

**Plasticidade dos estômatos em folhas de *Ichthyothere terminalis* (Spreng) Blake
(Asteraceae) em diferentes estações do ano**

**Stomatal plasticity in leaves of *Ichthyothere terminalis* (Spreng) Blake (Asteraceae) at
different seasons**

**Plasticidad estomática en hojas de *Ichthyothere terminalis* (Spreng) Blake (Asteraceae)
en diferentes estaciones**

Recebido: 17/11/2020 | Revisado: 26/11/2020 | Aceito: 29/11/2020 | Publicado: 03/12/2020

Honório Vieira-Neto

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9156-3527>

Prefeitura Municipal de Curionópolis, Brasil

E-mail: honorio-neto@hotmail.com

Dayana Figueiredo Abdalla

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6639-950X>

Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia de Goiás, Brasil

E-mail: dayanaabdallabio@gmail.com

Moemy Gomes de Moraes

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2217-1199>

Universidade Federal de Goiás, Brasil

E-mail: moemy@ufg.br

Resumo

O Cerrado possui a flora diversificada que ocorre em diferentes fisionomias. Uma das características marcantes do bioma é a ocorrência de estações chuvosa e seca bem definidas. Durante a seca as plantas do Cerrado estão sujeitas à restrição de água. Os estômatos, que são estruturas epidérmicas responsáveis pelas trocas gasosas, são essenciais para a manutenção do estado hídrico das plantas. *Ichthyothere terminalis* (Spreng.) Blake é uma Asteraceae herbácea frequente nas formações abertas do Cerrado. A espécie possui sistema subterrâneo espessado, que contribui para persistência da planta no ambiente. No final da seca, ocorre a rebrota dos órgãos aéreos. O objetivo deste trabalho foi o de avaliar as dimensões dos estômatos em folhas de *Ichthyothere terminalis* em diferentes épocas do ano. Foram realizadas coletas em fisionomias abertas do Cerrado em períodos secos e chuvosos, nos quais as plantas estavam em diferentes fases fenológicas. As folhas foram coletadas, preservadas e

fixadas seguindo métodos usuais para análises anatômicas e histométricas. As epidermes foram destacadas e as medições e contagens foram feitas em microscópio de luz. As folhas de *Ichthyothere terminalis* são anfistomáticas, com maior densidade estomática na face abaxial. A densidade de estômatos na face abaxial foi maior na transição entre as estações seca e chuvosa. A área dos poros estomáticos foi maior no início da seca nas duas faces epidérmicas. A espécie mostrou capacidade de alterar os atributos dos estômatos em diferentes estações, e isso pode contribuir para sua ocorrência em habitats sujeitos à seca sazonal.

Palavras-chave: Cerrado; Densidade estomática; Sazonalidade climática; Seca.

Abstract

Cerrado has a diverse flora that occurs in different physiognomies. One of the striking features of the biome is the occurrence of well-defined rainy and dry seasons. During drought, Cerrado plants are subject to water restrictions. Stomata, which are epidermal structures responsible for gas exchanges, are essential for maintaining the plant water status. *Ichthyothere terminalis* (Spreng.) Blake is an herbaceous Asteraceae widespread in the open Cerrado physiognomies. The species has a thickened underground system, which contributes to the plant's persistence in the environment. At the end of the drought, the aerial organs resprout. The objective of this work was to evaluate the stomatal dimensions in leaves of *Ichthyothere terminalis* at different seasons. Collections were carried out in open Cerrado physiognomies in dry and rainy periods, in which the plants were in different phenological phases. The leaves were collected, preserved, and fixed following the usual methods for anatomical and histometric analysis. The epidermis was cleared, and measurements and counts were made under a light microscope. The leaves of *Ichthyothere terminalis* are amphistomatic, with higher stomatal density on the abaxial surface. The density of stomata on the abaxial surface was higher in the transition between dry and rainy seasons. The area of the stomatal pores was greater at the beginning of the drought on both epidermal surfaces. The species showed the ability to change the attributes of stomata in different seasons, and this can contribute to its occurrence in habitats subject to seasonal drought.

Keywords: Cerrado; Stomatal density; Climatic seasonality; Drought.

Resumen

El Cerrado tiene una flora diversa que se presenta en diferentes fisonomías. Una de las características más llamativas del bioma es la aparición de estaciones lluviosas y secas bien definidas. Durante la sequía, las plantas del Cerrado están sujetas a restricciones de agua. Los

estomas, que son estructuras epidérmicas responsables del intercambio de gases, son esenciales para mantener el estado hídrico de las plantas. *Ichthyothere terminalis* (Spreng.) Blake es una Asteraceae herbácea común en las formaciones abiertas del Cerrado. La especie tiene un sistema subterráneo engrosado, lo que contribuye a la persistencia de la planta en el medio ambiente. Al final de la sequía, los órganos aéreos vuelven a crecer. El objetivo de este trabajo fue evaluar las dimensiones de los estomas en hojas de *Ichthyothere terminalis* en diferentes épocas del año. Las recolecciones se realizaron en fisionomías abiertas del Cerrado en períodos secos y lluviosos, en los que las plantas se encontraban en diferentes fases fenológicas. Las hojas se recolectaron, conservaron y fijaron siguiendo los métodos habituales para el análisis anatómica e histométrica. Se descolló la epidermis y se realizaron mediciones y recuentos con un microscopio óptico. Las hojas de *Ichthyothere terminalis* son anfistomaticas, con mayor densidad estomática en la superficie abaxial. La densidad de los estomas en la superficie abaxial fue mayor en la transición entre las estaciones seca y lluviosa. El área de los poros estomáticos fue mayor al inicio de la sequía en ambas superficies epidérmicas. La especie mostró la capacidad de cambiar los atributos de los estomas en diferentes estaciones, y esto puede contribuir a su aparición en hábitats sujetos a sequía estacional.

Palabras clave: Cerrado; Densidad estomática; Estacionalidad climática; Sequía.

