e ambientes salobros onde contribuam com a diversidade biológica, biomassa e produtividade (HENRY-SILVA; CAMARGO, 2003).

A grande plasticidade desses organismos garantiu a aquisição de características que permitiram a colonização e sobrevivência em locais considerados adversos para muitas espécies e a transição do ambiente terrestre para o aquático (LI et al., 2010). Macrófitas tiveram sua origem em ecossistemas terrestres e, ao longo de sua evolução, adquiriram adaptações que permitiram a colonização de ecossistemas aquáticos. O crescimento desses organismos varia em função da espécie e das características do ambiente como: a disponibilidade de nutrientes, nível de água, tipo de sedimento e potencial de colonização da espécie (LACOUL, FREEDMAN, 2006).

Alguns estudos revelam o papel funcional das macrófitas nos ecossistemas límnicos, promovendo um intercâmbio entre os ecossistemas aquático e terrestre. Macrófitas aquáticas submersas, enraizadas ou emergentes se destacam no cenário mundial em função de sua importância na remoção de uma variedade de poluentes orgânicos e inorgânicos (DIRH; SHARMILA; SARADHI, 2009). Macrófitas emersas em condições limitadas de nutrientes demonstram alta capacidade de competição e eficiência na absorção de nutrientes (LORENZEN et al., 2001).

Variações no nível da água em rios e reservatórios representam um fator limitante ao desenvolvimento de macrófitas e tanto as espécies emergentes quanto as submersas são fortemente afetadas por essa variação (ESTEVES, 2011). Em locais onde há grande flutuação

no nível de água a comunidade de macrófitas é mais diversa quando comparada com a comunidade de ambientes estáveis (LACOU; FREEDMAN, 2006).

Em períodos de intensa precipitação há um aumento no nível dos reservatórios restringindo a distribuição de algumas espécies que raramente serão capazes de se tornar dominantes no ambiente, favorecendo a ampla distribuição de outras espécies com alta capacidade de colonização e competição que passam a ser consideradas invasoras (PADIAL et al., 2009). Uma estratégia para o controle do crescimento de macrófitas é reduzir o nível de água nos reservatórios, entretanto essa é uma alternativa temporária, pois muitas espécies desenvolvem adaptações para superar a redução da disponibilidade hídrica (LACOU; FREEDMAN, 2006).

A ampla distribuição dessas espécies é atribuída à sua capacidade de reprodução clonal, altas taxas de dispersão e tolerância a variações do ambiente. Esses fatores são fortemente influenciados pelo clima que determina o desenvolvimento e limita a distribuição dessas espécies. A proliferação excessiva de macrófitas nos corpos hídricos afeta o uso da água em atividades importantes como: a irrigação, o abastecimento e a geração de energia (POMPÊO, 2008). Em função disso, muitos estudos com macrófitas avaliam a duração do período de inundação, bem como sua profundidade e periodicidade e a disponibilidade de nutrientes, que promovem variações na riqueza e composição dessas espécies (ROLON; MALTCHIK, 2006).

2.4 *Typha domingensis* Pers.

Nativa da América do Sul a espécie pertence à família Typhaceae que contém apenas o gênero *Typha* e 15 espécies de distribuição cosmopolita. No Brasil, *T. domingensis* é popularmente conhecida como taboa e exibe diversos sinônimos como erva-de-esteira, pau-de-lagoa, paineira-do-brejo e paina-de-flecha (REITZ, 1984). As espécies do gênero *Typha* são morfológicamente similares e crescem em climas frios, temperados e tropicais (ALMEIDA; OLIVEIRA; KLIEMANN, 2007). Os rizomas da espécie apresentam potencial nutricional semelhante ao do milho e da batata, em função disso *T. domingensis* é utilizada no forrageio animal, outras utilizações incluem o seu uso como fonte de matéria prima para a obtenção de celulose, e uso no artesanato (JAHAN et al., 2007).

T. domingensis é uma planta perene, herbácea, rizomatosa, aquática, que pode atingir até 3 m de altura e exibe propagação tanto por sementes quanto vegetativa. Forma agrupamentos densos nas margens de lagos, reservatórios, canais de drenagem e várzeas, onde

conferem abrigo para organismos diversos (ASAEDA et al., 2005). As espécies do gênero são dominantes na maioria dos ambientes aquáticos onde o nível da água costuma flutuar, colonizando áreas contaminadas por diversos tipos de resíduos industriais e atuando na absorção de metais pesados (HEGAZY; ABDEL-GHANI; EL-CHAGHABY, 2011).

T. domingensis apresenta folhas anfiestomáticas, epiderme delgada unisseriada, com três camadas de parênquima paliçádico e câmaras de aerênquima que ocupam a maior parte do mesofilo (BARROS, 2005). Os feixes vasculares são colaterais fechados com xilema e floema localizados entre o parênquima paliçádico das faces abaxial e adaxial (SANTOS et al., 2015). As células epidérmicas do rizoma são estreitas e com cutícula delgada, logo abaixo ocorrem poucas camadas de parênquima e há presença de um aerênquima radiado bem desenvolvido com câmaras irregulares ocupando maior parte do córtex, a região central do rizoma apresenta feixes colaterais e parênquima interfascicular, enquanto a endoderme é formada por células arredondas ou achatadas com presença de estrias de Caspary (BARROS, 2005).

Alguns fatores exercem influência no desenvolvimento de *T. domingensis*, dentre eles encontram-se: a nutrição, densidade populacional e períodos de alagamento (SANTOS et al., 2015; CORRÊA et al., 2015; GRANDIS; GODOI; BUCKERIDGE, 2010).. Variações na lâmina de água limitam a disponibilidade de oxigênio e nutrientes promovendo modificações na partição de biomassa na planta (DEEGAN; WHITE; GANF, 2007). A diminuição da disponibilidade de nutrientes reduz o crescimento da espécie associado a uma redução da alocação de biomassa para as folhas compensado por uma maior alocação nos rizomas (SANTOS et al., 2015). Em condições de restrição nutricional a planta investe na produção de raízes, sendo maiores e mais finas que apresentam maior eficiência na absorção de nutrientes (SIMUNEK; HOPMANS, 2009).

