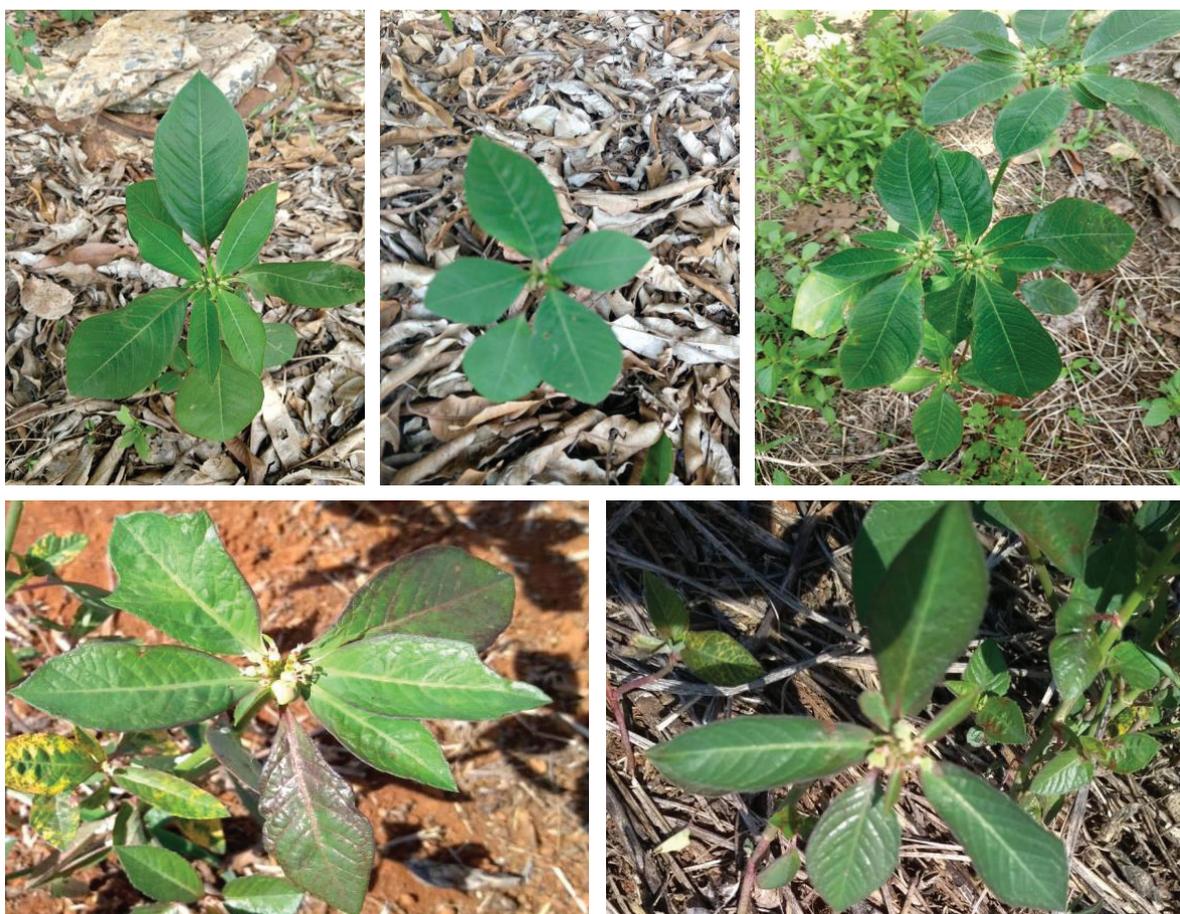


Variabilidade Genética e Fenotípica da *Euphorbia heterophylla* e Sua Provável Origem



**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Milho e Sorgo
Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento**

DOCUMENTOS 237

Variabilidade Genética e Fenotípica da *Euphorbia heterophylla* e Sua Provável Origem

José Edson Fontes Figueiredo
Maria José Vilaça de Vasconcelos
Alexandre Ferreira da Silva

Esta publicação está disponível no endereço:
<https://www.embrapa.br/milho-e-sorgo/publicacoes>

Embrapa Milho e Sorgo
Rod. MG 424 Km 45
Caixa Postal 151
CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG
Fone: (31) 3027-1100
Fax: (31) 3027-1188
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações
da Unidade Responsável

Presidente
Sidney Netto Parentoni

Secretário-Executivo
Elena Charlotte Landau

Membros
*Antonio Claudio da Silva Barros, Cynthia Maria
Borges Damasceno, Maria Lúcia Ferreira Simeone,
Roberto dos Santos Trindade e Rosângela Lacerda
de Castro*

Revisão de texto
Antonio Claudio da Silva Barros

Normalização bibliográfica
Rosângela Lacerda de Castro (CRB 6/2749)

Tratamento das ilustrações
Tânia Mara Assunção Barbosa

Projeto gráfico da coleção
Carlos Eduardo Felice Barbeiro

Editoração eletrônica
Tânia Mara Assunção Barbosa

Fotos da capa
José Edson Fontes Figueiredo

1ª edição
Publicação digitalizada (2019)

Todos os direitos reservados.

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte,
constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Milho e Sorgo

Figueiredo, José Edson Fontes.

Variabilidade genética e fenotípica da *Euphorbia heterophylla* e sua provável
origem / José Edson Fontes Figueiredo, Maria José Vilaça de Vasconcelos, Ale-
xandre Ferreira da Silva. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2019.

18 p. : il. -- (Documentos / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1518-4277; 237).

1. Variação genética. 2. Planta invasora. 3. Alteração epigenética. 4. Planta
daninha. I. Vasconcelos, Maria José Vilaça de. II. Silva, Alexandre Ferreira da. III.
Título. IV. Série.

CDD 581.35 (21. ed.)

Autores

José Edson Fontes Figueiredo

Biólogo, PhD, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo.

Maria José Vilaça de Vasconcelos

Farmacêutica-Bioquímica, PhD, Pesquisadora da Embrapa Milho e Sorgo.

Alexandre Ferreira da Silva

Eng.-Agrôn., PhD, Pesquisador da Embrapa Milho e Sorgo.

Apresentação

Euphorbia heterophylla é uma planta invasora de taxonomia controversa. Isso se deve principalmente à grande variabilidade observada nos níveis, inter e intrapopulacional, e intraindividual. Constatou-se que os conceitos genéticos tradicionais são insuficientes para explicar toda a variação fenotípica observada nessa espécie, principalmente no nível individual. Nas duas últimas décadas, avanços notáveis foram obtidos sobre a natureza molecular dos diferentes mecanismos envolvidos no controle da expressão gênica, e culminaram com a descoberta de diferentes atores que participam da regulação epigenética da expressão gênica. Esse conjunto de informações tem possibilitado aos cientistas explicar a natureza da variação fenotípica intraindividual em animais e plantas. O objetivo desse documento é apresentar os diferentes tipos de controle epigenético da expressão gênica, apontando a direção para novos estudos que visem a esclarecer a origem da variabilidade fenotípica observada nessa importante espécie de planta invasora.