1. Introdução

O Cerrado possui flora diversificada que ocorre em diferentes fisionomias, que incluem desde formações campestres abertas até formações florestais. Outra característica importante do Cerrado é a sazonalidade climática, com duas estações bem definidas: verão úmido e inverno seco (Coutinho, 2002). Nos estratos herbáceo e arbustivo das fisionomias do Cerrado, Asteraceae se destaca como uma das principais famílias. No Brasil, essa família está representada por 278 gêneros e 2.013 espécies, distribuídas em todos os biomas, entretanto as formações campestres, como cerrado, campos rupestres e campos sulinos abrigam a maior diversidade (Roque, et al., 2017).

O gênero *Ichthyothere* Mart. pertencente à família Asteraceae tribo Millerieae Lindl., é amplamente distribuído no Brasil e suas espécies são disseminadas em ambientes abertas (Pereira, 2007). *Ichthyothere terminalis* (Spreng.) S.F. Blake é uma espécie herbácea encontrada nos domínios da Amazônia, Caatinga e Cerrado (Nakajima & Mondin, 2020). Esta espécie ocorre nas fisionomias campestres do Cerrado, que possuem solos ácidos, pobres em

nutrientes e matéria orgânica, ocorrência ocasional de afloramentos rochosos, limitação no suprimento de água especialmente nos períodos prolongados de seca e ocorrência frequente de fogo (Ribeiro & Walter, 1998; Abdalla, et al., 2016).

Em ambientes sazonais como em muitas fitofisionomias do Cerrado, o sucesso das espécies vegetais depende, dentre outros fatores, da capacidade em manter o balanço hídrico favorável durante o período de restrição hídrica (Franco, 2002). O período de seca impõe limitações para o desenvolvimento de muitas espécies vegetais, que, para sobreviverem nessas condições, apresentam diferentes adaptações morfoanatômicas, e assim a plasticidade fenotípica contribui para o ajuste das plantas às variações do ambiente (De Micco & Arone, 2012).

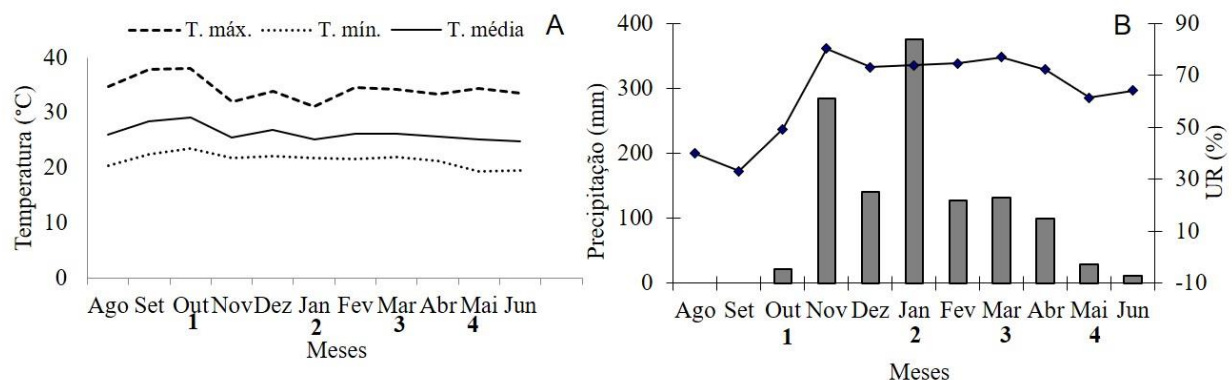
Os estômatos são estruturas epidérmicas, microscópicas, constituídas por um par de células-guarda que formam uma abertura ou o poro estomático. As células-guarda são envolvidas por células epidérmicas e este conjunto forma o aparelho ou complexo estomático (Evert, 2006). Quando as células-guarda estão túrgidas, o poro estomático está aberto e assim ocorrem simultaneamente a saída de vapor d'água e a entrada de dióxido de carbono (Pautov, et al., 2017). A densidade estomática associada ao tamanho do poro estomático são importantes determinantes da condutância estomática (Hetherington & Woodward, 2003; Rossatto et al., 2009; Pautov, et al., 2017). Devido à relação entre a saída de água e entrada de CO₂, o controle das trocas gasosas pelos estômatos está associado aos ciclos globais de carbono e água (Hetherington & Woodward, 2003).

Além da disponibilidade de água, outros fatores ambientais, como a qualidade e quantidade da luz e a disponibilidade CO₂, podem influenciar no tamanho e na densidade dos estômatos (Costa, et al., 2018; Dunn, et al., 2019), assim as plantas que crescem em ambientes marcados pela sazonalidade climática podem apresentar alterações nos atributos estomáticos nas diferentes estações. Desse modo a hipótese deste trabalho é que os estômatos foliares de *Ichthyothere terminalis* sofrem alterações em seu tamanho e densidade, o que pode promover ajustes na condutância estomática em resposta às variações nas condições ambientais no Cerrado, caracterizando a plasticidade dessa espécie. O objetivo deste trabalho foi o de analisar as variações nas dimensões estomáticas *Ichthyothere terminalis* em diferentes épocas do ano.

2. Metodologia

As plantas de *Ichthyothere terminalis* foram coletadas na Reserva Biológica da Universidade Federal de Goiás “Prof. José Ângelo Rizzo”, em área de cerrado rupestre situada no Parque Estadual da Serra Dourada (16°06’02” - 16°03’5” S e 50°10’59” - 50°10’12” W), localizado nos Municípios de Mossâmedes, Goiás e Buritis de Goiás (Abdalla, et al., 2016). As médias mensais de temperatura máxima, média e mínima, precipitação e umidade relativa do ar (Figura 1) foram obtidas na estação meteorológica mais próxima ao local de coleta (83374, Goiás, GO), disponibilizadas no sítio do Instituto Nacional de Meteorologia (www.inmet.gov.br).

Figura 1. Médias mensais de temperatura (A), precipitação acumulada mensal e umidade relativa do ar - UR (B), de agosto de 2012 a junho de 2013, na estação meteorológica mais próxima à Reserva Biológica Prof. José Angelo Rizzo, Mossâmedes, Goiás, Brasil. Os números próximos ao eixo x indicam os meses em que as coletas foram realizadas.