Plantas de *T. domingensis* são influenciadas pela profundidade de inundação e toleram grandes variações no nível de água, sobrevivendo em até 1,5 m de inundação, entretanto em profundidades maiores há uma redução do crescimento com restritas possibilidades de recuperação da planta quando a profundidade é reduzida (CHEN; ZAMORANO; IVANOFF, 2010). Plantas de *T. domingensis* alagadas apresentam rápido alongamento e aumento da biomassa na parte aérea investindo na produção de folhas a fim de aumentar a captação de luz e aumentando a possibilidade de sobrevivência (MIAO; ZOU, 2012). Entretanto, grandes inundações reduzem a capacidade de fixação e a incidência de florescimento (MONY et al., 2010), afetando negativamente a propagação da espécie (CHEN; VAUGHAN, 2014).

T. domingensis apresenta características que denotam tolerância a ambientes impactados, dentre elas está o crescimento vegetativo rápido, alta produção de biomassa e alelopatia, além disso, a espécie é capaz de modificar sua anatomia e desenvolver adaptações morfológicas e fisiológicas a uma variedade de perturbações ambientais, sendo considerada bioindicadora (MUFARREGE et al., 2011).

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, R. A.; OLIVEIRA, L. F. C.; KLIEMANN, H. J. Deformação em inflorescência de taboa (*Typha angustifolia* L.) submetida a esgoto sanitário. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, Goiânia, v. 37, n. 2, p. 125-129, 2007.
- ASADEA, T. et al. Latitudinal characteristics of below and above-ground biomass of *Typha*: a modelling approach. **Annals of Botany**, London, v. 96, n. 2, p. 299-312, 2005.
- BARROS, A.L. **Morfo-anatomia e teor de nutrientes em três espécies vegetais e cultivadas em sistemas "wetland construído"**. 2005. 70 p. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2005.
- BENGOUGH, A. G. et al. Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. **Journal of Experimental Botany**, v. 57, n. 2, p. 437-447, 2006.
- BRABSON, B. B. et al. Soil moisture and predicted spells of extreme temperatures in Britain **Journal of Geophysical Research: Atmospheres**, New York, v. 110, n. D5, p. 1-9, 2005.
- CASTRO, E. M.; PEREIRA, F. J.; PAIVA, R. **Histologia vegetal: estrutura e função de órgãos vegetativos**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2009. 234 p.
- CAETANO, L. P. S.; DIAS-FILHO, M. B. Responses of six *Brachiaria* spp. accessions to root zone flooding. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 37, n. 5, p. 795-801, 2008.
- CECÍLIO, R. A. et al. Mudanças climáticas globais associadas ao manejo de bacias hidrográficas e à gestão de recursos hídricos. In: CHICHORRO, J. F. et al. **Tópicos em Ciências Florestais**. Visconde do Rio Branco: Suprema, 2010. p. 399-425.
- COLMER, T. D.; VOESENEK, L. A. C. J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. **Functional Plant Biology**, v. 36, n. 8, p. 665-681, 2009.
- CORRÊA, F. F. et al. Anatomy and physiology of cattail as related to different population densities. **Planta daninha**, Viçosa, v. 33, n. 1, p. 1-12, 2015.
- CORRÊA, F. F. et al. Anatomical traits related to stress in high density populations of *Typha angustifolia* L. (Typhaceae). **Brazilian Journal of Biology**, São Paulo, 2016. In press.
- CHEN, H.; ZAMORANO, M. F.; IVANOFF, D. Effect of flooding depth on growth, biomass, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Typha domingensis*. **Wetlands**, Madison, v. 30, n. 5, p. 957-965, 2010.

CHEN, H.; ZAMORANO, M. F.; IVANOFF, D. Effects of deep flooding on nutrients and non-structural carbohydrates of mature *Typha domingensis* and its post-flooding recovery. **Ecological Engineering**, Oxford, v. 53, p. 267–274, 2013.

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

DEEGAN, B.M.; WHITE, S.D.; GANF, G.G. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 86, n. 4, p.309-315, 2007.

DIAS, L. B. **Água nas plantas**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2008. 53 p.

DHIR, B.; SHARMILA, P.; SARADHI, P. P. Potential of aquatic macrophytes for removing contaminants from the environment. **Critical Reviews in Environmental Science and Technology**, Boca Raton, v. 39, n. 9, p. 754-781, 2009.

ESTEVEZ, F. A. **Fundamentos de limnologia**. 4. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2011. 869 p.

FAROOQ, M. et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. **Sustainable agriculture**. Springer Netherlands, 2009. p. 153-188.

GEDNEY, N. et al. Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records. **Nature**, London, v. 439, n. 7078, p. 835-838, 2006.

GRANDIS, A.; GODOI, S.; BUCKERIDGE, M. S. Respostas fisiológicas de plantas amazônicas de regiões alagadas às mudanças climáticas globais. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 33, n. 1, p.1-12, 2010.

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

HENRY-SILVA, G. G.; CAMARGO, A. F. M. Avaliação sazonal da biomassa de macrófita aquática *Eichhornia azurea* em um rio de águas brancas da bacia hidrográfica do rio Itanhaém (litoral sul do estado de São Paulo, Brasil). **Hoehnea**, São Paulo, v. 30, p. 71-77, 2003.

IPCC. Climate change 2007: the physical science basis. **Agenda**, Geneva, v. 6, n. 7, p. 1-18, 2007.

JAHAN, M. S. et al. Pulping and papermaking properties of pati (*Typha*). **Industrial Crops and Products**, London, v. 26, n. 3, p. 259-264, 2007.

LACOU, P.; FREEDMAN, B. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. **Environmental Review**, Denver, v. 14, n. 2, p. 89-136, 2006.

LI, S. M. et al. Nutrient and growth responses of cattail (*Typha domingensis*) to redox intensity and phosphate availability. **Annals of Botany**, Amsterdam, v. 105, p. 175-184, 2010.