Antônio Álvaro Corsetti Purcino
Chefe-geral

Sumário

Introdução	06
Considerações sobre a Variabilidade Inter, Intraespecífica e Intraplantas em <i>Euphorbia heterophylla</i>	07
Metilação do DNA	10
Elementos Transponíveis e microRNA	11
Referências	12

Introdução

Euphorbia heterophylla, também conhecida como amendoim-bravo ou leiteira, é uma espécie infestante que afeta a produtividade de culturas anuais e perenes em diversos países. A espécie é nativa da América Central e do sul dos Estados Unidos da América (Lati et al., 2019). Atualmente, encontra-se dispersa por regiões tropicais e subtropicais do continente americano. A espécie também tem sido relatada em muitos países situados na região tropical do continente africano, na Índia, nas Ilhas Oceânicas, além da África do Sul e da região mediterrânea (Kissmann; Groth, 1992). O nome da espécie reflete a grande variação fenotípica que pode ser observada em suas folhas, que podem variar de alternada na parte inferior do caule, oposta na parte superior, simples, elíptica a oval, ou linear, de superfície glabra ou pilosa, com margens lisas ou serradas, estípulas semelhantes a glândulas ou ausentes (McConnell et al., 1954; Holm et al., 1997; Vasconcelos et al., 2000).

No Brasil, *E. heterophylla* é considerada uma importante espécie infestante, por sua ampla dispersão nas principais regiões produtoras de soja (Lucio et al., 2019) e outras culturas (Heap, 2019). Em 2004, foi relatada a infestação da cultura do milho por essa espécie (Trezzi et al., 2005). Trata-se de uma planta daninha de difícil manejo, por causa da disseminação de biótipos resistentes aos principais ingredientes ativos registrados para uso na soja convencional e sua tolerância ao glifosato (Heap, 2019). Pelo fato de, aproximadamente, 70% da produção de milho no Brasil ser realizada no período da safrinha, principalmente, após o cultivo da soja (Acompanhamento da Safra Brasileira [de] Grãos, 2019), a leiteira tem sido reportada como uma importante espécie infestante, também, na cultura do milho (Karam; Silva, 2009; Placido, 2019). Além disso, relatos sobre ocorrência de resistência de *E. heterophylla* a diferentes mecanismos de ação de herbicidas alertam para o aumento de sua incidência nas lavouras do milho (Trezzi et al., 2005; Xavier et al., 2013).

Estudos demonstram que o manejo inadequado desta planta daninha pode ocasionar perdas de rendimento à cultura da soja (Meschede et al., 2002). Além de causar perdas por competição, *E. heterophylla* é considerada planta tóxica e hospedeira de pragas e doenças, capaz de produzir substâncias alelopáticas que afetam negativamente o desenvolvimento de culturas de interesse agrícola (Tanveer et al., 2013).

E. heterophylla caracteriza-se por ser uma eudicotiledônea de ciclo anual, leitosa, herbácea, apresentando rápido crescimento inicial, altamente competitiva e prolífica, podendo ocorrer acima de quatro gerações no período de um ano (Frigo et al., 2009; Trezzi et al., 2014). A reprodução pode ocorrer por autopolinização ou fecundação cruzada (Barroso, 2002), apresentando alta variabilidade genética (Silva et al., 2018). O seu caule pode ser simples ou ramificado, as folhas são alternas, opostas ou verticiladas ocorrendo tanto no caule como nos ramos. O formato do limbo foliar é bastante variável, sendo classificado em ovalado, panduriforme (formato de violino) e lanceolado (Cronquist, Takhtajan, 1981; Kissmann; Groth, 1992).

Essa espécie apresenta grande plasticidade fenotípica, especialmente em relação ao formato e tamanho das folhas, podendo apresentar variações de uma população para outra; dentro de uma mesma população; entre descendentes da mesma planta e até mesmo em uma única planta (Kissmann; Groth, 1992; Holm et al., 1997) (Figura 1). Algumas plantas apresentam apenas um desses padrões, e outras exibem padrões mistos. Vasconcelos et al. (2000) identificaram 11 tipos diferentes de folhas em plantas nessa espécie. A variabilidade no formato das folhas pode, pelo menos em parte, explicar a grande controvérsia verificada entre os taxonomistas quanto ao número de espécies existentes nesse grupo de plantas. Segundo Kissmann e Groth (1992), alguns autores

identificaram ecotipos de *E. heterophylla* como três espécies distintas: *E. geniculata*, *E. prunifolia* e *E. zonosperma*. Entretanto, outros botânicos consideram os diferentes fenótipos como variedades de uma única espécie, *E. heterophylla* (sinonímia *E. geniculata*, *E. prunifolia*, *E. zonosperma* e *Poinsettia heterophylla*). Por outro lado, Holm et al. (1997) e Kissmann e Groth (1992) consideraram a existência de duas espécies: *E. heterophylla* e *E. prunifolia*, as quais diferem entre si basicamente quanto ao formato da folha, sendo bastante variável na primeira e regularmente elíptica na segunda espécie. Contudo, de acordo com Costa (1982), as espécies *E. prunifolia* e *P. heterophylla* são utilizadas, erroneamente, como sinonímia para *E. heterophylla*, já que apresentam, respectivamente, $2n=16$ e $2n=14$ cromossomos, enquanto *E. heterophylla*, uma espécie tetraploide, apresenta número cromossômico $2n=28$. Variações no número de cromossomos no gênero *Euphorbia* têm sido descritas na literatura como decorrência de aneuploidia e poliploidia (Aarestrup et al., 2008; Sheidai et al., 2010; Bolaji et al., 2014).