Fonte: Sítio do Instituto Nacional de Meteorologia (www.inmet.gov.br).

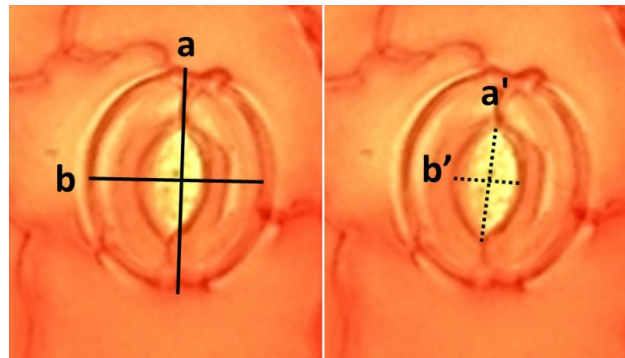
A partir das folhas coletadas no campo, o material foi processado e analisado em laboratório. Como foram realizadas medições, a pesquisa caracteriza-se como quantitativa, de acordo com Pereira, et al. (2018). As plantas foram coletadas em viagens a campo realizadas em Outubro/2012, época de transição das estações seca e chuvosa, quando as plantas estavam em início de crescimento vegetativo; janeiro/2013, em estação chuvosa, época em que as plantas estavam em fase reprodutiva; março/2013, final da estação chuvosa, período em que as plantas já tinham dispersado seus frutos; maio/2013, no início da estação seca e da senescência da parte aérea e da dormência do sistema subterrâneo. Em cada trabalho de campo foram realizadas amostragens de folhas entre 11h e 14h em cinco plantas distintas. De

cada espécime foram coletadas duas folhas totalmente expandidas do terceiro nó a partir do ápice. Em seguida à coleta, porções entre as nervuras do terço médio de cada folha foram imediatamente fixadas em solução constituída por formaldeído, ácido acético e álcool etílico 70% (FAA 70) por 48 h (Johansen, 1940). Após fixação, as amostras foram transferidas para solução de álcool etílico (70%).

As amostras foram imersas em solução de hidróxido de sódio (5%) por 3 horas. Após este período foram lavadas em água destilada durante cinco minutos. Este procedimento foi realizado sequencialmente por três vezes. Em seguida foi feita a clarificação das amostras por imersão em solução de hipoclorito de sódio (2 % de cloro ativo) por 40 minutos. O material foi lavado em água destilada durante cinco minutos, como na etapa anterior (3 x). Para melhorar a translucidez, as porções foliares, foram imersas em solução de cloral hidratado por 24 horas, lavadas abundantemente em água destilada. O material foi corado em solução de safranina alcoólica (1%) durante 24h (modificado de Shobe & Lersten, 1967). As porções epidérmicas com as faces adaxial e abaxial foram dispostas separadamente sobre lâmina em glicerina (50%) e cobertas com lamínula. O conjunto foi vedado com esmalte sintético.

A análise de medição dos estômatos foi realizada em Microscópio Zeiss Axioskop com câmara clara acoplada. De cada indivíduo, foram amostrados aleatoriamente 20 campos de cada face epidérmica. Para cada face epidérmica foram analisados: comprimento e diâmetro equatorial dos estômatos, comprimento e diâmetro equatorial do poro estomático (Figura 2) e densidade estomática (número de estômatos por unidade de área foliar). A área do poro estomático, que é similar a uma elipse (veja Figura 2), foi calculada pelo produto entre a metade do comprimento e a metade do diâmetro equatorial do poro, multiplicado por π (Rossatto, et al., 2009).

Figura 2. Esquema indicativo de como foram feitas as medidas em estômatos e nos poros estomáticos de folhas de *Ichthyothere terminalis*. Comprimento indicado por a, a' e diâmetro equatorial por b, b'.



Fonte: Autores.

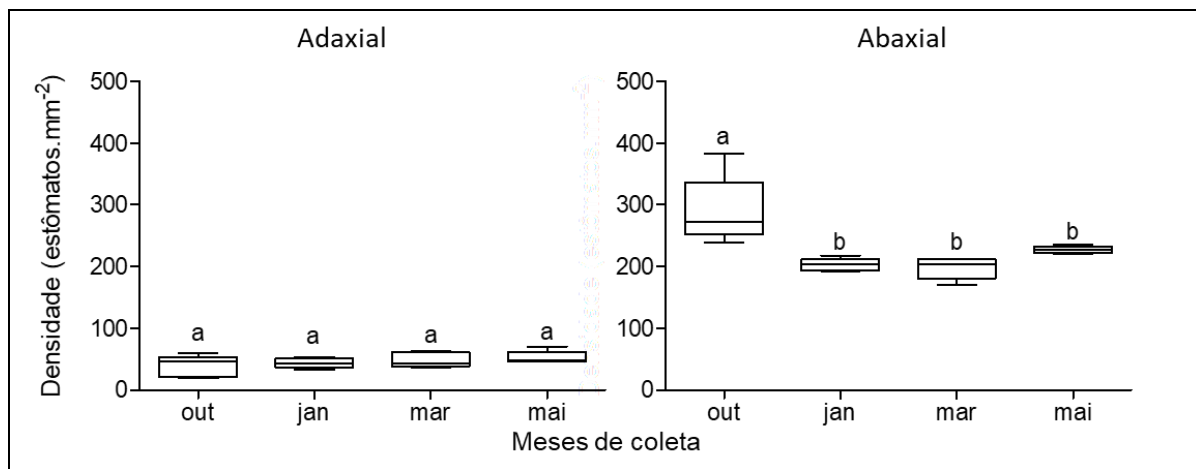
Para os conjuntos de dados das variáveis em diferentes coletas a normalidade dos resíduos foi avaliada pelo teste de Shapiro-Wilk e a homocedasticidade das variâncias pelo teste de Levene, ambos com $\alpha = 0,05$. As variáveis que atenderam os pressupostos para a análise paramétrica (densidade dos estômatos na face adaxial, densidade dos estômatos na face abaxial, comprimento das células-guarda na face adaxial, comprimento das células-guarda na face abaxial, diâmetro equatorial das células-guarda na face adaxial, diâmetro equatorial das células-guarda na face abaxial, comprimento do poro estomático na face adaxial, diâmetro do poro estomático na face adaxial, área do poro nas faces adaxial e abaxial) foram submetidas à análise de variância de um critério (one-way ANOVA) para avaliar diferenças significativas entre as médias, seguida pelo teste de Tukey ($p < 0,05$). As variáveis comprimento do poro estomático na face abaxial e diâmetro equatorial do poro estomático na face abaxial não atenderam aos pressupostos da estatística paramétrica, portanto a diferença entre as medianas foi avaliada pelo teste de Kruskal-Wallis, seguida pelo teste de Dunn ($p < 0,05$). Para avaliar a influência das variáveis que apresentaram diferença significativa entre as médias ou medianas nas diferentes épocas de coleta, foi feita uma análise de componentes principais, utilizando a matriz de correlação. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o programa PAST (v. 4.0) (Hammer et al 2001).