LORENZEN, B. et al. Growth, biomass allocation and nutrient use efficiency in *Cladium jamaicense* and *Typha domingensis* as affected by phosphorus and oxygen availability. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 70, n. 2, p. 117-133, 2001.

MAHAJAN, S.; TUTEJA, N. Cold, salinity and drought stresses: an overview. **Archives of biochemistry and biophysics**, v. 444, n. 2, p. 139-158, 2005.

MARENGO, J. A. **Mudanças climáticas globais e seus efeitos sobre a biodiversidade caracterização do clima atual e definição das alterações climáticas para o território brasileiro ao longo do século XXI**. 2. ed. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, 2007. 214p.

MARENGO, J. A. Água e mudanças climáticas. **Estudos Avançados**, São Paulo, v. 22, n. 63, p. 83-96, 2008.

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.

MIAO, S. L.; ZOU, C. B. Effects of inundation on growth and nutrient allocation of six major macrophytes in the Florida Everglades. **Ecological Engineering**, Oxford, v. 42, p. 10–18, 2012.

MELLO, E. L. et al. Efeito das mudanças climáticas na disponibilidade hídrica da bacia hidrográfica do Rio Paracatu. **Engenharia Agrícola**, Jaboticabal, v. 28, n. 4, p. 635-644, 2008.

MELO, H. D. et al. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, v. 34, n. 2, p. 145-153, 2007.

MONY, C. et al. Reproductive strategies may explain plant tolerance to inundation: a mesocosm experiment using six marsh species. **Aquatic botany**, Amsterdam, v. 92, n. 2, p. 99-104, 2010.

MUFARREGE, M. M. et al. Adaptability of *Typha domingensis* to high pH and salinity. **Ecotoxicology**, New York, v. 20, n. 2, p. 457-465, 2011.

- PADIAL, A. A. et al. T. The role of an extreme flood disturbance on macrophytes assemblages in a Neotropical floodplain. **Aquatic Sciences**, Basileia, v. 71, n. 4, p. 389-398, 2009.
- PAIVA, R.; OLIVEIRA, L.M. **Fisiologia e produção vegetal**. Lavras: Universidade Federal de Lavras, 2006. 104 p.
- POMPÊO, M. L. M. Monitoramento e manejo de macrófitas aquáticas. **Oecologia Brasiliensis**, Rio de Janeiro, v. 12, n. 3, p. 406-424, 2008.
- REITZ, R. **Tifáceas. Flora ilustrada catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1984. 16p.
- ROLON, A. S.; MALTCHIK, L. Environmental factors as predictors of aquatic macrophyte richness and composition in wetlands of southern Brazil. **Hydrobiologia**, Haia, v. 556, n. 1, p. 221-231, 2006.
- SANTOS, K. R. et al. *Typha domingensis* Pers. growth responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 122, p. 47-53, 2015.
- SILVEIRA, T.C.L. et al. Effect of *Typha domingensis* cutting: response of benthic macroinvertebrates and macrophyte regeneration. **Biota Neotropica**, São Paulo, v. 12, p. 122-130, 2012.
- SIMUNEK, J.; HOPMANS, J.W. Modeling compensated root water and nutrient uptake. **Ecological Modelling**, Amsterdam, v. 220, n. 4, p. 505-521, 2009.
- SORRELL, B. K.; HAWES, I. Convective gas flow development and the maximum depths achieved by helophyte vegetation in lakes. **Annals of Botany**, London, v. 105, n.1, p. 165-174, 2010.
- SOUZA, T. C. et al. Morphophysiology, morphoanatomy and grain yield under field conditions for two maize hybrids with contrasting response to drought stress. **Acta Physiologiae Plantarum**, Heidelberg, v. 35, p. 3201-3211, 2013.
- TUNDISI, J. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; TUNDISI, J. E. M. Reservoirs and human well being: new challenges for evaluating impacts and benefits in the neotropics. **Brazilian Journal of Biology**, São Paulo, v. 68, n. 4, p. 1133-1135. 2008.
- TUNDISI, J. G. Recursos hídricos no futuro: problemas e soluções. **Estudos Avançados**, São Paulo, v. 22, n. 63, p. 7-16, 2008.

SEGUNDA PARTE

ARTIGO 1

***Typha domingensis* Pres. growth as related to leaf physiological
and anatomical modifications under drought**

PERIÓDICO
Aquatic Botany

Abstract -

Typha domingensis is a species of remarkable ecological importance and can overcome several environmental conditions, however very little is known about its responses to drought conditions. Likewise, this work aimed to evaluate the drought effect on the growth, leaf anatomy, gas exchanges and water potential of *T. domingensis*. Plants were grown to obtain acclimatized clones which were transferred to pots containing vermiculite and different amounts of water as follows: waterlogged, field capacity, 75%, 50% and 25% of the field capacity. Plants were maintained on these conditions for 60 days. Plant and population growth were evaluated at the end of the experiment. Leaf fragments were sampled for anatomical analysis and slides were produced with usual plant microtechnique. Images were obtained with light microscopy and were evaluated with the UTHSCSA-Imagetool software. Gas exchange measurements were evaluated at 30 and 60 days passed the experiment installment. The leaf water potential was measured with a pressure pump. The data were submitted to one-way ANOVA and the means were compared with the Scott-Knott test. *T. domingensis* was able to overcome 50% reduction of the field capacity. Waterlogging or field capacity showed similar results for growth, water potential and net photosynthesis. However, severe drought strongly reduced plant growth. Nevertheless, the population growth was inhibited at 50% of field the capacity and 25% of field capacity limited plant survival. Drought reduced photosynthesis and other gas exchange parameters, leaf area and water potential. Leaves showed lower stomatal density and palisade parenchyma under severe drought. Therefore, *T. domingensis* can overcome mild drought stress; however, under severe drought the less functional leaves limit growth of these plants.

Keywords: Cattail. Water Availability. Photosynthesis. Stomatal Density. Water Potential.