Fotos: A) José Edson F. Figueiredo e B) Alexandre F. da Silva

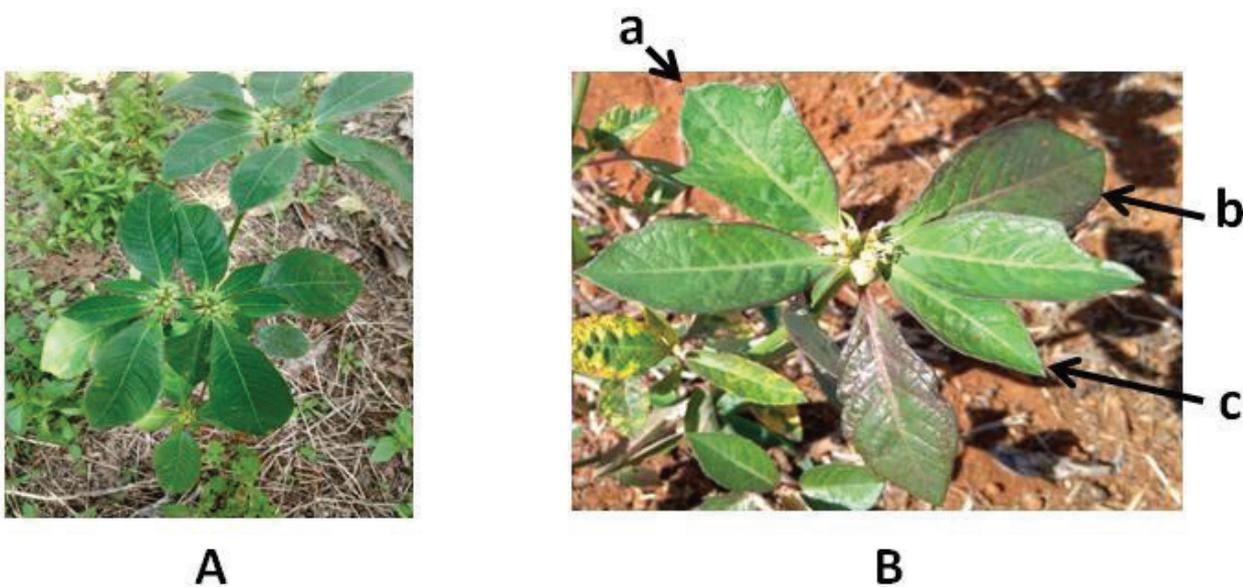


Figura 1. Aspectos fenotípicos de folhas de *Euphorbia heterophylla*. (A) planta em área não cultivada apresentando folhas de aspecto homogêneo; (B) planta com folhas heterogêneas, crescida em solo pós-cultivo da soja. (a) folha com a extremidade irregular em forma de “sino”, (b) folha obovada, (c) folha elíptica.

Considerações sobre a Variabilidade Inter, Intraespecífica e Intraplantas em *Euphorbia heterophylla*

A dificuldade que pode ser verificada ao se tentar estabelecer a identidade taxonômica de algumas espécies de plantas, como é o caso de *E. heterophylla*, deve-se, principalmente, à grande variação fenotípica observada em uma mesma população e até entre os mesmos órgãos de uma planta (folhas, por exemplo). Diferentes mecanismos genéticos, fisiológicos e pós-genéticos são responsáveis pela heterogeneidade observada nessas populações, mas o modo de ação de cada um deles permanece pouco estudado ou incompreendido. Em seguida serão feitas algumas considerações sobre esses mecanismos e como eles operam.

A capacidade de sobrevivência de uma espécie em ambientes estressantes é o resultado de modificações genéticas ocorridas ao longo de milhares ou milhões de anos de evolução por meio de seleção natural. Por outro lado, a variação fenotípica observada em populações naturais é resultante de modificações morfológicas e fisiológicas em resposta aos constantes desafios do ambiente que geram estresse constante sobre os indivíduos (Cardoso; Lamônaco, 2003; Miner et

al., 2005; Rozendaal et al., 2006). Contudo, a necessidade de resposta adaptativa às mudanças bruscas no ambiente exige modificações rápidas que podem afetar várias estruturas da planta (Alpert; Simms, 2002). Esse tipo de alteração para ajustes ao ambiente não é de natureza genética. Trata-se de variações epigenéticas e reflete a habilidade da espécie em responder rapidamente aos desafios do meio.

Segundo a teoria neodarwinista, a adaptação das espécies surge como resposta seletiva sobre a variabilidade genética acumulada de forma lenta e gradual ao longo do tempo. Contudo, respostas adaptativas rápidas aos desafios transientes do ambiente só são possíveis quando as mudanças fenotípicas ocorrem em razão das diferenças na expressão gênica de origem epigenética (Rapp; Wendel, 2005; Flatscher et al., 2012; Lighten et al., 2016; Kronholm et al., 2017; Thorson et al., 2017; Vogt, 2017; John; Rougeulle, 2018). A importância desse “atalho” rápido para a adaptação de um organismo fica evidenciada ao serem observadas populações que apresentam grande variabilidade fenotípica, mas que possuem variação genética reduzida ou ausente. Isso é o que acontece com as espécies de reprodução assexuada, em populações relativamente isoladas formadas por poucos indivíduos (“bottleneck”, ou deriva genética, efeito fundador), ou espécies invasoras e pioneiras (Thorson et al., 2017).

A contribuição epigenética na variação adaptativa foi examinada em quatro populações (duas de lagos e duas de rios) da espécie de caramujos de água doce *Potamopyrgus antipodarum* que se reproduz assexuadamente (Thorson et al., 2017). Esses autores estudaram as divergências morfológicas da carapaça e a variação de natureza epigenética dessas populações, as quais apresentavam baixa variabilidade genética. As populações apresentaram diferenças nas formas das carapaças determinadas pelo habitat de cada uma delas (fenótipo habitat-específico), e essas alterações foram relacionadas com adaptações relativas à velocidade de movimentação das águas nos ambientes dos lagos e rios. Também foram observadas diferenças estatisticamente significativas para o padrão de metilação do DNA entre as populações examinadas. Os autores sugeriram que o mecanismo envolvido na expressão adaptativa envolvendo diferenças nas formas das conchas de *P. antipodarum* em diferentes habitats deve-se a respostas epigenéticas induzidas pelo ambiente. Ainda segundo os autores mencionados, isso poderia explicar a capacidade desses caramujos assexuados migrarem para diferentes habitats.

Plantas daninhas são submetidas a todo o momento a diferentes condições de estresse, como sombreamento, diferenças de umidade, nutrientes, ação de herbicidas, entre outros (Cardoso; Lomônaco, 2003; Møller; Dongen, 2003; Miner et al., 2005; Rozendaal et al., 2006). Essas espécies respondem aos estímulos alterando a expressão de seus genes, fisiologia e/ou o fenótipo. A alteração mais evidente em muitos casos pode ser observada nas folhas, como é o caso de *Bauhinia brevipes*, uma espécie de planta pioneira de hábito perene, em que a maior ou menor incidência de luz provoca alterações na forma e área foliar (Venâncio et al., 2016). A espécie *E. heterophylla* apresenta diversidade fenotípica, que pode ser facilmente observada em relação ao formato e tamanho de folhas. A plasticidade morfológica é tão evidente que foi usada para determinar o nome da espécie conforme expressa na palavra “heterophylla” que determina a espécie (hetero = diferente, phylla = folha, folhas diferentes) (McConnell et al., 1954; Carter; Leach, 1995; McConnell; Gutierrez, 2015). Essa variação fenotípica tem sido observada entre indivíduos de diferentes populações, de uma mesma população e até mesmo em uma única planta (Kissmann; Groth, 1992; Vasconcelos et al., 2000; Venâncio et al., 2016). Plantas daninhas tendem a produzir alterações ecofisiológicas para aproveitar melhor os recursos ambientais, como nutrientes, água, luz, e gás carbônico (Lorenzi, 2008, 2014). Aplicações repetidas de herbicidas podem exercer grande pressão de seleção sobre diferentes plantas daninhas. Em *E. heterophylla*, por exemplo, têm sido

verificadas alterações no crescimento das folhas, em largura e comprimento, e da altura das plantas, em decorrência da aplicação de herbicidas e de acordo com a dosagem aplicada (Aarestrup et al., 2008). Esses autores observaram que a dose comercial de chlorimuron-ethyl, causou um aumento do comprimento das folhas de *E. heterophylla*, enquanto doses menores não tiveram o mesmo efeito. Efeito similar também foi observado em soja, em que Papiernik et al. (2005) observaram que a aplicação de Imazethapyr e Chlorimuron impactou severamente as variáveis de crescimento das plantas, incluindo a alongação das folhas, formação de caules e nódulos cotiledonares.