3. Resultados

As folhas de *Ichthyothere terminalis* apresentam estômatos em ambas as faces epidérmicas, entretanto a face abaxial apresenta maior densidade estomática (Figura 3). Não

houve diferença na densidade estomática na face adaxial nas diferentes épocas de coleta, cujas médias foram de 39 a 53 estômatos.mm⁻². De maneira diferente, na face abaxial as médias de densidade estomática foram de 197 a 289 estômatos.mm⁻², mostrando variações na densidade em relação aos meses e sendo a maior densidade observada em outubro, época de transição da estação seca para a chuvosa (Figura 3).

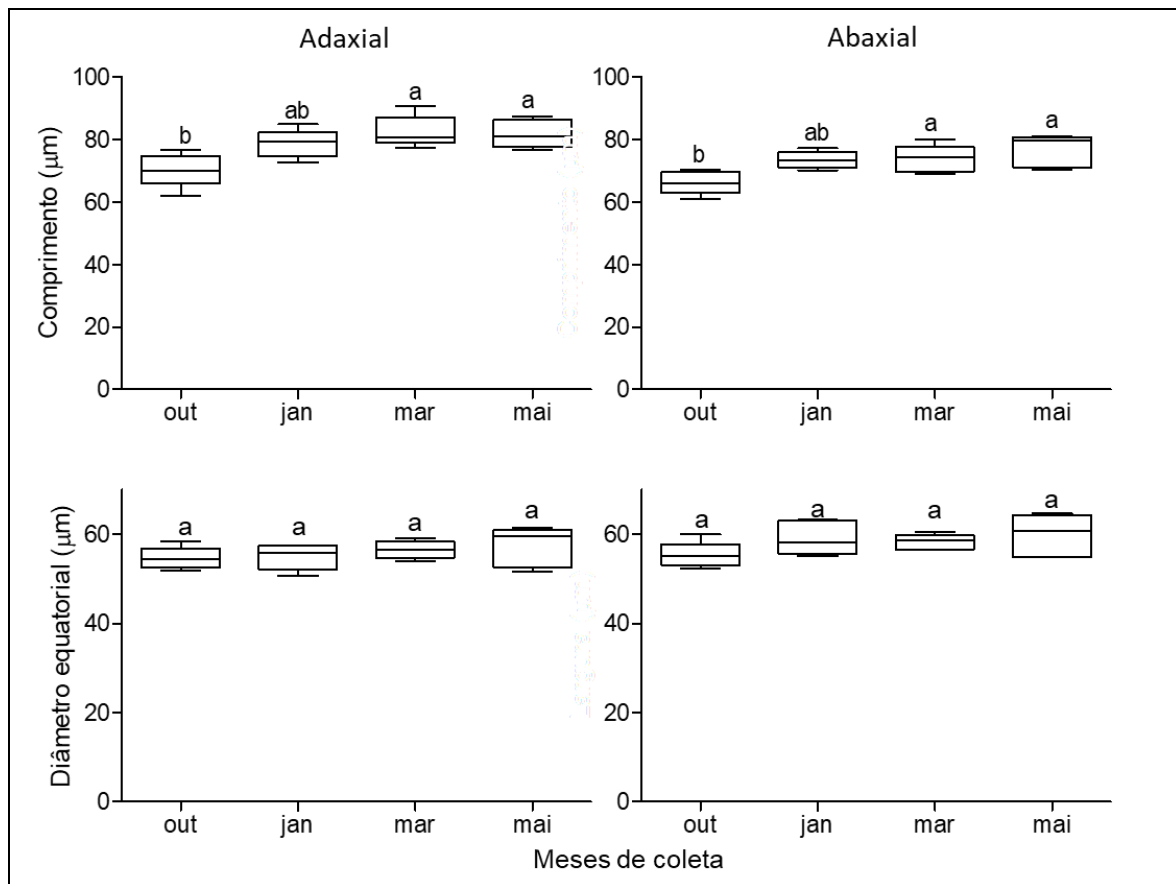
Figura 3. Box-plot com valores de densidade estomática (estômatos.mm⁻²) nas faces adaxial e abaxial da epiderme foliar de *Ichthyothere terminalis* coletadas em diferentes épocas do ano. Letras diferentes indicam diferenças significativas (n = 5; p < 0,05).



Fonte: Autores.

Os estômatos de ambas as faces possuem dimensões próximas. O comprimento dos estômatos em outubro nas duas faces da epiderme (70 µm adaxial e 64 µm abaxial) foi menor que em março e maio (Figura 4). O diâmetro equatorial dos estômatos foi de 55-59 µm na face adaxial e de 53 a 64 µm na face abaxial. Não houve diferença entre as médias do diâmetro equatorial dos estômatos entre as diferentes épocas de coleta para ambas as faces epidérmicas (Figura 4).

