

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

ISABELA BATISTA ÁVILA

ASPECTOS REPRODUTIVOS DE *Miconia chamissois* Naudin (MICONIEAE,  
MELASTOMATACEAE) EM UM HABITAT DE VEREDA DO CERRADO

UBERLÂNDIA-MG

2025

ISABELA BATISTA ÁVILA

ASPECTOS REPRODUTIVOS DE *Miconia chamissois* Naudin (MICONIEAE,  
MELASTOMATACEAE) EM UM HABITAT DE VEREDA DO CERRADO

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC II)  
apresentado ao Instituto de Biologia da  
Universidade Federal de Uberlândia como  
requisito parcial para a conclusão do Curso  
de Graduação em Ciências Biológicas -  
Bacharelado.

Área de concentração: Botânica  
Orientador: Prof. Dr. Paulo Eugênio Alves  
Macedo de Oliveira  
Coorientadora: Dra. Renata Trevizan Telles  
de Souza

UBERLÂNDIA-MG

2025

ISABELA BATISTA ÁVILA

ASPECTOS REPRODUTIVOS DE *Miconia chamissois* Naudin (MICONIEAE,  
MELASTOMATACEAE) EM UM HABITAT DE VEREDA DO CERRADO

Trabalho de Conclusão de Curso (TCC II)  
apresentado ao Instituto de Biologia da  
Universidade Federal de Uberlândia como  
requisito parcial para a conclusão do Curso  
de Graduação em Ciências Biológicas -  
Bacharelado.

Uberlândia, 17 de abril de 2025.

**Banca examinadora**

---

Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira - INBIO/UFU

---

Prof. Dr. João Custódio Fernandes Cardoso - ICB/UFMG

---

Dra. Mariana Oliveira Duarte - INBIO/UFU

## AGRADECIMENTOS

Agradeço, ao Senhor meu Deus e meu Pai, que sempre me protegeu de todo o mal e que, com Sua graça e misericórdia, mostrou-me o verdadeiro caminho.

Agradeço à minha mãe, Patrícia, que me apoiou e esteve comigo no decorrer desta fase. Pelo amor inesgotável, pelas renúncias desde o meu nascimento e para tornar possível a minha formação neste curso, pela sabedoria em me conduzir até aqui e diante de situações adversas. Sem você, mãe, nada teria sido possível. Sou imensamente grata por tudo.

À minha avó, Nilza, que mesmo à distância, sempre zelou e orou por mim. E, ao meu avô (*in memoriam*), Joaquim, que sempre orou por mim e me apoiou a estudar, mesmo de longe.

Aos meus professores, que ao longo da minha vida escolar e universitária, muito contribuíram para a minha entrada como também para a minha formação no Ensino Superior.

Agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Paulo Eugênio Oliveira, por ter me recebido no laboratório, por oportunizar a realização de iniciação científica, pela orientação e pelo desenvolvimento deste trabalho. Obrigada pelo conhecimento compartilhado como também pelo suporte no trabalho de campo. Meu sincero agradecimento.

À minha coorientadora, Dra. Renata Trevizan, que me acolheu e muito contribuiu para este trabalho, especialmente na análise estatística. Suas ideias, correções e sugestões foram fundamentais para a construção deste trabalho. Obrigada pelo apoio, pela empatia e pelo conhecimento compartilhado. Sou profundamente grata a você.

À Universidade Federal de Uberlândia (UFU) e ao Instituto de Biologia (INBIO) pela estrutura fornecida e pela oportunidade de cursar o Ensino Superior em uma instituição pública.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa de iniciação científica concedida.

Aos membros da banca examinadora, Dr. João Cardoso e Dra. Mariana Duarte, pelo aceite e participação nesta etapa como também pelas contribuições à monografia.

À Profa. Dra. Fernanda Santiago pela oportunidade do estágio, orientação e aprendizado. Aos meus colegas do Laboratório de Imunoparasitologia Dr. Mário Endsfieldz Camargo (LIP), onde estagiei, pelo acolhimento, suporte, união e disponibilidade em ajudar. Agradeço, em especial, à Carol como também à Luana pelo companheirismo.

