



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE SANTA CRUZ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA
BIODIVERSIDADE

GEANE SANTOS DA COSTA

SOBREVIVENDO ÀS MUDANÇAS: o papel dos aspectos hereditários, ecofisiológicos e ambientais na adaptação de uma palmeira tropical.

ILHÉUS - BAHIA

2025

GEANE SANTOS DA COSTA

SOBREVIVENDO ÀS MUDANÇAS: o papel dos aspectos hereditários, ecofisiológicos e ambientais na adaptação de uma palmeira tropical.

Tese apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação da Biodiversidade.

Área de concentração: Ecologia e Conservação da Biodiversidade

Discente: Geane Santos da Costa

Orientadora: Prof^a. Dr^a Fernanda Amato Gaiotto

Co-orientador: Prof. Dr. Marcelo Schramm Mielke

ILHÉUS – BAHIA

2025

GEANE SANTOS DA COSTA

SOBREVIVENDO ÀS MUDANÇAS: o papel dos aspectos hereditários, ecofisiológicos e ambientais na adaptação de uma palmeira tropical

Tese apresentada à Universidade Estadual de Santa Cruz, como parte das exigências para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Conservação da Biodiversidade

Ilhéus, 29 de agosto de 2025.

Prof. Dr. Alesandro Souza Santos
Universidade Estadual de Feira de Santana

Prof. Dr. Eduardo Mariano Neto
Universidade Federal do Sul da Bahia

Prof^a. Dr^a. Martielly Santana dos Santos
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia

Prof. Dr. Raphael Ricon de Oliveira
Universidade Estadual de Santa Cruz

Prof^a. Dr^a. Fernanda Amato Gaiotto
Universidade Estadual de Santa Cruz

(Orientadora)

Dedico essa tese a todos aqueles que me contribuíram para que fossem feitas “as ciências”. Em especial aos meus amores da vida, minha querida mãe, Ana Claudia, meu irmão, Ícaro, meu marido, Bruno e ao meu maior tesouro, meu filho Bernardo.

AGRADECIMENTOS

Foram quatros anos de muitas emoções. Nesse trajeto que iniciou na pandemia, tive a oportunidade de conhecer muitas pessoas, amadurecer e aprender com várias delas. E, algumas delas, levarei para a vida. À Deus, sou grata pelo fim de mais um ciclo acadêmico, e por isso quero agradecer:

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) por me conceder a bolsa de doutorado, à Rufford pelo financiamento que foi muito importante para o desenvolvimento do meu projeto. E, à querida UESC por tudo, desde a minha graduação, lá em 2009, até o doutorado.

Quero agradecer a seu Rubens, o querido mateiro de Una! Ele que me acompanhou em todos os campos, que após vários campos sem achar juçara frutificando, ia sozinho e ficava de olho para me avisar quando achava nas áreas que eu precisava. Meu muito obrigada!!

Quero agradecer a seu Adelino (Manuel rs), por tudo, toda ajuda, todo cuidado no viveiro, todos áudios para falar que minhas plantas estavam bem, ou que o vento derrubou. Desde o mestrado minhas idas ao viveiro são sinônimas de risadas e alegrias ao seu lado, obrigada!

Quero agradecer as professoras Andrea Dalmolin e Fabienne Micheli (Cirad) pelas cartas de recomendação para a Fundação Rufford. Prof Fabienne que me deu a recomendação internacional, confesso que eu já estava quase desistindo, e no final deu tudo certo, consegui o financiamento. Meu muito obrigada pela confiança de vocês!! Quero ainda agradecer a Prof. Larissa Rocha, pelas conversas e por sempre me socorrer quando eu precisava de algum dado do Sisbiota, muito obrigada!

Quero agradecer ao grupo de genética da conservação. A todos os encontros para discutir artigos, a todas as dúvidas trocadas, todo apoio dado. Quero agradecer a Anderson e Alesandro por me acompanharem em alguns campos, pelas ajudas no laboratório. A Cibelle e Mateus, que se

disponibilizaram no mutirão de extração, quando precisei re-extrair várias amostras. A Zubaria pelas conversas em inglês bem emboladas da minha parte e pelas risadas no lab. Quero falar da minha senhora (rs) Ane Karoline, que foi um porto para mim, principalmente no início. Me deu dicas, broncas e me ouviu sempre que precisei, meu muito obrigada chuchu!!!

Por último (do grupo de genética), mas não menos importante (não mesmo!) quero agradecer a dona Drielle, ela que chegou de mansinho, me acompanhando no campo, depois se disponibilizando no lab e quando vi, estava comigo em tudo. Como eu dizia com orgulho, minha IC, essa menina responsável, alegre, otimista, e inteligente, meu muito obrigada por toda a parceria, todo o apoio, todas as conversas, risadas, todas a preocupações e alegrias que passamos juntas, saiba que você tem participação nessa Geane pós-doutorado que me tornei, mais uma vez obrigada, minha amiga.

Agora, agradeço ao meu grupo de Ecofisiologia vegetal. Aprendi muito com as reuniões que tivemos. Quero agradecer a Catriane que sempre esteve disposta a ajudar quando precisei. Quero agradecer a Martyele que por sua passagem por aqui sempre estava disposta a me ouvir e ajudar, ou confortar com palavras abençoadas, a vocês, meu muito obrigada. Quero agradecer a Eliuma que apesar de nos encontrarmos no finalzinho, como ela mesma fala, valeu a pena porque a gente se encaixa. Obrigada Eliu pelas palavras, apoios, risadas, por tudo. A Thays, que iniciou como uma parceira de desidratação e agora faz parte da equipe junto com Eliu.

E claro, obrigada a Carol Brito, essa amiga querida que encanta a todos, pessoa incrível, inteligente, parceira, alegre e que me apoiou sempre. Às vezes me pego rindo quando lembro de você preocupada com o prazo do paper de revisão e eu dizendo que ia dar certo, e no final você dizendo que deu e estava muito bom! Nossa amizade transcendeu a academia e sou grata por isso!

Quero agradecer também as meninas do colegiado, Amábile e Mayra, vocês são excepcionais!! Obrigada por tudo, desde as dúvidas tiradas, os cafés compartilhados e principalmente ao apoio dado, saibam que foi importante!

Agora, venho agradecer a ela, uma das minhas amigas mais antigas, que a UESC me deu lá na graduação, Amanda. Amiga, você sabe o quanto é importante em minha vida, não seria diferente em mais uma etapa acadêmica. Muito obrigada por todo apoio, ajuda e força, você é incrível, te admiro muito!

Para encerrar essa parte do mundo acadêmico com chave de ouro, quero deixar aqui meus agradecimentos aos meus orientadores, eu não poderia querer dupla melhor! Minha querida orientadora Fernanda, já te disse o quanto te admiro, e saiba que essa admiração aumentou 1000%. Sempre me apoiou, acreditou em mim mais do que eu mesma, confiou na minha capacidade. Sou grata por ter tido a oportunidade de tê-la como orientadora. Sua empatia, gentileza, alegria e entusiasmos foram importantes a cada passo que dei. Eu aprendi muito com você, meu muito obrigada!! Querido Prof. Marcelo, obrigada por todos os ensinamentos em minha trajetória. Agradeço por poder tê-lo tido nesse ciclo comigo. Todas as trocas de conhecimentos, todos os ensinamentos e principalmente toda a paciência e apoio, foram fundamentais. Obrigada por acreditar e confiar em mim, por estar disponível sempre para ajudar! Venho aprendendo contigo desde o mestrado e sou grata por isso, muito obrigada!!!

Agora, quero agradecer a minha rede de apoio, meus sogros com quem Bernardo fica sempre que é preciso, fico tranquila por saber que ele está em um ambiente seguro e cheio de amor. Ao meu irmão, por pegar e levar Bernardo para mim sempre que precisei, e a minha mãe, por tudo, seja por ser Uber particular do neto, como ela mesma diz, seja pelo apoio incondicional, pela ajuda e por se preocupar se eu estou dando conta das minhas obrigações, amo você! Por fim, ao meu marido por me apoiar e me entender sempre que estava cansada, por me ajudar a despolpar tantas sementes, por ir ao viveiro transplantar mudas, por tudo, obrigada por ser meu parceiro.

Por fim, Bernardo, meu menino, amor da minha vida. Obrigada por ser essa criança carinhosa, amorosa e alegre. Todos os carinhos e beijos na testa quando estava com dor de cabeça aqueceram meu coração, mamãe te ama!!

E, agora vamos lá ao que interessa!

SUMÁRIO

RESUMO	13
INTRODUÇÃO GERAL	15
REFERÊNCIAS.....	19
CAPÍTULO 1	25
Abstract.....	26
1. Introduction	27
2. Results	29
2.1 Number of articles and species studied	29
2.2. Epigenetic technique and abiotic factors best studied.....	30
2.3. Time trend of the publications	31
2.4. Geographical distribution of the studies	32
2.5. Overlapping techniques, factors and species.....	33
3. Discussion	34
3.1 The influence of epigenetic responses to abiotic stress on plants.....	34
3.2.Most of the studied species are of economic interest.....	35
3.3.An increase in research in the last decade	36
3.4.Leading country of publication.....	37
3.5.DNA methylation is the most studied epigenetic	38
3.6.Temperature and water proportionately studied	39
3.7.Research deficits in the tropics and in native species	41
4. Materials and Methods.....	42
4.1. Search and database	42
4.2. Categorization and data analysis	43
5. Conclusion.....	44
6. References	45
CAPÍTULO 2.....	50
Resumo.....	52
Introdução	53
Metodologia	60

Resultados	66
Discussão	72
Conclusões	76
Referências	77
CONCLUSÃO GERAL.....	85

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1: EPIGENETICS REGULATION IN RESPONSES TO ABIOTIC FACTORS IN PLANT SPECIES: A SYSTEMATIC REVIEW

Table 1: Number of studies by species related to abiotic stress and epigenetics published from 1997 to 2022 and indexed in Web of Science and Scopus.

Table 2. Number of studies per country on epigenetics and abiotic factors, from 1997 to 2022.

CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL E DO AMBIENTE MATERNO NA EFICIÊNCIA DO USO DA LUZ EM PLANTAS JOVENS DE *Euterpe edulis* MARTIUS (ARECACEAE)

Tabela 1: Caracterização ambiental dos sítios amostrados com bases em variáveis climáticas e estruturais.

Tabela 2: Atributos morfológicos e fisiológicos amostrados seguidos por suas características, abreviaturas e unidades.

Tabela 3: Comparação dos atributos foliares avaliados em indivíduos do estágio ontogenético Jovem II de *E. edulis* em quatro fragmentos florestais através do teste de Kruskal-Wallis, para cada variável está apresentado a mediana, média e erro padrão, seguidos pelo valor estatístico do teste estatístico (KW) e o valor de significância (*p*).

Tabela 4: Parâmetros das regressões lineares entre o índice SPAD com Piabs0, Pitotal0 e Dio/RC0 para cada fragmento amostrado e seus respectivos

coeficientes das equações, coeficientes de determinação (R^2) e valores de significância (p).

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1: EPIGENETICS REGULATION IN RESPONSES TO ABIOTIC FACTORS IN PLANT SPECIES: A SYSTEMATIC REVIEW

Figure 1: Number of published articles for each abiotic factor and epigenetic techniques used in each case. DM (DNA methylation), HM (modified histones), MR (microRNA studies), and MT (multiple techniques).

Figure 2: Temporal distribution of studies. a) Distribution of epigenetic techniques: DM (DNA methylation), HM (modified histones), MR (studies with microRNAs), and MT (multiple techniques). b) Distribution of abiotic factor groups.

Figure 3: Comparative diagram of epigenetic mechanisms and major abiotic factors for the three most studied species. DM (DNA methylation), MH (modified histones), MR (studies with microRNAs), and MT (multiple techniques).

Figure 4: Steps for selecting studies from the review. The numbers in parentheses indicate the n studies excluded

CAPÍTULO 2: INFLUÊNCIA DA FRAGMENTAÇÃO FLORESTAL E DO AMBIENTE MATERNO NA EFICIÊNCIA DO USO DA LUZ EM PLANTAS JOVENS DE *Euterpe edulis* MARTIUS (ARECACEAE)

Fig.1: Mapa com a localização dos fragmentos onde foram amostrados as matrizes de *E. edulis* na região de Una, Bahia, Brasil.

Fig.2: Decréscimos na eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (Fv/Fm) (A) e no teor relativo de água (RWC) (B) em função do tempo de desidratação foliar para plantas de *Euterpe edulis* no estágio ontogenético Jovem II, cujas sementes foram coletadas de plantas matrizes em quatro fragmentos florestais (sítios) na região de Una, Bahia, Brasil.

Fig. 3: Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada às variáveis amostradas em plantas Jovem II de *E. edulis* provenientes de sementes coletadas de matrizes em quatro fragmentos florestais, em dois momentos distintos. Dados obtidos no tempo 0. As elipses representam a dispersão dos indivíduos por sítio (95%), e as setas indicam a direção e contribuição das variáveis.

Fig. 4: Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada às variáveis amostradas em plantas Jovem II de *E. edulis* provenientes de sementes coletadas de matrizes em quatro fragmentos florestais, em dois momentos distintos. Dados obtidos após 12 horas de desidratação. As elipses representam a dispersão dos indivíduos por sítio (95%), e as setas indicam a direção e contribuição das variáveis

Fig. 5: Relações entre o índice SPAD com os índices de desempenho potencial de conservação de energia no tempo zero, Plabs0 (Fig. 5A) e Pltotal0 (Fig. 5B), para plantas de *Euterpe edulis* no estágio ontogenético Jovem II originadas de matrizes em quatro fragmentos florestais (sítios) na região de Una, Bahia, Brasil.

Fig. 6: Relações entre o índice SPAD com o fluxo de energia dissipada por centro de reação (Dlo/RC0), para plantas de *E. edulis* no estágio ontogenético Jovem II originadas de matrizes em quatro fragmentos florestais (sítios) na região de Una, Bahia, Brasil.

RESUMO

A Mata Atlântica se destaca como um dos biomas mais ricos e ameaçados do planeta, reconhecida globalmente como um *hotspot* de biodiversidade devido à sua riqueza de espécies e alto endemismo. Contudo, este ecossistema enfrenta pressões intensas e crescentes causadas pelos impactos antropogênicos, como a fragmentação florestal, a perda de habitat e as mudanças climáticas globais. Essas alterações impõem desafios à sobrevivência das espécies vegetais, comprometendo sua capacidade de aclimatação e adaptação. Dentro deste cenário crítico, a palmeira juçara (*Euterpe edulis* Mart.) é um ótimo modelo de estudo. Além de sua relevância ecológica, por ser uma espécie-chave na manutenção da fauna e de processos ecossistêmicos, a juçara é particularmente vulnerável a esses impactos, com suas populações naturais sofrendo declínios significativos. Por isso, compreender as respostas das espécies vegetais aos distúrbios ambientais se torna imperativo para a conservação da biodiversidade. As interações entre os fatores ambientais e as características das plantas, incluindo as transmitidas entre gerações, influenciam diretamente a resiliência das populações. Para tanto, é fundamental desvendar os mecanismos que governam essas respostas, sejam eles de natureza genética, epigenética ou fisiológica. A investigação aprofundada desses mecanismos não só nos permite prever a capacidade de adaptação das espécies frente a mudanças rápidas, mas também oferece ferramentas cruciais para o planejamento de estratégias de conservação mais eficazes e direcionadas. Assim, os objetivos dessa tese foram: (i) entender a progressão dos estudos epigenéticos sobre as respostas das espécies vegetais diante dos fatores abióticos; (ii) avaliar se diferentes fragmentos ambientais, influenciam as respostas ao estresse (desidratação) das progêniens originadas de plantas-mães vindas desses fragmentos com diferentes coberturas florestais. Diante disso, no primeiro capítulo, foi realizada uma revisão sistemática da literatura, onde identificamos que as espécies econômicas são os maiores objetos de estudo. Também identificamos quais técnicas epigenéticas são mais empregadas para os desenvolvimentos desses estudos e que a maioria buscava entender as respostas das espécies vegetais a temperatura, água e salinidade. Por fim, apontamos como lacuna, poucos estudos com espécies não econômicas e tropicais, além de estudos que considerem as respostas a fatores abióticos extremos, associados as mudanças climáticas. No segundo capítulo, nosso objetivo foi entender como as progêniens de *E. edulis* provindas de sementes de matrizes originadas em diferentes fragmentos ambientais, cuja cobertura florestal e abertura de dossel variavam, respondem ao estresse por desidratação. Após o desenvolvimento das sementes e plântulas em ambiente com as mesmas condições, as respostas fisiológicas dos indivíduos jovens, em especial as relacionadas aos atributos fotossintéticos, permitem inferir a influência da herança materna sobre

o desempenho dessas plantas. Nesse contexto, os atributos fotossintéticos se destacaram como indicadores chave, pois suas variações sob condições controladas podem refletir influências genéticas ou epigenéticas transmitidas pelas plantas-mãe, indicando um potencial papel da herança materna na adaptação precoce da espécie.

Palavras chaves: *Euterpe edulis*, Epigenética, Fatores abióticos, Desidratação, Atributos fotossintéticos, Cobertura florestal.

ABSTRACT

The Atlantic Forest is one of the richest and most threatened biomes on the planet. It is globally recognized as a biodiversity hotspot due to its abundance of species and high level of endemism. However, this ecosystem is under intense and growing pressure due to human activities, such as forest fragmentation, habitat loss and global climate change. These changes pose a threat to the survival of plant species by compromising their ability to acclimatize and adapt. In this critical scenario, the juçara palm (*Euterpe edulis* Mart.) is an ideal species to study. As well as being ecologically relevant as a species that maintains fauna and ecosystem processes, the juçara is particularly vulnerable to these impacts, with significant declines in its natural populations. Therefore, it is imperative to understand how plant species respond to environmental disturbances for the sake of biodiversity conservation. The interactions between environmental factors and plant characteristics, including those transmitted between generations, directly influence population resilience. To this end, it is crucial to uncover the mechanisms governing these responses, whether they are genetic, epigenetic or physiological. Investigating these mechanisms in depth allows us to predict how species will adapt to rapid change and provides crucial tools for planning more effective, targeted conservation strategies. The objectives of this thesis are: (i) to understand the progression of epigenetic studies on the responses of plant species to abiotic factors, and (ii) to assess whether different environmental fragments influence the stress (dehydration) responses of progeny originating from mother plants in these fragments with different levels of forest coverage. In view of this, the first chapter of our study involved conducting a systematic review of literature. This revealed that economic species are the main focus of research. We also identified the most commonly used epigenetic techniques for these studies, which mostly sought to understand how plant species respond to temperature, water and salinity. Finally, we highlighted the lack of studies on non-economic and tropical species, as well as those considering responses to extreme abiotic factors associated with climate change, as a gap in literature. The objective of the second chapter was to understand how the progeny of seeds originating from different environmental fragments with varying degrees of forest cover and canopy openness respond to dehydration stress. Once the seeds and seedlings had developed under identical conditions, the physiological responses of young *E. edulis* individuals, particularly with regard to photosynthetic attributes, enabled us to infer the influence of maternal inheritance on the performance of these plants. Photosynthetic attributes were key indicators in this context, as

variations in these attributes under controlled conditions may reflect genetic or epigenetic influences transmitted by the mother plants. This indicates a potential role for maternal inheritance in the early adaptation of the species.

Keywords: *Euterpe edulis*, Epigenetics, Abiotic factors, Dehydration, Photosynthetic attributes, Forest cover.

INTRODUÇÃO GERAL

É fato que o ser humano necessita dos bens e serviços ambientais provindos das florestas. Contudo, os impactos gerados pelas atividades humanas no meio ambiente têm ameaçado todo o ecossistema, principalmente em regiões de altas taxas de riqueza e endemismo, como as florestas tropicais (RIBEIRO *et al.* 2009; REZENDE *et al.* 2018). Consequências como a fragmentação de habitats, a defaunação e as mudanças climáticas globais alteram o meio ambiente, comprometem os serviços ecossistêmicos e reduzem a riqueza de espécies, levantando uma crescente preocupação com a conservação de áreas e espécies ameaçadas de extinção (GALETTI *et al.* 2013; CARVALHO *et al.* 2016).

Entre os biomas mais ricos em biodiversidade do planeta, as florestas tropicais abrigam mais de dois terços da biomassa das plantas terrestres vivas e são cruciais para a regulação hídrica e a mitigação das mudanças climáticas (PAN *et al.* 2013; NETZER *et al.* 2019; PHILIPSON *et al.* 2020). Apesar de sua importância, elas sofrem diretamente com os impactos humanos, como o desmatamento, as mudanças no uso da terra e a perda de habitat (WRIGHT 2010; SAATCHI *et al.* 2021). Somam-se a isso os efeitos indiretos das mudanças climáticas globais, que podem alterar a composição de espécies e a dinâmica dos processos ecológicos em florestas cada vez mais fragmentadas (LEWIS 2009; WRIGHT 2010). Estima-se que tais mudanças causarão mudanças fisiológicas nas espécies vegetais, com grandes impactos ecológicos, diretamente relacionadas ao aumento da temperatura e à ocorrência de eventos climáticos extremos (LLORET *et al.* 2012; NIU *et al.* 2014; FERGUSSON 2019). Eventos como ondas de calor, secas prolongadas e

enchentes, definidos como períodos climáticos estatisticamente raros que alteram a estrutura e função dos ecossistemas (SMITH 2011), são exemplos claros dessas perturbações (MARENGO *et al.* 2009; CECCHERINI *et al.* 2016; ECKSTEIN *et al.* 2019).

A intensificação e a maior frequência de secas são particularmente alarmantes em regiões tropicais, onde a disponibilidade hídrica é um fator limitante fundamental para o crescimento e a sobrevivência de grande parte da biodiversidade (BRESHEARS *et al.*, 2012). Esses eventos de estresse hídrico prolongado podem levar a uma diminuição drástica da fotossíntese, causar danos celulares, afetar o transporte de água na planta e, em casos extremos, resultar na mortalidade de indivíduos, com sérias implicações para a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas florestais (MCDOWELL *et al.*, 2008; SINGH. 2024). O impacto da seca é agravado em florestas fragmentadas, onde as alterações microclimáticas e a redução da conectividade dos habitats podem exacerbar a vulnerabilidade das espécies ao déficit hídrico, comprometendo ainda mais a capacidade de regeneração e persistência das populações (HADDAD *et al.* 2015).

A Mata Atlântica brasileira, um dos hotspots mundiais de biodiversidade, destaca-se como um dos biomas mais vulneráveis às mudanças globais, ao lado da Província Florística do Cabo e das Ilhas da Polinésia e Micronésia (BELLARD *et al.* 2014; FARIA *et al.* 2021; SOLÓRZANO *et al.* 2021). Historicamente, essa floresta sofreu uma drástica redução de sua extensão original, com a perda significativa da vegetação nativa devido à conversão para pastagens, áreas urbanas e agrícolas (RIBEIRO *et al.* 2009; TABARELLI *et al.* 2004; CUMMING 2007).