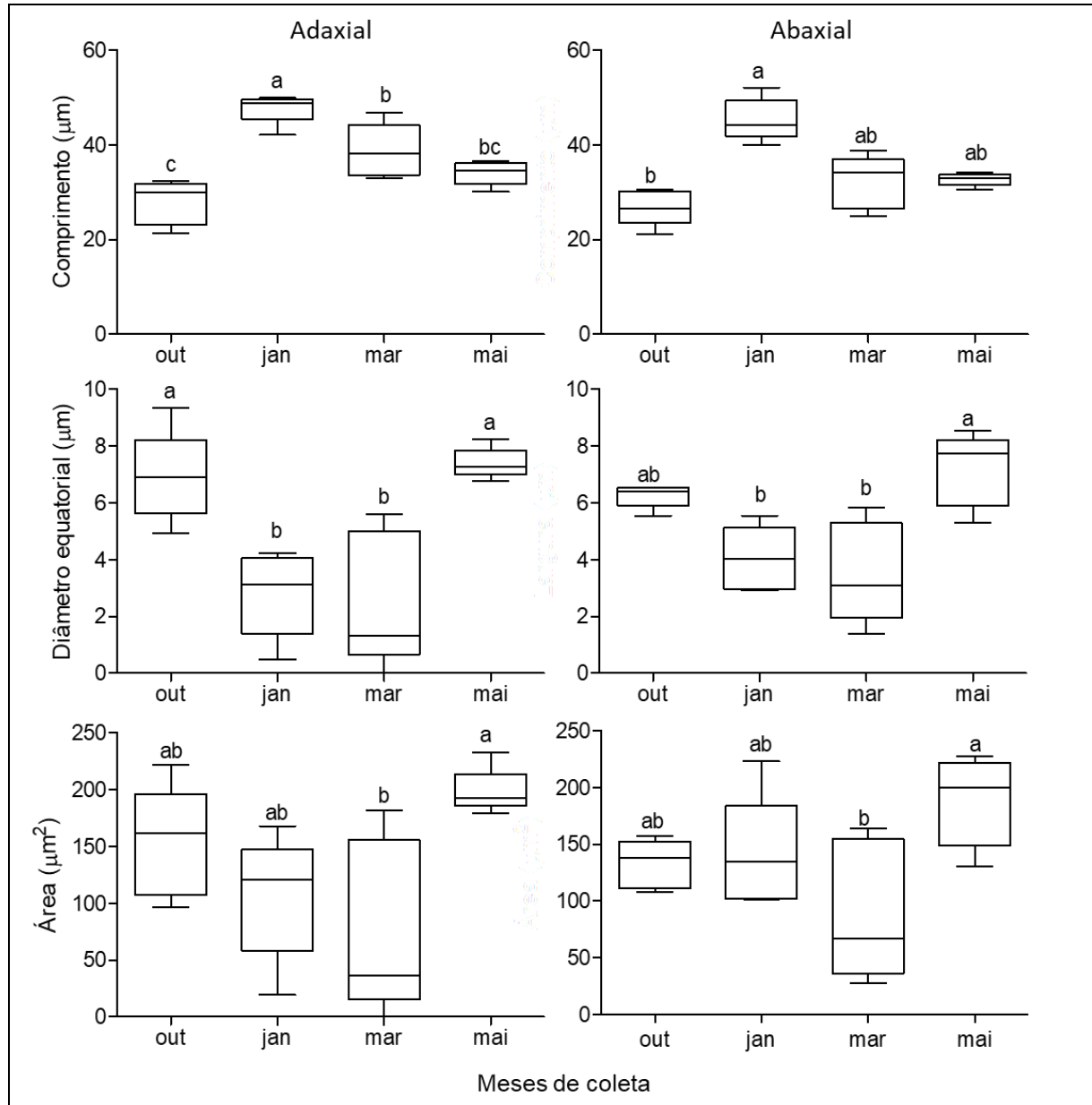
Figura 4. Box-plot com medidas do comprimento e diâmetro equatorial dos estômatos nas faces adaxial e abaxial da epiderme foliar de *Ichthyothere terminalis* coletadas em diferentes épocas do ano. Médias distintas são indicadas por letras diferentes (n = 5; p < 0,05).



Fonte: Autores.

O comprimento do poro estomático nas duas faces epidérmicas foi maior em janeiro e menor em outubro (Figura 5). Por outro lado, o diâmetro equatorial do poro estomático em ambas as faces foi maior em outubro e maio comparado às outras coletas (Figura 5). Em ambas as faces epidérmicas, a maior área do poro estomático ocorreu em maio, no início do período seco, enquanto a menor ocorreu em março, em plena época chuvosa. Nas outras coletas, a área do poro apresentou valores intermediários (Figura 5). A área do poro foi a variável que apresentou maiores variações dentro de cada mês de coleta para as duas faces epidérmicas.

Figura 5. Box-plot com medidas de comprimento, diâmetro equatorial e área do poro estomático nas faces adaxial e abaxial da epiderme foliar de *Ichthyothere terminalis* em diferentes épocas do ano. Médias/medianas distintas são indicadas por letras diferentes (n = 5; $p < 0,05$).