E, por fim, agradeço ao Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem (LAMOVI) pelo espaço e aos membros que acompanharam a realização deste trabalho, especialmente, à Me. Jessyca Santana pela colaboração no campo.

## RESUMO

Melastomataceae está entre as mais representativas famílias em termos de espécies apomíticas, com destaque para a tribo Miconieae. Essas espécies apresentam distribuições mais amplas comparativamente com espécies sexuadas e autoincompatíveis da mesma tribo, com algumas sendo consideradas potencialmente invasoras. Além disso, há espécies que exibem flexibilidade reprodutiva, com a coexistência de sistemas apomíticos e sexuados. Semelhantemente, *Miconia chamissois* Naudin ocupa de forma ampla e crescente ambientes de Cerrado como as Veredas. Tal fato aliado à elevada produção de frutos, nos levaram a considerar a possibilidade de reprodução por apomixia, dado que esses atributos são comuns às plantas apomíticas da mesma tribo e família. À vista disso, investigamos a biologia reprodutiva de *M. chamissois* com base no sistema reprodutivo, na qualidade polínica, no sucesso de polinização natural e no sucesso reprodutivo feminino. Os experimentos de polinizações controladas revelaram que a população estudada dessa espécie é predominantemente xenógama, com maior proporção de frutos formados por polinização aberta e cruzada manual. Isso também foi confirmado pela alta viabilidade polínica e pela maior produção de sementes nestes tratamentos. Poucos frutos foram formados por autopolinização, o que contrasta com a autodeposição de pólen inicialmente verificada. Não foram encontradas evidências de apomixia autônoma. Nossos resultados sugerem que o estabelecimento de novos indivíduos na população está diretamente relacionado ao sucesso da polinização e da dispersão de pólen realizada por vetores bióticos, sendo que, a autogamia pode até contribuir, mas de forma limitada, para o sucesso reprodutivo da população da espécie.

**Palavras-chave:** Sistema de acasalamento. Reprodução assexuada. Miconieae. Melastomataceae. Vereda.

## ABSTRACT

Melastomataceae is among the most representative in terms of apomictic species, with a highlight on the tribe Miconieae. These species have broader distributions compared to sexual and self-incompatible species of the same tribe, with some considered potentially invasive. Moreover, some species exhibit reproductive flexibility, with the coexistence of apomictic and sexual systems. Similarly, *Miconia chamissois* Naudin occupies Cerrado environments such as Veredas in a broad and growing manner. Such a fact, combined with the high fruit production, led us to consider the possibility of reproduction by apomixis, given that these attributes are common to apomictic plants of the same tribe and family. Considering this, the reproductive biology of *M. chamissois* was investigated based on the mating system, pollen quality, natural pollination success, and female reproductive success. The controlled pollination experiments indicated that the studied population of this species was mainly xenogamous. There was a higher proportion of fruits formed under open and cross-pollination conditions. This finding was further supported by the high pollen viability and the greater number of seeds formed in these treatments. Only a few fruits were produced by self-pollination, which contrasted with the initial observation of self-pollen deposition. No evidence of autonomous apomixis was found. Our results suggest that the establishment of new individuals in the population is directly related to the success of pollination and pollen dispersal performed by biotic vectors. While autogamy may also play a role, its contribution to the reproductive success of the species population is limited.

**Key-words:** Mating system. Asexual reproduction. Miconieae. Melastomataceae. Vereda.

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>13</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>14</b>
3.1 Área de estudo e espécie estudada.....	14
3.2 Sistema reprodutivo.....	15
3.3 Qualidade dos grãos de pólen.....	16
3.4 Sucesso de polinização natural .....	16
3.5 Sucesso reprodutivo.....	17
3.6 Análise estatística .....	17
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>19</b>
4.1 Sistema reprodutivo.....	19
4.2 Qualidade dos grãos de pólen.....	20
4.3 Sucesso de polinização natural .....	21
4.4 Sucesso reprodutivo.....	22
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>23</b>
<b>6. CONCLUSÃO.....</b>	<b>27</b>
<b>7. REFERÊNCIAS .....</b>	<b>28</b>