Diante da complexidade desses cenários, as modificações causadas pelas mudanças climáticas, os impactos antrópicos e a própria variabilidade ambiental têm gerado lacunas de conhecimento sobre o comportamento das espécies tropicais (MYERS *et al.*, 2000; LAURANCE *et al.*, 2014). Pesquisadores buscam compreender como a biodiversidade é afetada por essas modificações, através de estudos em diferentes escalas, como riqueza de espécies, processos ecológicos e fisiológicos, e diversidade genética

(RIBEIRO *et al.* 2009; CARVALHO *et al.* 2015; MORANTE-FILHO *et al.* 2015; CERQUEIRA *et al.* 2021). No entanto, ainda são necessárias pesquisas que integrem essas áreas do conhecimento para desvendar como as espécies tropicais respondem a essas mudanças e se serão capazes de persistir nesses ambientes alterados (MORANTE-FILHO *et al.* 2015; HOFFMANN *et al.* 2015). Nesse contexto, estudos que combinam ecologia, genética e fisiologia tornam-se ferramentas fundamentais para identificar os fatores que impactam a persistência das espécies frente às mudanças climáticas globais (NICOTRA *et al.* 2010; RELLSTAB *et al.* 2017; SPIELMAN *et al.* 2004; JARAMILLO-CORREA *et al.* 2015).

Sob a perspectiva dos estudos fisiológicos, as folhas, como órgãos de crescimento determinado, exibem grande plasticidade em seus atributos morfológicos e fisiológicos (ROZENDAAL *et al.* 2006; VITÓRIA *et al.* 2019). Considerando que a vida útil das folhas de árvores tropicais úmidas pode variar de três a mais de doze meses (KITAJIMA *et al.* 1997; VINCENT 2006; KITAJIMA *et al.* 2013), eventos climáticos extremos de curta e média duração podem ter efeitos drásticos na fisiologia foliar, resultando em disfunções em escala de órgão com repercussões em toda a planta (FEELEY *et al.* 2020; PEREZ E FEELEY 2020; ARAÚJO *et al.* 2021; SLOT *et al.* 2021). A análise dessas respostas fisiológicas permite inferir se as mudanças observadas nas espécies são uma estratégia de aclimatação, caracterizada por ajustes fenotípicos (plasticidade fenotípica) em resposta a mudanças ambientais (VALLADARES & NIINEMETS 2008; DA COSTA *et al.* 2019; CERQUEIRA *et al.* 2021), ou se indicam a ocorrência de microevolução, revelando uma adaptação genética da espécie ao ambiente alterado. Adicionalmente, análises da performance fisiológica foliar têm sido utilizadas como indicadores da tolerância das espécies a alterações climáticas, fornecendo dados cruciais para modelos de predição de áreas e espécies em risco, subsidiando estratégias de manejo e conservação (NICOTRA *et al.* 2010).

Com o intuito de investigar a influência desses eventos ambientais na variação genética e ecofisiológica em populações naturais, selecionamos como modelo biológico a espécie *Euterpe edulis* Mart. e como modelo de ambiente o domínio da Mata Atlântica. Conhecida popularmente como palmito-juçara ou

palmeira-juçara, *E. edulis* ocorre do Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul e possui grande importância ecológica, servindo como recurso alimentar para diversas espécies de aves e mamíferos (GALETTI et al. 1998; SILVA et al. 2018).

Economicamente, seu extrativismo, focado no meristema apical para consumo humano, provocou uma significativa redução populacional. Este fato, somado à diminuição da cobertura florestal da Mata Atlântica, chegou a levar a espécie à lista da flora brasileira ameaçada de extinção (CNCFLORA 2016), contudo atualmente encontra-se no status “pouco preocupante” (HARGREAVES 2024; PORTELA et al. 2025). Recentemente, porém, tem sido utilizada em plantios consorciado com outras espécies ou em sistemas agroflorestais para a exploração de seus frutos, utilizados na produção de sorbet, semelhante ao açaí, conhecido como juçáí. Esta prática econômica mais atual pode auxiliar no aumento do pool de polén e sementes onde populações naturais da espécie haviam sido localmente extintas.

Estudos com abordagens de genética da paisagem, utilizando marcadores moleculares neutros, já demonstraram que as mudanças antrópicas na paisagem influenciam negativamente *E. edulis*, especialmente em estágio de plântula, e reduzem seu fluxo gênico (SANTOS et al. 2015; SANTOS et al. 2016; CARVALHO et al. 2017; ALMEIDA-ROCHA et al. 2020). Em um cenário de rápidas alterações ambientais e climáticas, a epigenética surge como um campo de estudo promissor para desvendar os mecanismos de resposta das espécies vegetais. Diferente da genética clássica, que foca nas mudanças na sequência do DNA, a epigenética investiga modificações reversíveis na expressão gênica que não envolvem alterações na sequência de nucleotídeos, mas que podem ser herdáveis (JABLONKA & RAZ 2009). Essas modificações, como a metilação do DNA, modificações de histonas e pequenos RNAs, permitem que as plantas ajustem seu fenótipo rapidamente em resposta a estresses ambientais, como seca, calor e salinidade, na ausência de mutações que geram alelos novos de adaptabilidade permanente, em nível de DNA (ABDULRAHEEM et al. 2024; KOVALCHUK et al. 2023). O estudo de como essas marcas epigenéticas são estabelecidas e mantidas em populações naturais pode oferecer insights

valiosos sobre a plasticidade adaptativa e a capacidade de aclimatação das espécies, inclusive em contextos de fragmentação de habitat e eventos climáticos extremos. A integração de abordagens epigenéticas com estudos genéticos e ecofisiológicos é crucial para uma compreensão mais completa da persistência das espécies e para o desenvolvimento de estratégias de conservação mais eficazes em biomas ameaçados como a Mata Atlântica (BAULCOMBE, 2014; REY *et al.* 2020, GARCÍA-GARCÍA *et al.*, 2022).

Com base no arcabouço científico apresentado, que ressalta a importância dos mecanismos epigenéticos na plasticidade e adaptação das plantas a ambientes estressantes, esta tese foi estruturada em dois capítulos complementares. No Capítulo 1, realizamos uma revisão sistemática para identificar o conhecimento existente sobre a epigenética como principal regulador das respostas vegetais a fatores abióticos. Esta revisão buscou identificar as principais espécies vegetais estudadas, as técnicas epigenéticas mais empregadas, bem como as tendências e lacunas ainda presentes nessa área crucial da pesquisa. Complementarmente, o Capítulo 2 apresenta um estudo empírico focado em indivíduos jovens de *Euterpe edulis* Mart., com o objetivo de investigar como a origem desses indivíduos, provenientes de matrizes em diferentes fragmentos ambientais da Mata Atlântica, influencia suas características fisiológicas em resposta a seca, fornecendo dados essenciais sobre a capacidade de resposta dessa espécie frente aos distúrbios encontrados no ambiente.

REFERÊNCIAS

ABDULRAHEEM, Mukhtar Iderawumi *et al.* Mechanisms of plant epigenetic regulation in response to plant stress: recent discoveries and implications. **Plants**, v. 13, n. 2, p. 163, 2024.

ALMEIDA-ROCHA, Juliana M. *et al.* The impact of anthropogenic disturbances on the genetic diversity of terrestrial species: A global meta-analysis. **Molecular Ecology**, v. 29, n. 24, p. 4812-4822, 2020

BAULCOMBE, David C.; DEAN, Caroline. Epigenetic regulation in plant responses to the environment. **Cold Spring Harbor perspectives in biology**, v. 6, n. 9, p. a019471, 2014.

BELLARD, C. et al. Impacts of climate change on the future of biodiversity. **Ecology Letters**, v. 15, p. 365-377, 2012.

BELLARD, Céline et al. Vulnerability of biodiversity hotspots to global change. **Global Ecology and Biogeography**, v. 23, n. 12, p. 1376-1386, 2014.

CARVALHO, Carolina S. et al. Climatic stability and contemporary human impacts affect the genetic diversity and conservation status of a tropical palm in the Atlantic Forest of Brazil. **Conservation Genetics**, v. 18, n. 2, p. 467-478, 2017.

CARVALHO, Carolina S. et al. Defaunation leads to microevolutionary changes in a tropical palm. **Scientific reports**, v. 6, n. 1, p. 31957, 2016.

CECCHERINI, Guido et al. Magnitude and frequency of heat and cold waves in recent decades: the case of South America. **Natural Hazards and Earth System Sciences**, v. 16, n. 3, p. 821-831, 2016.

CERQUEIRA, Amanda F. et al. Habitat loss and canopy openness mediate leaf trait plasticity of an endangered palm in the Brazilian Atlantic Forest. **Oecologia**, v. 196, n. 3, p. 619-631, 2021.

CNCFLORA. *Euterpe edulis* in Lista Vermelha da flora brasileira versão 2016.1 Centro Nacional de Conservação da Flora. Disponível em <<http://cncflora.jbrj.gov.br/portal/ptbr/profile/Euterpe edulis>>. Acesso em 12 setembro 2016.

CUMMING, Graeme S. Global biodiversity scenarios and landscape ecology. **Landscape ecology**, v. 22, n. 5, p. 671-685, 2007..

ECKSTEIN, David; HUTFILS, Marie-Lena; WINGES, Maik. Global climate risk index 2019. **Who suffers most from extreme weather events**, v. 36, 2018.

FARIA, Deborah; DELABIE, Jacques Hubert Charles; DIAS, Marcelo Henrique. The Hileia Baiana: an assessment of natural and historical aspects of the land use and degradation of the central corridor of the Brazilian Atlantic Forest. In: **The Atlantic Forest: history, biodiversity, threats and opportunities of the mega-diverse forest**. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 63-90.

FEELEY, Kenneth et al. The thermal tolerances, distributions, and performances of tropical montane tree species. **Frontiers in Forests and Global Change**, v. 3, p. 25, 2020.

FERGUSON, John N. Climate change and abiotic stress mechanisms in plants. **Emerging Topics in Life Sciences**, v. 3, n. 2, p. 165-181, 2019.

GALETTI, Mauro et al. Functional extinction of birds drives rapid evolutionary changes in seed size. **Science**, v. 340, n. 6136, p. 1086-1090, 2013.

GALETTI, Mauro; FERNANDEZ, José Carlos. Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: changes in industry structure and the illegal trade. **Journal of Applied Ecology**, v. 35, n. 2, p. 294-301, 1998.

GARCÍA-GARCÍA, Isabel et al. Challenges and perspectives in the epigenetics of climate change-induced forests decline. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, p. 797958, 2022.

HADDAD, Nick M. et al. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. **Science advances**, v. 1, n. 2, p. e1500052, 2015.

HARGREAVES, S. (2024). *Euterpe edulis. The IUCN Red List of Threatened Species 2024*: e.T111457556A161421095. Accessed on 10 July 2025

HOFFMANN, Ary et al. A framework for incorporating evolutionary genomics into biodiversity conservation and management. **Climate Change Responses**, v. 2, n. 1, p. 1, 2015.

JABLONKA, E., & RAZ, G. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for evolution. *The Quarterly Review of Biology*, 84(2), 131–176.

JARAMILLO-CORREA, Juan-Pablo et al. Molecular proxies for climate maladaptation in a long-lived tree (*Pinus pinaster* Aiton, Pinaceae). **Genetics**, v. 199, n. 3, p. 793-807, 2015.

KITAJIMA, Kaoru; CORDERO, Roberto A.; WRIGHT, S. Joseph. Leaf life span spectrum of tropical woody seedlings: effects of light and ontogeny and consequences for survival. **Annals of botany**, v. 112, n. 4, p. 685-699, 2013.

KITAJIMA, Kaoru; MULKEY, Stephen S.; WRIGHT, S. Joseph. Decline of photosynthetic capacity with leaf age in relation to leaf longevities for five tropical canopy tree species. **American journal of botany**, v. 84, n. 5, p. 702-708, 1997.

KOVALCHUK, Igor. Role of epigenetic factors in response to stress and establishment of somatic memory of stress exposure in plants. **Plants**, v. 12, n. 21, p. 3667, 2023.

LAURANCE, William F.; SAYER, Jeffrey; CASSMAN, Kenneth G. Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. **Trends in ecology & evolution**, v. 29, n. 2, p. 107-116, 2014.

LEWIS, Simon L. et al. Changing ecology of tropical forests: evidence and drivers. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 40, n. 1, p. 529-549, 2009.

LLORET, Francisco et al. Extreme climatic events and vegetation: the role of stabilizing processes. **Global Change Biology**, v. 18, n. 3, p. 797-805, 2012.

MARENGO, José A. et al. Future change of temperature and precipitation extremes in South America as derived from the PRECIS regional climate modeling system. **International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society**, v. 29, n. 15, p. 2241-2255, 2009.

MCDOWELL, Nate et al. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. **New phytologist**, v. 178, n. 4, p. 719-739, 2008.

MORANTE-FILHO, José Carlos et al. Birds in anthropogenic landscapes: the responses of ecological groups to forest loss in the Brazilian Atlantic Forest. **PLoS One**, v. 10, n. 6, p. e0128923, 2015.

NETZER, Michael S. et al. Combining global remote sensing products with hydrological modeling to measure the impact of tropical forest loss on water-based ecosystem services. **Forests**, v. 10, n. 5, p. 413, 2019.

NICOTRA, Adrienne B. et al. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in plant science**, v. 15, n. 12, p. 684-692, 2010.

NIU, Shuli et al. Plant growth and mortality under climatic extremes: an overview. **Environmental and Experimental Botany**, v. 98, p. 13-19, 2014.

PAN, Yude et al. The structure, distribution, and biomass of the world's forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 44, n. 1, p. 593-622, 2013.

PEREZ, Timothy M.; FEELEY, Kenneth J. Photosynthetic heat tolerances and extreme leaf temperatures. **Functional Ecology**, v. 34, n. 11, p. 2236-2245, 2020.

PHILIPSON, Christopher D. et al. Active restoration accelerates the carbon recovery of human-modified tropical forests. **Science**, v. 369, n. 6505, p. 838-841, 2020..

PORTELA, R., MENDES, E.T.B., DE LIMA, T.M., ODA, G.A. & DOS SANTOS, A.S. (2025). *Euterpe edulis* (Green Status assessment). **The IUCN Red List of Threatened Species** 2025: e.T111457556A11145755620251. Accessed on 10 July 2025.

RELLSTAB, Christian et al. A practical guide to environmental association analysis in landscape genomics. **Molecular ecology**, v. 24, n. 17, p. 4348-4370, 2015.

REY, Olivier et al. Linking epigenetics and biological conservation: towards a conservation epigenetics perspective. **Functional Ecology**, v. 34, n. 2, p. 414-427, 2020.

REZENDE, Camila Linhares et al. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

RIBEIRO, Milton Cezar et al. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

ROCHA-SANTOS, Larissa et al. The shrinkage of a forest: Landscape-scale deforestation leading to overall changes in local forest structure. **Biological Conservation**, v. 196, p. 1-9, 2016.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, p. 207-216, 2006.

SAATCHI, Sassan et al. Detecting vulnerability of humid tropical forests to multiple stressors. **One Earth**, v. 4, n. 7, p. 988-1003, 2021.

SANTOS, Alessandro S. et al. Landscape-scale deforestation decreases gene flow distance of a keystone tropical palm, *Euterpe edulis* Mart (Arecaceae). **Ecology and Evolution**, v. 6, n. 18, p. 6586-6598, 2016.

SANTOS, Alessandro Souza et al. Lessons from a palm: genetic diversity and structure in anthropogenic landscapes from Atlantic Forest, Brazil. **Conservation Genetics**, v. 16, n. 6, p. 1295-1302, 2015.

SILVA, Juliano Zago da; REIS, Maurício Sedrez dos. FENOLOGIA REPRODUTIVA E PRODUÇÃO DE FRUTOS EM *Euterpe edulis* (Martius). **Ciência Florestal**, v. 28, n. 1, p. 295–309, 2018

SINGH, Hukum. Climate Change and Forests: Biological Perspectives. In: **Forests and Climate Change: Biological Perspectives on Impact, Adaptation, and Mitigation Strategies**. Singapore: Springer Nature Singapore, 2024. p. 1-17.

SLOT, Martijn et al. Large differences in leaf cuticle conductance and its temperature response among 24 tropical tree species from across a rainfall gradient. **New Phytologist**, v. 232, n. 4, p. 1618-1631, 2021.

SMITH, Melinda D. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. **Journal of Ecology**, v. 99, n. 3, p. 656-663, 2011.

SOLÓRZANO, Alejandro; BRASIL, Lucas Santa Cruz de Assis; DE OLIVEIRA, Rogério Ribeiro. The Atlantic Forest ecological history: From pre-colonial times to the Anthropocene. In: **The Atlantic forest: History, biodiversity, threats and opportunities of the mega-diverse forest**. Cham: Springer International Publishing, 2021. p. 25-44.

SPIELMAN, Derek; BROOK, Barry W.; FRANKHAM, Richard. Most species are not driven to extinction before genetic factors impact them. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 42, p. 15261-15264, 2004.

TABARELLI, Marcelo; CARDOSO DA SILVA, José Maria; GASCON, Claude. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. **Biodiversity & Conservation**, v. 13, n. 7, p. 1419-1425, 2004.

VALLADARES, Fernando; NIINEMETS, Ülo. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237-257, 2008.

VINCENT, Grégoire. Leaf life span plasticity in tropical seedlings grown under contrasting light regimes. **Annals of Botany**, v. 97, n. 2, p. 245-255, 2006.

VITÓRIA, Angela Pierre; ALVES, Luciana F.; SANTIAGO, Louis S. Atlantic forest and leaf traits: an overview. **Trees**, v. 33, n. 6, p. 1535-1547, 2019.

WRIGHT, S. Joseph. The future of tropical forests. **Annals of the New York Academy of Sciences**, v. 1195, n. 1, p. 1-27, 2010.

CAPÍTULO 1

Epigenetics regulation in responses to abiotic factors in plant species: a systematic review

Article published in *Plants* in July 2024.

Plants 2024, 13(15), 2082; <https://doi.org/10.3390/plants13152082>



Epigenetics regulation in responses to abiotic factors in plant species: a systematic review

Geane Santos da Costa¹, Amanda Freitas Cerqueira¹, Carolina Reis de Brito¹, Marcelo Schramm Mielke¹, and Fernanda Amato Gaiotto^{1,*}

¹Laboratório de Ecologia Aplicada à Conservação, Departamento de Ciências Biológicas2, Universidade Estadual de Santa Cruz, Rodovia Jorge Amado km 16, CEP: 45662-900, Ilhéus, BA, Brazil Rodovia Jorge Amado km 16, Ilhéus, BA, Brazil. Cep: 42662-900.

* Correspondence: gaiotto @uesc.br

Abstract

Plants have several mechanisms to adapt or acclimate to environmental stress. Morphological, physiological, or genetic changes are examples of complex plant responses. In recent years, our understanding of the role of epigenetic regulation which encompasses changes that do not alter the DNA sequence, as an adaptive mechanism in response to stressful conditions has advanced significantly. Some studies elucidate and synthesize epigenetic mechanisms and their relationships with environmental change, while others explore the interplay between epigenetic modifications and environmental shifts, aiming to deepen our understanding of these complex processes. In this study we performed a systematic review of literature to analyze the progression of epigenetics studies on plant species' responses to abiotic factors. We also aimed to identify the most studied species, the type of abiotic factor studied, and the epigenetic technique most used in the scientific literature. For this, the search for articles in databases was carried out, and after analyzing them using pre-established inclusion criteria, a total of 401 studies were found. The most studied species were *Arabidopsis thaliana* and *Oryza sativa*, highlighting the gap in studies with non-economic and tropical plant species. The methylome DNA sequencing is the main technique for detection the epigenetic interaction in published studies. Furthermore, the most studies sought to understand the plant responses to abiotic changes in temperature, water, and salinity. It is worth emphasizing further research is necessary to establish a correlation between epigenetic responses and abiotic factors, such as extreme temperatures and light, associated with climate change.

Keywords: Epigenetic; Abiotic stress; Methylated DNA; Histone modification; microRNAs

1. Introduction

The term epigenetics was coined by researcher Waddington in 1947. The Author defined it as the most appropriate word to define the branch of biology that studies the causality of interactions between genes and their products which determine the organism phenotypes [1]. Epigenetics meaning today is better defined than that of Waddington had given. After several adjustments between name and definition, it is clear now that epigenetics means the changes in gene expression without changes in DNA sequences [2]. These changes are known to modulate gene expression in plants, many of which are responsible for development and phenotypic plasticity [3]. The most studied epigenetic mechanisms are DNA methylation, histone modifications, and non-coding RNAs (nRNAs).

DNA methylation is an epigenetic mechanism involved in processes such as transcriptional gene silencing, gene expression, recombination, and genome stability. It consists of an addition of a methyl group in the gene sequence. Methylation can be achieved by the addition of 5-methylcytosine (5-mC), N4-methylcytosine, and N6-methylcytosine. In plants, 5-mC is commonly added in sequences such as CG, CHG, and CHH (H = A, T, or C); [4–7]. This methylation is maintained by several methyltransferases, depending on the context [8–10].

Histones are known to package DNA, protect it, and provide access to its replication and transcription[11]. Modifications of these histones usually occur through acetylation and methylation. These modifications occur most frequently in histone 3 (H3) or histone 4 (H4) which are responsible for modifications in the transcription that activate or inhibit [12,13].

On the other hand, non-coding RNAs (nRNA) are transcripts that do not encode proteins. They are classified according to the size of their chain as long-stranded RNA (lncRNA) and short-stranded RNA. In the present review, we considered siRNA (small interfering RNA), miRNA (microRNA), and piRNA (piwi-interacting RNA). siRNAs are short double-stranded RNA molecules, typically 20-25 nucleotides long, that play a role in the RNA interference (RNAi)

pathway. They are formed by the cleavage of longer double-stranded RNA molecules by an enzyme called Dicer. One of the strands is then loaded onto an RNA-induced silencing complex (RISC), which guides the siRNA to a complementary mRNA target. The RISC then catalyzes the cleavage of the mRNA, leading to its degradation and subsequent gene silencing. miRNAs are also small non-coding RNA molecules, approximately 21 nucleotides long, that are involved in post-transcriptional gene regulation. They are transcribed from longer RNA precursors called pri-miRNAs, which are processed in the nucleus to form pre-miRNAs. These pre-miRNAs are then exported to the cytoplasm, where they are further processed into mature miRNAs by Dicer. Mature miRNAs are incorporated into the RISC, where they typically bind to the 3' untranslated region (UTR) of target mRNAs, leading to translational repression or mRNA degradation. piRNAs are a class of small non-coding RNA molecules, approximately 26-31 nucleotides long, that interact with a protein called PIWI (P-element induced wimpy testis in *Drosophila*). They are primarily found in the germ cells of animals and are thought to play a role in transposon silencing and genome stability. piRNAs are transcribed from genomic regions called piRNA clusters and are processed into mature piRNAs by a mechanism that is not fully understood. The piRNA-PIWI complex is thought to recognize and silence transposable elements by promoting heterochromatin formation or by cleaving target transcripts. Studies show that these nRNA are involved in gene expression control and epigenetics. Thus, they are involved in several regulatory functions in eukaryotes[14,15].