1. Introduction

Plant species when submitted to drought show several mechanisms of tolerance relying upon a set of morphological, anatomical and physiological modifications (Fanti and Perez, 2003). The stomatal closure is the first response to drought; however, other responses include changes in the leaf thickness, leaf area and reduced transpiratory and photosynthetic rates (Vasellati et al., 2001). The majority of physiological changes results on growth reduction and modifications of the dry mass allocation pattern (Fanti and Perez, 2003).

T. domingensis Pers. (Typhaceae) is native from South America which plays important roles in aquatic ecosystems (Cervi et al., 2009). These plants show high growth capacity and colonize large areas leading to an invasive potential and difficult eradication (Hegazy et al., 2011). However, reduced growth is found on *T. domingensis* under increased flooding depth (Chen et al., 2010; Chen et al., 2013). Likewise, *T. domingensis* shows reduced growth under both high or low phosphorus levels which are related to its leaf anatomy and photosynthesis (Santos et al., 2015). Furthermore, the competition under high population densities promotes modifications on the leaf and root anatomy of *Typha* species (Corrêa et al., 2015). Therefore, this species responds to environmental conditions with modifications on its anatomy and physiology.

Wetlands can show fluctuations in the water level which modify the flooding depth, exposing the macrophyte populations to limited nutrient and oxygen conditions (Esteves, 2011). *T. domingensis* can overcome variations of the flooding depth up to 1.5 m, however, higher flooding levels reduce its growth potential (Chen et al., 2010). In addition, *T. domingensis* under shallow flooding shows higher population density and increased flooding depths reduce its growth, root biomass and photosynthesis (Chen et al., 2013). Thus, *T. domingensis* responds negatively to flooding levels, in despite, its responses to drought had never been investigated.

There is a current discussion worldwide about the climate changes perturbation on temperature and rain season reducing the water supply to environments resulting in increased drought events (Marengo, 2008); This effect was remarkable since 2011 to Brazilian southeast region. This climatic changes characterized by increased temperature and drought periods lead to a reduction of the water level in wetlands followed by an intense colonization of *T. domingensis* populations. We hypothesize that when submitted to drought the species presents anatomical and physiological modifications to overcome this condition and survive. Therefore, the objective of this work was to evaluate the drought effects on the growth of

Typha domingensis and how the photosynthesis, water potential and leaf anatomy are related to its survival under these conditions.

2. Experimental

2.1 Plant material and experimental design

T. domingensis plants (*Typha domingensis* Pers.) were collected from natural populations in wetlands located at the Federal University of Lavras, Lavras, State of Minas Gerais, Brazil (21°14'43"S, 45°59'59"W). The sampled plants were comprised of rhizomes (25 cm in length and 3 cm in diameter) roots and about ten leaves (1.5 m in length). The plants were washed with tap water and grown in a greenhouse with nutrient solution (Hoagland and Arnon, 1950) with 40% ionic strength for 60 days to obtain acclimatized clone plants

The acclimatized clones were standardized according to size (rhizomes 5 cm length), number of leaves (5 leaves approximately 20 cm tall) and transferred to 4 L pots, containing 2.4 L vermiculite. The vermiculite received different amounts of water. It was necessary to establish the vermiculite field capacity (FC) following this method: the FC was determined as the maximum volume of water held by 1 L of vermiculite when saturated, when the water content was sufficient to hold the maximum moisture but not produces a layer in the bottom of the pot. For the medium vermiculite used in this experiment the FC was determined as 430 mL of water per liter of vermiculite. The volume of nutrient solution added to vermiculite was controlled to obtain five water conditions as follows: waterlogged (higher than the field capacity producing a layer 5 cm above the vermiculite surface), field capacity (FC= 100%), 75%, 50% and 25% of the FC. The water lost by evapotranspiration, determined by the difference of mass of each pot, was replenished daily and the nutrient solution was replaced weekly. Plants were maintained in these conditions for 60 days. The experimental design was completely randomized with five treatments and seven replicates were the experimental plot consisted of one plant per replicate.

2.2 Growth analysis

The height of the plants, number of leaves and number of new plants produced were evaluated weekly for 60 days. At the end of the experiment, plants were sampled and separated into leaves, rhizome and roots. The fresh leaves were scanned and the images used to measure the

leaf area with the UTHSCSA-ImageTool software (The University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, USA). Further, leaves, rhizomes and roots were oven-dried at 60°C until constant mass and weighted in analytical scale (AY220, Shimadzu, Japan). The relative growth rate (RGR) and the leaf area ratio (LAR) were calculated according to Hunt et al. (2002) and the net assimilation rate (NAR) was calculated by the product of RGR by LAR (RGR*LAR). The allocation of biomass was calculated for each organ by dividing its dry mass by the whole plant dry mass and the results shown in percentage (Santos et al. 2015) as follows: allocation (%) = (DMO/DMP)*100, where: DMO = dry mass of the organ (leaves, rhizomes or roots) and DMP = plant dry mass).

2.3 Gas exchange evaluation

The gas exchanges were analyzed using an infrared gas analyzer (IRGA), model LI-6400XT (Li-COR Biosciences, Lincoln, Nebraska, EUA). Data sampling was performed passed 30 and 60 days from the start of the experiment in two full expanded leaves of one plant per replicate. The evaluation was performed from 8-10 am and the photosynthetic photon flux density was fixed at 1000 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ in the device chamber. The PPFD was chosen from previous light saturation tests to these plants avoiding photoinhibition or a lack of radiation (Santos et al., 2015). The following characteristics were evaluated: stomatal conductance (gs), transpiration (E) and net photosynthetic rates (Pn). The water use efficient (WUE) was calculated by the ratio between photosynthesis and transpiration (Pn / E). The whole plant photosynthesis was calculated by the product between photosynthetic rate and leaf area (Pn*Leaf area) and the whole plant transpiration by the product between transpiration rate and leaf area (E*Leaf area).

2.4 Water potential measurement

The leaf water potential (Ψ_w) was measured at the end of the experiment (60 days) with a pressure pump SEC-3115-P40G4V (Soilmoisture, Santa Barbara, USA). The measurements were performed at the first hour of the day, between 5 and 6 am., in one leaf of one plant per replicate.