O gênero *Euphorbia* apresenta espécies com diferentes graus de ploidia (diploides, tetra e hexaploides) e isso é um indicativo de que esse grupo de plantas encontra-se em evolução (Fasihi et al., 2016). *E. heterophylla* é uma espécie tetraploide, com $2n=28$ cromossomos e número básico $x=7$. Todavia, outros números cromossômicos conflitantes foram descritos para essa espécie, tais como 26; 32 e 56 (Perry, 1943; Hans, 1973; Kissmann; Groth, 1992; Vargas et al., 1999). Quando uma espécie apresenta populações com mais de um número cromossômico, diz-se que ela possui citotipos diferentes, e isso constitui forte evidência de que a espécie ou o grupo realmente se encontra em franco processo de evolução (Guerra, 1988). Por outro lado, a ocorrência de hibridização entre espécies relacionadas, mesmo com números cromossômicos diferentes, é um processo amplamente descrito na literatura científica e serve como novas fontes de aneuploidias e poliploidias. Nesses casos, tem sido possível observar a ocorrência de rearranjos de cromossomos somáticos dos tipos quebras cromossômicas, translocações, deleções, duplicações, cromossomos dicêntricos, entre outras (Figueiredo, 1989). Esses rearranjos alteram o conteúdo de DNA presente nas diferentes células de um único indivíduo gerando mosaicos cromossômicos e alterações fenotípicas subindividuais que podem tanto melhorar a adaptação como inviabilizar, a sobrevivência do organismo (McClintock, 1984; Figueiredo, 1989).

Em triticale, híbrido intergenérico entre centeio e trigo, vários estudos mostraram que, na medida em que as gerações avançam, podem ocorrer rearranjos genômicos com eliminações ou expansões de sequências regulatórias, regiões promotoras e sequências repetitivas em tandem. Também foram observados rearranjos de retrotransposons e de sequências codificadoras, além da eliminação de cromossomos ou de todo o genoma de trigo (Ma; Gustafson, 2005; Dou et al., 2006; Bento et al., 2008; Tang et al., 2008; Zhou et al., 2012; Hao et al., 2013; Li et al., 2015).

Espécies com diferentes graus de instabilidade genômica sugerem a existência de hibridização interespecífica envolvendo genomas que apresentam diferentes graus de incompatibilidade. Decorrente disso observa-se a ocorrência de rearranjos cromossômicos juntamente com a eliminação de cromossomos e até mesmo genomas parentais inteiros, como é o caso observado em triticale. Essa instabilidade tem sido interpretada como ajustes necessários no conteúdo de DNA do híbrido para que o equilíbrio genômico seja novamente restabelecido (Shkutina; Khvostova, 1971; Figueiredo, 1989; Silkova et al., 2018). De fato, no híbrido intergenérico triticale, foi observado que a frequência de rearranjos cromossômicos diminuiu drasticamente ao longo das gerações e que as plantas em gerações avançadas apresentam maior estabilidade cromossômica (Figueiredo, 1989).

Esse tipo de alteração no genoma é conhecido como mosaicismo genético. Contudo, esse não é o único mecanismo responsável pela existência de variação fenotípica subindividual. Ao lado dele, existe o mosaicismo epigenético que representa outra fonte de heterogeneidade inter e intraplanta. A metilação do DNA representada pela conversão da citosina em 5-metil-citosina é o mecanismo epigenético mais utilizado em animais e plantas para suprimir a expressão gênica (Bird, 1992; Grant-Downton; Dickinson 2005; Cokus et al., 2008; Lister et al., 2008). Embora a metilação da citosina esteja associada com o silenciamento da expressão gênica, cabe lembrar que a sequência

original do DNA, bem como a sua função, não é alterada e que essas modificações podem ser revertidas ou transmitidas para as gerações seguintes.

Metilação do DNA

Vários estudos demonstraram que o padrão de metilação da citosina do DNA difere entre os diferentes órgãos das plantas, conferindo expressão diferencial dos genes (Bian et al., 2013; Spens; Douhovnikoff, 2016; Ahn et al., 2017). Recentemente foi postulada a hipótese de que a variação entre indivíduos de uma população, determinada por padrões diferentes de metilação do DNA, pode também ser extrapolada para as variações encontradas em órgãos homólogos de uma mesma planta (Herrera; Bazaga, 2013; Alonso et al., 2018). De fato, o genoma de órgãos homólogos na mesma planta difere entre si no padrão de metilação de citosina do DNA, independentemente da homogeneidade das sequências de nucleotídeos existente entre eles (Jehwoo et al., 2017). Finnegan et al. (2000) postularam que a heterogeneidade subindividual no padrão de metilação do DNA pode, em alguns casos, acarretar uma variação fenotípica de um determinado órgão na mesma planta. Posteriormente vários estudos demonstraram que apesar da homogeneidade de sequências de nucleotídeos no DNA do organismo, o padrão de metilação, tanto das proteínas histonas como da citosina do DNA, difere entre os diferentes órgãos da mesma planta conferindo expressão diferencial dos genes (Bitonti et al., 2002; Bian et al., 2013; Spens; Douhovnikoff, 2016; Ahn et al., 2017; Gao et al., 2019). Isso em última análise leva à ocorrência de variações fenotípicas setorizadas nos indivíduos. A metilação da citosina é o principal mecanismo epigenético de regulação da expressão gênica em plantas e controla o seu crescimento e diferenciação de tecidos e órgãos durante o desenvolvimento (Finnegan et al., 2000; Cokus et al., 2008; Lister et al., 2008). Em plantas, foi verificado que variações no padrão de metilação das sequências de nucleotídeos do DNA estão relacionadas com diferenças em caracteres contínuos no nível individual, ou seja, variações discretas em um determinado fenótipo observada no indivíduo (Zhang et al., 2018; Cortijo et al., 2014; Hu et al., 2015; Kooke et al., 2015). Alguns autores postularam a hipótese de que a variação observada entre indivíduos de uma população, determinada por padrões diferentes de metilação do DNA, pode também ser extrapolada para as variações encontradas no mesmo indivíduo ou até em um mesmo órgão (Herrera; Bazaga, 2013; Alonso et al., 2018). Estudos realizados para testar essa hipótese demonstraram a relação entre o mosaicism epigenético e a heterogeneidade subindividual, para ambos, caracteres contínuos e descontínuos (Zhang; Zhu, 2011; Herrera, 2017). Em outro estudo, Alonso et al. (2018) observaram que órgãos homólogos de uma única planta não são idênticos e que a variância dentro da mesma planta pode exceder a variância entre plantas. Esses autores observaram que amostras de DNA de folhas situadas em diferentes partes da planta de *Lavandula latifolia*, quando submetidas a diferentes intensidades luminosas, diferiram no padrão de metilação do DNA, e que essa heterogeneidade subindividual era não linear em relação ao número e tamanho das sementes por inflorescência. Dessa forma, a variação no padrão global de metilação de *L. latifolia* está relacionada com a divisão da planta em setores, e a exposição de diferentes partes da planta ao estresse ambiental induziu os sistemas celulares que causam mudanças epigenéticas duradouras na planta. Por isso os autores propuseram a hipótese de que o mosaicism epigenético causado pela heterogeneidade no padrão de metilação do DNA subindividual poderia explicar a variação fenotípica intraplanta.