Plants have several mechanisms that enable their adaptation or acclimation to environmental changes. In this regard, stress caused by abiotic factors such as temperature, water, light, and salinity threaten plant species from both ecological and economic perspectives. Several research efforts are currently underway to unravel the mechanisms that determine genetic/epigenetic/phenotypic variation to these fluctuating abiotic stressors[16–19]. Many studies attempt to understand plant responses to environmental change from ecological and economic perspectives [16], but there is a gap in studies presenting the molecular aspects. Advancing in this knowledge will allow us to use it to develop plants tolerant to the aforementioned changes [18]. This is because epigenetic changes regulate gene expression and thus

influence phenotypic plasticity, allowing an organism to adapt to changes in its environment [19].

Given the current concern about climate change, studies revealing epigenetic responses to abiotic factors are becoming increasingly significant[18,19]. This is because these results can help in understanding how plant responses can be controlled and consequently how they help in biodiversity conservation strategies. Given the increasing number of studies on this topic, it is important to conduct studies that analyze what has already been done and what gaps remain to be filled. From this perspective, other reviews [20-22] have attempted to analyze epigenetic effects essentially in terms of biotic effects. However, there are still gaps to be filled when it comes to epigenetic mechanisms and abiotic effects in plants.

Therefore, the goal of this review is to examine the temporal and geographic aspects of epigenetic research related to abiotic stressors to evaluate the research efforts in different plant species. We aim to identify which species are most studied and which abiotic factors and epigenetic techniques are the most used. Hence, we highlight commonalities and deficiencies in global research on this topic. By those means, we attempt to provide a scenario of the research to date and provide directions to develop appropriate research on the relationship between epigenetics and abiotic factors in plant species.

2. Results

2.1 Number of articles and species studied

The initial search for studies on epigenetic regulation of abiotic factors in plant species revealed 5,772 publications in the two used databases. Considering the exclusion and inclusion criteria, a total of 523 articles were selected, of which only 401 met the eligibility to be included in the subsequent analyses.

A substantial number of species (n=142) were studied in the selected articles, however, 88 of these were only cited in a single study, and 7 were part of studies involving multiple species (Table S1). Three species stood out in terms of the number of publications, with the model species *Arabidopsis thaliana* (n=90) having the highest number of publications, followed by *Oryza*

sativa (n=38) and *Zea mays* (n=26) (Table 1). Only one study was found for species such as *Brassica juncea*, *Hibiscus cannabinus*, *Pinus sylvestris* and *Triticum durum*.

Table 1. Number of studies by species related to abiotic stress and epigenetics published from 1997 to 2022 and indexed in Web of Science and Scopus.

Species	Family	Number of studies
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Brassicaceae	90
<i>Oryza sativa</i>	Poaceae	38
<i>Zea mays</i>	Poaceae	26
<i>Hordeum vulgare</i>	Poaceae	11
<i>Triticum aestivum</i>	Poaceae	11
<i>Glycine max</i>	Leguminosae	9
<i>Gossypium hirsutum</i>	Malvaceae	8
<i>Brassica napus</i>	Brassicaceae	7
<i>Nicotiana tabacum</i>	Solanaceae	6
<i>Solanum lycopersicum</i>	Solanaceae	6

2.2. Epigenetic technique and abiotic factors best studied

Most studies investigated epigenetic processes through DNA methylation (n=207). On par with 84 studies, each were those that used histone modifications and miRNAs. Additionally, our analysis revealed that 23 studies employed two of these techniques concurrently, whereas merely three studies utilized all three techniques within a single publication.

In relation to abiotic factors, most studies, 27% (n=107), attempted to correlate species responses to temperature fluctuations, tracking that environmental factor. 25% (n=100) investigated the differences in species responses to water availability. While 21% (n=83) analyzed the influence of salinity, and only 7% (n=28) studied the light factor. Moreover, 17% (n=67) of the studies referred to two or more factors and 3% (n=11) of the studies dealt with other abiotic factors such as gasses and pollutants.

When we analyze the distribution of studies considering both techniques and abiotic factors simultaneously, the scenario is very similar to the one we found individually. But in studies using only DNA methylation, the number of articles concerning temperature (n=53) surpassed those related to water (n=50) and salinity (n=45). For modified histones, we observed a higher concentration of studies analyzing the influence of water, salinity, and temperature. The articles that used the miRNA technique had more associations with the influence of water, temperature, and multiple stressors (Figure 1).

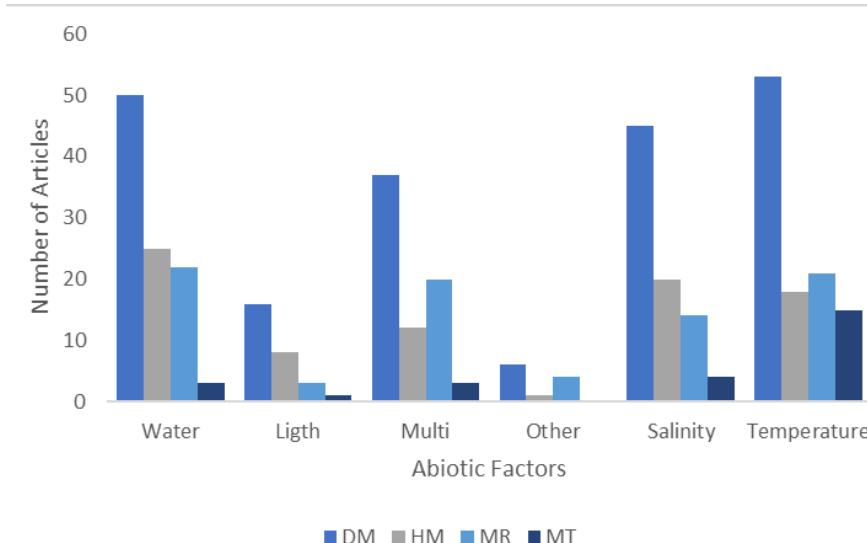


Figure 1.: Number of published articles for each abiotic factor and epigenetic techniques used in each case. DM (DNA methylation), HM (modified histones), MR (microRNA studies), and MT (multiple techniques).

2.3. Time trend of the publications

The number of publications about epigenetics regulation in phenotypic responses of plant species has increased over the years. Approximately 90% of the studies were performed in the last decade. Studies that used DNA methylation to access epigenetic processes were more numerous than the other techniques throughout the studied period. The histone modification and miRNA techniques showed fluctuations in the number of publications over the last decade, with peaks alternating between these techniques (Figure 2a)

For abiotic factors, a pattern emerged across the years, with water as the factor with the greatest number of studies. Although it has a higher total number of studies than the water studies, the temperature was the second most studied factor over the period, followed by salinity (Figure 2b).

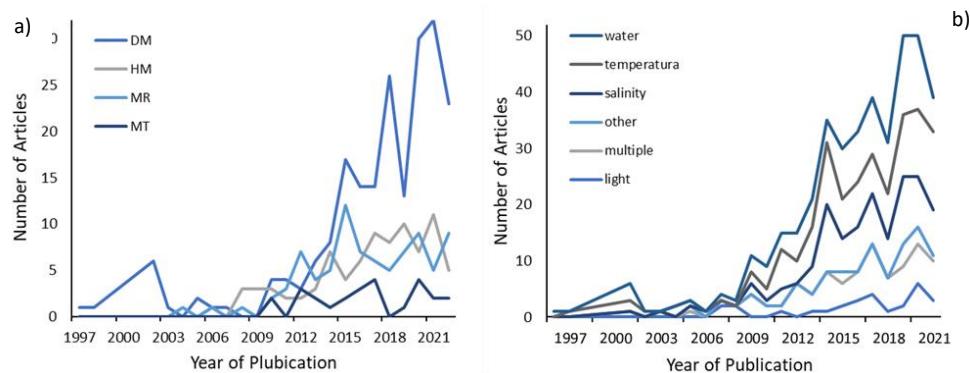


Figure 2: Temporal distribution of studies. a) Distribution of epigenetic techniques: DM (DNA methylation), HM (modified histones), MR (studies with microRNAs), and MT (multiple techniques). b) Distribution of abiotic factor groups.

2.4. Geographical distribution of the studies

According to our results, China is the country with the largest number of published studies (40%). Followed by the USA, which accounted for only 7% of the total studies found. The first 10 countries with more studies are all from the Northern Hemisphere (Table 2). The first Southern Hemisphere country to appear in this list is Argentina (n=8). Brazil is the 13° country in this ranking with only 7 published studies.

Table 2. Number of studies per country on epigenetics and abiotic factors, from 1997 to 2022.

Country	Number of articles
China	158
USA	30
India	21
Germany	17
Japan	16
Italy	15
Spain	14
Poland	10
Canada	9
France	9

2.5. Overlapping techniques, factors and species

The three most commonly studied species are concentrated in 154 individual studies. This number represents 38% of the total number of selected studies (n=401). Considering that 142 different species were studied and only the first five species have more than a dozen studies, the first three species have a significantly relevant value in this type of research. *A. thaliana* concentrates the greatest number of studies focused on histone modifications and temperature, while *O. sativa* has more studies on DNA methylation, divided between water and salinity. Finally, *Z. mays* had a higher number of studies on DNA methylation that included multiple abiotic factors (Figure 3).

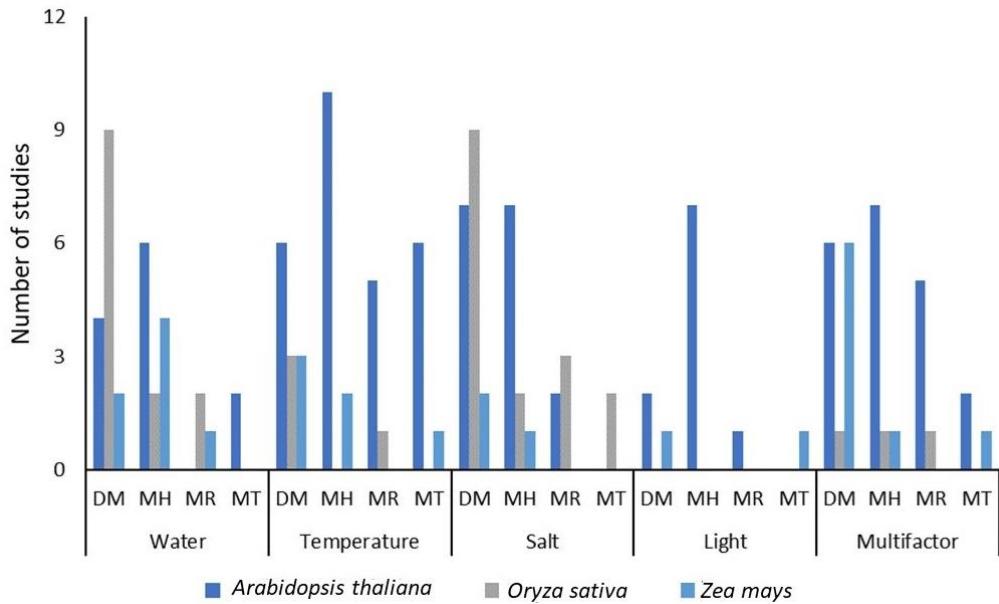


Figure 3: Comparative diagram of epigenetic mechanisms and major abiotic factors for the three most studied species. DM (DNA methylation), MH (modified histones), MR (studies with microRNAs), and MT (multiple techniques).

3. Discussion

In this study, we aimed to investigate the main role of epigenetics in the response to abiotic stress in plants. The thorough reading and analysis of the 401 articles included in this review make it clear that epigenetic responses, due to not involving changes at the genomic level, are an effective strategy for stress response since they are both rapid and non-permanent. The plant under abiotic stress requires a quick response to avoid the individual's death and consequently the inability to transmit their genes to the next generation.

3.1 The influence of epigenetic responses to abiotic stress on plants

We believe that the increase in epigenetic studies of abiotic factors reflects concern about human-induced global change[20]. Moreover, we cannot extrapolate this trend to biotic factors, such as herbivory or competition, due to other physiological mechanisms involved in this process have not been analyzed[21]. This trend allows us to draw broader conclusions about

epigenetic responses to abiotic factors as a whole. These responses are likely to be more extensive in plant species in the early stages of development, as observed in most of the studies included in this review. This shows how important this stage is for the establishment and survival of species.

The model of sympatric speciation published by John Maynard Smith in 1966 proposes that animal subpopulations acquire adaptations over time and make them reproductively isolated from other subpopulations of the same species. This process can be driven by factors such as preference for different food resources, reproductive behaviors, or selective pressures[22]. However, for these changes to manifest at the genetic level, an extended period of evolution is required, which is typically marked by numerous hurdles and individual losses. When considering the necessity of short-term responses in plants, where adaptation must take place within a single generation, only epigenetic alterations can ensure such a phenotypic change that enables the individual to survive and breed even when challenged with abiotic stress. Therefore, the influence of epigenetic response to abiotic stress seems to be related to the need for a rapid and efficient adaptation to environmental change that may be impermanent.

3.2. Most of the studied species are of economic interest

The 10 most widely studied plant species are considered as biological model organisms with substantial economic value. Among these, *A. thaliana*, has been extensively researched, owing to its well-characterized genome. Notably, *A. thaliana* belongs to the same family of important vegetable crops (Brassicaceae) including mustard, cabbage, and broccoli, which also hold significant economic importance. Therefore, many genetic, botanical, and physiological studies conducted on *A. thaliana* can be extrapolated to these species [23].

Similarly, rice (*O. sativa*) and maize (*Z. mays*), which also have the most publications, are considered model species with great commercial value as they are the two of the largest native food crops[24,25]. Recent research indicates that *Z. mays* has gradually gained importance as a domestic crop and will be the most widely traded variety in a few decades [26]. These prospects may indicate a new wave of research addressing the epigenetic responses of this

species to abiotic stresses, so species of economic value remain among the most studied. Another advantage of using this model species with a well-established genetic database is the availability of extensive knowledge for researchers to use. Coupled with recent advances in genome sequencing, this has facilitated a wide range of studies using clones, hybrids, mutants, or specific genes and proteins [27]. Such studies have contributed to the dominant position of these plant species as the most widely investigated in the field of epigenetics, consistent with our own findings. In this way, the best understanding of epigenetics at non-model species against climate change answers should be obtained in a short time, considering the emergence of environment modification due to anthropic causes which need a fast phenotypic adjustment.

3.3. An increase in research in the last decade

Although biological and genetic research has been ongoing for a long time, the combination of epigenetic processes and plant responses to abiotic stressors has increased significantly in the last decade. Since then, epigenetics has explained how changes that occur in response to environmental changes can be transmitted without altering the DNA sequence [28,29]. In addition to the extensive genomic knowledge on model species, this kind of research has become crucial, especially to elucidate how epigenetic mechanisms impact the evolutionary process of species[30]. For this reason, in addition to studies on crop breeding, further research is needed to explain how changes that are not answered by genetic variation itself (epigenetics) can be inherited between generations. These responses will help in understanding the role of these mechanisms in adaptive processes in plant species and explain the reasons by which environmental factors affect plant phenotypes [11,30,31].

The disparity in production between the northern and southern hemispheres underscores the disparity in financial investment in research[32]. Leading countries in publication rankings exhibit a interest in investing in scientific research for economic gains. Despite, the presence of exceptional researchers and research centers in the southern hemisphere, most research cannot focus on biodiversity conservation due to economic constraints. In this sense substantial investments in research require decisions that may not prioritize

other pressing needs of local populations, further complicating matters. This entire scenario raises concerns, particularly regarding regions rich in biodiversity. Nevertheless, a global comprehension of species responses in the Northern Hemisphere enables us to draw preliminary conclusions about the similarities and disparities in the responses of native's species in the Southern Hemisphere. While further research is warranted to delineate these nuances accurately, it serves as an initial reference point for future investigations.

3.4. Leading country of publication

When examining the geographic location where studies were conducted based on the country of the first author or the location of the experiment (when it was possible to extract from paper information), we found that there is a difference between the number of publications in the northern and southern hemispheres. Most studies involving epigenetics to understand the species responses of stress from abiotic factors have been developed in Northern Hemisphere. China and the United States are in the top of this ranking. However, the dominance of these countries was expected, as both are among the countries which allocate more domestic costs to research and development, according to the Organization for Economic Cooperation and Development. China has established itself as the second-best country for research in science and technology indicators since 2010. Moreover, due to its growth, China is gradually catching up with the U.S., while the other country remains stable[33].

Another feature that places China at the forefront of the most research-intensive countries is its strong government support [33] and, previously, the integration of science discovered in universities has been practiced in its economy. These characteristics have made China a powerhouse in scientific research. Our results demonstrate that economic interest serves as a driving force for innovation in scientific and technological research. This is confirmed by the ten most studied species (Table 1), most of which have high economic value and whose discoveries enable scientific research improvements for them. By those means, in addition to new discoveries, opportunities for improvement are created, reflecting the increasing rate of these species production in several aspects, incorporating innovative development and new research results into practice[33]. Therefore, the main effect of the geographical distribution of

research is related to the species studied. And the most studied abiotic factors (water and temperature) reflect agronomic interests, such as water scarcity having a negative effect on a crop[34,35]. However, in the current scenario, these two factors are becoming increasingly important due to global warming and the extreme climatic changes that the planet is experiencing. Therefore, in areas of biodiversity where there are few studies on the epigenetic responses of plants, these studies will be a reference on how to reproduce them in these ecosystems.

On the other hand, we note a gap in studies conducted in Southern Hemisphere, a region with tropical forests that have the greatest biodiversity in the world, especially in plant species[36,37]. This is also true for the Amazon and Atlantic forests in Brazil, which have a large number of species with high levels of endemism and highest risk and threat due to anthropogenic activities that results in deforestation[37–39]. Investment in science and the expertise developed over the years in the northern hemisphere can help to develop these aspects in these regions. For this reason, scientific partnerships between the US and China with countries in the Southern Hemisphere that have high biodiversity would be an excellent way to reduce the knowledge gaps in this type of research and thus increase the number of studies in these tropical regions. Therefore, an alternative to reducing the scientific gap found in these studies in relation to these countries is to increase investments and partnerships between northern and southern countries. Therefore, future research should prioritize these region as they host many endangered species. Tropical environments could take advantage from studies investigating the regulation of abiotic factors forming the basis for defining genetic conservation and strategic cultivation.

3.5.DNA methylation is the most studied epigenetic

Epigenetic changes refer to modifications that do not alter nucleotide sequences themselves. Instead, they alter the availability of DNA for protein binding, thereby inducing or suppressing gene transcripts [3]. In this study, we found that the mechanism of DNA methylation is the most frequently studied. DNA Methylation studies are widespread because there is already a body of knowledge, protocols and applications that enable the use of this technique

[40]. For example, it is possible to identify patterns of histone modifications using DM studies. There is also evidence that methylation changes can be passed on from one generation to the next[41,42] . We believe that there will be a tendency to perform studies using different integrated techniques, as for each technique there is already a considerable database (mainly for model species) that provides the epigenetic responses of plants to abiotic factors[20,43]..This result was expected since DNA methylation has been the most studied technique in epigenetic research for some time [44,45]. Several studies have demonstrated the importance of this technique in maintaining the integrity of the genome by repressing or activating DNA transcription[46]. Therefore, the potential of these mechanisms remains appreciated as they contribute to understanding and predicting changes in plants exposed to environmental changes. However, although they are widely used, they can also be improved when studies are conducted with other epigenetic mechanisms. We have observed that incorporating this mechanism alongside others, such as histone modifications, contributes to the comprehension of how plant respond to environmental factors. It also helps to clarify which mechanisms are involved in these adaptations. It is important to highlight that recent research has also aimed to comprehend how one mechanism can impact or modify another process. It should be emphasized that there may be a gap of how epigenetic responses occur when considering the synergy of multiple techniques simultaneously. This unveils a new pathway for studying the interactions of these processes, which can no longer be studied in isolation, as was the case a few decades ago.

Other point that stood out in our analysis was the large number of research papers dealing with clones, hybrids or transgenics of the main species of economic value. This is due to plants with such traits, when exposed to stressors, show changes in DNA methylation. Thus, we can conclude that many of these studies using species of economic value were conducted in countries such as China, which have greater economic potential.

3.6. Temperature and water proportionately studied

Plants are often exposed to unpredictable environmental changes, a factor that is becoming increasingly common due to climate change. Therefore, these

sessile organisms are exposed to various environmental stresses. In the context of climate change, the most common stressors are caused by changes in temperature, water availability, light, and nutrients[16,47]. Epigenetic dynamics are critical for genetic regulation in face of these stressors.

The distribution of abiotic stressors reflects a more common and likely scenario in different ecosystems. Salt stress is the least common of all and occurs most frequently in cultivated areas[48]. Light stress usually occurs during the opening of clearings caused by natural factors such as a storm, or during a change of habitat when a species is removed from a vegetation house and moved to an open environment[49]. Heat stress has become more common due to global warming[32]. Studies have shown that even small increases in temperature can seriously damage plant species[32,50]. Finally, water stress, which is associated with extreme climatic events such as prolonged droughts or floods, damages plant species and often severely affects agricultural production [34,35].

Increased research on temperature, in our case in relation to low temperatures, has been largely enabled by existing knowledge of genes regulating this factor. For example, DNA methylation and histone modifications are already known to regulate certain temperature-dependent genes [51]. These mechanisms act at the transcriptional level by altering the chromatin status of the gene of interest. Regarding water, we found a much larger number of studies on drought and water deficit, which is consistent with what is also found in the current literature. However, it is worth noting that the majority of studies are focused on understanding the effects of this stress during a crop stage, such as twining or seeding. Again, prior knowledge of the genes that regulate this stress has allowed for a different response at different stages.

In addition, knowledge of the phytohormone ABA is an important resource for drought resistance because it is synthesized in plants in response to drought stress. The mechanism of this hormone is a starting point for understanding the epigenetic mechanisms underlying responses to drought stress, along with possible changes in the ABA synthesis pathway [52–54]. Hence, it is critical that future research endeavors focus on elucidating these processes in other key plant developmental stages, including seedlings, saplings, and adults, as environmental factors can significantly impact all of these stages.

3.7. Research deficits in the tropics and in native species

As mentioned above, the selected studies focused primarily on commercial species due to their extensive genetic database and economic value. In addition, the use of genetic varieties or clones allowed for a clearer isolation of environmental or genetic effects. For non-commercial species, breeding studies could provide valuable insights into less studied species. This allows searching for specific groups of specimens for defined purposes. For instance, selecting individuals with a higher concentration of ABA to introduce them into ecological plantations.