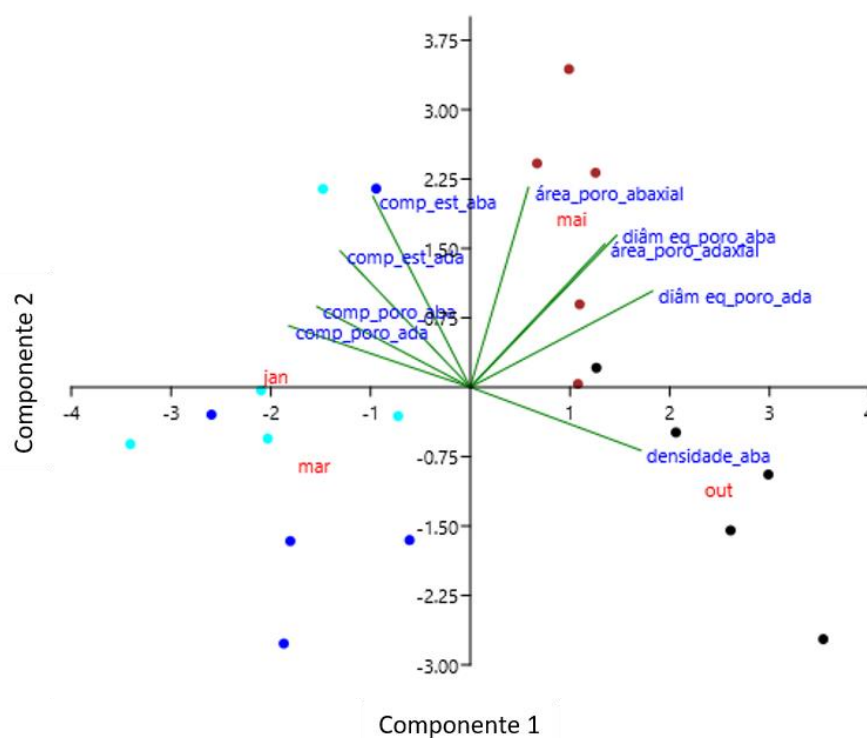


Fonte: Autores.

A análise de componentes principais feita com todas as variáveis que apresentaram diferenças significativas, evidenciou agrupamentos de acordo com a época de coleta. Os dois primeiros componentes principais explicaram 79,02% da ordenação. Para o primeiro eixo (45,07%), o diâmetro equatorial do poro estomático na superfície epidérmica adaxial foi a variável que mais contribuiu positivamente (0,42), enquanto o comprimento do poro da face

adaxial contribuiu negativamente (- 0,42) para a ordenação. Para o segundo componente, que explicou 33,95% da ordenação, o comprimento do estômato (0,47) e área do poro estomático (0,50), ambas da superfície epidérmica abaxial foram as variáveis que mais contribuíram positivamente. Foi possível verificar que as épocas de coleta, que ocorreram na estação chuvosa em janeiro e março, se posicionaram à esquerda do gráfico, enquanto as coletas realizadas em outubro, início da estação chuvosa, e maio, que ocorre no início da estação seca, estão posicionadas à direita do gráfico (Figura 6).

Figura 6. Gráfico com a análise de componentes principais realizada com as dimensões dos estômatos nas faces adaxial e abaxial da epiderme foliar de *Ichthyothere terminalis*, coletadas em diferentes épocas do ano (outubro, janeiro, março e maio).



Fonte: Autores.

4. Discussão

Ichthyothere terminalis é uma espécie com crescimento sazonal, que inicia a brotação no final da estação seca/início das chuvas (Figura 1B), como observado para outras espécies do cerrado (Batalha, et al., 1997). Em seguida ocorre crescimento vegetativo intenso, floração e frutificação na época de chuvas, para em sequência ocorrer a senescência da parte aérea e a dormência do sistema subterrâneo, como acontece com outras espécies herbáceas do

cerrado (Mantovani & Martins, 1988). Quando as plantas retomaram seu crescimento em outubro de 2012, ocorreram as maiores médias de temperatura (Figura 1A), a precipitação de chuvas estava baixa e iniciou o aumento da umidade relativa do ar (Figura 1B).

As folhas de *Ichthyothere terminalis* são anfiestomáticas, pois apresentam estômatos em ambas as faces epidérmicas. Folhas anfiestomáticas ocorrem em outras Asteraceae do Cerrado, como *Ichthyothere mollis* (Souza, 2014), *Dimerostemma vestitum* (Silva, et al., 2015), *Gochnatia polymorpha* (Rossatto & Kolb, 2012), *Chrysolaena simplex* e *Lessingianthus buddleiifolius* (Santos, 2013). Segundo Muir (2015) folhas anfiestomáticas ocorrem de maneira mais comum em espécies com crescimento rápido, que possuem alta demanda por CO₂ para suprir a fotossíntese. O autor também destaca que folhas anfiestomáticas ocorrem em ambientes nos quais as plantas estão mais expostas à alta luminosidade e baixa disponibilidade de água, que é o caso das fisionomias campestres do Cerrado. Essa característica pode conferir vantagens às espécies por possibilitar a maior condutância de CO₂ para o interior da folha (Richardson, et al., 2017). Porém, ao se analisar a densidade estomática de *Ichthyothere terminalis*, verifica-se que a face abaxial possui entre quatro a seis vezes mais estômatos quando comparada à outra face epidérmica (Figura 3), portanto a folha é anfihipoestomática. Dessa maneira, dependendo da regulação do funcionamento dos estômatos, a presença dessas estruturas na superfície adaxial pode resultar em pequeno aumento na entrada de CO₂ na folha para suprir a fotossíntese.

A densidade estomática é uma característica influenciada por fatores do ambiente, como a luz, CO₂, umidade do ar e disponibilidade de água (Carmargo & Marengo, 2011). De acordo com Rossatto et al. (2009), a alta densidade estomática é considerada uma característica esclerófila. As folhas de Asteraceae do Cerrado são comumente descritas com características esclerófilas (Santos, 2013; Souza, 2014; Silva, et al., 2015; Rossatto & Kolb 2012), portanto espera-se que possuam alta densidade estomática. Na face abaxial da epiderme foliar de *Ichthyothere terminalis*, a densidade estomática está na faixa de valores indicada por Rossatto et al. (2009) para as plantas do Cerrado. Nessa face epidérmica, a densidade estomática apresentou maior média em outubro (Figura 3), época de transição entre as estações seca e chuvosa (Figura 1) quando as plantas estavam em início de crescimento vegetativo. A brotação e crescimento inicial dos órgãos aéreos ocorrem a partir do final da estação seca e esses eventos são subsidiados pelas reservas de carboidratos, os frutanos do tipo inulina, armazenadas nas raízes de *Ichthyothere terminalis* (Abdalla et al., 2016; de Almeida et al 2017). A maior densidade estomática nessa fase inicial de desenvolvimento, mostra o potencial para que ocorram trocas gasosas de maneira intensa, para suprir o

desenvolvimento dos órgãos aéreos na estação favorável. Como o desenvolvimento das folhas na primeira coleta no mês de outubro ocorreu na época que as chuvas não haviam se estabelecido, as folhas desenvolvidas podem ter gerado um sinal para a redução na densidade estomática nas folhas em desenvolvimento, conforme indicado por Lawson & Mathews (2020).