A biodiversidade encontrada nas populações de plantas daninhas é resultado de adaptações que geram diversidade taxonômica e também diversidade dos caracteres relacionados com a sua sobrevivência, mortalidade e reprodução (Harper, 1977). Contudo, a fonte dessa diversidade e plasticidade era até pouco tempo desconhecida. As constantes pressões de seleção ocasionadas

pelas interações e relações com outras plantas, densidade populacional, alelopatia, doenças e pragas, e fatores ambientais, como temperatura, umidade, sombreamento e incidência de luz solar, competição por água, luz e nutrientes, herbicidas, entre outros, impõem à eufórbia a necessidade de constantes ajustes morfofisiológicos. Ao nível celular, esses ajustes, de natureza epigenética, agem tanto nas taxas de transcrições, ativando e desativando a expressão gênica, como controlando os níveis de mRNAs e impedindo ou permitindo a tradução, conseqüentemente a síntese proteica.

Em artigo recente, Neve et al. (2018) elencaram 30 prioridades para novos estudos sobre plantas daninhas, e, entre elas, o papel da epigenética na plasticidade e adaptações de plantas invasoras em sistemas agrícolas ocupou a posição de destaque.

Elementos Transponíveis e microRNA

Os transposons, ou elementos transponíveis (ET), representam a principal fonte de diversidade genômica e, portanto, constituem uma força evolutiva em animais e plantas (Bertioli et al., 2019). O genoma hospedeiro, por sua vez, desenvolveu mecanismos epigenéticos de silenciamento gênico pré e pós-transcricional para controlar e evitar a proliferação de ETs. Contudo, em condições específicas de estresse ou em determinados estádios do desenvolvimento, os ETs podem ser remobilizados e proliferarem no genoma de plantas (Lanciano et al., 2017).

Nos últimos anos, outro sistema epigenético de regulação da função gênica foi descoberto: o microRNA Lin4 (do inglês *lineage-deficient-4*) foi identificado em 1993 como o primeiro microRNA, e estava associado com a regulação do desenvolvimento larval em *Caenorhabditis elegans* (Lee et al., 1993). Somente sete anos mais tarde foi descrito um segundo gene microRNA (Lin4), também no mesmo organismo. Contudo, a partir dos anos 2000, ocorreu uma profusão de descobertas de microRNAs nos mais diferentes organismos eucariotos, plantas e animais. Atualmente, esse sistema é aceito como um dos principais mecanismos de regulação da expressão gênica e está presente em todos os grupos de animais e plantas estudados até o momento (Chuang; Jones, 2007; Vasilatou et al., 2013; Moutinho; Esteller, 2017; Zanger et al., 2018). Essa molécula reguladora também pode alterar o fenótipo e gerar mosaicos em diferentes órgãos de plantas e animais.

Em plantas, os microRNAs são componentes vitais do sistema de controle da tradução de mRNAs que regulam os processos de desenvolvimento e reprodução (Ramachandran; Chen, 2008). Além disso, os microRNAs desempenham papel central na resposta aos estresses bióticos (infecções por vírus e bactérias, por exemplo) e abióticos induzidos por seca, alumínio, salinidade, baixas temperaturas, entre outros (Lima et al., 2012). Mutações nos genes envolvidos na biogênese e regulação de microRNAs produzem múltiplos e profundos efeitos no desenvolvimento de plantas (Ramachandran; Chen, 2008; Xie et al., 2010; Lima et al., 2012). Zhang et al. (2011) verificaram que a super expressão do microRNA miR156 em tomate resultou em múltiplas alterações em caracteres vegetativos e reprodutivos das plantas transgênicas, tais como alterações drásticas no fenótipo com redução do tamanho das plantas, folhas numerosas, porém de tamanho pequeno, e frutos menores. Os autores também observaram fenocópias parciais do mutante *sft* do tomateiro que produz inflorescências de crescimento indeterminado e diminuição da produção de frutos (Molinero-Rosales et al., 2004).

Os mecanismos descritos podem acarretar em alterações não mendelianas no DNA (alterações epigenéticas), e conseqüentemente gerar variações fenotípicas inter e subindividual em plantas, por esse motivo, novos estudos empregando essas abordagens metodológicas são necessários para esclarecer o provável papel de cada agente causador de alterações epigenéticas na grande

heterogeneidade fenotípica inter e intraplanta observada em *E. heterophylla*. Portanto, novos estudos são necessários para estabelecer a natureza dos mecanismos moleculares epigenéticos que podem estar envolvidos na variação fenotípica intraplanta em *E. heterophylla*. Essas abordagens irão contribuir para o esclarecimento da confusa taxonomia desse importante grupo de plantas daninhas, além da possibilidade de suas aplicações para o controle e manejo integrado de *E. heterophylla* em diferentes culturas.

Referências

- ACOMPANHAMENTO DA SAFRA BRASILEIRA [DE] GRÃOS: safra 2018/19: décimo primeiro levantamento. Brasília, DF: Conab, v. 6, n. 11, ago. 2019. 43 p.
- AARESTRUP, J. R.; KARAM, D.; FERNANDES, G. W.; CORRÊA, E. J. A. Efeito do herbicida chlorimuron-ethyl em biótipos resistente e suscetível de *Euphorbia heterophylla*. *Planta Daninha*, v. 26, n. 4, p. 911-916, 2008.
- AHN, J.; FRANKLIN, S. B.; DOUHOVNIKOFF, V. **Epigenetic variation in clonal stands of aspen. *Folia Geobotanica***, v. 52, p. 443-449, 2017.
- ALONSO, C.; PÉREZ, R.; BAZAGA, P.; MEDRANO, M.; HERRERA, C. M. Within-plant variation in seed size and inflorescence fecundity is associated with epigenetic mosaicism in the shrub *Lavandula latifolia* (Lamiaceae). ***Annals Botany***, v. 121, n. 1, p. 153-160, 2018.
- ALPERT, P.; SIMMS, E. L. The relative advantages of plasticity and fixity in different environments: when is it good for a plant to adjust? ***Evolutionary Ecology***, v. 16, n. 3, p. 285-297, 2002.
- BARROSO, G. M. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. 2. ed. Viçosa, MG: Universidade Federal de Viçosa, 2002. 377 p.
- BENTO, M.; PEREIRA, H. S.; ROCHETA, M.; GUSTAFSON, P.; VIEGAS, W.; SILVA, M. Polyploidization as a retraction force in plant genome evolution: sequence rearrangements in Triticale. ***PLoSOne***, v. 3, n. 1, e1402, 2008.
- BERTIOLI, D. J.; JENKINS, J.; CLEVINGER, J.; DUDCHENKO, O. et al. The genome sequence of segmental allotetraploid peanut *Arachis hypogaea*. *Nature Genetics*, v. 51, p. 877-884, 2019.
- BIAN, R. J.; NIE, D. D.; XING, F.; ZHOU, X. L.; GAO, Y.; BAI, Z. J.; LIU, B. Adaptational significance of variations in DNA methylation in clonal plant *Hierochloa glabra* (Poaceae) in heterogeneous habitats. ***Australian Journal of Botany***, v. 61, n. 4, p. 274-282, 2013.
- BIRD, A. P. The essentials of DNA methylation. ***Cell***, v. 70, n. 1, p. 5-8, 1992.
- BITONTI, M. B.; COZZA, R.; CHIAPPETTA, A.; GIANNINO, D.; CASTIGLIONE, M. R.; DEWITTE, W.; MARIOTTI, D.; ONCKELEN, H. V.; INNOCENTI, A. M. Distinct nuclear organization, DNA methylation pattern and cytokinin distribution mark juvenile, juvenile-like and adult vegetative apical meristems in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch). ***Journal of Experimental Botany***, v. 53, n. 371, p. 1047-1054, 2002.
- BOLAJI, O.; OLOJEDE, C. B.; FAMUREWA, A. A.; FALUYI, J. O. Morphological and cytological studies of *Euphorbia hyssopifolia* L. and *Euphorbia heterophylla* L. from Ile-Ife, Nigeria. ***Nigerian Journal of Genetics***, v. 28, n. 2, p. 15-18, 2014.