However, it is remarkable how little demand exists for studies involving tropical native species in Southern Hemisphere, especially for forestall species. This hemisphere hosts some biodiversity hotspots such as the Atlantic Forest [38], Madagascar and Indian Ocean Islands, and East Melanesian Islands. Despite the advantages of using economic species, we believe that more studies should be conducted focusing on ecological interest. This is particularly urgent since anthropogenic impacts have serious effects on the environment and impair the environmental services provided by forests [37–39] (Wright 2010). In the context of climate change, there was extreme climate events for which we have no information on how plant organisms are affected at the epigenetic level (Wright 2010) [55,56]. By those means, there is currently little to no information on how threatened species will respond to these extreme events. The absence of tropical species in the studies selected here highlights a knowledge gap in epigenetic research related to abiotic stressors for tropical plants. This lack of knowledge is a concern as we need to understand how these species will persist in face of climate change.

It is well known that environmental changes are one of the most important genetic selectors [57–59], and epigenetics can influence this selection when the mechanisms are heritable but do not involve genetic changes [30,60]. Thus, understanding the processes and effects of these epigenetic mechanisms and their heritability allows us to propose environmental strategies aimed in conservation of biodiversity. Finally, with this work we realize that it is possible to extend the epigenetics techniques to investigate new areas and species to achieve more knowledge in the adaptation field. However, a deeper

examination of non-commercial species, which are equally crucial for environmental health and biodiversity, is required.

4. Materials and Methods

4.1. Search and database

For this review, we compiled articles published through July 2022 to analyze the role of epigenetics in the response of plant species to abiotic stressors. We searched by title, abstract, and keywords in the Web of Science and Scopus databases. Thus, we had a set of terms based on epigenetics, plant, and phenotypic plasticity, as shown in Box 1, which we applied to both databases. We applied filters to exclude reviews and include only articles. After that, we applied a second filter to find only articles from the following fields: Biochemistry, Genetics and Molecular Biology, Environmental and Forest Sciences, and Agricultural and Life Sciences. We found 6,143 articles matching these filters. We used the "bibliometrix" package of the R 4.2.1 program to eliminate the duplicate articles, obtaining 5,772 final studies.

BOX 1

(epigenetic* OR "DNA methylation" OR "epigenetic inheritance" OR "transgenerational epigenetic" OR "epigenetic regulation*" OR "ecological epigenetic*" OR "heritable epigenetic" OR "epigenetic change*" OR "epigenetic variation" OR "histonemodification" OR "MicroRNA") AND (plant* OR tree*) AND (phenotypic* OR "phenotypic plasticity" OR "environmental change*" OR "morphological variation*" OR "environmental stress**")

In selecting articles to include in the analysis, we applied certain criteria. By reading the title and abstract, we excluded all research that did not focus exclusively on plant species. We also excluded articles that were not in English or that were book chapters or gray literature. Next, we selected articles that simultaneously addressed abiotic factors and epigenetics. We did not include studies dealing with vernalization or cryopreservation because they did not fit our objectives. Thus, we followed the established protocol, which includes the following steps: (i) identification, (ii) screening, (iii) eligibility, and (iv) inclusion (Figure 4). Finally, the selected articles were read in full and those that did not

meet the inclusion criteria were excluded. A total of 401 articles were considered for information extraction.

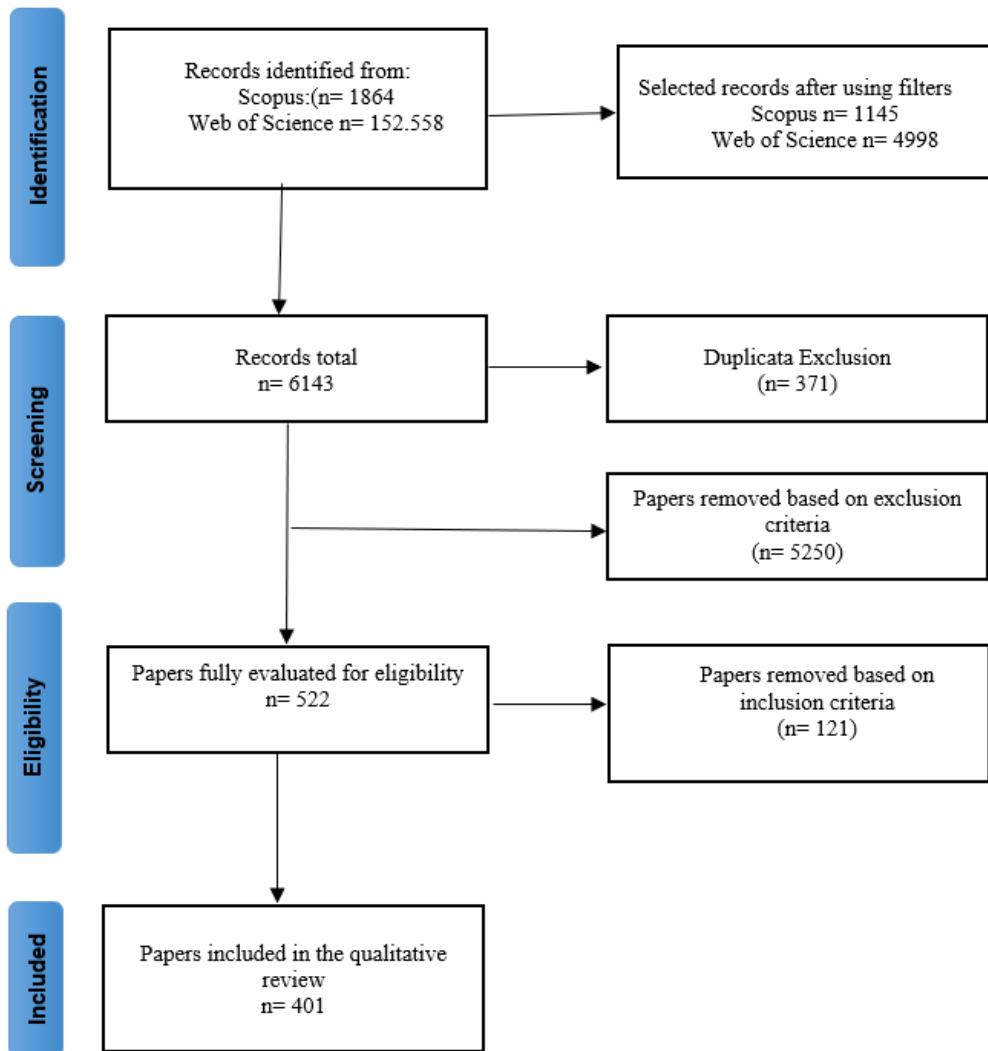


Figure 4: Steps for selecting studies from the review. The numbers in parentheses indicate the n studies excluded.

4.2. Categorization and data analysis

After completing the database, we extract from all articles (1) the name of the species, (2) the type of abiotic stress studied, (3) the type of epigenetic technique studied, (5) geographic coordinates. To determine the pattern in the number of publications through 2022, the temporal trend of published articles was also analyzed using the statistical program R 3.5.2 (R Core Team 2020).

5. Conclusion

Our review leads us to conclude that epigenetic studies on plant species exposed to abiotic factors are extremely important to understand plant establishment and survival, whether in the face of factors of agronomic and/or ecological interest (such as climate change). Although the most studied factors and the most commonly used techniques are geographically diverse, it can be concluded that these studies provide a fundamental basis for application to non-model species and native species in regions of high biodiversity. As research with model species and the rise of epigenetic studies in recent decades allows us, through taxonomic proximity, to mitigate trial and error and move to more robust and assertive research when it comes to the ecosystem we are interested in. Finally, the knowledge gap in native and non-economic species can be reduced by mitigating crucial factors that are independent of researchers, such as economic support and valorization of scientific discoveries.

Author Contributions: Conceptualization Geane S. Costa. and Fernanda A. Gaiotto.; methodology, software, validation, Geane S. Costa, Amanda F. Cerqueira, and Fernanda A. Gaiotto; formal analysis, Geane S. Costa, Amanda F. Cerqueira, Carolina R. Brito, Marcelo S. Mielke, and Fernanda A. Gaiotto; investigation Geane S. Costa, Amanda F. Cerqueira, and Carolina R. Brito.; data curation, Geane S. Costa, Amanda F. Cerqueira, Carolina R. Brito.; writing—original draft preparation, Geane S. Costa; writing—review and editing, Geane S. Costa, Amanda F. Cerqueira, Carolina R. Brito, Marcelo S. Mielke, and Fernanda A. Gaiotto.; visualization, Geane S. Costa and Fernanda A. Gaiotto; supervision, Geane S. Costa and Fernanda A. Gaiotto.; project administration, Geane S. Costa and Fernanda A. Gaiotto.; All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Funding: This study was financed in part by The Rufford Foundation (United Kingdom) (ID 38321-1), by Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES – Brazil scholarships for GSC and CRB - Finance Code 001), and by National Council for Scientific and Technological Development (CNPq – Brazil) which supports a PosDoc fellowship for AFC (153418/2024-9) and productivity fellowships for FAG (#312065/2021-3) and MSM (#308860/2021-7). The APC was funded by Universidade Estadual de Santa Cruz.

Data Availability Statement: The analyzed database in this current study may be available by the corresponding author requests.

Acknowledgments: This paper was elaborated as part of the PhD in Ecology and Biodiversity Conservation qualifying exam of GSC. We would like to thank professors Raphael Ricon de Oliveira, Ananda Virginia de Aguiar, and Gustavo Maruyama Mori who read and made contributions for the manuscript.

Conflicts of Interest: The authors declare no conflict of interest.

6. References

1. WADDINGTON, C.H. Towards a Theoretical Biology. *Nature* **1968**, *218*, 525–527, doi:10.1038/218525a0.
2. Wolffe, A.P.; Guschin, D. Review: Chromatin Structural Features and Targets That Regulate Transcription. *J Struct Biol* **2000**, *129*, 102–122, doi:10.1006/jsbi.2000.4217.
3. Zhong, S.; Fei, Z.; Chen, Y.R.; Zheng, Y.; Huang, M.; Vrebalov, J.; McQuinn, R.; Gapper, N.; Liu, B.; Xiang, J.; et al. Single-Base Resolution Methylomes of Tomato Fruit Development Reveal Epigenome Modifications Associated with Ripening. *Nat Biotechnol* **2013**, *31*, 154–159, doi:10.1038/nbt.2462.
4. Robert A. Martienssen* and Vincent Colot DNA Methylation and Epigenetic Inheritance in Plants and Filamentous Fungi. *Science* (1979) **2001**, *293*, 1070–1074.
5. Rossella, F.; Polledri, E.; Bollati, V.; Baccarelli, A.; Fustinoni, S. Development and Validation of a Gas Chromatography/ Mass Spectrometry Method for the Assessment of Genomic DNA Methylation. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **2009**, *23*, 2637–2646, doi:10.1002/rcm.4166.
6. Lennartsson, A. Dynamics and Function of DNA Methylation During Development. In *Chromatin Regulation and Dynamics*; Elsevier, 2017; pp. 65–94.
7. Millar, D.S.; Holliday, R.; Grigg, G.W. Five Not Four: History and Significance of the Fifth Base. In *The Epigenome*; Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA: Weinheim, FRG, 2005; pp. 1–20.
8. Ronemus, M.J.; Galbiati, M.; Ticknor, C.; Chen, J.; Dellaporta, S.L. Demethylation-Induced Developmental Pleiotropy in *Arabidopsis*. *Science* (1979) **1996**, *273*, 654–657, doi:10.1126/science.273.5275.654.
9. Cao, X.; Jacobsen, S.E. Role of the *Arabidopsis* DRM Methyltransferases in De Novo DNA Methylation and Gene Silencing. *Current Biology* **2002**, *12*, 1138–1144, doi:10.1016/S0960-9822(02)00925-9.
10. Zemach, A.; Kim, M.Y.; Hsieh, P.-H.; Coleman-Derr, D.; Eshed-Williams, L.; Thao, K.; Harmer, S.L.; Zilberman, D. The *Arabidopsis* Nucleosome Remodeler DDM1 Allows

- DNA Methyltransferases to Access H1-Containing Heterochromatin. *Cell* **2013**, *153*, 193–205, doi:10.1016/j.cell.2013.02.033.
11. Agarwal, G.; Kudapa, H.; Ramalingam, A.; Choudhary, D.; Sinha, P.; Garg, V.; Singh, V.K.; Patil, G.B.; Pandey, M.K.; Nguyen, H.T.; et al. Epigenetics and Epigenomics: Underlying Mechanisms, Relevance, and Implications in Crop Improvement. *Funct Integr Genomics* **2020**, *20*, 739–761, doi:10.1007/s10142-020-00756-7/Published.
12. Yan, C.; Boyd, D.D. Histone H3 Acetylation and H3 K4 Methylation Define Distinct Chromatin Regions Permissive for Transgene Expression. *Mol Cell Biol* **2006**, *26*, 6357–6371, doi:10.1128/mcb.00311-06.
13. Liu, C.; Xin, Y.; Xu, L.; Cai, Z.; Xue, Y.; Liu, Y.; Xie, D.; Liu, Y.; Qi, Y. Arabidopsis ARGONAUTE 1 Binds Chromatin to Promote Gene Transcription in Response to Hormones and Stresses. *Dev Cell* **2018**, *44*, 348–361.e7, doi:10.1016/j.devcel.2017.12.002.
14. Costa, F.F. Non-Coding RNAs, Epigenetics and Complexity. *Gene* **2008**, *410*, 9–17, doi:10.1016/j.gene.2007.12.008.
15. Wei, J.W.; Huang, K.; Yang, C.; Kang, C.S. Non-Coding RNAs as Regulators in Epigenetics (Review). *Oncol Rep* **2017**, *37*, 3–9, doi:10.3892/or.2016.5236.
16. Zhu, J.K. Abiotic Stress Signaling and Responses in Plants. *Cell* **2016**, *167*, 313–324.
17. Boquete, M.T.; Muyle, A.; Alonso, C. Plant Epigenetics: Phenotypic and Functional Diversity beyond the DNA Sequence. *Am J Bot* **2021**, *108*, 553–558, doi:10.1002/ajb2.1645.
18. Akhter, Z.; Bi, Z.; Ali, K.; Sun, C.; Fiaz, S.; Haider, F.U.; Bai, J. In Response to Abiotic Stress, Dna Methylation Confers Epigenetic Changes in Plants. *Plants* **2021**, *10*.
19. Miryeganeh, M. Plants' Epigenetic Mechanisms and Abiotic Stress. *Genes (Basel)* **2021**, *12*.
20. García-García, I.; Méndez-Cea, B.; Martín-Gálvez, D.; Seco, J.I.; Gallego, F.J.; Linares, J.C. Challenges and Perspectives in the Epigenetics of Climate Change-Induced Forests Decline. *Front Plant Sci* **2022**, *12*, doi:10.3389/fpls.2021.797958.
21. Saeed, F.; Chaudhry, U.K.; Bakhsh, A.; Raza, A.; Saeed, Y.; Bohra, A.; Varshney, R.K. Moving Beyond DNA Sequence to Improve Plant Stress Responses. *Front Genet* **2022**, *13*, doi:10.3389/fgene.2022.874648.

22. Gavrilets, S. The Maynard Smith Model of Sympatric Speciation. *J Theor Biol* **2006**, *239*, 172–182, doi:10.1016/j.jtbi.2005.08.041.
23. Meyerowitz, E.M. *ARABIDOPSIS THALIANA*. *Annu Rev Genet* **1987**, *21*, 93–111, doi:10.1146/annurev.ge.21.120187.000521.
24. FAO-ESS. (2021). Estatísticas de Culturas - Conceitos, Definições e Classificações. Divisão de Estatísticas Da FAO (ESS).
25. World Rice Statistics.
26. Erenstein, O.; Jaleta, M.; Sonder, K.; Mottaleb, K.; Prasanna, B.M. Global Maize Production, Consumption and Trade: Trends and R&D Implications. *Food Secur* **2022**.
27. Wang, Y.; Li, J. The Plant Architecture of Rice (*Oryza Sativa*). *Plant Mol Biol* **2005**, *59*, 75–84.
28. Bošković, A.B.; Rando, O.J. Transgenerational Epigenetic Inheritance. **2018**, doi:10.1146/annurev-genet-120417.
29. Stewart-Morgan, K.R.; Petryk, N.; Groth, A. Chromatin Replication and Epigenetic Cell Memory. *Nat Cell Biol* **2020**, *22*, 361–371.
30. Ashe, A.; Colot, V.; Oldroyd, B.P. How Does Epigenetics Influence the Course of Evolution? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **2021**, *376*.
31. Thiebaut, F.; Hemerly, A.S.; Ferreira, P.C.G. A Role for Epigenetic Regulation in the Adaptation and Stress Responses of Non-Model Plants. *Front Plant Sci* **2019**, *10*.
32. Geange, S.R.; Arnold, P.A.; Catling, A.A.; Coast, O.; Cook, A.M.; Gowland, K.M.; Leigh, A.; Notarnicola, R.F.; Posch, B.C.; Venn, S.E.; et al. The Thermal Tolerance of Photosynthetic Tissues: A Global Systematic Review and Agenda for Future Research. *New Phytologist* **2021**, *229*, 2497–2513, doi:10.1111/nph.17052.
33. Lazarev, G.I.; Krasova, E.V. Research and Development in China: Scope and Specifics of Innovation Process. **2018**, *7*.
34. Jenkins, M.F.; White, E.P.; Hurlbert, A.H. The Proportion of Core Species in a Community Varies with Spatial Scale and Environmental Heterogeneity. *PeerJ* **2018**, *6*, e6019, doi:10.7717/peerj.6019.

35. Varotto, S.; Tani, E.; Abraham, E.; Krugman, T.; Kapazoglou, A.; Melzer, R.; Radanović, A.; Miladinović, D. Epigenetics: Possible Applications in Climate-Smart Crop Breeding. *J Exp Bot* **2020**, *71*, 5223–5236, doi:10.1093/jxb/eraa188.
36. Pan, Y.; Birdsey, R.A.; Phillips, O.L.; Jackson, R.B. The Structure, Distribution, and Biomass of the World's Forests. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **2013**, *44*, 593–622.
37. Rezende, C.L.; Scarano, F.R.; Assad, E.D.; Joly, C.A.; Metzger, J.P.; Strassburg, B.B.N.; Tabarelli, M.; Fonseca, G.A.; Mittermeier, R.A. From Hotspot to Hopespot: An Opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect Ecol Conserv* **2018**, *16*, 208–214, doi:10.1016/j.pecon.2018.10.002.
38. Gaston, K.J. *Global Patterns in Biodiversity*; 2000;
39. Ribeiro, M.C.; Metzger, J.P.; Martensen, A.C.; Ponzoni, F.J.; Hirota, M.M. The Brazilian Atlantic Forest: How Much Is Left, and How Is the Remaining Forest Distributed? Implications for Conservation. *Biol Conserv* **2009**, *142*, 1141–1153, doi:10.1016/j.biocon.2009.02.021.
40. Zhang, H.; Lang, Z.; Zhu, J.-K. Dynamics and Function of DNA Methylation in Plants. *Nat Rev Mol Cell Biol* **2018**, *19*, 489–506, doi:10.1038/s41580-018-0016-z.
41. Kumar, S.; Mohapatra, T. Dynamics of DNA Methylation and Its Functions in Plant Growth and Development. *Front Plant Sci* **2021**, *12*, doi:10.3389/fpls.2021.596236.
42. Kawakatsu, T.; Ecker, J.R. Diversity and Dynamics of DNA Methylation: Epigenomic Resources and Tools for Crop Breeding. *Breed Sci* **2019**, *69*, 191–204, doi:10.1270/jsbbs.19005.
43. Sun, C.; Ali, K.; Yan, K.; Fiaz, S.; Dormatey, R.; Bi, Z.; Bai, J. Exploration of Epigenetics for Improvement of Drought and Other Stress Resistance in Crops: A Review. *Plants* **2021**, *10*, 1226, doi:10.3390/plants10061226.
44. Vanyushin, B.F.; Ashapkin, V. v. DNA Methylation in Higher Plants: Past, Present and Future. *Biochim Biophys Acta Gene Regul Mech* **2011**, *1809*, 360–368, doi:10.1016/j.bbagr.2011.04.006.
45. Feng, S.; Rubbi, L.; Jacobsen, S.E.; Pellegrini, M. Determining DNA Methylation Profiles Using Sequencing. *Methods Mol Biol* **2011**, *733*, 223–238, doi:10.1007/978-1-61779-089-8_16.
46. Bollati, V.; Baccarelli, A. Environmental Epigenetics. *Heredity (Edinb)* **2010**, *105*, 105–112.

47. Zhang, H.; Lang, Z.; Zhu, J.K. Dynamics and Function of DNA Methylation in Plants. *Nat Rev Mol Cell Biol* 2018, 19, 489–506.
48. Yu, Z.; Duan, X.; Luo, L.; Dai, S.; Ding, Z.; Xia, G. How Plant Hormones Mediate Salt Stress Responses. *Trends Plant Sci* 2020, 25, 1117–1130, doi:10.1016/j.tplants.2020.06.008.
49. Cerqueira, A.F.; Rocha-Santos, L.; Benchimol, M.; Mielke, M.S. Habitat Loss and Canopy Openness Mediate Leaf Trait Plasticity of an Endangered Palm in the Brazilian Atlantic Forest. *Oecologia* 2021, 196, 619–631, doi:10.1007/s00442-021-04879-x.
50. O'sullivan, O.S.; Heskel, M.A.; Reich, P.B.; Tjoelker, M.G.; Weerasinghe, L.K.; Penillard, A.; Zhu, L.; Egerton, J.J.G.; Bloomfield, K.J.; Creek, D.; et al. Thermal Limits of Leaf Metabolism across Biomes. *Glob Chang Biol* 2017, 23, 209–223, doi:10.1111/gcb.13477.
51. McCaw, B.A.; Stevenson, T.J.; Lancaster, L.T. Epigenetic Responses to Temperature and Climate. *Integr Comp Biol* 2020, 60, 1469–1480, doi:10.1093/icb/icaa049.
52. Shinozaki, K.; Yamaguchi-Shinozaki, K. Gene Networks Involved in Drought Stress Response and Tolerance. In Proceedings of the Journal of Experimental Botany; January 2007; Vol. 58, pp. 221–227.
53. Mehdi, S.; Derkacheva, M.; Ramström, M.; Kralemann, L.; Bergquist, J.; Hennig, L. The WD40 Domain Protein MSI1 Functions in a Histone Deacetylase Complex to Fine-Tune Abscisic Acid Signaling. *Plant Cell* 2016, 28, 42–54, doi:10.1105/tpc.15.00763.
54. Zhu, H.; Xie, W.; Xu, D.; Miki, D.; Tang, K.; Huang, C.F.; Zhu, J.K. DNA Demethylase ROS1 Negatively Regulates the Imprinting of DOGL4 and Seed Dormancy in *Arabidopsis Thaliana*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 2018, 115, E9962–E9970, doi:10.1073/pnas.1812847115.
55. Hutchison, C.; Gravel, D.; Guichard, F.; Potvin, C. Effect of Diversity on Growth, Mortality, and Loss of Resilience to Extreme Climate Events in a Tropical Planted Forest Experiment. *Sci Rep* 2018, 8, doi:10.1038/s41598-018-33670-x.
56. Álvarez-Yépez, J.C. Restoration Ecology in the Anthropocene: Learning from Responses of Tropical Forests to Extreme Disturbance Events. *Restor Ecol* 2020, 28, 271–276, doi:10.1111/rec.13117.
57. Alberts, B., J.A., L.J., R.M., R.K., & W.P. Plant Development. In *Molecular Biology of the Cell*; Garland Science, Ed.; 2002.