Ao comparar as faces epidérmicas, embora existam diferenças na densidade estomática, a dimensão dos estômatos é semelhante. Assim como ocorre para a densidade, o tamanho dos estômatos pode ser influenciado pelos fatores ambientais. Essas duas características influenciam na condutância estomática (Hetherington & Woodward, 2003; Rossatto et al., 2009; Pautov, et al., 2017). Ao longo das épocas de coleta, o comprimento dos estômatos aumentou nas duas faces epidérmicas, mas o diâmetro equatorial permaneceu constante (Figura 4). Em ambas as faces epidérmicas ao longo das estações houve diferença no comprimento dos estômatos (Figura 4). Em outubro, época em que a densidade dos estômatos na face abaxial foi maior, os estômatos apresentaram os menores comprimentos (Figuras 3 e 4). De acordo com Hetherington & Woodward (2003), em geral, quanto maior densidade estomática, menor comprimento do estômato. A partir dessa premissa, os estômatos na face adaxial deveriam ser maiores, já que esta face apresenta menor densidade estomática, entretanto isso não foi verificado neste estudo em *Ichthyothere terminalis* neste estudo.

A condutância estomática também pode ser influenciada pelas características relacionadas ao poro estomático (Fanourakis, et al., 2015; Patutov, et al., 2017). Em geral, estômatos maiores tendem a ter maiores condutâncias devido às maiores dimensões do poro estomático (Fanourakis, et al., 2015). Em *Ichthyothere terminalis*, as dimensões do poro estomático variaram ao longo das épocas de coleta. A área do poro estomático parece ter sido mais influenciada pelo diâmetro equatorial (Figura 5). Segundo Lawson et al. (1998), a área do poro sofre alterações de maneira dinâmica, resultante principalmente das alterações no diâmetro equatorial, pois o comprimento do poro é uma característica mais rígida durante o movimento estomático.

A análise de componentes principais, permitiu verificar que as diferenças observadas para as variáveis analisadas possibilitaram a distinção de grupos no gráfico (Figura 6). Isso evidencia que ao longo das épocas de coleta, as alterações do ambiente podem influenciar na estrutura dos estômatos, revelando a plasticidade do desenvolvimento dessas estruturas em *Ichthyothere terminalis*. Os ajustes estruturais ocorrem a longo prazo, então alterações ambientais podem influenciar no desenvolvimento das estruturas entre as estações seca e

chuvosa. Deste modo, para lidar com as alterações no ambiente, além dos ajustes estruturais, *Ichthyothere terminalis* necessita de ajustes no funcionamento dos estômatos.

5. Considerações Finais

Como outras espécies herbáceas do Cerrado, *Ichthyothere terminalis* possui fenologia modulada pela sazonalidade climática, e apresenta variações nas dimensões estomáticas, tanto em relação a densidade quanto ao tamanho. Esses dois atributos estomáticos influenciam na condutância estomática, que precisa ser ajustada devido às diferentes condições climáticas as quais as plantas estão sujeitas. A maior densidade estomática na fase inicial de desenvolvimento, que ocorreu entre no final da estação seca e início das chuvas. Isso permite o potencial para maiores trocas gasosas para suprir o desenvolvimento dos órgãos aéreos na estação chuvosa. Quanto ao tamanho dos estômatos, houve variação no comprimento entre as diferentes épocas de coleta, mas não houve diferença no diâmetro equatorial dos estômatos. O comprimento e área do poro estomático apresentaram diferenças entre as épocas de coleta. Deste modo, a plasticidade no desenvolvimento dos estômatos em *Ichthyothere terminalis*, que constitui em importante estratégia adaptativa dessa espécie para viver nas condições adversas durante a época seca no Cerrado. Pesquisas que analisem o funcionamento dos estômatos, o controle da perda de água e eficiência do uso da água podem complementar esta pesquisa e contribuir para a compreensão da fisiologia das plantas submetidas às variações sazonais do Cerrado.

Agradecimentos

H. V. Neto agradece ao Programa de Bolsas de Iniciação Científica da Universidade Federal de Goiás (PIBIC/UFG) pela bolsa concedida e D. F. Abdalla Agradece à Fundação de Apoio à Pesquisa do Estado de Goiás (FAPEG proc. 201810267000629/2018-03) pela bolsa de estudos.

Referências

Abdalla, D. F., Moraes, M. G., Rezende, M. H., Hayashi, A. H. & Carvalho, M. A. M. (2016). Morpho-anatomy and fructans in the underground system of *Apopyros warmingii* and

Ichthyothere terminalis (Asteraceae) from the cerrado rupestre. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 143, 69–86. <http://dx.doi.org/10.3159/TORREY-D-14-00050.1>.

Batalha, M. A., Aragaki, S., & Mantovani, W. (1997). Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas-Pirassununga, SP. *Acta Botanica Brasilica*, 11, 61-78. <https://doi.org/10.1590/S0102-33061997000100007>.

Camargo, M. A. B., & Marengo, R. A. (2011). Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 41, 205-212. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672011000200004>.

Costa, B. N., Costa, I. J., Souza, G. A., Santos, D. N., Silveira, F. A., Melo, E. T., Martins, A. D., Pasqual, M., Setotaw, T. A., & Rodrigues, F. A. (2018). Anatomical modifications of *Butia capitata* propagated under colored shade nets. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90, 3615-3624. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201820170347>.