2.5 Anatomical analysis

For the anatomical analysis, fragments of the median region of the first fully expanded leaf developed at experimental conditions were sampled and fixed in a solution of formaldehyde, acetic acid and 70% ethanol (F.A.A. 70) and further stored in 70% ethanol (Kraus and Arduin, 1997). Samples were obtained at 30 and 60 days from the beginning of the experiment of one plant by replicate. Paradermal leaf sections were obtained using steel blades on both the abaxial and adaxial surfaces, and stained with 1% aqueous safranin. Cross sections were obtained from the middle region of the leaf and stained with safrablau solution (1% safranin and 0.1% astra blue in a 7:3 ratio). The sections were clarified with 50% sodium hypochlorite and washed in distilled water twice for 10 min, stained and mounted on slides with 50% glycerol (Johansen, 1940). The slides were photographed using a light microscope Olympus CX31 (Olympus, Tokyo, Japan). Images were used to evaluate the leaf anatomical modifications. For each replicate, we evaluated five sections and five fields; however, data was averaged to one replicate. The UTHSCSA-ImageTool software (The University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, USA) was used for image analysis. The following anatomical traits were evaluated: the number of stomata, the number of epidermal cells, the stomatal length and width, the stomatal index (SI) and density (SD), the palisade parenchyma thickness in both adaxial and abaxial leaf sides and the aerenchyma percentage in area.

2.6 Statistical analysis

The experimental design was completely randomized with five treatments and seven replicates and the experimental plot was comprised of one plant for each replicate. All data obtained was averaged to one replicate. Data was submitted to one-way ANOVA and the means were compared by the Scott-Knott test at 5% of significance using the Sisvar statistical software (Ferreira, 2011).

3. Results

Plants submitted to waterlogging and the 100% of FC produced similar number of new plants (Figure 1). However, 75% and 50% of FC reduced both the number of new plants and

population growth (Figure 1). Likewise, 25% of FC promoted severe stress as all plants from this treatment died passed 15 days after the experiment was installed.

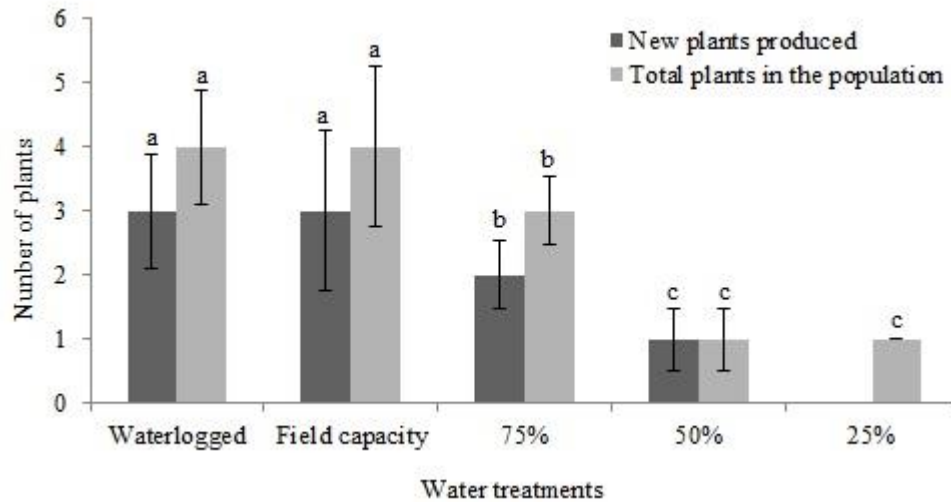


Fig.1. New plants produced and population growth of *T. domingensis* under different water availabilities. Means followed by the same letter within treatments do not differ by the Scott-Knott test ($P \leq 0.05$). Bars = standard error.

The plant height was reduced by drought and the tallest plants were found at the waterlogged treatment (Table 1). In plants grown at 100% and 75% of FC the height was 50% lower as compared to waterlogged ones and 50% and 25% of FC reduced this variable by 70% (Table 1). The biomass allocation to leaves was reduced under 50% and 25% of FC as compared to treatments with higher water availability. In addition, 75% and 50% of FC increased the biomass allocation to the rhizomes (Table 1). However, the biomass allocation to roots was reduced at 100%, 75% and 50% of FC. The leaf area, relative growth rate and net assimilation rate were proportionally reduced under lower water availabilities as compared to waterlogged plants (Table 1).

Table 1. Growth parameters of *T. domingensis* grown under different water availabilities. Data is shown as means \pm standard deviation.

Parameters	Waterlogged	Field capacity	75%	50%	25%
Plant height (cm)	144.14 \pm 19.24 a	75.46 \pm 15.57 b	60.43 \pm 4.38 c	47.79 \pm 1.70 d	43.79 \pm 5.05 d
Leaf biomass allocation (%)	54.97 \pm 12.29 a	58.18 \pm 10.20 a	56.44 \pm 3.42 a	41.84 \pm 12.21 b	44.16 \pm 11.89 b
Rhizome biomass allocation (%)	11.25 \pm 3.61 b	17.16 \pm 2.14 b	20.59 \pm 6.53 a	27.36 \pm 8.71 a	13.94 \pm 13.70 b
Root biomass allocation (%)	33.77 \pm 11.44 a	24.66 \pm 9.34 b	22.96 \pm 6.73 b	30.79 \pm 13.46 b	41.89 \pm 12.76 a
Leaf area (cm ² plant ⁻¹)	654.06 \pm 150.77 a	393.82 \pm 71.39 b	206.37 \pm 105.98 c	99.11 \pm 65.31 d	55.97 \pm 9.41 d
RGR (g day ⁻¹)	0.057 \pm 0.005 a	0.040 \pm 0.004 b	0.027 \pm 0.010 c	0.016 \pm 0.007 d	0.004 \pm 0.003 e
NAR (g cm ⁻² day ⁻¹)	1.41 \pm 0.30 a	1.13 \pm 0.18 b	0.73 \pm 0.29 c	0.43 \pm 0.26 d	0.13 \pm 0.09 e

RGR= relative growth rate; NAR= net assimilation rate. Means followed by same letters in rows do not differ by the Scott-Knott test ($P \leq 0.05$).