CARDOSO, G. L.; LOMÔNACO, C. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 131-140, 2003.

CARTER, S.; LEACH, L. C. Euphorbiaceae: subfamily Euphorbioideae: tribe Euphorbieae. In: POPE, G. V. (Ed.). **Flora Zambesiaca**. Richmond: Royal Botanic Gardens kew, 2001. v. 9, pt. 5, p. 339-465.

CHUANG, J. C.; JONES, P. A. Epigenetics and microRNAs. **Pediatric Research**, v. 61, n. 5, p. 24-29, 2007.

COKUS, S. J.; FENG, S. H.; ZHANG, X.; CHEN, Z.; MERRIMAN, B.; HAUDENSCHILD, C. D.; PRADHAN, S.; NELSON, S. F.; PELLEGRINI, M.; JACOBSEN, S. E. Shotgun bisulphite sequencing of the Arabidopsis genome reveals DNA methylation patterning. **Nature**, v. 452, p. 215-219, 2008.

CORTIJO, S.; WARDENAAR, R.; COLOMÉ-TATCHÉ, M.; GILLY, A.; ETCHEVERRY, M.; LABADIE, K.; CAILLIEUX, E.; HOSPITAL, F.; AURY, J. M.; WINCKER, P.; ROUDIER, F.; JANSEN, R. C.; COLOT, V.; JOHANNES, F. Mapping the epigenetic basis of complex traits. **Science**, v. 343, n. 6175, p. 1145-1148, 2014.

COSTA, O. M. M. Morfologia e desenvolvimento de *Euphorbia heterophylla*. **Agrinomia Sulriograndense**, v. 18, n. 2, p. 59-66, 1982.

CRONQUIST, A.; TAKHTAJAN, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. New York: Columbia University Press, 1981. p. 736-740.

DOU, Q.; TANAKA, H.; NAKATA, N.; TSUJIMOTO, H. Molecular cytogenetic analyses of hexaploid lines spontaneously appearing in octoploid Triticale. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 114, n. 1, p. 41-47, 2006.

FASIHI, J.; SHAHIN, Z.; NASIM, A.; YASAMAN, S. Karyotype analysis and new chromosome numbers of some species of *Euphorbia* L. (*Euphorbiaceae*) in Iran. **Iranian Journal of Botany**, v. 1, p. 65-71, 2016.

FIGUEIREDO, J. E. F. **Citogenética de triticale, trigo e centeio**: bandamento e aberrações cromossômicas. 1989. 192 p. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1989.

FINNEGAN, E. J.; DENNIS, E. S.; PEACOCK, W. J. DNA methylation, a key regulator of plant development and other processes. *Current Opinion in Genetics & Development*, v. 10, n. 2, p. 217-223, 2000.

FLATSCHER, R.; FRAJMAN, B.; SCHÖNSWETTER, P.; PAUN, O. Environmental heterogeneity and phenotypic divergence: can heritable epigenetic variation aid speciation? **Genetics Research International**, article 698421, 2012.

FRIGO, M. J.; MANGOLIN, C. A.; OLIVEIRA, R. S.; FÁTIMA, P. S.; MACHADO, M. Esterase polymorphism for analysis of genetic diversity and structure of wild poinsettia (*Euphorbia heterophylla*) populations. **Weed Science**, v. 57, n. 1, p. 54-60, 2019.

GAO, D.; PINELLO, N.; NGUYEN, T. V.; THOENG, A.; NAGARAJAH, R.; HOLST, J.; RASKO, J. E. J.; WONG, J. J. L. DNA methylation/hydroxymethylation regulate gene expression and alternative splicing during terminal granulopoiesis. *Epigenomics*, v. 11, n. 1, p. 95-109, 2019.

GRANT-DOWNTON, R. T.; DICKINSON, H. G. Epigenetics and its implications for plant biology: The epigenetic network in plants. **Annals of Botany**, v. 96, n. 7, p. 1143-1164, 2005.

GUERRA, M. S. **Introdução à citogenética geral**. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988.

HANS, A. S. Chromosomal conspectus of the Euphorbiaceae. **Taxon**, v. 22, n. 5/6, p. 591-636, 1973.

HAO, M.; LUO, J.; ZHANG, L.; YUAN, Z.; YANG, Y.; WU, M.; CHEN, W.; ZHENG, Y. Production of hexaploid triticale by a syn-thetic hexaploid wheat-rye hybrid method. **Euphytica**, v. 193, n. 3, p. 347-357, 2013.

HARPER, J. L. Mixtures of species. I. Space and proportions. In: HARPER, J. L. **The population biology of plants**. London: Academic Press, 1977. p. 237-304.

HEAP, I. **International survey of herbicide resistant weeds**. Disponível em: <<http://www.weedscience.org/>>. Acesso em: 10 set. 2019.

HERRERA, C. M. The ecology of subindividual variability in plants: patterns, processes, and prospects. **Web Ecology**, v. 17, p. 51-64, 2017.

HERRERA, C. M.; BAZAGA, P. Epigenetic correlates of plant phenotypic plasticity: DNA methylation differs between prickly and nonprickly leaves in heterophyllous *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae) trees. **Botanical Journal of Linnean Society**, v. 171, n. 3, p. 441-452, 2013.

HOLM, L.; DOLL, J.; HOLM, E.; PANCHO, J.; HERBERGER, J. **World weeds: natural histories and distribution**. Chichester: John Wiley & Sons, 1997.

JEHWOO, A.; SCOTT, F.; VLADIMIR, D. Epigenetic variation in clonal stands of aspen. **Folia Geobotanica**, v. 52, n. 3/4, p. 443-449, 2017.

JOHN, R. M.; ROUGEULLE, C. Developmental epigenetics: phenotype and the flexible epigenome. *Frontiers in Cell and Developmental Biology*, v. 6, article 130, 2018.