## 1. INTRODUÇÃO

Os padrões reprodutivos afetam os principais processos evolutivos que incluem a transmissão dos genes, a resposta à seleção, a especiação e a diversificação evolutiva (Barret, 2013). As angiospermas são o grupo predominante entre as plantas, destacando-se pela considerável diversidade e estratégias que asseguram o sucesso de sua reprodução (Barrett, 2013; Cardoso *et al.*, 2018; Trevizan *et al.*, 2024). Os sistemas reprodutivos das angiospermas estão relacionados à reprodução sexuada, onde um novo indivíduo é formado a partir da união de um gameta feminino e um masculino, ou por meio da reprodução assexuada, envolvendo a formação de novos indivíduos sem a união de gametas (Oliveira e Maruyama, 2014; Caetano, Cortez, 2014; Cardoso *et al.*, 2018; Trevizan *et al.*, 2024).

A reprodução assexuada ocorre por meio de dois principais mecanismos, propagação vegetativa e apomixia (Holsinger, 2000; Hojsgaard *et al.*, 2014). A reprodução assexuada obrigatória é rara entre os táxons, sendo frequente a ocorrência simultânea da reprodução sexuada e assexuada nas plantas (Barret, 2015). A propagação vegetativa é a forma mais comum de reprodução assexuada, na qual os genótipos parentais produzem módulos vegetativos que são aptos de crescimento independente, reprodução e frequentemente dispersão (Barret, 2015). Já a apomixia é o desenvolvimento de semente sem a fusão de gametas (Whitton *et al.*, 2008; Hand e Koltunow, 2014). A apomixia resulta, em termos evolutivos, de mudanças espaciais e temporais em estágios importantes do desenvolvimento sexual, geradas por mutações ou modificações epigenéticas após eventos de hibridização (união de gametas de populações ou espécies distintas que podem ter diferentes níveis de ploidia) e poliploidização (processo de duplicação cromossômica que gera poliploides) (Koltunow e Grossniklaus, 2003; Hand e Koltunow, 2014; Sharma, Bhat, 2020; Marinho *et al.*, 2023; Hörandl, 2024). Fatores ambientais como condições desfavoráveis e estresse podem desencadear a apomixia, que atua como uma estratégia reprodutiva adaptativa para populações de plantas em ambientes perturbados (Bawa, 1974; Bicknell, Koltunow, 2004; Albertini *et al.*, 2019; Hojsgaard e Hörandl, 2019; Sharma, Bhat, 2020).

As plantas apomíticas produzem sementes por meio de dois principais mecanismos, não exclusivos, denominados gametofítico e esporofítico (Hörandl, 2024). Dependendo da origem do desenvolvimento do embrião, a apomixia pode ser

gametofítica em que o embrião se desenvolve por meio de um gametófito (saco embrionário) ou esporofítica, diretamente de células somáticas diplóides dos nucelos ou tegumentos dos óvulos (Koltunow, 1993; Whitton *et al.*, 2008; Hand e Koltunow, 2014; Hörandl, 2024). Algumas plantas que exibem apomixia gametofítica apresentam o desenvolvimento autônomo do endosperma, sendo independentes da polinização (Caetano e Oliveira, 2022). As apomíticas pseudogâmicas requerem fertilização da célula central para o desenvolvimento do endosperma, mantendo alguma produção de pólen viável (Asker e Jerling, 1992; Caetano e Oliveira, 2022). A apomixia pode ser tanto obrigatória quanto facultativa nas espécies (Caetano e Oliveira, 2022; Cornaro *et al.*, 2023).