The chlorophyll content showed higher means in plants from 100% and 75% of FC (Table 2). The photosynthetic rate (P_n) showed the highest means for plants grown at 100% of FC and the lowest at drought treatments (Table 2). Interestingly, the whole plant photosynthesis was reduced at 100% FC as compared to waterlogged plants and lower water availabilities (75% and 50%) further reduced this parameter (Table 2). No significant modification was found for the transpiration (E) and stomatal conductance (g_s) (Table 2). However, reduced means were found for the whole plant transpiration of plants grown at 75% and 50% of FC (Table 2). The water use efficient (WUE) was higher on waterlogged plants as compared to plants grown at lower water availabilities (Table 2).

Table 2. Gas exchange parameters and chlorophyll content in *T. domingensis* plants under different water availabilities. Data is shown as means \pm standard deviation.

Variables	Waterlogged	Field capacity	75%	50%
Chlorophyll (SPAD)	33.77 \pm 6.26 b	42.43 \pm 4.63 a	40.74 \pm 5.12 a	34.92 \pm 12.17 b
Pn ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	13.52 \pm 4.87 b	15.94 \pm 2.38 a	11.00 \pm 5.94 c	9.48 \pm 7.81 c
Whole plant photosynthesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ s}^{-1}$)	0.91 \pm 0.38 a	0.63 \pm 0.12 b	0.22 \pm 0.13c	0.09 \pm 0.06 c
E ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	9.50 \pm 7.02 a	11.20 \pm 4.83 a	9.43 \pm 6.19 a	8.26 \pm 5.86 a
g_s ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	0.34 \pm 0.30 a	0.39 \pm 0.26 a	0.37 \pm 0.32 a	0.48 \pm 0.47 a
Whole plant transpiration ($\mu\text{mol H}_2\text{O s}^{-1}$)	0.66 \pm 0.49 a	0.44 \pm 0.09 a	0.19 \pm 0.14 b	0.08 \pm 0.05 b
Water use efficiency ($\mu\text{m CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}$)	2.45 \pm 1.75 a	1.64 \pm 0.59 b	1.04 \pm 2.05 b	0.96 \pm 0.40 b

Means followed by same letters in rows do not differ by Scott-Knott ($P \leq 0.05$).

T. domingensis grown at 100% of FC showed similar means as compared to waterlogged plants whereas this parameter decreased in plants submitted to 75% and 50% of FC (Table 3).

Table 3. Water potential of *T. domingensis* under different water availabilities. Data is shown as means \pm standard deviation.

Water treatment	Ψ_w (MPa)
Waterlogged	-0.67 \pm 0.28 a
Field capacity	-0.48 \pm 0.08 a
75%	-0.92 \pm 0.09 b
50%	-1.08 \pm 0.19 b

Means followed by same letters in column do not differ by Scott-Knott ($P \leq 0.05$).

The stomatal index (SI) of *T. domingensis* did not show significant differences between treatments on both leaf sides surfaces whereas the stomatal density (SD) reduced on both the abaxial and adaxial faces in plants grown under drought (Table 4). The ratio between the stomatal length and width (L/W) on both leaf sides was higher for plants grown under waterlogging and 100% of FC (Table 4).

Table 4. Stomatal index (SI), stomatal density (SD) and the ration between stomatal length and width (L/W) of *T. domingensis* plants under dfferent water availabilities. Data is shown as means \pm standard deviation.

Variables	Abaxial			Adaxial		
	SI(%)	SD (stomata mm ²)	L/W	SI(%)	SD (stomata mm ²)	L/W
Waterlogged	13.40 \pm 2.10 a	262 \pm 51.77 a	2.54 \pm 0.22 a	13.35 \pm 2.57 a	272 \pm 42.17 a	2.37 \pm 0.25 a
Field capacity	12.54 \pm 2.39 a	219 \pm 41.43b	2.43 \pm 0.22 a	12.79 \pm 2.69 a	213 \pm 47.97 b	2.23 \pm 0.22 a
75%	11.64 \pm 2.29 a	205 \pm 50.93 b	2.12 \pm 0.25 b	11.68 \pm 3.11 a	198 \pm 53.71 b	2.06 \pm 0.13 b
50%	11.62 \pm 3.50 a	170 \pm 89.69 b	2.21 \pm 0.26 b	11.17 \pm 5.05 a	171 \pm 96.15 b	2.05 \pm 0.18 b

Means followed by same letters in rows do not differ by Scott-Knott ($P \leq 0.05$).

The thickness of the palisade parenchyma was reduced only for plants under 50% of FC on the leaf abaxial side (Table 5). The aerenchyma proportion did not show significant differences among the treatments (Table 5).

Table 5. Palisade parenchyma thickness and aerenchyma proportion of *T. domingensis* leaves grown under different water availabilities. Data is shown as means \pm standard deviation.

Water treatments	Palisade parenchyma thickness		Aerenchyma proportion (%)
	Abaxial	Adaxial	
Waterlogged	93.40 \pm 9.61 a	90.22 \pm 6.36 a	46.0 \pm 0.12 a
Field capacity	95.01 \pm 7.80 a	93.15 \pm 5.67 a	40.0 \pm 0.08 a
75%	92.33 \pm 9.80 a	92.31 \pm 8.56 a	40.0 \pm 0.08 a
50%	82.40 \pm 16.0 b	91.41 \pm 9.87 a	39.0 \pm 0.10 a

Means followed by same letters in rows do not differ by Scott-Knott ($P \leq 0.05$).

4. Discussion

The *T. domingensis* growth as well as other macrophytes is influenced by the rate and depth of flooding events (Degan et al., 2007; Thomaz, 2002) and flooding depth may cause reduced growth on *T. domingensis* plants (Chen et al., 2010; Chen et al., 2013). However, no information is found on the previous works about the drought effects on *T. domingensis*. Interestingly, the present study showed that *T. domingensis* plants shows tolerance to mild drought levels.