58. Piacentini, L.; Fanti, L.; Specchia, V.; Bozzetti, M.P.; Berloco, M.; Palumbo, G.; Pimpinelli, S. Transposons, Environmental Changes, and Heritable Induced Phenotypic Variability. *Chromosoma* **2014**, *123*, 345–354, doi:10.1007/s00412-014-0464-y.
59. Bradshaw, J.E. Plant Breeding: Past, Present and Future. *Euphytica* **2017**, *213*, 60, doi:10.1007/s10681-016-1815-y.
60. Sobral, M.; Sampedro, L. Phenotypic, Epigenetic, and Fitness Diversity within Plant Genotypes. *Trends Plant Sci* **2022**, *27*, 843–846, doi:10.1016/j.tplants.2022.06.008.

Capítulo 2

Influência da fragmentação florestal e do ambiente materno na eficiência do uso da luz em plantas jovens de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae)



**Influência da
fragmentação florestal e
do ambiente materno na
eficiência do uso da luz em plantas jovens
edulis Martius (Arecaceae)**

de ***Euterpe***

Resumo

A palmeira tropical *Euterpe edulis* (palmito-juçara) desempenha um papel crucial na manutenção dos processos ecológicos em seus ecossistemas. Atualmente, graças aos esforços de conservação e uso sustentável seu *status* passou de vulnerável para pouco preocupante. Por ser uma espécie dependente de florestas, que regenera no sub-bosque e tolera a sombra, a disponibilidade de água é vital, especialmente em seus estágios iniciais de desenvolvimento. Nesse contexto, a seca emerge como uma das ameaças climáticas mais significativas, impactando severamente a sobrevivência da espécie. Além disso, a fragmentação e perda de habitat atuam como um filtro ambiental, limitando a distribuição da espécie devido às suas exigências ecológicas específicas. A avaliação dos atributos funcionais foliares e dos parâmetros da emissão de fluorescência da clorofila permitem compreender as estratégias fisiológicas que *E. edulis* utiliza para lidar com a baixa disponibilidade de luz no sub-bosque florestal e verificar sua eficiência fotoquímica da fotossíntese em resposta a estresses ambientais. É possível que as condições ambientais enfrentadas pela planta-mãe ao longo de sua ontogenia influenciem a composição genética ou, até mesmo, epigenética da prole, impactando suas respostas. Diante disso, utilizando sementes oriundas de matrizes localizadas em fragmentos ambientais com variação da cobertura florestal em nível intermediário (40% a 60%), este estudo teve como objetivo investigar se essa variação é suficiente para gerar diferenças nas respostas fisiológicas dessas progênies de *E. edulis*. Adicionalmente, buscou-se verificar se, sob condições de estresse hídrico em ambiente controlado, as respostas fisiológicas dessas progênies remetem a uma possível herança materna. Os dados obtidos indicam que a heterogeneidade ambiental foi capaz de induzir variação nos atributos funcionais foliares e fotossintéticos das progênies. Adicionalmente, as respostas diferenciadas das progênies sob condições de estresse hídrico sugerem a ocorrência de herança materna, reforçando a influência do ambiente da planta-mãe na modelagem das características da prole.

Abstract

The tropical palm tree *Euterpe edulis*, also known as the palmito-juçara, plays a crucial role in maintaining ecological processes within its ecosystems. Thanks to conservation efforts, its status has recently changed from 'vulnerable' to 'least concern'. As it is a forest-dependent species that regenerates in the understory and tolerates shade, water availability is vital, particularly during the early stages of its development. In this context, drought is one of the most significant climate threats, severely impacting the survival of the species. Additionally, habitat fragmentation and loss act as environmental filters, limiting the species' distribution due to its specific ecological requirements. Evaluating leaf functional attributes and chlorophyll fluorescence emission parameters provides insight into the physiological strategies that *E. edulis* employs to cope with low light availability in the forest understory, as well as verifying its photochemical efficiency of photosynthesis in response to environmental stresses. It is possible that environmental conditions experienced by the mother plant throughout its ontogeny influence its genetic and even epigenetic composition, impacting the

responses of its offspring. Given this, the aim of this study was to investigate whether variation in forest cover (40% to 60%) in environmental fragments is sufficient to generate differences in the physiological responses of *E. edulis* progenies, using seeds from these fragments. Additionally, we sought to verify whether the physiological responses of these progenies under water stress conditions in a controlled environment refer to possible maternal inheritance. The data obtained indicate that environmental heterogeneity was able to induce variation in the functional leaf and photosynthetic attributes of the progenies. Furthermore, the differentiated responses of the progenies under water stress conditions suggest the occurrence of maternal inheritance, thereby reinforcing the influence of the mother plant's environment on the characteristics of its offspring.

Introdução

Euterpe edulis Martius (Arecaceae) é uma espécie de palmeira tropical nativa da Mata Atlântica, que ocorre também em floresta ribeirinhas do Cerrado (Souza e Prevedello, 2019), na Argentina e no Paraguai (Kew Science, 2024; Palmweb, 2024). É considerada uma espécie chave para a manutenção dos processos ecológicos nos ecossistemas onde ocorre naturalmente, uma vez que produz uma grande quantidade de frutos, principalmente em épocas de escassez de recursos (Galetti et al. 1998; Galetti et al., 2013; Silva e Reis, 2019; Tres et al., 2020). Devido a sua superexploração para o consumo do meristema apical do caule, já foi classificada com vulnerável no Livro vermelho da Flora do Brasil (Martinelli et al., 2018). Atualmente, através de ações focadas em sua conservação, *E. edulis* é considerada como pouco preocupante (LC) e recebeu o critério verde de "amplamente esgotado" (largely depleted) (Hargreaves, 2024; Portela et al. 2025). Esse novo Status Verde indica que embora a espécie não esteja próxima à extinção, é muito provável que suas populações e funções ecológicas estejam significativamente reduzidas (Hargreaves, 2024; Portela et al. 2025). Além disso, *Euterpe edulis* é uma espécie altamente dependente da presença de floresta, regenerando no sub-bosque de florestas com dossel denso e alta umidade relativa do ar (Cerqueira et al. 2021). Ou seja, é uma espécie tolerante à sombra, cuja disponibilidade de água é crucial para seus indivíduos, principalmente nos

estágios iniciais de desenvolvimento (Gatti et al., 2014). A sua ontogenia é dividida em seis estágios bem delimitados, conhecidos como Plântula, Jovem I, Jovem II, Imaturo I, Imaturo II e Adulto (Silva et al. 2009), sendo que a tolerância à sombra diminui com o avanço da idade e o estágio ontogenético (Gatti et al. 2011). Em outras palavras, enquanto os indivíduos das três primeiras categorias são altamente dependentes dos ambientes mais sombreados no interior da floresta, a exigência em luz vai aumentando conforme ocorrem as mudanças na sua ontogenia.

A dependência de *E. edulis* pela presença de florestas densas e alta umidade relativa do ar a torna particularmente vulnerável a perturbações que afetam a disponibilidade de água (Gatti et al., 2014; Cerqueira et al., 2021). Diante disso, a seca é uma das mais significativas ameaças climáticas para espécies florestais em regiões tropicais, impactando severamente a fisiologia, o crescimento e a sobrevivência de plantas, especialmente em estágios juvenis (Allen et al., 2010; McDowell et al., 2011). Com o aumento da frequência de eventos de seca previstos pelas mudanças climáticas (IPCC, 2021), a capacidade de *E. edulis* em tolerar ou mitigar os efeitos do déficit hídrico torna-se um fator crítico para sua persistência e para a manutenção de sua função ecológica nos fragmentos remanescentes da Mata Atlântica.

A fragmentação de ecossistemas tem sido considerada um dos principais impactos antrópicos em paisagens originalmente cobertas por florestas tropicais, constituindo-se num desafio para a conservação da biodiversidade, pois afeta a conectividade dos remanescentes, uma vez que altera o fluxo gênico e os processos ecológicos essenciais para a manutenção das comunidades vegetais (Benchimol et al., 2017; Cerqueira et al., 2022). Visto que os regenerantes de *E. edulis* são encontrados predominantemente em fragmentos inseridos em paisagens com maior cobertura florestal na paisagem e em locais com menor abertura do dossel e menor transmissão de luz para o sub-bosque (Cerqueira et al 2021), as exigências ecológicas dessa espécie contribuem para que a fragmentação ambiental seja um forte filtro sobre suas populações naturais (Rocha-Santos et al., 2017; Cerqueira et al., 2021). Leal et al (2022) reportaram que a presença de indivíduos jovens em populações naturais de *E. edulis* foi altamente suscetível a perda de floresta

na escala de paisagem. Desta forma, associada a fragmentação ambiental, a redução da cobertura florestal interfere diretamente na regeneração e na estrutura demográfica dessa espécie. Além disso, a fragmentação favorece a diminuição da variabilidade genética de indivíduos jovens (Carvalho et al., 2015), ressaltando que mudanças de diferenciação genética entre adultos e juvenis pode ser resultado de uma provável mudança do fluxo gênico do passado e do presente (Santos et al., 2016). Em seus estudos, Santos et al. (2015, 2016) relataram que o padrão de estrutura genética em juvenis é alterado quando há uma diminuição de cobertura florestal, mas essa diminuição não afeta o padrão em indivíduos adultos, assim, indicando o início de uma mudança na estrutura genética de populações recentes dessa espécie.

A sobrevivência e o crescimento de regenerantes de espécies florestais no sub-bosque, como é o caso dos indivíduos jovens de *E. edulis*, depende da maximização do ganho líquido de carbono (Givnish, 1988), com maiores valores de área foliar, menor espessura das folhas e maiores conteúdos de clorofilas, resultando em maiores taxas de crescimento, ou da conservação de energia e alocação de carbono para a produção de substâncias de defesa e de reserva (Kitajima, 1994), resultando em menor crescimento. Dentre os atributos funcionais foliares que permitem verificar as estratégias utilizadas pelas diferentes espécies para lidar com a baixa disponibilidade de luz no sub-bosque florestal, estão a massa foliar específica (LMA), que representa a razão entre a massa seca da folha por unidade de área, o índice de clorofilas (CI), uma medida que estima a quantidade de moléculas de clorofila disponíveis para absorver a energia da luz do sol, a eficiência da conversão e conservação da energia da luz durante a fotossíntese, obtida por meio da análise da emissão da fluorescência da clorofila (Cerqueira et al. 2022).

Num estudo conduzido em fragmentos inseridos em paisagens com diferentes percentuais de cobertura florestal, Cerqueira et al. (2021) observaram que indivíduos jovens de *E. edulis* apresentaram menores valores de massa foliar específica (LMA) e maiores valores do índice de clorofilas (CI) com o aumento da cobertura de florestas na paisagem, cujos fragmentos também apresentaram menores valores de abertura do dossel (CO) e, consequentemente, menor transmissão de luz para o sub-bosque. Mais

recentemente, Cerqueira et al. (2025) reportaram que os atributos foliares com maior plasticidade em relação à transmissão de luz e com maior potencial para o monitoramento das respostas de indivíduos jovens de *E. edulis* em relação à disponibilidade de luz em condições de sombra natural (floresta) e artificial foram LMA, o CI, além da densidade de venação (LVD). Em outro estudo Portela et al. (2021) reportaram que o tamanho dos fragmentos florestais, independentemente da cobertura de florestas em escala de paisagem, afetou significativamente o conteúdo de massa seca foliar (LDMC), um indicador da conservação do carbono adquirido pela fotossíntese e suporte estrutural (Garnier et al. 2001).

Durante a fotossíntese, na cadeia de transporte de elétrons, a energia da luz do sol é absorvida pelas moléculas de clorofila dos sistemas coletores de luz, LHCI e LHCII, nos fotossistemas I (PSI) e II (PSII), respectivamente. No PSII a energia de excitação absorvida pelo LHCII é transferida ao centro de reação P680, o qual se oxida ocasionando a redução da plastoquinona e a consequente oxidação da molécula de água, no complexo de evolução do oxigênio (Baker 2008; Strasser et al 2010). Durante a absorção da energia física da luz do sol e a sua transformação em energia química a partir da oxidação de P680 no PSII, uma pequena parte da energia de excitação é dissipada na forma de calor ou fluorescência, gerando uma competição entre a dissipação de energia e a produção de energia química na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese (Baker 2008). Dessa forma, a análise da emissão de fluorescência da clorofila é considerada uma excelente técnica não invasiva e rápida para analisar a vitalidade do aparelho fotossintético e a sua tolerância à estresses do ambiente (Baker 2008; Swoczyna et al. 2022).

São muitos os parâmetros obtidos a partir da análise da emissão de fluorescência da clorofila, sendo que o rendimento quântico máximo do PSII (ou razão entre a fluorescência variável e a fluorescência máxima, Fv/Fm) é considerado um excelente indicador de eficiência fotoquímica da fotossíntese e amplamente utilizado em pesquisas sobre estresse ambiente em plantas (Swoczyna et al. 2022). Além disso, a fase rápida da cinética de emissão da fluorescência da clorofila, também chamada curva JIP, indica um conjunto de processos fotoquímicos associados ao PSII (Tsimilli-Michael 2019). A análise

dos transientes de emissão de fluorescência da clorofila obtida por meio teste JIP permite calcular inúmeros parâmetros relacionados com aspectos estruturais, funcionais e conformacionais do PSII e da cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese (Swoczyna et al. 2022).

Entre os parâmetros obtidos a partir do teste JIP, os índices de performance Plabs e Pltotal representam, respectivamente, a conservação da energia dos fótons absorvidos pelo LHCII até a redução dos aceptores intermediários de transporte de elétrons após o PSII (Strasser et al. 2004) e a redução dos aceptores finais de elétrons no PSI (Strasser et al. 2010). Dessa forma, esses parâmetros permitem investigar a capacidade das plantas em absorver e conservar a energia que será utilizada na etapa bioquímica da fotossíntese, sendo excelentes indicadores da vitalidade do processo fotossintético como um todo, seja em condições ótimas de crescimento ou sob estresse ambiente (Swoczyna et al., 2022; Tsimilli-Michael, 2019). Do ponto de vista ecológico, as amplitudes das respostas desses parâmetros podem indicar a ocorrência de aclimatação (alterações no fenótipo) ou adaptações (alterações no genótipo) em relação ao ambiente de crescimento (Strasser et al., 2004; Strasser et al., 2010). Utilizando progênieis originadas de quatro plantas matrizes, sendo duas de um fragmento florestal inserido em paisagem com 83% de cobertura florestal e CO médio de 4,8% e duas de um fragmento florestal inserido em paisagem com 55% de cobertura florestal e CO médio de 6,7%, Cerqueira et al. (2022) encontraram diferenças no número de alelos exclusivos entre progênieis dos dois fragmentos, mas não foi possível verificar diferenças na razão Fv/Fm e no índice de desempenho potencial Plabs.

Além de Fv/Fm, Plabs e Pltotal, outros parâmetros obtidos a partir do teste JIP, como o fluxo da energia absorvida pelos sistemas coletores de luz por centro de reação (ABS/RC), o fluxo de energia capturada por centro de reação (TRo/RC), o fluxo de transporte de elétrons da quinona QA para a quinona QB por centro de reação (ETo/RC) e o fluxo de energia dissipada por centro de reação (Dlo/RC) têm sido utilizados como indicadores da capacidade fotossintética de plantas em condições ótimas de crescimento ou estresse ambiente (Strasser et al. 2004). Enquanto Plabs e Pltotal estão diretamente relacionados com a conservação da energia absorvida pelos sistemas

coletores de luz na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese, Dlo/RC (calculado por meio da fórmula $Dlo/RC = ABS/RC - Tro/RC$) está relacionado com a capacidade da planta em dissipar o excesso de energia absorvida, principalmente na forma de calor (Strasser et al. 2004). A dissipação do excesso de energia absorvida em plantas expostas ao excesso de luz solar tem sido reconhecida a muito tempo como um eficiente mecanismo para evitar danos ao aparelho fotossintético e a ocorrência do fenômeno conhecido como fotoinibição da fotossíntese (Castro et al. 1995; Krause et al. 2012). Particularmente em espécies que regeneram no interior de florestas tropicais, as quais podem ser expostas ao excesso de luz por processos estocásticos, como a queda de galhos ou mesmo árvores, a autorregulação do fluxo de energia na cadeia de transporte de elétrons pode aumentar as chances de sobrevivência, auxiliando no pleno estabelecimento de seus regenerantes (Lovelock et al. 1994).

A presença de alelos exclusivos em populações naturais de *E. edulis* provenientes de diferentes fragmentos florestais, permite analisar como a estrutura genética dessas populações está associada ao ambiente biótico e abiótico. Além disso, é possível que as condições do ambiente de crescimento da planta-mãe ao longo da sua ontogenia possam moldar a composição genética da prole (Roach & Wulff, 1987; Herman & Sultan, 2011; Sultan, 2015). Contudo, é necessário considerar que a presença de alelos exclusivos nem sempre é traduzida em características fenotípicas, pois podem estar em regiões neutras do genoma, sem impacto funcional direto (Moritz, 1994). Ou seja, a ausência de diferenciação significativa entre as progênieis para atributos fisiológicos (Cerqueira et al., 2022) abre precedente para que, além de uma herança genética mendeliana clássica, mecanismos de herança materna via epigenética pode estar atuando na determinação do fenótipo (Richards, 2006). Dessa forma, as plantas podem modificar a aptidão de seus descendentes através de efeitos maternos quando as plantas mães se encontram em ambientes com alto nível de estresse. De acordo com a epigenética, as condições ambientais do ambiente de crescimento da planta-mãe impactam diretamente na capacidade de sua prole de lidar com ambientes semelhantes ou diferentes (Roach & Wulff, 1987; Herman & Sultan, 2011).

A partir de sementes coletadas de plantas matrizes crescendo em quatro fragmentos de florestas nativas na região de Una, Bahia, Brasil, num gradiente de cobertura florestal na paisagem variando entre 43% e 60% o presente estudo teve como objetivo investigar se os efeitos do ambiente materno afetam a expressão de atributos foliares morfofisiológicos relacionados com a conversão e a conservação da energia da luz em plantas jovens de *E. edulis*. Para a condução do experimento as plantas (progênieis) cresceram num mesmo ambiente de luz (aproximadamente 65% do pleno sol), em condições ótimas de nutrição mineral e irrigação, até atingirem o estágio ontogenético Jovem II. Considerando que as progênieis estavam crescendo nas mesmas condições de luz, regime hídrico e nutrientes, as diferenças nos seus atributos funcionais devem estar associadas com o ambiente materno de crescimento. Assim, a partir da premissa de que o ambiente de crescimento das plantas matrizes pode afetar a expressão dos atributos funcionais foliares de suas progênieis, e com base em estudos prévios (Cerqueira et al. 2021, 2022, 2025), foram testadas as seguintes hipóteses:

- (1) Considerando que Cerqueira et al (2021) reportaram a diminuição da LMA e o aumento do índice de clorofilas em regenerantes de *E. edulis* com o aumento da cobertura florestal na paisagem (com variação entre 18% e 80%), espera-se que, mesmo em um intervalo menor de cobertura florestal, as progênieis provenientes do fragmento com maior cobertura florestal na paisagem apresentem os menores valores de LMA e os maiores valores do índice de clorofilas em relação aos demais.
- (2) Considerando que Cerqueira et al. (2022) não encontraram diferenças significativas entre progênieis originadas de matrizes crescendo em fragmentos com coberturas florestais na paisagem contrastantes (com variação entre 55% e 83%) para Fv/Fm e Plabs, espera-se que a faixa de cobertura florestal dos fragmentos utilizados no presente estudo não tenha influência nessas variáveis de emissão de fluorescência da clorofila.
- (3) Por outro lado, por ser uma espécie que regenera no sub-bosque e cujos regenerantes são altamente suscetíveis às variações no ambiente físico (Gatti et al., 2014; Cerqueira et al. 2021, 2022), quando em condição de estresse por desidratação foliar (um proxy da tolerância à seca), espera-se que plantas

originadas de matrizes crescendo em fragmentos com maior cobertura florestal na paisagem sejam mais suscetíveis a desidratação do que aquelas originadas de matrizes crescendo em fragmentos com menor cobertura florestal na paisagem.

(4) Considerando que indivíduos jovens de *E. edulis* regeneram em ambientes com baixa transmissão de luz no sub-bosque de florestas naturais (Cerqueira et al. 2021), espera-se que as plantas originadas de fragmentos com maior cobertura florestal na paisagem, e menor CO, sejam mais conservativas em relação à radiação luminosa absorvida pelos sistemas coletores de luz, apresentando maiores valores de Plabs e Pltotal e menores valores de DloRC em relação ao índice de clorofilas.

Metodologia

1. Área de estudo, amostragem e condições experimentais

As amostras desse estudo foram coletadas em fragmentos florestais tropicais na região de Una, sul da Bahia (Fig.1) e depois o experimento foi desenvolvido no viveiro da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) em Ilhéus, Bahia, Brasil (14°47'47"S, 39°10'21"W). Através de busca ativa, foram amostrados 20 indivíduos em frutificação (matrizes) de *Euterpe edulis* em quatro fragmentos florestais. De cada matriz foram coletados 50 frutos para a produção de mudas no viveiro da UESC.

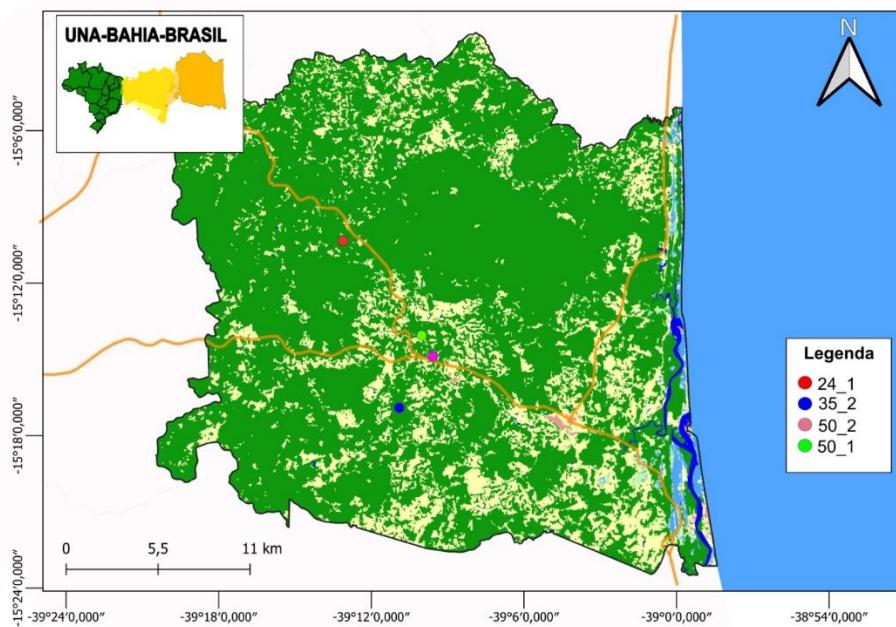


Fig.1:Mapa com a localização dos fragmentos onde foram amostrados as matrizes de *E. edulis* na região de Una, Bahia, Brasil.