KARAM, D.; SILVA, J. A. A. da. Controle químico de plantas daninhas na cultura do milho. In: SEMINÁRIO NACIONAL DE MILHO SAFRINHA, 10., 2009, Rio Verde. **Anais**. Rio Verde: Universidade de Rio Verde, 2009. p. 141-153.

KISSMANN, K. G.; GROTH, D. **Plantas infestantes e nocivas**. São Paulo: BASF, 1992. Tomo 2, 798 p.

HU, Y.; MOROTA, G.; ROSA, G. J. M.; GIANOLA, D. Prediction of plant height in *Arabidopsis thaliana* using DNA methylation data. **Genetics**, v. 201, n. 2, p. 779-793, 2015.

KOOKE, R.; JOHANNES, F.; WARDENAAR, R.; BECKER, F.; ETCHEVERRY, M.; COLOT, V.; VREUGDENHIL, D.; KEURENTJES, J. J. Epigenetic basis of morphological variation and phenotypic plasticity in *Arabidopsis thaliana*. **Plant Cell**, v. 27, n. 2, p. 337-348, 2015.

KRONHOLM, I.; BASSETT, A.; BAULCOMBE, D.; COLLINS, S. Epigenetic and genetic contributions to adaptation in *Chlamydomonas*. **Molecular Biology and Evolution**, v. 34, n. 9, p. 2285-2306, 2017.

LANCIANO, S.; CARPENTIER, M. C.; LLAURO, C.; JOBET, E.; ROBAKOWSKA-HYZOREK, D.; LASSERRE, E.; GHESQUIÈRE, A.; PANAUD, O.; MIROUZE, M. Sequencing the extrachromosomal circular mobilome reveals retrotransposon activity in plants. **PLoS Genetics**, v. 13, n. 2, e1006630, 2017.

- LATI, R. N.; GOLDWASSER, Y.; HORESH, A.; IGBARIYA, K. Wild poinsettia biology and management: determining optimal control with herbicides and propane flaming. **Crop Protection**, v. 115, p. 20-26, 2019.
- LEE, R. C.; FEINBAUM, R. L.; AMBROS, V. The *C. elegans* heterochronic gene *lin-4* encodes small RNAs with antisense complementarity to *lin-14*. **Cell**, v. 75, n. 5, p. 843-854, 1993.
- LI, H.; GUO, X.; WANG, C.; JI, W. Spontaneous and divergent hexaploid triticales derived from common wheat × rye by complete elimination of D-genome chromosomes. **PLoS One**, v. 10, n. 3, e0120421, 2015.
- LIGHTEN, J.; INCARNATO, D.; WARD, B. J.; VAN OOSTERHOUT, C.; BRADBURY, I.; HANSON, M.; BENTZEN, P. Adaptive phenotypic response to climate enabled by epigenetics in aK-strategy species, the fish *Leucoraja ocellata* (Rajidae). **Royal Society Open Science**, v. 3, article 160299, 2016.
- LIMA, J. C.; LOSS-MORAIS, G.; MARGIS, R. MicroRNAs play critical roles during plant development and in response to abiotic stresses. **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, n. 4, p. 1069-1077, 2012.
- LISTER, R.; O'MALLEY, R. C.; TONTI-FILIPPINI, J.; GREGORY, B. D.; BERRY, C. C.; MILLAR, A. H.; ECKER, J. R. Highly integrated single-base resolution maps of the epigenome in Arabidopsis. **Cell**, v. 133, n. 3, p. 523-536, 2008.
- LORENZI, H. (Coord.). **Manual de identificação e controle de plantas daninhas: plantio direto e convencional**. 7. ed. Nova Odessa: Plantarum, 2014. 379 p.
- LORENZI, H. **Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas**. 4. ed. Nova Odessa: Plantarum, 2008. 640 p.
- LUCIO, F. R.; KALSING, A.; ADEGAS, F. S.; ROSSI, C. V. S.; CORREIA, N. M.; GAZZIERO, L. P.; SILVA, A. F. Dispersal and frequency of glyphosate-resistant and glyphosate tolerant weeds in soybean-producing edaphoclimatic microregions in Brazil. **Weed Technology**, v. 33, n. 1, p. 217-231, 2019.
- MA, X. F.; GUSTAFSON, J. Genome evolution of allopolyploids: a process of cytological and genetic diploidization. **Cytogenetic and Genome Research**, v. 109, n. 1/3, p. 236-249, 2005.
- McCLINTOCK, B. The significance of responses of the genome to challenge. **Science**, v. 226, n. 4676, p. 792-801, 1984.
- McCONNELL, J.; GUTIERREZ, L. **Euphorbia heterophylla**. Guam: The University of Guam, 2015. Disponível em: <<https://cnas-re.uog.edu/guam-weeds/euphorbia-heterophylla/>>. Acesso em: 10 set. 2019.
- McCONNELL, J.; GUTIERREZ, L.; RAULERSON, L.; MARUTANI, M.; SCHLUB, R.; PEREZ, G.; GUEDON, J. M.; SCHLUB, K.; SMITH, L.; ELMER, M. D. Plant life of the pacific world. New York: The MacMillan, 1954.
- MESCHEDE, D. K.; OLIVEIRA, R. S.; CONSTANTIN, J.; SCAPIM, C. A. Período crítico de interferência de *Euphorbia heterophylla* na cultura da soja sob baixa densidade de semeadura. **Planta Daninha**, v. 20, n. 3, p. 381-387, 2002.