Drought is a limiting factor for *T. domingensis* growth once at higher water availabilities increased in growth was found. However, *T. domingensis* plants survived at up to 50% reduction of FC showing tolerance to drought. In despite, results show that 25% of FC causes severe water limitation in such level that *T. domingensis* plants are unable to survive. According to Li et al. (2004) *Typha latifolia* plants continuously grow when waterlogged, however, when exposed to periodic drought reduced growth is found. In contrast, Chen et al. (2013) reported that *T. domingensis* subjected to long flooding periods shows lower growth which was related to decreased photosynthesis and biomass allocation to roots. The reduced leaf biomass at 50% and 25% of FC is a common energy and survival strategy for

macrophytes under higher water depths (Miao and Zou, 2012). The growth reduction is one of the most common responses to plants under drought (Vasellati et al., 2001). However, the survival of macrophytes at this condition is uncommon. *T. domingensis* shows interesting responses to drought which supports its tolerance to mild drought stress for relatively long periods (60 days).

The leaf area is an important trait on leaf adaptation to environment changes and is related to plant growth, light interception, photosynthetic efficiency and transpiration (Fialho et al., 2011). Reduced leaf area is one of the most common responses to drought due to the limitation of the area for transpiration (Clauw et al., 2015). The decrease of both the whole plant photosynthesis and transpiration at lower water availabilities is related to the smaller leaf area causing limitations to photosynthesis and growth whereas reducing the water loss. This response mechanism is found in drought-tolerant species and is important to *T. domingensis* to limit water loss under mild drought condition.

The chlorophyll content seems to be little related to photosynthesis limitations on *T. domingensis* under drought conditions. This result is supported by Li et al. (2004) whose showed little involvement of chlorophyll content on the photosynthetic rate for this species. Such results give insight that photosynthesis limitation in *T. domingensis* is related to different leaf traits. Machado et al. (2002) shows that reduced photosynthesis under water deficiency may be related to stomatal or mesophyll limitations. Dias and Marengo (2006) attributed the reduction of photosynthesis in plants submitted to drought mainly to stomatal limitations. In fact, reduced stomatal conductance is an adaptation of plants under water stress to reduce water loss through transpiration (Costa and Marengo, 2007). Likewise, Oliveira et al. (2002) studying peach palm plants under conditions of moderate drought showed reduced stomatal conductance, and transpiration and photosynthetic rates. Interestingly both the whole plant photosynthesis and transpiration of the *T. domingensis* also seems to be limited by the leaf area. However, by reducing the leaf area the total number of stomata on leaf surface is also reduced with remarkable effect on water loss.

When the transpiration is reduced, the water use efficiency (WUE) is expected to increase (Oliveira et al. 2002). However, *T. domingensis* showed reduced WUE under drought conditions which may be related to its typical behavior as a water macrophyte. This result shows that *T. domingensis* may not support too long drought periods but a shorter time followed by re-hydration, however, this may be further investigated.

The *T. domingensis* plants were able to maintain the leaf water potential at 100% of FC whereas stronger water limitation causes reduction of this variable. That capacity to maintain

leaf water potential shows that no real limitation was found for plants under 100% of FC as compared to the waterlogged ones. Reduced leaf water potential is a common response to drought even on tolerant species as shown by Deuner et al. (2011) for coffee plants. In addition, maize genotypes under drought showed reduced leaf water content, leaf area and dry mass production (Costa et al., 2008). Furthermore, according to Gonçalves et al. (2010) the drought condition can reduce the stomatal conductance in maize. This can lead to lower water content in leaves and reduced water potential and photosynthesis. However, the reduced leaf area contributed to maintain the water status and growth for *T. domingensis* under 100% of field capacity. In despite, under drought *T. domingensis* was unable to regulate its water loss suffering limitation. This shows that waterlogged and 100% of FC shows similar condition to maintain water status in *T. domingensis* plants.

The stomatal traits are very important to understand plant responses to drought and *T. domingensis* seems to loose stomatal efficiency under this condition. Some studies have shown that drought promotes increased stomatal density (Yang and Wang, 2001; Zhang et al., 2006) reducing water loss. However, under lower water availabilities *T. domingensis* reduced the stomatal density in both leaf surfaces. *T. domingensis* is unable to increase the stomatal density under drought due to its water macrophyte origin which shows a specific limitation of macrophytes. The lower number of stomata in *T. domingensis* leaves must remain opened for longer times, making it difficult to control transpiration.

The palisade parenchyma was reduced mainly in the leaf abaxial side of the plants from treatments with the lowest water availability. Drought-tolerant plants such as olive tree can increase palisade parenchyma thickness under water stress (Guerfel et al., 2009). The net photosynthesis is strongly related to palisade parenchyma in *T. domingensis* (Santos et al. 2015). This is related to biochemical factors such as the RuBisCo or photochemical reactions (Valladares and Pearcy, 1997). Therefore, the reduction of palisade parenchyma may also be related to lower photosynthetic rates for *T. domingensis* under drought condition.

Therefore, the aquatic macrophyte *Typha domingensis* can survive to drought up to 50% of the substrate field capacity. Severe drought (25% of the field capacity) limits *T. domingensis* survival. Water availabilities of 75% or 50% reduce plant growth related to lower photosynthesis and leaf area. The anatomical data show that *T. domingensis* leaves lacks the plasticity to modify tissues that can help overcome drought effects. Plants at 50% of the field capacity show limitation for the population growth.