Coutinho, L. M. (2002). *O bioma do cerrado*. In: Klein, A. Eugen Warming e o cerrado brasileiro: um século depois. São Paulo: Editora UNESP. 77–91.

de Almeida, L. V., Ferri, P. H., Seraphin, J. C., & de Moraes, M. G. (2017). Seasonal changes of fructans in dimorphic roots of *Ichthyothere terminalis* (Spreng.) Blake (Asteraceae) growing in Cerrado. *Science of The Total Environment*, 598, 404-412. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.04.100>

De Micco, V., & Aronne, G. (2012). *Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought*. In: Aroca, R., Plant responses to drought stress. Springer, Berlin, Heidelberg. 37-61.

Dunn, J., Hunt, L., Afsharinafar, M., Meselmani, M. A., Mitchell, A., Howells, R., Wallington, E., Fleming, A. J. & Gray, J. E. (2019). Reduced stomatal density in bread wheat leads to increased water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, 70, 4737-4748. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz248>.

Evert, R. F. (2006). *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. John Wiley & Sons. 601 p.

Fanourakis, D., Giday, H., Milla, R., Pieruschka, R., Kjaer, K. H., Bolger, M., Vasilevski, A. Nunes-Nesi, A., Fiorani, F. & Ottosen, C. O. (2015). Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides. *Annals of Botany*, 115, 555-565. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu247>.

Franco, A. C. (2002). *Ecophysiology of woody plants*. In: Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna. Columbia University Press. 178–197.

Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4, 9. Recuperado de https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf.

Hetherington, A. M., & Woodward, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424, 901-908. <https://doi.org/10.1038/nature01843>.

Hoffmann, W. A. (1998). Post-burn reproduction of woody plants in a neotropical savanna: the relative importance of sexual and vegetative reproduction. *Journal of Applied Ecology*, 35, 422–433. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.1998.00321.x>.

Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; 530p.

Lawson, T., James, W., & Weyers, J. (1998). A surrogate measure of stomatal aperture. *Journal of Experimental Botany*, 49, 1397-1403. <https://doi.org/10.1093/jxb/49.325.1397>.

Lawson, T., & Matthews, J. (2020). Guard cell metabolism and stomatal function. *Annual Review of Plant Biology*, 71, 273-302. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100251>.

Mantovani, W., & Martins, F. R. (1988). Variações fenológicas das espécies do cerrado da Reserva Biológica de Moji-Guaçu, Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica*, 11: 101–112.

Muir, C. D. (2015). Making pore choices: repeated regime shifts in stomatal ratio. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282, 20151498. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1498>.

Nakajima, J.N., & Mondin, C.A. 2020. *Ichthyothere* in Flora do Brasil 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Recuperado de <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB16146>>.

Pautov, A., Bauer, S., Ivanova, O., Krylova, E., Sapach, Y., & Gussarova, G. (2017). Role of the outer stomatal ledges in the mechanics of guard cell movements. *Trees*, 31, 125-135. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1462-x>.

Pereira, R. C. A. (2007). História taxonômica do gênero *Ichthyothere* Mart., família Asteraceae. *Anais da Academia Pernambucana de Ciência Agronômica*, 4:147-161.

Pereira, A. S., Shitsuka, D. M., Pereira, F. J., & Shitsuka, R. (2018). *Metodologia da pesquisa científica*. Santa Maria, RS: UFSM, NTE.

Ribeiro, J. F. & Walter, B. M. T. (1998). *Fitofisionomias do bioma Cerrado*. In: Sano, S. M.; Almeida, S.P. (Eds.). Cerrado ambiente e flora. Planaltina: Embrapa, 120-124.

Richardson, F., Brodribb, T. J., & Jordan, G. J. (2017). Amphistomatic leaf surfaces independently regulate gas exchange in response to variations in evaporative demand. *Tree Physiology*, 37, 869-878. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpx073>.

Roque, N. Teles, A. M., & Nakajima, J. A. (2017). *A família Asteraceae no Brasil: classificação e diversidade*. Salvador: EDUFBA 260 p.

Rossatto, D. R., & Kolb, R. M. (2012). Structural and functional leaf traits of two *Gochnatia* species from distinct growth forms in a sclerophyll forest site in Southeastern Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 26, 849-856. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062012000400014>.

Rossatto, D. R., Hoffmann, W. A., & Franco, A. C. (2009). Características estomáticas de pares congêneros de cerrado e mata de galeria crescendo numa região transicional no Brasil Central. *Acta Botanica Brasilica*, 23, 499–508. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-33062009000200021>.

Santos, V. S. D. (2013). *Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de Chrysolaena simplex (Less) Dematt. e Lessingianthus buddleiifolius (Mart. ex DC.) H. Rob. (Asteraceae) em ambientes rupestres da Serra Dourada, Goiás*. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Goiás – GO. Recuperado de: <https://repositorio.bc.ufg.br/tede/bitstream/tede/3698/5/Disserta%C3%A7%C3%A3o%20-%20Vanessa%20Sardinha%20dos%20Santos%20-%202013.pdf>

Shobe, W. R., & Lersten, N. R. (1967). A technique for clearing and staining gymnosperm leaves. *Botanical Gazette*, 128, 150–152. <https://doi.org/10.1086/336391>.

Silva, T. M., Vilhalva, D. A., Moraes, M. G., & Figueiredo-Ribeiro, R. D. C. L. (2015). Anatomy and fructan distribution in vegetative organs of *Dimerostemma vestitum* (Asteraceae) from the campos rupestres. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 87: 797-812. <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201520140214>.

Souza, V. P. (2014). *Morfoanatomia de órgãos vegetativos aéreos e sistemas subterrâneos de Ichthyothere mollis Baker. e Jungia floribunda Less. (Asteraceae) ocorrentes no cerrado rupestre do estado de Goiás*. Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Goiás – GO. Recuperado de: <https://repositorio.bc.ufg.br/tede/bitstream/tede/3522/5/Disserta%C3%A7%C3%A3o%20-%20Vinicius%20Pina%20Souza%20-%202014.pdf>.

Porcentagem de contribuição de cada autor no manuscrito

Honório Vieira-Neto – 40%
Dayana Figueiredo Abdalla – 30%
Moemy Gomes de Moraes – 30%