Os processos de reprodução sexuada e assexuada podem atuar de maneira complementar para garantir a perpetuação e sobrevivência dos indivíduos nos ambientes (Maruyama e Oliveira, 2014; Barret, 2015; Simpson, 2019; Trevizan *et al.*, 2024). Sendo assim, muitas populações de plantas exibem variação no sistema reprodutivo, com indivíduos sexuais e apomíticos (formação de sementes sem a fusão de gametas), coexistindo em escala regional ou a nível de espécie (Asker e Jerling, 1992; Whitton *et al.*, 2008). Em muitos grupos, a apomixia é predominante seja pela degeneração de estruturas sexuais em relação às estruturas vegetativas de propagação ou pela produção de sementes clonais na ausência de fecundação (Whitton *et al.*, 2008). Apesar disso, a reprodução sexuada juntamente com suas diversas estratégias é o modo predominante de reprodução entre as angiospermas (Whitton *et al.*, 2008; Oliveira e Maruyama, 2014; Cardoso *et al.*, 2018). Outrossim, há sistemas mistos de reprodução em que indivíduos hermafroditas podem se reproduzir por meio da autofecundação (autogamia) e da fecundação cruzada (xenogamia) (Goodwillie, Kalisz e Eckert, 2005; Goodwillie e Weber, 2018). Os sistemas mistos em espécies dependentes de polinizadores podem garantir a reprodução por autopolinização autônoma quando os vetores são escassos ou limitados (Barret, 2002; Goodwillie, Kalisz e Eckert, 2005). Além disso, as perturbações geradas pelas atividades humanas em habitats naturais podem impactar negativamente a polinização cruzada (Eckert *et al.*, 2010), o que torna os sistemas mistos importantes para garantia reprodutiva das plantas.

Dentre as famílias tropicais, Melastomataceae possui alta frequência de espécies apomíticas, sendo relatada a ocorrência de apomixia gametofítica (diplosporia e aposporia) e esporofítica (Renner, 1989; Goldenberg e Shepherd, 1998; Santos *et al.*,

2012; Caetano e Oliveira, 2022). Entre as Melastomataceae que apresentam este modo de reprodução, existe um alto número de táxons que são apomíticos autônomos (Goldenberg e Shepherd, 1998; Santos *et al.*, 2012; Maia, Varassin e Goldenberg, 2016). A maioria das espécies apomíticas de Melastomataceae pertence à tribo Miconieae (Goldenberg, 2000) e apresentam distribuições mais amplas em comparação com as espécies sexuadas e autoincompatíveis da mesma tribo (Santos *et al.*, 2012). Isso ocorre porque, ao não dependerem de parceiros reprodutivos para reprodução, as espécies apomíticas tem potencial de colonizar rapidamente novos ambientes e dominar ecossistemas (Caetano e Oliveira, 2022). Algumas destas espécies têm sido descritas como pioneiras em ambientes com áreas perturbadas e fragmentadas, e algumas potencialmente invasoras (Meyer, 1998; Dewalt, 2003; Le Roux, Wiczorek e Meyer, 2008; Dias *et al.*, 2018).

Estudos recentes têm reportado a coexistência de mecanismos apomíticos e sexuados em Melastomataceae (Viana *et al.*, 2021; Valderrama *et al.*, 2022). Na tribo Miconieae, especificamente, a ocorrência concomitante de apomixia e reprodução sexuada foi relatada para *Miconia alata* e *Miconia elaeoides* (Souza-Silva, 2000; Valderrama *et al.*, 2022). No entanto, é pouco conhecido variações no sistema de reprodução de populações para esta família (Caetano e Oliveira, 2022). Essa flexibilidade reprodutiva torna as espécies de *Miconia* muito importantes em ambientes tropicais, especialmente áreas sendo impactadas pelos processos de antropização, como no caso do Cerrado brasileiro.

O bioma Cerrado é um complexo de ecossistemas campestres, savânicos e florestais que forma um mosaico de vegetação diverso e que abriga uma diversidade significativa de espécies de fauna e flora, muitas das quais são consideradas endêmicas e ameaçadas, o que faz destas áreas *hotspots* da biodiversidade (Myers *et al.*, 2000; Ribeiro e Walter, 2008; Silva e Bates, 2002). Esses ecossistemas contribuem para a biodiversidade global e os serviços ecossistêmicos (Bond e Parr, 2010). Nas últimas décadas, o Cerrado passou por intensas mudanças no uso e cobertura da terra associadas à expansão da agricultura e da pecuária, o que resultou na intensa fragmentação da paisagem (Brannstrom *et al.*, 2008; Strassburg *et al.*, 2017; Vieira *et al.*, 2022; Salatino e Salatino, 2023).