As informações ambientais sobre clima e caracterização da paisagem foram levantadas por estudos prévios realizados nos fragmentos (Tabela 1). Os dados de microclima foram obtidos através de um registrador de dados eletrônicos – HOBO (Onset), implantado no centro de cada fragmento, coletando dados por um ano (Leal et al., 2021). O déficit máximo de pressão de vapor (DPV) foram calculados usando a fórmula proposta por (Landsberg 1986). A CO foi calculada usando o Gap Light Analyzer (GLA) (Frazer et al. 1999) através de fotografias hemisféricas obtidas acima de indivíduos jovens de *E. edulis* presentes nos fragmentos. A cobertura florestal na paisagem foi estimada em várias escalas espaciais, sendo aqui utilizado o buffer de 2000 m (Cerqueira et al., 2021).

Os fragmentos amostrados apresentaram valores de temperatura do ar semelhantes, variando de 21°C (mínima) e 27°C (máxima). A temperatura média foi aproximadamente 23°C para todos os fragmentos. As mesmas condições próximas foram encontradas para a umidade relativa do ar e para o déficit de pressão de vapor do ar (DPV) médio e máximo diurno. O fragmento 24_1 foi o que tinha maior cobertura florestal e menor abertura de dossel. O

fragmento 50_2 por sua vez, possuía menor cobertura florestal e maior abertura de dossel.

Os frutos coletados foram despolpados, e as sementes foram medidas em comprimento e largura. Todas as sementes coletadas diferiram significativamente, sendo as maiores sementes localizadas no fragmento 35_2, que possuía a segunda maior cobertura florestal, e as menores sementes localizadas no fragmento de menor cobertura, 50_2. Em seguida as sementes foram colocadas para germinar em areia lavada, dentro de caixas plásticas, separadas por matriz. Após a germinação, as plântulas serão transplantadas para embalagens de PVC com 1,7 L de capacidade, contendo solo florestal. Todas as plantas foram mantidas sobre as mesmas condições durante todo o experimento, de forma que, as diferenças encontradas sejam atribuídas as suas regiões de origem e não as condições do experimento, assim, sendo o ambiente do experimento neutro.

Tabela 1: Caracterização ambiental dos sítios amostrados com bases em variáveis climáticas e estruturais.

	24_1	35_2	50_1	50_2	P_{model}
<i>Cobertura florestal na paisagem (%)</i>	60	49	44	43	---
<i>Abertura de dossel (%)</i>	2,9	3,3	4,0	5,0	---
<i>Diâmetro das sementes</i>	11,71 ± 0,044 B	12,0 ± 0,031 A	11,50 ± 0,049 C	11,24 ± 0,036 D	***
<i>Temperatura mínima (°C)</i>	21,5 ± 0,23	21,22 ± 0,24	21,18 ± 0,28	21,40 ± 0,25	---
<i>Temperatura máxima (°C)</i>	27,0 ± 0,34	27,13 ± 0,34	27,50 ± 0,35	27,80 ± 0,37	---
<i>Temperatura média (°C)</i>	23,96 ± 0,08	23,84 ± 0,08	23,93 ± 0,09	24,12 ± 0,09	---
<i>Umidade relativa do ar (%)</i>	92,7 ± 0,31	93,51 ± 0,26	94,07 ± 0,29	93,55 ± 0,32	---
<i>DPV média (kPa)</i>	0,24 ± 0,01	0,21 ± 0,01	0,20 ± 0,01	0,23 ± 0,01	---
<i>DPV_{max} diurno</i>	0,70 ± 0,07	0,62 ± 0,07	0,65 ± 0,08	0,74 ± 0,08	---

Valores obtidos a partir da base de dados das pesquisas: Leal et al. (2022) e Cerqueira et al. (2021). Valores significativos do Teste Tukey para o diâmetro das sementes, p < 0,05.

2. Atributos funcionais foliares

Quando as plantas atingiram o estágio ontogenético Jovem II, aproximadamente 11 meses após o plantio nos vasos, foram medidos a área foliar individual (LA), o índice de clorofila com o SPAD (CI), o conteúdo de massa seca da folha (LDMC) e a massa foliar específica (LMA). A LA foi obtida por meio de imagens digitais, utilizando o software ImageJ (Abràmoff et al. 2004, Brito-Rocha et al. 2017). Para tal, foram obtidas imagens digitais das

folhas por meio aplicativo OfficeLens (Microsoft, Inc.), utilizando-se um smartphone e uma folha de fundo branca padrão, a qual continha uma escala para o cálculo posterior da LA. O índice SPAD foi obtido por meio de um medidor portátil de clorofila SPAD-502 (Minolta, Japão). A LMA foi obtida por meio da fórmula $LMA = LMd/LA$ e o LDMC por meio da fórmula $LDMC = LMd/LMs$; onde LMs é a massa fresca saturada da folha e LMd é a massa seca da folha individual. A metodologia para obtenção de LMs e LMd está descrita abaixo, nos ensaios de desidratação.

3. Emissão de fluorescência da clorofila e desidratação foliar letal

A desidratação foliar letal foi realizada a partir de uma adaptação das metodologias descritas por Weinberger *et al.* (1972), Burghardt *et al.* (2008), John *et al.* (2018) e Trueba *et al.* (2019). No final do dia anterior de cada ensaio de desidratação as plantas foram bem irrigadas e levadas para o laboratório, onde foram borrifadas com água e cobertas com sacos pretos. No dia seguinte, ao início da manhã, foi selecionado um folíolo de uma folha madura e completamente expandidas por planta, nas quais foram colocados os clipe para aclimatação das folhas ao escuro. Após um período de 30 minutos de aclimatação a fluorescência da clorofila foi medida por meio de um fluorômetro portátil Pocket PEA (Hansatech Instruments, UK), para a obtenção da eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II (Fv/Fm), além do fluxo da energia absorvida pelos sistemas coletores de luz por centro de reação (ABS/RC), do fluxo de energia capturada por centro de reação (TRo/RC), do fluxo de transporte de elétrons da quinona QA para a quinona QB por centro de reação (ETo/RC), do fluxo de energia dissipada por centro de reação (Dlo/RC) (Strasser *et al.* 2004), do índice de desempenho potencial para a conservação de energia dos fôtons absorvida pelo fotossistema II até a redução de aceptores de elétrons entre os fotossistemas (Plabs) e do índice de desempenho potencial para a conservação de energia dos fotôns absorvida pelo fotossistema II até a redução dos aceptores finais de elétrons no fotossistema I (PItotal) (Tsimilli-Michael, 2019 e Strasser 2004). Após esses procedimentos, as folhas foram colocadas sob a bancada do laboratório e pesadas em intervalos de 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12 e 24 horas, para a obtenção da

massa fresca atual da folha durante a desidratação (LMde) em cada horário. Simultaneamente ao momento de cada pesagem, foi medida a emissão de fluorescência da clorofila. Ao final de cada ciclo de desidratação as folhas foram então colocadas em estufa de circulação de ar forçado a 60 °C para a obtenção da massa seca (LMd). O cálculo do teor relativo de água (RWC) foi feito a partir dos valores de LMs, LMde e LMD para cada horário de medição, por meio da fórmula $RWC = (LMde-LMd)/(LMs-LMd)$.

4. Delineamento experimental e análise estatística

O experimento foi conduzido em um delineamento inteiramente casualizado, com amostragem realizada em quatro fragmentos de Mata Atlântica (sítios), utilizando 5 matrizes por sítio, 10 indivíduos por matriz e uma folha por indivíduo, totalizando 200 indivíduos ($4 \times 5 \times 10$). Cada unidade experimental correspondeu a uma planta, representada por uma única folha.

Tabela 2: Atributos morfológicos e fisiológicos amostrados seguidos por suas características, abreviaturas e unidades.

Traços	Símbolos	Unidade
Conteúdo de matéria seca do folíolo	$LDMC$	%
Massa do folíolo por área	LMA	$g m^{-2}$
Conteúdo Relativo de Água	RWC	%
Índice de clorofila	$SPAD index$	unitless
Eficiência Quântica Máxima- indicador do potencial máximo da fotossíntese	Fv/Fm	unitless
Índice de Desempenho – indicador da eficiência da absorção de luz, captura de energia e transporte de elétrons do PSII	PI_{abs}	unitless
Índice de Desempenho Total – indicador do desempenho fotossintético global da planta	PI_{total}	unitless
Energia Absorvida por Centro de Reação – reflete a eficiência da absorção de luz por centro de reação ativos.	ABS/RC	unitless
Energia Capturada por Centro de Reação – energia utilizada para excitação de elétrons por centro de reação, refletindo a eficiência do transporte de elétrons.	TRo/RC	unitless
Transporte de Elétrons (além de QA-) por Centro de Reação – energia absorvida, transferida com sucesso através do sistema fotossintético	ETo/RC	unitless
Energia Dissipada por Centro de Reação – dissipação da energia não utilizada durante o processo fotossintético, geralmente em forma de calor	Dio/RC	unitless
Conteúdo Relativo de Água – após 12 horas de desidratação	$RWC12$	%
Eficiência Quântica Máxima - após 12 horas de desidratação	$Fv/Fm12$	unitless

<i>Energia Absorvida por Centro de Reação - após 12 horas de desidratação</i>	<i>ABS/RC12</i>	unitless
<i>Energia Capturada por Centro de Reação- após 12 horas de desidratação</i>	<i>TRo/RC12</i>	unitless
<i>Transporte de Elétrons (além de QA-) por Centro de Reação - após 12 horas de desidratação</i>	<i>ETo/RC12</i>	unitless
<i>Energia Dissipada por Centro de Reação - após 12 horas de desidratação</i>	<i>Dlo/RC12</i>	unitless

Inicialmente os dados de RWC e da razão Fv/Fm foram relacionados com os tempos de desidratação, sendo possível observar que no tempo de aproximadamente 12 horas após o início da desidratação foliar, os valores da razão Fv/Fm atingiram em torno de 50% em relação ao valor medido no tempo zero (Figura 2). Dessa forma, para as análises posteriores foram selecionados os valores de LDMC, LMA, SPAD, ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC, Dlo/RC, Plabs e PItotal, além dos valores de RWC, Fv/Fm, ABS/RC, TRo/RC, ETo/RC e Dlo/RC obtidos após 12 horas de desidratação foliar, ou seja, RWC12, Fv/Fm12, ABS/RC12, TRoRC12, ETo/RC12 e Dlo/RC12. Os resultados obtidos foram comparados com o teste não paramétrico de Kruskal-Wallis, uma vez que os dados não atenderam aos pressupostos de normalidade (Shapiro-Wilk) e homogeneidade de variâncias (Levene), exigidos pela ANOVA. Quando identificadas diferenças significativas ($p < 0,05$), foi aplicado o teste de Dunn como pós-teste, para identificar os grupos estatisticamente distintos.

Uma Análise de Componentes Principais (PCA) foi realizada com o objetivo de verificar a correlação e agrupamento das variáveis em diferentes momentos amostrais. Essa abordagem permitiu avaliar se os padrões de correlação entre as variáveis se mantinham, fornecendo uma melhor elucidação da dinâmica da espécie em diferentes sítios.

Foi realizada uma regressão linear entre os valores do índice SPAD e o Plabs, PItotal e Dlo/RC no tempo zero, considerando um conjunto de matrizes para cada fragmento. Essa abordagem permitiu avaliar a força e a direção das relações estudadas, contribuindo para a identificação de possíveis tendências ou padrões de resposta. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R (version 4.4.1; R Core Team, 2024).

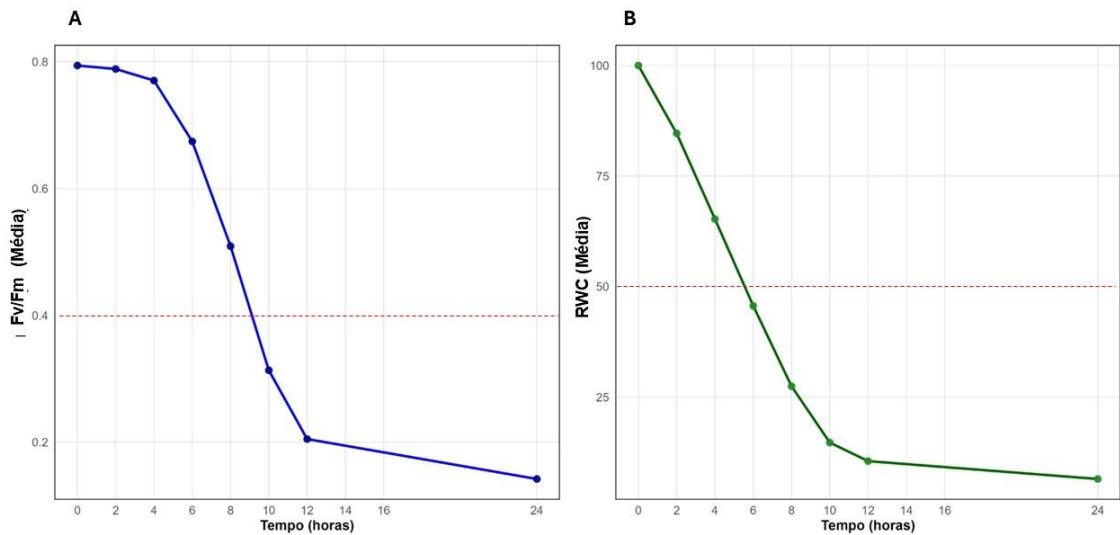


Fig.2: Decréscimos na eficiência fotoquímica máxima do fotossistema II(Fv/Fm) (A) e no teor relativo de água (RWC) (B) em função do tempo de desidratação foliar para plantas de *Euterpe edulis* no estágio ontogenético Jovem II, cujas sementes foram coletadas de plantas matrizes em quatro fragmentos florestais (sítios) na região de Una, Bahia, Brasil.

Resultados

A análise da PCA para os sítios amostrados no tempo zero foi responsável por 76,3% da variação dos dados (Fig. 3). Plabs, Pltotal e ETo/RC contribuíram positivamente para a Dim1, ao passo que possuem uma correlação negativa com ABS/RC, TRo/RC e Dlo/RC. A LMA e o LDMC foram os atributos foliares que tiveram a maior contribuição para a Dim2, e estão fortemente correlacionadas entre si. Há uma separação entre sítios, sendo sítio com cobertura de 60% (24_1) o fragmento mais à direita da Dim1 e o fragmento com cobertura de 49%, (35_2) mais para a esquerda. O fragmento com cobertura de 44% (50_1) está centralizado e o fragmento com cobertura de 43% (50_2) possui uma pequena inclinação para o lado esquerdo; contudo a sobreposição de ambos indica similaridade entre os mesmos. A PCA após 12 horas de desidratação foi responsável por 81,5% da variação total dos dados (Fig. 4). Enquanto para a PCA no tempo zero não há nenhuma variável com relação fortemente negativa para a Dim2, o oposto ocorre aqui, não tendo nenhuma variável positivamente relacionada com Dim2. As variáveis ABS/RC12, TRo/RC12, Dlo/RC12 e ETo/RC12 apresentaram relações negativas para a Dim1 e apresentaram correlações negativas com Fv/Fm12 e RWC12. Além disso, Fv/Fm12 e RWC12 apresentaram relações positivas para

Dim1, sendo as variáveis com maior magnitude do PCA. Os fragmentos 24_1 e 50_1 apresentam maior homogeneidade dos dados, ao passo que 50_2 possui maior sobreposição com os demais sítios e maior heterogeneidade dos dados. Os fragmentos 35_2 e 50_2 estão em sua maior parte no quadrante direito inferior, sendo as variáveis Fv/Fm12 e RWC12 aquelas que apresentaram as maiores magnitude para esses fragmentos.

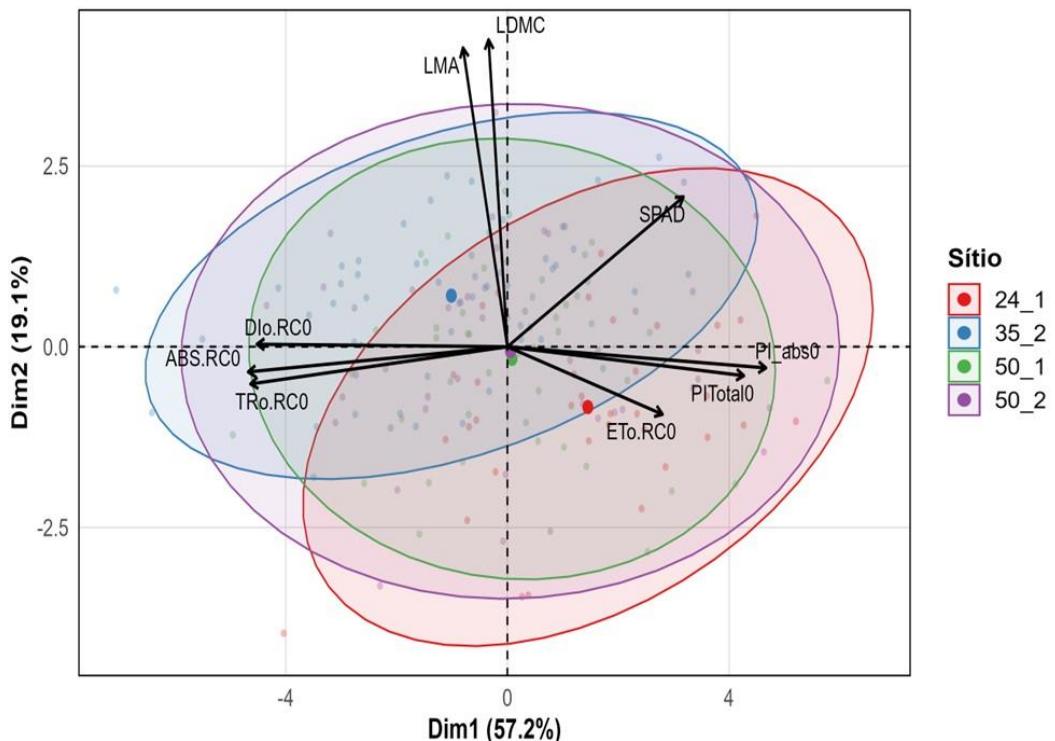


Fig. 3: Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada às variáveis amostradas em plantas Jovem II de *E. edulis* provenientes de sementes coletadas de matrizes em quatro fragmentos florestais, em dois momentos distintos. Dados obtidos no tempo 0. As elipses representam a dispersão dos indivíduos por sítio (95%), e as setas indicam a direção e contribuição das variáveis.

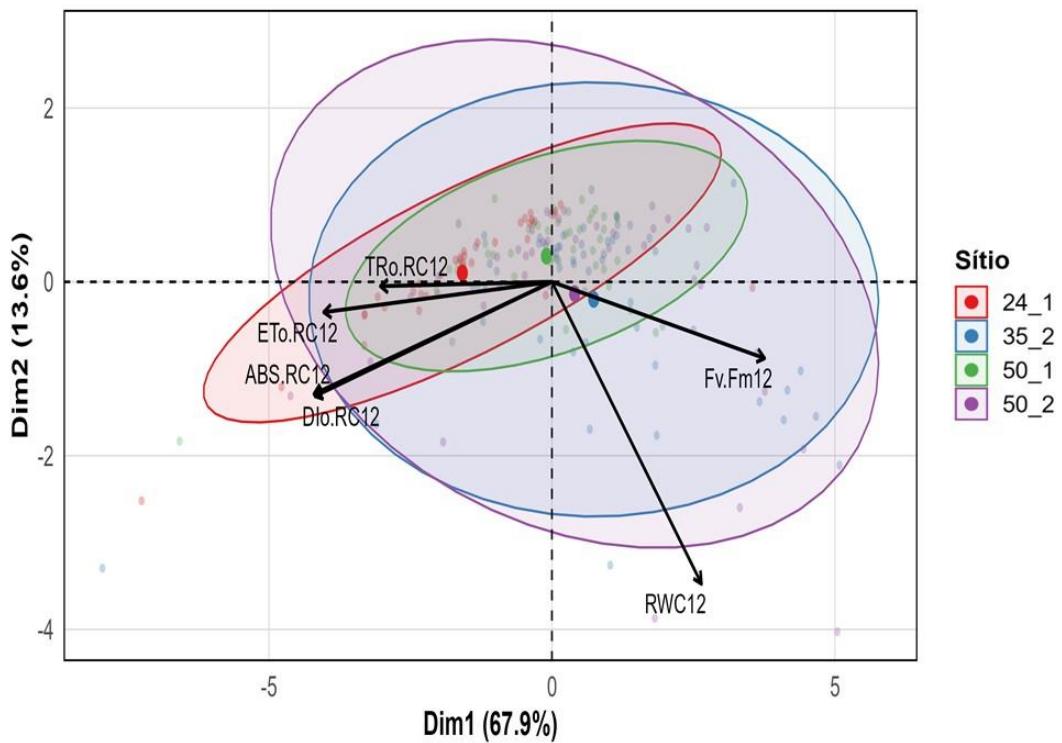


Fig. 4: Análise de Componentes Principais (PCA) aplicada às variáveis amostradas em plantas Jovem II de *E. edulis* provenientes de sementes coletadas de matrizes em quatro fragmentos florestais, em dois momentos distintos. Dados obtidos após 12 horas de desidratação. As elipses representam a dispersão dos indivíduos por sítio (95%), e as setas indicam a direção e contribuição das variáveis

Os resultados apontaram que há uma relação significativa para todos os atributos funcionais foliares analisados, com exceção do índice SPAD (Tabela 3). O fragmento com cobertura de 43% (50_2) foi o mais similar dentre os demais, apresentando semelhança com um ou mais em todas as variáveis amostradas. Os fragmentos com cobertura de 60% (24_1) e cobertura de 49% (35_2) foram os que mais diferiram entre si e os demais. Os maiores valores médios de LDMC, LMA, ABS/RC0, Dio/RC0, TRo/RC0, RWC12 e Fv/Fm12 foram obtidos para as plantas originadas de matrizes do fragmento 35_2. Ao passo que os maiores valores médios de Fv/Fm0, Plabs0, Pltotal0, ABS/RC12, Dio/RC12, TRo/RC12 e ETo/RC12 foram obtidos para as plantas originadas de matrizes do fragmento 24_1. Apenas para a variável ETo/RC0 os maiores valores médios foram obtidos para as plantas originadas de matrizes do sítio com cobertura de 44% (50_1). Para o fragmento 50_2 os valores médios dos atributos funcionais foliares analisados foram sempre intermediários, às vezes

estatisticamente semelhantes aos valores máximos (LDMC, ABS/RC0, Dlo/RC0, TRo/RC0, ETo/RC0, RWC12 e Fv/Fm12) ou às vezes estatisticamente semelhantes aos valores mínimos (LMA, Fv/Fm0, Plabs0, PItotal0, ABS/RC12, Dlo/RC12, TRo/RC12 e TRo/RC12) entre os quatro fragmentos analisados nesse estudo.