- MINER, B. G.; SULTAN, S. E.; MORGAN, S. G.; PADILLA, D. K.; RELYEA, R. A. Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, n. 12, p. 685-692, 2005.
- MOLINERO-ROSALES, N.; LATORRE, A.; JAMILENA, M.; LOZANO, R. SINGLE FLOWER TRUSS regulates the transition and maintenance of flowering in tomato. *Planta*, v. 218, n. 3, p. 427-434, 2004.
- MØLLER, A. P.; DONGEN, S. Ontogeny of asymmetry and compensational growth in elm *Ulmus glabra* leaves under different environmental conditions. **International Journal of Plant Sciences**, v. 164, n. 4, p. 519-526, 2003.
- MOUTINHO, C.; ESTELLER, M. MicroRNAs and epigenetics. **Advances in Cancer Research**, v. 135, p. 189-220, 2017.
- NEVE, P.; BARNEY, J. N.; BUCKLEY, Y.; COUSENS, R. D.; GRAHAM, S.; JORDAN, N. R.; LAWTON-RAUH, A.; LIEBMAN, M. et al. Reviewing research priorities in weed ecology, evolution and management: a horizon scan. **Weed Research**, v. 58, n. 4, p. 250-258, 2018.
- PAPIERNIK, S. K.; GRIEVE, C. M.; LESCH, S. M.; YATES, S. R. Effects of salinity, imazethapyr, and chlorimuron application on soybean growth and yield. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 36, n. 7/8, p. 951-967, 2005.
- PERRY, B. A. Chromosome number and phylogenetic relationships in the *Euphorbiaceae*. **American Journal of Botany**, v. 30, n. 7, p. 527-543, 1943.
- PLACIDO, H. F. **Como fazer o manejo de herbicida para milho**. Lavoura 10, 2019. Blog. Disponível em: <<https://blog.aegro.com.br/herbicida-para-milho/>>. Acesso em: 10 set. 2019.
- RAMACHANDRAN, V.; CHEN, X. Small RNA metabolism in *Arabidopsis*. *Trends Plant Science*, v. 13, n. 7, p. 368-374, 2008.
- RAPP, R. A.; WENDEL, J. F. Epigenetics and plant evolution. **New Phytologist**, v. 168, n. 1, p. 81-91, 2005.
- 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**, v. 20, n. 2, p. 207-216, 2006.
- SHEIDAI, M.; GHAZEI, M.; PAKRAVAN, M. Contribution to cytology of the genus *Euphorbia* in Iran. **Cytologia**, v. 75, n. 4, p. 477-482, 2010.
- SHKUTINA, F. M.; KHVOSTOVA, V. V. Cytological investigation of *Triticale*. **Theoretical and Applied Genetics**, v. 41, n. 3, p. 109-119, 1971.
- SILKOVA, O. G.; IVANOVA, Y. N.; KRIVOSHEINA, E. A.; BONDAREVICH, E. B.; SOLOVEY, L. A.; SYCHEVA, E. A.; DUBOVETS, N. I. Wheat chromosome instability in the selfed progeny of the double monosomics 1Rv-1A. *Biologia Plantarum*, v. 62, n. 2, p. 241-249, 2018.
- SILVA, D.; MEIRELLES, A. C. S.; MONTEIRO, E. R.; NUNES, A. R. C.; MANGOLIN, C. A.; OLIVEIRA, R. S.; SILVA, M. M. F. P. Genetic variability of poinsettia populations in Brazilian agroecosystems. **Congent Food and Agriculture**, v. 4, n. 1, p. 1-10, 2018.

- SPENS, A. E.; DOUHOVNIKOFF, V. Epigenetic variation within *Phragmites australis* among lineages, genotypes, and ramets. **Biological Invasions**, v. 18, n. 9, p. 2457-2462, 2016.
- TANG, Z.; FU, S.; REN, Z.; ZHOU, J.; YAN, B.; ZHANG, H. Variations of tandem repeat, regulatory element, and promoter regions revealed by wheat-rye amphiploids. **Genome**, v. 51, n. 6, p. 399-408, 2008.
- TANVEER, A.; KHALIQ, A.; JAVAID, M. M.; CHAUDHRY, M. N.; AWAN, I. Implications of weeds of genus euphorbia for crop production: a review. **Planta Daninha**, v. 31, n. 3, p. 723-731, 2013.
- THORSON, J. L. M.; SMITHSON, M.; BECK, D.; SADLER-RIGGLEMAN, I.; NILSSON, E.; DYBDAHL, M.; SKINNER, M. K. Epigenetics and adaptive phenotypic variation between habitats in an asexual snail. **Scientific Reports**, v. 7, article 14139, 2017.
- TREZZI, M. M.; MACHADO, A. B.; XAVIER, E. Soja: impacto do leiteiro e estratégias de manejo. **Cultivar**, n. 183, p. 8-10, 2014.
- TREZZI, M. M.; FELIPPI, C. L.; MATTEI, D.; SILVA, H.; NUNES, A. L.; DEBASTIANI, C.; VIDAL, R. A.; MARQUES, A. Multiple resistance of acetolactate synthase and protoporphyrinogen oxidase inhibitors in *Euphorbia heterophylla* biotypes. **Journal of Environmental Science and Health B**, v. 40, n. 1, p. 101-119, 2005.
- VARGAS, L.; BORÉM, A.; SILVA, A. A. Técnica de cruzamentos controlados em *Euphorbia heterophylla* L. **Bragantia**, v. 58, n. 1, p. 23-27, 1999.
- VASCONCELOS, M. J. V.; ABDELNOOR, R. V.; KARAN, D.; ALMEIDA, A. M. R.; OLIVEIRA, M. F.; BARROS, E. G.; MOREIRA, M. A. Variabilidade genética em biotipos de leiteiro de Londrina/PR. **Planta Daninha**, v. 18, n. 2, p. 285-292, 2000
- VASILATOU, D.; PAPAGEORGIOU, S. G.; DIMITRIADIS, G.; PAPPA, V. Epigenetic alterations and microRNAs: New players in the pathogenesis of myelodysplastic syndromes. **Epigenetics**, v. 8, n. 6, p. 561-570, 2013.
- VENÂNCIO, H.; ALVES-SILVA, E.; SANTOS, J. C. Leaf phenotypic variation and developmental instability in relation to different light regimes. **Acta Botanica Brasilica**, v. 30, n. 2, p. 296-303, 2016.
- VOGT, G. Facilitation of environmental adaptation and evolution by epigenetic phenotype variation: insights from clonal, invasive, polyploid, and domesticated animals. **Environmental Epigenetics**, v. 3, n. 1, article dvx002, 2017.
- XAVIER, E.; OLIVEIRA, M. C.; TREZZI, M. M.; VIDAL, R. A.; DIESEL, F.; PAGNONCELLI, F. D.; SCALCON, E. Acetolactate synthase activity in *Euphorbia heterophylla* resistant to ALS-and protox-inhibiting herbicides. **Planta Daninha**, v. 31, n. 4, p. 867-874, 2013.
- XIE, Z.; KHANNA, K.; RUAN, S. Expression of microRNAs and its regulation in plants. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, v. 21, p. 790-797, 2010.
- ZANGER, U. M.; KLEIN, K.; KUGLER, N.; PETRIKAT, T.; RYU, C. S. Epigenetics and MicroRNAs in Pharmacogenetics. **Advances in Pharmacology**, v. 83, p. 33-64, 2018.
- ZHANG, H.; LANG, Z.; ZHU, J. K. Dynamics and function of DNA methylation in plants. **Nature Reviews Molecular Cell Biology**, v. 19, n. 8, p. 489-506, 2018.
- ZHANG, H.; ZHU, J. K. RNA-directed DNA methylation. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 14, n. 2, p. 142-147, 2011.

ZHANG, X.; ZOU, Z.; ZHANG, J.; ZHANG, Y.; HAN, Q.; HU, T.; XU, X.; LIU, H.; LI, H.; YE, Z. Over-expression of sly-miR156a in tomato results in multiple vegetative and reproductive trait alterations and partial phenocopy of the sft mutant. **FEBS Letters**, v. 585, n. 2, p. 435-439, 2011.

ZHOU, J.; ZHANG, H.; YANG, Z.; LI, G.; HU, L.; LEI, M.; CHENG, L.; ZHANG, Y.; ZHENGLONG, R. Characterization of a new T2DS. 2DL-?R translocation triticale ZH-1 with multiple resistances to diseases. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 59, p. 1161-1168, 2012.

Embrapa

Milho e Sorgo



MINISTÉRIO DA
AGRICULTURA, PECUÁRIA
E ABASTECIMENTO