Dentre esses ecossistemas, as Veredas são ambientes específicos do Cerrado onde há o afloramento do lençol freático (Ribeiro e Walter, 2008). Esses afloramentos,

associados a uma distribuição irregular de chuvas ao longo do ano, criam microambientes com diferentes níveis de umidade (Araújo *et al.*, 2002; Ribeiro e Walter, 2008). Como apresentam altos níveis de umidade, de diversidade ambiental e biológica, as Veredas são importantes para a manutenção dos recursos da fauna silvestre, serviços ambientais e equilíbrio hidrológico, incluindo o fornecimento de água para córregos e rios do Cerrado (Joele *et al.*, 2019; Soares *et al.*, 2022). Além disso, essa fitofisionomia apresenta características complexas que podem ser influenciadas por fatores regionais como o uso do solo em áreas do entorno, o que as torna pouco resilientes frente aos impactos ambientais (Meirelles *et al.*, 2004; Sousa *et al.*, 2015).

Neste sentido, o Cerrado está passando por um processo de invasão lenhosa (*Woody plant encroachment*; WPE), no qual espécies arbustivas estão expandindo sua distribuição, tornando-se invasoras. Como resultado, esse processo tem reduzido a diversidade de espécies vegetais e alterado o funcionamento do ecossistema (Stevens *et al.*, 2017; Joele *et al.*, 2019; Trindade *et al.*, 2024; Gonçalves *et al.*, 2021). Assim, o aumento na biomassa, densidade do caule e cobertura vegetal, proporcionados pelo adensamento lenhoso, tem resultado em um processo de mudança de uma vegetação aberta para uma comunidade vegetal mais densa (Stevens *et al.*, 2017; Gonçalves *et al.*, 2021; Trindade *et al.*, 2024). Esse processo também está sendo observado nas Veredas, com a expansão de espécies arbóreas das famílias Melastomataceae e Malpighiaceae (Nunes *et al.*, 2022). A redução das áreas úmidas pode estar associada à impactos antrópicos, como a intensa drenagem de água e desmatamento como também às mudanças nos regimes de fogo que podem estar favorecendo as espécies invasoras (Borghetti *et al.*, 2019; Gonçalves *et al.*, 2021).

*Miconia chamissois* Naudin (Miconieae) possui características como grande formação de frutos, ampla distribuição em ambientes do Cerrado, especialmente as Veredas, e potencial invasivo, semelhantemente à outras espécies da mesma tribo que se reproduzem por apomixia (Santos *et al.*, 2018; Joele *et al.*, 2019). Apesar de inicialmente ter sido descrita como sexuada e autoincompatível em estudos com outras populações, essas características nos permitiram considerar a possibilidade de reprodução por apomixia, considerando a flexibilidade reprodutiva exibida por populações da mesma tribo e família (Souza-Silva, 2000; Caetano, 2007; Caetano *et al.*, 2013).