5. References

- Cervi, A .C., Bona, C., Moço, M. C. C., Linsingen, L. 2009. Aquatic macrophytes of the municipality of General Carneiro, Paraná, Brazil. *Biota Neotropica*, 9, 215-222.
- Chen, H., Zamorano, M. F., Ivanoff, D. 2010. Effect of flooding depth on growth, biomass, photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Typha domingensis*. *Wetl.*, 30, 957-965.
- Chen, H., Zamorano, M. F., Ivanoff, D. 2013. Effects of deep flooding on nutrientes and non-structural carbohydrates of mature *Typha domingensis* and its post-flooding recovery. *Ecol. Eng.*, 53, 267-274.
- Corrêa, F. F., Madail, R. H., Barbosa, S., Pereira, M. P., Castro, E. M., Soriano, C. T. G., Pereira, F. J. 2015. Anatomy and physiology of cattail as related to different population densites. *Planta Daninha*, 33, 1-12.
- Clauw, P., Coppens, F., Beuf, K., Dhondt, S., Daele, T. V., Maleux, K., Storme, V., Clement, L., Gonzalez, N., Inzé, D. 2015. Leaf responses to mild drought stress in natural variants of *Arabidopsis*. *Plant physiol.*, 167, 800-816.
- Costa, G. F., Marenco, R. A. 2007. Photosynthesis, stomatal conductance and leaf water potential in crabwood (*Carapa guianensis*). *Acta Amazon.*, 37, 229-234.
- Costa, J. R., Pinho, J. L. N., Parry, M. M. 2008. Dry matter production of corn cultivars under different water stress levels. *Rev. Bras. de Eng. Agric. e Ambient.*, 12, 443-450.
- Deegan, B.M.; White, S.D.; Ganf, G.G. 2007. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. *Aquat. Bot.*, 86, 309-315.
- Deuner, S., Zanandrea, I., Silveira, N. M., Mesquita, A. C., Goulart, P. F. P., Alves, J. D. 2011. Stomatal behavior and components of the antioxidative system in coeffe plants under water stress. *Sci. Agric.*, 68, 77-85.
- Dias, D.P., Marenco, R.A. 2006. Photoinhibition of photosynthesis in *Minquartia guianensis* and *Swietenia macrophylla* inferred by monitoring the initial fluorescence. *Photosynth.*, 44, 235-240.
- Esteves, F. A. 2011. *Fundamento de limnologia*. Interciência, Rio de Janeiro.
- Fanti, S. C., Perez, S. C. J. G. A. 2003. Water stress and accelerated aging effects on the viability of osmoconditioned *Chorisia speciosa* seeds. *Pesqui. Agropecu. Bras.*, 38, 537-543.
- Ferreira, D. F. 2011. Sisvar: a computer statistical analysis system. *Cienc. Agrotec*, 35, 1039-1042.
- Fialho, G. S., Dalvi, L. P., Dalvi, N. B. C., Kuhlcamp, K. T., Effgen, E. M. 2011. prediction of the leaf area in zucchini fruit: a non destructive, exact, simple, fast and practical method. *Rev. Bras. Agropecu. Sustent.*, 1, 59-63.

- Gonçalves, E. R., Ferreira, V. M., Silva, J. V., Endres, L., Barbosa, T. P., Duarte, W. G. 2010. Gas exchange and chlorophyll a fluorescence of sugarcane varieties submitted to water stress. *Rev. Bras. de Eng. Agric. e Ambient.*, 14, 378-386.
- Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaibi, W., Zarrouk, M. 2009. Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Sci. Hortic.*, 119, 257-263.
- Hegazy, A. K., Abdel-Ghani, N. T., El-Chaghaby, G. 2011. A. Phytoremediation of industrial wastewater potentiality by *Typha domingensis*. *Int. J. of Environ. Sci. e Technol.*, 8, 639-648.
- Hoagland, D. R.; Arnon, D. I. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *Calif. Agric. Exp. Stn.*, 347, 1-39.
- Hunt, R., Causton, D. R., Shipley, B., Askewi, A. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *An. Bot.*, 90, 485-488.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc-Graw-Hill, New York.
- Kraus, J. E., Arduin, M. 1997. *Basic manual in methods in plant morphology*. EDUR, Seropédica.
- Li, S., Pezeshki, S. R., Goodwin, S. 2004. Effects of soil moisture regimes on photosynthesis and growth in cattail (*Typha latifolia*). *Acta Oecol.*, 25, 17-22.
- Marengo, J. A. 2008. Water and climate change. *Estud. Av.*, 22, 83-96.
- Machado, E. C., Medina, C. L., Gomes, M. M. A., Habermann, G. 2002. Seasonal variation of photosynthetic rates, stomatal conductance and leaf water potential in 'valencia' orange trees. *Sci. Agric.*, 59, 53-58.
- Miao, S. L.; Zou, C. B. 2012. Effects of inundation on growth and nutrient allocation of six major macrophytes in the Florida Everglades. *Ecol. Eng.*, 42, 10-18.
- Oliveira, M. A. J., Bovi, M. L. A., Machado, E. D., Gomes, M. M. A., Habermann, G., Rodrigues, J. D. 2002. Photosynthesis, stomatal conductance and transpiration in peach palm under water stress. *Sci. Agric.*, 59, 59-63.
- Santos, K. R., Pereira, M. P., Ferreira, A. C. G., Rodrigues, L. C. A., Castro, E. M., Corrêa, F. F., Pereira, F. J. 2015. *Typha domingensis* Pers. responses to leaf anatomy and photosynthesis as influenced by phosphorus. *Aquat. Bot.*, 122, 47-53.
- Thomaz, S. M. 2002. Ecological Factors Associated to Aquatic Macrophyte Colonization and Growth and Management Challenges. *Planta Daninha*, 20, 21-23.
- Valladares, F., Pearcy, R. W. 1997. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant, Cell & Env.*, 20, 25-36.

Vasellati, V., Oesterheld, M., Medan, D., Loreti, J. 2001. Effects of Flooding and Drought on the Anatomy of *Paspalum dilatatum*. *Ann. Bot.*, 88, 355-360.

Xu, Z., Zhou, G. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *J. of Exp. Bot.*, 59, 3317-3325.

Yang, H. M., Wang, G. X. 2001. Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO₂ enrichment. *Acta Phytoecol.*, 25, 312-316.

Zhang, Y. P., Wang, Z. M., Wu, Y. C., Zhang, X. 2006. Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes. *Acta Agron. Sin.*, 32, 70-75.