Tabela 3: Comparação dos atributos foliares avaliados em indivíduos do estágio ontogenético Jovem II de *E. edulis* em quatro fragmentos florestais através do teste de Kruskal-Wallis, para cada variável está apresentado a mediana, média e erro padrão, seguidos pelo valor estatístico do teste estatístico (KW) e o valor de significância (*p*).

	24_1	35_2	50_1	50_2	KW	P_{model}				
	Média	Média	Média	Média						
<i>LDMC</i>	43,17±0,49	B	45,56±0,21	A	44,35±0,33	B	44,73±0,47	AB	21,987	6,56E-05
<i>SPAD</i>	31,67±0,92		31,92±0,82		31,28±0,65		32,25±0,96		0,316	0,956909
<i>LMA</i>	62,64±2,57	B	78,79±1,28	A	69,70±1,77	B	68,33±1,49	B	35,965	7,62E-08
<i>Fv/Fm0</i>	0,81±0,002	A	0,78±0,002	B	0,80±0,002	C	0,79±0,002	BC	35,558	9,29E-08
<i>ABS/RC0</i>	1,39±0,03	B	1,62±0,03	A	1,51±0,02	A	1,52±0,03	A	22,017	6,47E-05
<i>Dlo/RC0</i>	0,26±0,009	C	0,34±0,11	A	0,30±0,09	B	0,31±0,09	AB	30,496	1,09E-06
<i>TRo/RC0</i>	1,12±0,02	B	1,27±0,02	A	1,21±0,02	A	1,20±0,02	AB	17,938	0,000453
<i>ETo/RC0</i>	0,38±0,004	A	0,36±0,002	B	0,38±0,002	A	0,37±0,005	AB	11,155	0,010919
<i>Plabs0</i>	1,77±0,10	A	1,06±0,06	B	1,34±0,08	C	1,33±0,10	BC	26,579	7,22E-06
<i>PItotal0</i>	0,61±0,03	A	0,36±0,01	B	0,45±0,02	B	0,46±0,03	B	31,707	6,03E-07
<i>RWC12</i>	5,80±0,34	C	14,27±1,17	A	8,95±0,63	B	12,96±1,77	AB	55,493	5,39E-12
<i>Fv/Fm12</i>	0,14±0,015	C	0,22±0,018	A	0,16±0,006	B	0,21±0,017	AB	23,803	2,75E-05
<i>ABS/RC12</i>	12,95±1,01	A	7,83±0,75	B	8,71±0,58	B	8,49±0,72	B	30,168	1,27E-06
<i>Dlo/RC12</i>	11,45±1,00	A	6,49±0,74	B	7,41±0,56	B	7,15±0,71	B	29,255	1,98E-06
<i>TRo/RC12</i>	1,50±0,022	A	1,33±0,024	B	1,30±0,026	B	1,34±0,024	B	31,338	7,22E-07
<i>ETo/RC12</i>	0,53±0,018	A	0,40±0,011	B	0,48±0,013	C	0,43±0,018	BC	38,518	2,2E-08

Abreviações e unidades dos atributos foliares são apresentados na Tabela 2.

As análises de regressão entre o índice SPAD e os valores de Plabs (Fig. 5 A) e PItotal0 (Fig. 5B), indicaram relações positivas entre os conteúdos de clorofilas e os índices de desempenho para as plantas originadas de matrizes dos quatro fragmentos analisados nesse estudo. Os fragmentos 24_1 e 35_2 apresentaram os maiores e menores valores de Plabs0 e PItotal0 por conteúdo de clorofilas, respectivamente, ao passo que as plantas originadas de matrizes dos fragmentos 50_1 e 50_2 apresentaram valores intermediários. Por outro lado, as regressões entre o índice SPAD e Dlo/RC (Fig. 6), foram negativas para os quatro fragmentos. Contrariamente ao que foi observado

para Plabs0 e Pltotal0, as plantas originadas de matrizes dos fragmentos 35_2 e 24_1 apresentaram os maiores e menores valores de Dlo/RC0. Nas três situações (Fig.4 A e B, Fig.5), os valores de Plabs0, Pltotal0 e Dlo/RC0 foram intermediários. Para todas as regressões os valores de R^2 foram superiores a 0,30 para os fragmentos 24_1 e 35_2 (Tabela 4). Por outro lado, os valores de R^2 para as regressões entre SPAD e Pltotal0 e Dlo/RC0 foram menores do que 0,20 para o fragmento 50_1. Apesar disso, todas as regressões apresentaram valores de P significativos.

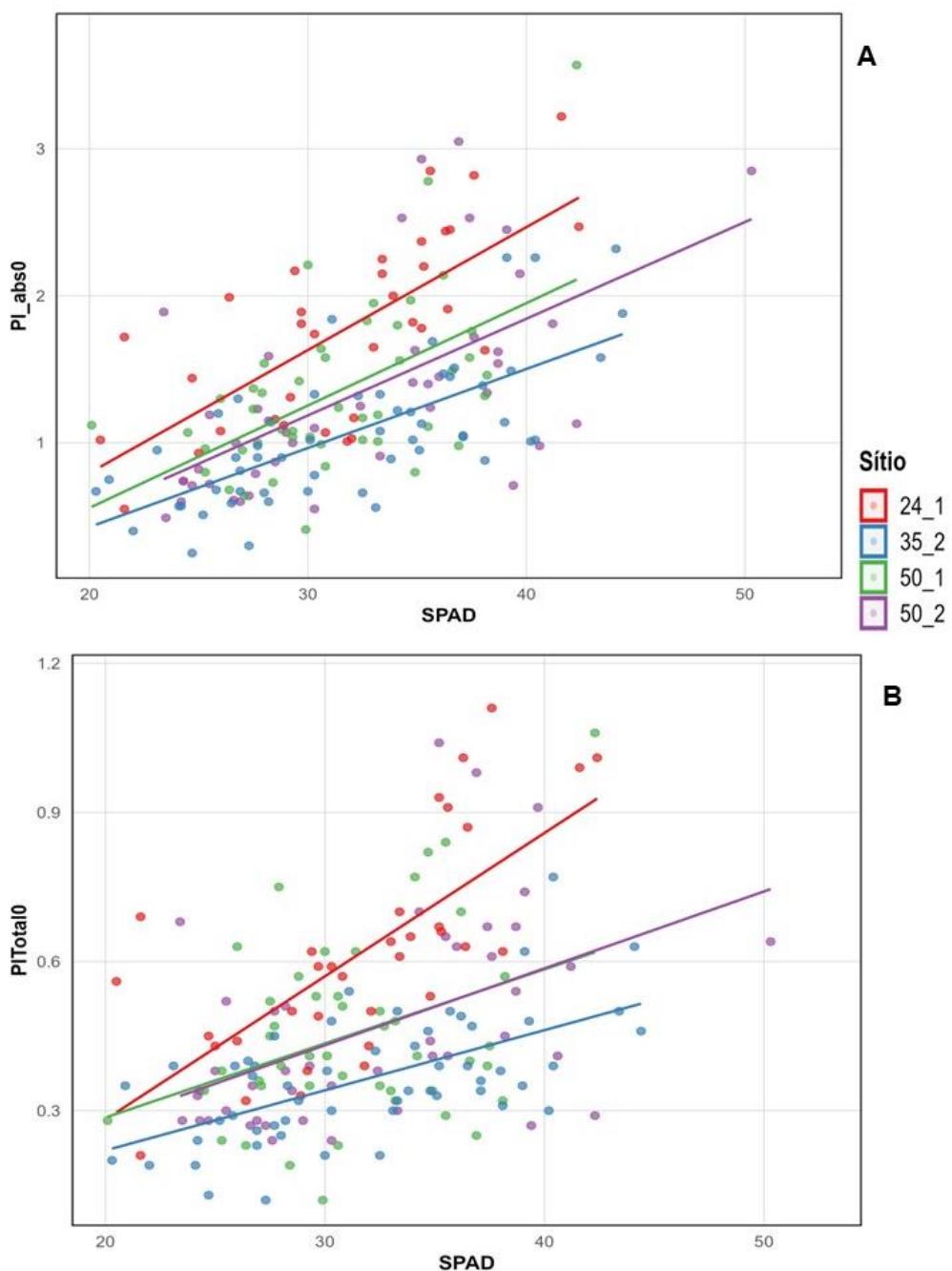


Fig. 5: Relações entre o índice SPAD com os índices de desempenho potencial de conservação de energia no tempo zero, Plabs0 (Fig. 5A) e Pitotal0 (Fig. 5B), para plantas de *Euterpe edulis* no estágio ontogenético Jovem II originadas de matrizes em quatro fragmentos florestais (sítios) na região de Una, Bahia, Brasil.

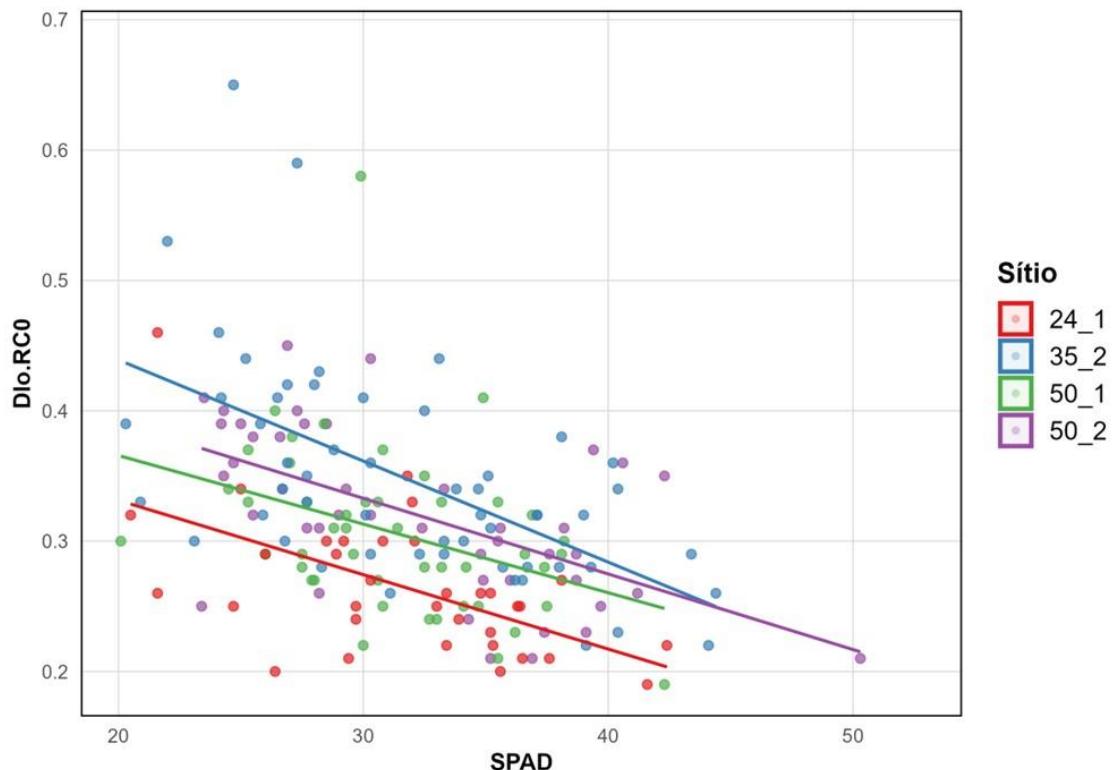


Fig. 6: Relações entre o índice SPAD com o fluxo de energia dissipada por centro de reação (Dio/RC0), para plantas de *E. edulis* no estágio ontogenético Jovem II originadas de matrizes em quatro fragmentos florestais (sítios) na região de Una, Bahia, Brasil.

Tabela 4: Parâmetros das regressões lineares entre o índice SPAD com Piabs0, Pitotal0 e Dio/RC0 para cada fragmento amostrado e seus respectivos coeficientes das equações, coeficientes de determinação (R^2) e valores de significância (p).

		SPADxPlabs	SPADxPitotal	SPADxDio/RC
24_1	R^2	0,50	0,50	0,32
	Equação	$y = 0.08x + -0.88$	$y = 0.03x + -0.29$	$y = -0.01x + 0.45$
	p	3.00E-06	3.00E-06	5.00E-04
35_2	R^2	0,49	0,36	0,33
	Equação	$y = 0.05x + -0.65$	$y = 0.01x + -0.02$	$y = -0.01x + 0.5$
	p	2.80E-09	1.50E-06	5.30E-06
50_1	R^2	0,30	0,12	0,13
	Equação	$y = 0.07x + -0.84$	$y = 0.01x + -0.01$	$y = -0.01x + 0.47$
	p	9.10E-05	0.017	0.014
50_2	R^2	0,38	0,24	0,34
	Equação	$y = 0.07x + -0.79$	$y = 0.02x + -0.03$	$y = -0.01x + 0.51$
	p	9.8e-06	7.9e-04	3.20E-05

Discussão

A folhas são órgãos que possuem grande plasticidade em relação aos seus atributos morfológicos e fisiológicos (Rozendaal *et al.* 2006). Dessa forma, por meio da mensuração desses atributos é possível investigar a história das interações entre planta e ambiente (Reich *et al.*, 2003; Díaz *et al.*, 2013; Caruso *et al.*, 2020). A LMA é um atributo foliar que pode ser vinculado com a resistência ao estresse hídrico, uma vez que folhas com maior LMA são mais resistentes e mais espessas (Larcher, 2003; Niinemets, 2006; Poorter *et al.*, 2009). Apesar de a LMA geralmente apresentar pouca ou nenhuma variação entre indivíduos da mesma espécie, em geral maiores valores estão associados a indivíduos jovens de *E. edulis* crescendo naturalmente em fragmentos inseridos em paisagens em menores coberturas florestais e com maior incidência de luz no sub-bosque (Cerqueira *et al.* 2021). No presente estudo os maiores valores de LMA foram obtidos no sítio 35_2, sem relação inversa com a cobertura florestal, ou seja, esse atributo apresentou valores maiores em condições mais sombreadas, contrariando parcialmente a expectativa da primeira hipótese. Esperava-se também uma relação inversa entre o LMA e a concentração de clorofila, visto que folhas mais robustas, ou seja, maior densidade estrutural, geralmente apresentam menor concentração de clorofila por unidade de área (Batool *et al.*, 2024). Contudo, não houve diferença no índice de clorofila para os sítios, sendo possível sugerir que as plantas ajustaram sua anatomia sem comprometer sua capacidade fotossintética, ou o gradiente de luz foi muito pequeno para acarretar diferenças na prole. Esses resultados demonstram que há distintas estratégias em condições intermediárias de luz, onde as folhas mais robustas podem ser favorecidas na competição por recurso, sem atingir aos extremos fisiológicos, seja sobre sombra profunda ou exposição intensa ao pleno sol (Valladares & Niinemets, 2008).

Outro atributo foliar associado com a resistência a seca e altas temperaturas é o LDMC (Niinemets, 2014), que também apresentou padrão similar ao LMA, com os indivíduos jovens originados de sementes coletadas no

fragmento 35_2 apresentando os maiores valores. Esse padrão, reforça que, em níveis intermediários de cobertura, folhas mais densas e resistentes estão sendo mais eficazes. Geralmente, são os indivíduos na fase ontogenética jovem II, que, apresentam esses altos valores de LMA e LDMC (Wright et al. 2004; Poorter et al. 2009; Valladares et al., 2016).

Como esperado, os atributos morfológicos de biomassa e área foliar, LMA e LMDC, apresentaram uma forte correlação quando analisados na PCA (Fig.3), o que indica que ambos os atributos refletem a mesma estratégia de uso de recursos. A ausência de diferença significativa entre os sítios 35_2 e 50_1, que apresentaram altos valores para ambos os atributos, sugere uma característica tipicamente relacionada a espécies mais tolerantes a sombra, que investem em uma estratégia de crescimento lento (Kitajima & Poorter, 2008; Reich, 2014). Nessa etapa, os indivíduos jovens II passam a priorizar a eficiência no uso dos recursos, uma vez que já estão mais bem estabelecidos no ambiente (Gatti et al., 2011; Niinemets, 2006; Wright et al., 2004; Lusk et al., 2008; Reich, 2014). Contudo, a convergência entre LMA e LMDC em cobertura florestal intermediária, sugere uma coordenação funcional, em relação a eficiência do uso de recurso, não só como esperado para espécies típicas de sombra, mas sob condições ambientais mais equilibradas e intermediárias entre luz e umidade. É possível que essas características sejam indicativas de uma estratégia mais conservadora, onde valores mais altos de LMA e LDMC possuem uma correlação positiva (Fig. 3) com valores mais altos de ABS/RC, TRo/RC e Dio/RC para os indivíduos originados de sementes coletadas nos mesmos sítios (Tabela 3).

Para analisar a eficiência fotossintética, a emissão de fluorescência da clorofila *a* é um ótimo recurso, pois através dela temos acesso a informações sobre o processo de transformação de energia física da luz em energia química na cadeia de transporte de elétrons (Van Heerden et al., 2007; Baker, 2008; Papageorgiou e Govindjee, 2004). Por esse motivo é uma técnica amplamente utilizada em estudos que avaliam as alterações fisiológicas das plantas em respostas ao estresse ambiente (Kalaji et al., 2016; Toro-Tobón et al., 2022). Os altos valores encontrados para as variáveis de emissão de fluorescência da clorofila ABS/RC (energia absorvida por centro de reação) e TRo/RC (energia

excitada e transferida por centro de reação) permite inferir que as folhas estão maximizando sua eficiência na captação e uso de energia, tendo uma maior eficiência energética (Strasser et al., 2004). Contudo, o alto valor de Dlo/RC revela que ao mesmo tempo, há mecanismos fotoprotetores como a dissipação de calor. Essas respostas têm relação com a evitação de danos em ambientes de luz moderada, ou seja, níveis intermediários de cobertura florestal (Kalaji et al., 2014; Flexas et al., 2012), onde pode haver luz suficiente para a exigência fotossintética, mas não ao ponto de necessitar de proteção extrema ou de estratégias mais conservativas.

Contrariando a nossa segunda hipótese, foram encontradas diferenças significativas entre progênies originadas de matrizes crescendo em fragmentos com coberturas florestais na paisagem contrastantes para Fv/Fm e Plabs, bem como para os demais parâmetros derivados do teste JIP. Isso sugere influência do contexto paisagístico sobre a eficiência fotoquímica e o desempenho fisiológico das progênies, o que destaca a importância da conservação da paisagem para a manutenção da espécie (Cerdeira et al 2021). Os índices de desempenho Plabs e Pltotal são ótimos parâmetros para compreender o desempenho fotossintético das plantas, uma vez que, consideram a conservação de energia além do PSII (Guimarães et al., 2022). Os resultados também demonstraram que Plabs foi um melhor critério para separar as progênies, do que o Pltotal, uma vez que para o Pltotal apenas um sítio (24_1) diferiu significativamente dos demais. Mesmo assim, os maiores valores de Plabs, Pltotal e Fv/Fm foram observados no sítio com maior cobertura florestal na paisagem (24_1), sugerindo que plantas presentes em ambientes mais sombreados conseguem manter uma maior eficiência de conservação de energia na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese. Esses resultados condizem com o que é típico de espécies de sombra (Baker, 2008; Zhuang et al., 2020). Sendo *E. edulis* típica de ambiente sombreados, para seus indivíduos em estágio ontogenético jovem (I e II), terem a fotossíntese eficiente é crucial para a sobrevivência, uma vez que precisam de energia para crescer e se desenvolver (Larcher, 2003).

As relações entre Plabs e Pltotal com CI são fortes indicativos de que os indivíduos jovens provenientes de sementes coletadas de matrizes crescendo

no fragmento com maior cobertura florestal na paisagem e menor CO, ou seja, o fragmento 24_1, apresentam maior conservação da energia absorvida pelas moléculas de clorofila do LHCII até a redução dos aceptores de elétrons após o PSII e ao final da cadeia de transporte de elétrons, após o PSI. Esse é um resultado importante e inédito, indicando que o ambiente de regeneração das plantas matrizes pode estar influenciando a capacidade de sobrevivência de suas progêneres nos ambientes mais sombreados no sub-bosque florestal. A conservação da energia após a fixação do carbono atmosférico, ou seja, após a etapa bioquímica da fotossíntese, como o acúmulo de amido nos tecidos do caule, raiz ou na raquis de plantas com folhas compostas são bem conhecidos e considerados como uma importante estratégia para a sobrevivência no sub-bosque florestal (Kitajima, 1994; Myers e Kitajima, 2007; Poorter e Kitajima, 2007). No entanto, a capacidade da planta em conservar, em curto espaço de tempo, a energia absorvida na cadeia de transporte de elétrons da fotossíntese pode ser um importante mecanismo, ainda pouco estudado, para a sobrevivência dos indivíduos juvenis de espécies que dependem da floresta para a sua regeneração, como é o caso de *E. edulis*.

As respostas encontradas em condições de estresse (desidratação após 12 horas) revelaram padrões inversos de Fv/Fm12 e RWC12 em relação aos parâmetros de performance dos centros de reação - ABS/RC, TRo/RC, Dlo/RC e ETo/RC (Fig. 4) e cobertura florestal (Tabela 3). O RWC é um indicador do estado hídrico da planta, que reflete a quantidade de água do tecido foliar em relação a sua capacidade máxima (Jones, 2007), enquanto ao razão Fv/Fm reflete a vitalidade e potencial fotossintético dos centros de reação (Maxwell & Johnson, (2000). Assim, a queda acentuada de Fv/Fm no sítio com maior cobertura florestal (24_1) e os maiores valores de ABS/RC, TRo/RC, e ETo/RC indicam que, apesar da redução da capacidade fotoquímica, os centros de reação ainda estão absorvendo e capturando energia. Contudo, o aumento de Dlo/RC indica a liberação do excesso de energia em forma de calor, como uma forma de evitar danos ao fotossistema II (PSII) (Flexas et al., 2012). Essa combinação de resultados indica a maior suscetibilidade à perda de água nos indivíduos jovens provenientes de sementes coletadas nas matrizes crescendo no fragmento com maior cobertura florestal na paisagem. Por outro lado, os

maiores valores de Fv/Fm12 e RWC12, encontrados no sítio de cobertura intermediária (35_2) sugerem que essas plantas conseguem lidar melhor com condições de maior demanda evaporativa da atmosfera e ambientes com maior troca de energia entre o sub-bosque e a atmosfera acima do dossel florestal.

Todas as progêneres aqui estudadas, provenientes de matrizes inseridas a diferentes graus de abertura de dossel (CO) e cobertura florestal apresentaram respostas fisiológicas associadas às condições do ambiente de origem das plantas-mãe. O ambiente em que as mudas foram mantidas desde a germinação pode ser considerado neutro, uma vez que foi igual para todos (Nicotra et al., 2010). Sendo assim, ainda que os mecanismos epigenéticos não tenham sido diretamente testados neste estudo, os padrões observados são consistentes com efeitos maternos ou epigenéticos relatados na literatura a (Roach, 1987; Herman & Sultan, 2011). Plantas-matrizes que se regeneraram nos sub-bosques sob condições contrastantes podem induzir marcas epigenéticas duráveis em resposta a esses estímulos ambientais, como alterações na metilação do DNA, detectáveis nas progêneres mesmo em ambientes homogêneos (Herman & Sultan, 2011; Jablonka & Raz, 2009) Em sua revisão, Da Costa et al. (2024), trouxe que mecanismos epigenéticos como metilação do DNA, modificações de histonas e microRNAs são decisivos na adaptação de plantas a estresses abióticos, em especial, luz, temperatura e água, ocorrendo de maneira rápida. Desta forma, a memória materna pode funcionar como um filtro ambiental, que pode ser transmitida às progêneres, modulando suas respostas fisiológicas em relação ao ambiente de crescimento (Herman & Sultan, 2011; Galloway & Etterson, 2007).

Conclusões

Indivíduos de *E. edulis* no estágio ontogenético jovem II, descendentes de matrizes crescendo em diferentes fragmentos florestais da Mata Atlântica, com variação nos fatores ambientais, principalmente na cobertura florestal, apresentaram diferenças significativas para atributos foliares morfofisiológicos. Os dois sítios mais contrastantes foram os de maior cobertura e de cobertura intermediária, sendo os de menor cobertura, para a maioria dos atributos

foliares avaliados, semelhantes entre si e os demais. Nossos resultados podem auxiliar na tomada de decisões para a reintrodução dessa espécie em florestas naturais degradadas, uma vez que, sabendo que as respostas aqui apresentadas por *E. edulis* em relação ao ambiente de crescimento das plantas matrizes pode ser uma herança materna transgeracional, o que facilitaria o processo de seleção de sementes, de acordo as características do ambiente degradado. Contudo, são necessários mais estudos para reforçar se essa herança de fato ocorre por mecanismos epigenéticos, e mais rápidos, ou se é uma herança genética, presente ao longo de gerações.

Referências

- Abramoff, M. D., Magalhães, P. J., & Ram, S. J. (2004). Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7), 36–42.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., ... & Cobb, N. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest ecology and management*, 259(4), 660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>
- Baker, N. R. (2008). Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annual Review of Plant Biology*, 59(Volume 59, 2008), 89–113. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Batool, F., Bahadur, S., & Long, W. (2024). Soil nutrients determine leaf traits and above-ground biomass in the tropical cloud forest of Hainan Island. *Frontiers in Forests and Global Change*, 7. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2024.1342135>
- Benchimol, M., Mariano-Neto, E., Faria, D., Rocha-Santos, L., de Souza Pessoa, M., Gomes, F. S., Talora, D. C., & Cazetta, E. (2017). Translating plant community responses to habitat loss into conservation practices: Forest cover matters. *Biological Conservation*, 209, 499–507. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.03.024>
- Brito-Rocha, E., dos Anjos, L., Schilling, A. C., Dalmolin, Â. C., & Mielke, M. S. (2017). Individual leaf area estimations of a dioecious tropical tree species *Carpotroche brasiliensis* (Raddi) A. Gray, Achariaceae. *Agroforestry Systems*, 91(1), 9–15. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9927-x>
- Burghardt, M., Burghardt, A., Gall, J., Rosenberger, C., & Riederer, M. (2008). Ecophysiological adaptations of water relations of *Teucrium chamaedrys* L. to the hot and dry climate of xeric limestone sites in Franconia (Southern

Germany). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 203(1), 3–13. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2007.11.003>

Caruso, C. M., Mason, C. M., & Medeiros, J. S. (2020). The Evolution of Functional Traits in Plants: Is the Giant Still Sleeping? *International Journal of Plant Sciences*, 181(1), 1–8. <https://doi.org/10.1086/707141>

Castro, Y., Fetcher, N., & Fernández, D. S. (1995). Chronic photoinhibition in seedlings of tropical trees. *Physiologia Plantarum*, 94(4), 560–565. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1995.tb00968.x>

Cerqueira, A. F., Rocha-Santos, L., Benchimol, M., & Mielke, M. S. (2021). Habitat loss and canopy openness mediate leaf trait plasticity of an endangered palm in the Brazilian Atlantic Forest. *Oecologia*, 196(3), 619–631. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04879-x>

Cerqueira, A. F., Santos, A. S., de Oliveira Alencar, C., de Oliveira, G. S., Santos, C. S., Schilling, A. C., dos Santos, M. S., Dalmolin, A. C., Gaiotto, F. A., & Mielke, M. S. (2022). Landscape conservation and maternal environment affect genetic diversity and the physiological responses of *Euterpe edulis* (Arecaceae) progenies to light availability. *Environmental and Experimental Botany*, 194, 104722. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104722>

Cerqueira, A. F., Sousa-Santos, C., dos Santos, M. S., Fernandes, V. F., Silva, J. L. A., Pérez-Molina, J. P., Faria, D. M., Vitória, A. P., & Mielke, M. S. (2025). Can leaf traits related to photoacclimation help explain the disappearance of an endangered palm species in deforested landscapes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 37(1), 26. <https://doi.org/10.1007/s40626-025-00371-6>

Da Costa, G. S., Cerqueira, A. F., de Brito, C. R., Mielke, M. S., & Gaiotto, F. A. (2024). Epigenetics Regulation in Responses to Abiotic Factors in Plant Species: A Systematic Review. *Plants*, 13(15), Artigo 15. <https://doi.org/10.3390/plants13152082>

da Silva Carvalho, C., Ribeiro, M. C., Côrtes, M. C., Galetti, M., & Collevatti, R. G. (2015). Contemporary and historic factors influence differently genetic differentiation and diversity in a tropical palm. *Heredity*, 115(3), 216–224. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.30>

Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., Jordano, P., & Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>

Ferraz, T. M., de Oliveira Maia Júnior, S., de Souza, G. A. R., Baroni, D. F., Rodrigues, W. P., de Sousa, E. F., Penchel, R., Loos, R., de Assis Figueiredo, F. A. M. M., Rakocevic, M., & Campostrini, E. (2025). Clonal differences in ecophysiological responses to imposed drought in selected *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla* hybrids. *Tree Physiology*, 45(1), tpaе160. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpae160>

Flexas, J., Barbour, M. M., Brendel, O., Cabrera, H. M., Carriquí, M., Díaz-Espejo, A., Douthé, C., Dreyer, E., Ferrio, J. P., Gago, J., Gallé, A., Galmés, J., Kodama, N., Medrano, H., Niinemets, Ü., Peguero-Pina, J. J., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Tomás, M., ... Warren, C. R. (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 193–194, 70–84. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.05.009>

Gal Raz, E. J. (2009). *Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution*. 84(2), 131–176.

Galetti, M., Guevara, R., Côrtes, M. C., Fadini, R., Von Matter, S., Leite, A. B., Labecca, F., Ribeiro, T., Carvalho, C. S., Collevatti, R. G., Pires, M. M., Guimarães, P. R., Brancalion, P. H., Ribeiro, M. C., & Jordano, P. (2013). Functional Extinction of Birds Drives Rapid Evolutionary Changes in Seed Size. *Science*, 340(6136), 1086–1090. <https://doi.org/10.1126/science.1233774>

Galloway, L. F., & Etterson, J. R. (2007). Transgenerational Plasticity Is Adaptive in the Wild. *Science*, 318(5853), 1134–1136. <https://doi.org/10.1126/science.1148766>

Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., & Laurent, G. (2001). A Standardized Protocol for the Determination of Specific Leaf Area and Leaf Dry Matter Content. *Functional Ecology*, 15(5), 688–695.

Gatti, M. G., Campanello, P. I., & Goldstein, G. (2011). Growth and leaf production in the tropical palm *Euterpe edulis*: Light conditions versus developmental constraints. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 206(8), 742–748. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.04.004>

Gatti, M. G., Campanello, P. I., Villagra, M., Montti, L., & Goldstein, G. (2014). Hydraulic architecture and photoinhibition influence spatial distribution of the arborescent palm *Euterpe edulis* in subtropical forests. *Tree Physiology*, 34(6), 630–639. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpu039>

Givnish, T. J. (1988). Adaptation to Sun and Shade: A Whole-Plant Perspective. *Functional Plant Biology*, 15(2), 63–92. <https://doi.org/10.1071/PP9880063>

Hargreaves, S. (2024). *Euterpe edulis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2024: e.T111457556A161421095. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2024-1.RLTS.T111457556A161421095.en>. Accessed on 10 July 2025.

Herman, J. J., & Sultan, S. E. (2011). Adaptive Transgenerational Plasticity in Plants: Case Studies, Mechanisms, and Implications for Natural Populations. *Frontiers in Plant Science*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00102>

IPCC. (2021). *Climate Change 2021: The Physical Science Basis*. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press.

Jablonska, E., & Raz, G. (2009). Transgenerational epigenetic inheritance: prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution. *The Quarterly review of biology*, 84(2), 131-176.

John, G. P., Henry, C., & Sack, L. (2018). Leaf rehydration capacity: Associations with other indices of drought tolerance and environment. *Plant, Cell & Environment*, 41(11), 2638–2653. <https://doi.org/10.1111/pce.13390>

Jones, H. G. (2006). Monitoring plant and soil water status: Established and novel methods revisited and their relevance to studies of drought tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 58(2), 119–130. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl118>

Kalaji, H. M., Jajoo, A., Oukarroum, A., Brešić, M., Zivčak, M., Samborska, I. A., Cetner, M. D., Łukasik, I., Goltsev, V., Ladle, R. J., Dąbrowski, P., & Ahmad, P. (2014). Chapter 15—The Use of Chlorophyll Fluorescence Kinetics Analysis to Study the Performance of Photosynthetic Machinery in Plants. Em P. Ahmad & S. Rasool (Org.), *Emerging Technologies and Management of Crop Stress Tolerance* (p. 347–384). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-800875-1.00015-6>

Kew Science. (s. d.). *Euterpe edulis Mart.* | Plants of the World Online | Plants of the World Online. Acessado 05 de julho de 2025, de <http://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:666911-1>

Kitajima, K. (1994). Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 98(3), 419–428. <https://doi.org/10.1007/BF00324232>

Krause, G. H., Winter, K., Matsubara, S., Krause, B., Jahns, P., Virgo, A., Aranda, J., & García, M. (2012). Photosynthesis, photoprotection, and growth of shade-tolerant tropical tree seedlings under full sunlight. *Photosynthesis Research*, 113(1), 273–285. <https://doi.org/10.1007/s11120-012-9731-z>

Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer Science & Business Media.

Leal, A., Benchimol, M., Costa, H. C. M., Faria, D., & Cazetta, E. (2022). Impacts of landscape-scale forest loss and a dry event on the demographic structure of the endangered palm *Euterpe edulis* Mart. In the Atlantic Forest. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2022.909901>

Lovelock, C. E., Osmond, C. B., & Jebb, M. (1994). Photoinhibition and recovery in tropical plant species: Response to disturbance. *Oecologia*, 97(3), 297–307. <https://doi.org/10.1007/BF00317318>

Lusk, C. H., Reich, P. B., Montgomery, R. A., Ackerly, D. D., & Cavender-Bares, J. (2008). Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(6), 299–303. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.02.006>

Martinelli, G., Martins, E., Moraes, M., Loyola, R., & Amaro, R. (2018). *Livro Vermelho da Flora Endêmica do Estado do Rio de Janeiro*. <https://dspace.jbrj.gov.br/jspui/handle/doc/92>

Maxwell, K., & Johnson, G. N. (2000). Chlorophyll fluorescence—A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668. <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>

McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., ... & Yepez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought?. *New Phytologist*, 178(4), 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>

Myers, J. A., & Kitajima, K. (2007). Carbohydrate Storage Enhances Seedling Shade and Stress Tolerance in a Neotropical Forest. *Journal of Ecology*, 95(2), 383–395.

Nicotra, A. B., Atkin, O. K., Bonser, S. P., Davidson, A. M., Finnegan, E. J., Mathesius, U., Poot, P., Purugganan, M. D., Richards, C. L., Valladares, F., & Kleunen, M. van. (2010). Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 15(12), 684–692. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.09.008>

Niinemets, Ü. (2006). The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: Ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology*, 94(2), 464–470. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01093.x>

Palm heart harvesting in the Brazilian Atlantic forest: Changes in industry structure and the illegal trade—Galetti—1998—Journal of Applied Ecology—Wiley Online Library. (s. d.). Recuperado 27 de julho de 2025, de <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-2664.1998.00295.x>

Palmweb—Palmeiras do Mundo Online | PALMweb. (s. d.). Acessado 05 de julho de 2025, de <https://palmweb.org/>

Papageorgiou, G. C., Tsimilli-Michael, M., & Stamatakis, K. (2007). The fast and slow kinetics of chlorophyll a fluorescence induction in plants, algae and cyanobacteria: A viewpoint. *Photosynthesis Research*, 94(2), 275–290. <https://doi.org/10.1007/s11120-007-9193-x>

Poorter, H., Niinemets, Ü., Poorter, L., Wright, I. J., & Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 182(3), 565–588. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02830.x>

Poorter, L., & Kitajima, K. (2007). Carbohydrate Storage and Light Requirements of Tropical Moist and Dry Forest Tree Species. *Ecology*, 88(4), 1000–1011. <https://doi.org/10.1890/06-0984>

Portela, R. de C. Q., Colmenares-Trejos, S. L., & de Mattos, E. A. (2021). Linking Plant Functional Traits to Demography in a Fragmented Landscape.

Portela, R., Mendes, E.T.B., de Lima, T.M., Oda, G.A. & dos Santos, A.S. (2025). *Euterpe edulis* (Green Status assessment). *The IUCN Red List of Threatened Species* 2025: e.T111457556A11145755620251. Accessed on 10 July 2025.

Reich, P. B. (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275–301.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12211>

Richards, E. J. (2006). Inherited epigenetic variation—Revisiting soft inheritance. *Nature Reviews Genetics*, 7(5), 395–401.
<https://doi.org/10.1038/nrg1834>

Roach, D. A., & Wulff, R. D. (1987). Maternal Effects in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 209–235.

Rocha-Santos, L., Benchimol, M., Mayfield, M. M., Faria, D., Pessoa, M. S., Talora, D. C., Mariano-Neto, E., & Cazetta, E. (2017). Functional decay in tree community within tropical fragmented landscapes: Effects of landscape-scale forest cover. *PLOS ONE*, 12(4), e0175545.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175545>

Rozendaal, D. M. A., Hurtado, V. H., & Poorter, L. (2006). Plasticity in Leaf Traits of 38 Tropical Tree Species in Response to Light; Relationships with Light Demand and Adult Stature. *Functional Ecology*, 20(2), 207–216.

Santos, A. S., Cazetta, E., Dodonov, P., Faria, D., & Gaiotto, F. A. (2016). Landscape-scale deforestation decreases gene flow distance of a keystone tropical palm, *Euterpe edulis* Mart (Arecaceae). *Ecology and Evolution*, 6(18), 6586–6598. <https://doi.org/10.1002/ece3.2341>

Santos, A. S., Cazetta, E., Morante Filho, J. C., Baumgarten, J., Faria, D., & Gaiotto, F. A. (2015). Lessons from a palm: Genetic diversity and structure in anthropogenic landscapes from Atlantic Forest, Brazil. *Conservation Genetics*, 16(6), 1295–1302. <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0740-2>

Silva, J. Z. D., & Reis, M. S. D. (2019). Consumption of *Euterpe edulis* fruit by wildlife: Implications for conservation and management of the Southern Brazilian Atlantic Forest. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, 91, e20180537. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201920180537>

Silva, M. das G. C. P. C., Martini, A. M. Z., & Araújo, Q. R. de. (2009). Estrutura populacional de *Euterpe edulis* Mart. No Sul da Bahia, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*, 32, 393–403. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000200017>

Sousa-Santos, C., Pérez-Molina, J. P., Cerqueira, A. F., Dalmolin, Â. C., de Almeida, Á. A., dos Santos, M. S., & Mielke, M. S. (2025). Screening Genipa americana Progenies for Their Ability to Maintain Leaf Vitality Under Severe

Dehydration Using Chlorophyll Fluorescence. *Forests*, 16(5), Artigo 5. <https://doi.org/10.3390/f16050770>

Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., Qiang, S., & Goltsev, V. (2010). Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1797(6), 1313–1326. <https://doi.org/10.1016/j.bbabi.2010.03.008>

Strasser, R. J., Tsimilli-Michael, M., & Srivastava, A. (2004). Analysis of the Chlorophyll a Fluorescence Transient. In G. C. Papageorgiou & Govindjee (Org.), *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis* (p. 321–362). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3218-9_12

Sultan, S. E. (1987). Evolutionary Implications of Phenotypic Plasticity in Plants. In M. K. Hecht, B. Wallace, & G. T. Prance (Org.), *Evolutionary Biology: Volume 21* (p. 127–178). Springer US. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6986-2_7

Swaczyna, T., Kalaji, H. M., Bussotti, F., Mojski, J., & Pollastrini, M. (2022). Environmental stress - what can we learn from chlorophyll a fluorescence analysis in woody plants? A review. *Frontiers in Plant Science*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1048582>

Toro-Tobón, G., Alvarez-Flórez, F., Mariño-Blanco, H. D., & Melgarejo, L. M. (2022). Foliar Functional Traits of Resource Island-Forming Nurse Tree Species from a Semi-Arid Ecosystem of La Guajira, Colombia. *Plants*, 11(13), Artigo 13. <https://doi.org/10.3390/plants11131723>

Tres, A., Tetto, A. F., Milani, J. E. de F., Seger, C. D., Wendling, W. T., Pajewski, F. F., & Dickel, G. (2020). Reproductive phenology of *Euterpe edulis* Mart. In two altitudinal classes in the Brazilian Atlantic forest. *Revista Ibero-Americana de Ciências Ambientais*, 11(2), 23–35. <https://doi.org/10.6008/CBPC2179-6858.2020.002.0003>

Trueba, S., Pan, R., Scoffoni, C., John, G. P., Davis, S. D., & Sack, L. (2019). Thresholds for leaf damage due to dehydration: Declines of hydraulic function, stomatal conductance and cellular integrity precede those for photochemistry. *New Phytologist*, 223(1), 134–149. <https://doi.org/10.1111/nph.15779>

Tsimilli-Michael, M. (2020). Special issue in honour of Prof. Reto J. Strasser - Revisiting JIP-test: An educative review on concepts, assumptions, approximations, definitions and terminology. *Photosynthetica*, 58(SPECIAL ISSUE), 275–292. <https://doi.org/10.32615/ps.2019.150>

Valladares, F., Laanisto, L., Niinemets, Ü., & Zavala, M. A. (2016). Shedding light on shade: Ecological perspectives of understorey plant life. *Plant Ecology & Diversity*, 9(3), 237–251. <https://doi.org/10.1080/17550874.2016.1210262>

Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and*

Systematics, 39(Volume 39, 2008), 237–257.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>

Van Heerden, P. D. R., Swanepoel, J. W., & Krüger, G. H. J. (2007). Modulation of photosynthesis by drought in two desert scrub species exhibiting C3-mode CO₂ assimilation. *Environmental and Experimental Botany*, 61(2), 124–136.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.005>

Weinberger, P., Romero, M., & Oliva, M. (1972). Ein methodischer Beitrag zur Bestimmung des subletalen (kritischen) Wassersättigungsdefizits. *Flora*, 161(5), 555–561. [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)32096-0](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)32096-0)

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>

CONCLUSÃO GERAL

Os resultados obtidos nessa tese tiveram como objetivo contribuir para o avanço do conhecimento científico sobre as respostas vegetais aos fatores bióticos do ponto de vista epigenético. E, a influência do ambiente materno sob as respostas fisiológicas de suas progêneres quando em condições de estresse.

Na revisão sistemática, apresentada no capítulo 1, foi evidenciado o avanço do conhecimento sobre a epigenética como um regulador fundamental das respostas vegetais a fatores abióticos. Contudo, vale ressaltar as lacunas significativas encontradas, particularmente a escassez de estudos com espécies tropicais e não-modelo, indicando a necessidade de direcionar a pesquisa para a compreensão das respostas dessa rica biodiversidade. A predominância de estudos em *Arabidopsis thaliana* e *Oryza sativa* e o uso frequente do sequenciamento de metiloma de DNA para investigar respostas a temperatura, água e salinidade, oferecem uma base metodológica e conceitual sólida, mas reforçam o desafio de transpor esse conhecimento para contextos ecológicos.

No Capítulo 2 investigou como o ambiente das plantas-matrizes, localizadas em diferentes fragmentos florestais da Mata Atlântica influencia as características morfofisiológicas de plantas jovens de *Euterpe edulis*, uma espécie-chave para a manutenção dos processos ecológicos. Os resultados revelaram diferenças significativas nos atributos foliares de indivíduos jovens de *E. edulis* provenientes de matrizes em fragmentos com variações de cobertura florestal. Os fragmentos de maior e intermediária cobertura florestal apresentaram as maiores distinções, enquanto os de menores cobertura se mostraram mais semelhantes entre si e aos demais. Essa diferenciação foi observada em condições controladas, o que sugere que há a possibilidade de que o ambiente de crescimento das plantas-mãe possa induzir efeitos maternos transgeracionais que moldam o fenótipo da prole, influenciando sua capacidade de resposta a estresses, como o déficit hídrico.

Compreender que as respostas fisiológicas de *E. edulis* podem ser influenciadas por uma herança transgeracional, possivelmente mediada por

mecanismos epigenéticos, aumenta as perspectivas para estratégias de conservação e restauração. A seleção de sementes baseada nas características das plantas matrizes e de seu ambiente de origem pode otimizar o sucesso da reintrodução da espécie em áreas degradadas, ao favorecer propágulos com maior resiliência fenotípica adaptada às condições locais. No entanto, é fundamental que futuras pesquisas aprofundem se essa herança ocorre por mecanismos epigenéticos, rápidos e reversíveis, ou por herança genética mendeliana clássica, que atua em escala de tempo mais longa. A integração dessas abordagens permitirá desvendar as interações genéticas, ambientais e fisiológicas, que permitirá uma melhor compreensão para aprimorar nossa capacidade de prever a persistência de espécies vulneráveis frente às rápidas mudanças ambientais.