## 2. OBJETIVOS

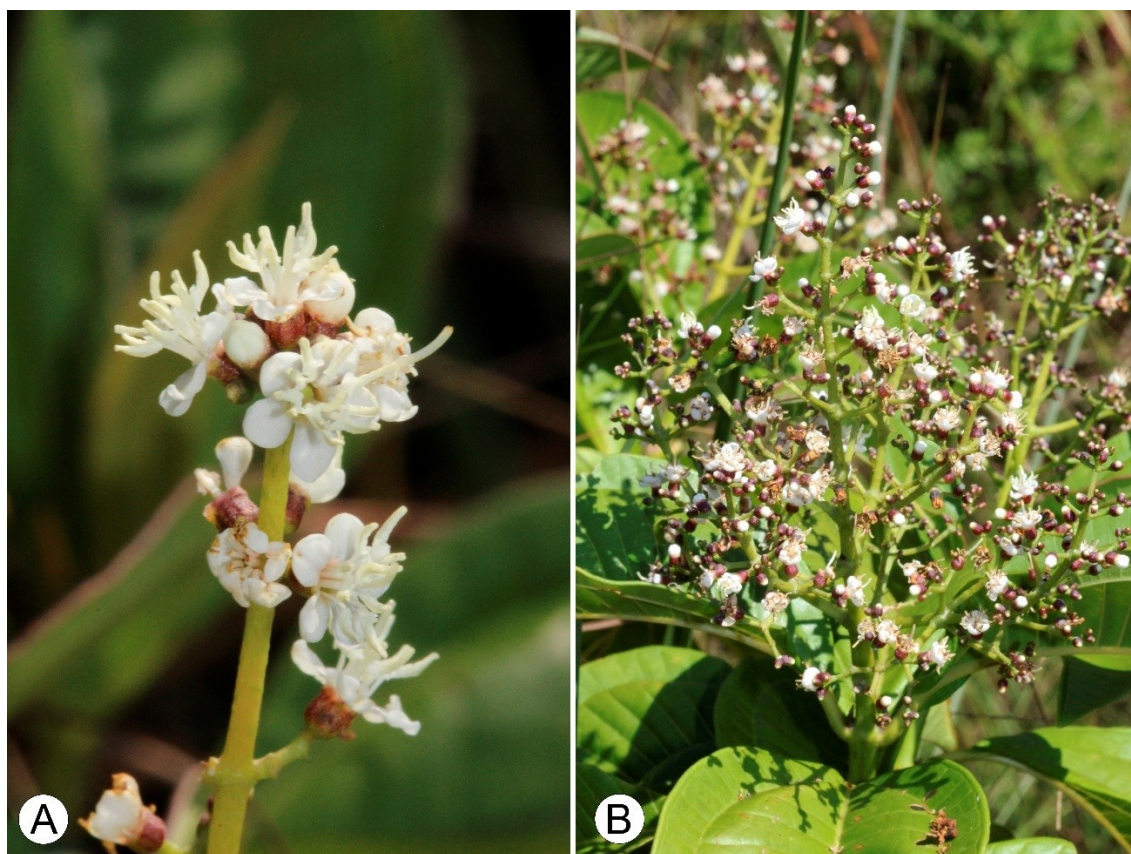
O objetivo do presente estudo foi investigar a biologia reprodutiva de *Miconia chamissois* (Miconieae, Melastomataceae) em uma Vereda do Cerrado. Mais especificamente, i) investigar o sistema de cruzamento de *M. chamissois*; ii) avaliar a qualidade polínica; iii) analisar a performance de sucesso feminino através da deposição de pólen no estigma e usá-los como indicadores de sucesso de polinização natural; iv) verificar o sucesso reprodutivo através do número e tamanho das sementes produzidas após os tratamentos de polinização.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 Área de estudo e espécie estudada

O estudo com *Miconia chamissois* foi conduzido em uma Vereda da Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais (18°59'42"S e 48°18'18"W). Esta reserva apresenta duas fitofisionomias principais, o cerrado *sensu stricto* e o campo sujo, que são atravessados por uma vereda, além de duas pequenas manchas de mata (Apolinário e Schiavini, 2002; Bacci *et al.*, 2016). Foram coletados botões florais e flores no Parque do Sabiá (18°54'29,87" S e 48°13'57,82" W) e na Fazenda Experimental do Glória (18°57'29" S e 48°12'32" W), Uberlândia, Minas Gerais, realizados para fins comparativos com este estudo, pois as duas populações foram estudadas anteriormente (Souza-Silva, 2000; Caetano, 2007).

*Miconia chamissois* é uma espécie comum em áreas do bioma Cerrado (Antunes e Ribeiro, 1999; Rezende, Romero e Goldenberg, 2013; Santos, 2019). É um arbusto que possui de 1,5 a 2 m de altura, folhas com nervuras acródromas, flores pentâmeras e androceu com 10 estames brancos (Goldenberg, 2004). As flores brancas apresentam anteras poricidas, simetria radial e antese diurna, indicativo da síndrome de polinização por melitofilia (polinização por abelhas; Caetano, 2007) (Fig. 1). Os frutos do tipo baga, produzidos em grandes quantidades, são pequenos e arredondados, de coloração roxo escuro quando maduros, com muitas sementes pequenas, sendo dispersos principalmente por aves (ornitocoria) (Goldenberg, 2004; Maruyama, Alves-Silva e Melo, 2007). Esta espécie fornece pólen e frutos, importantes para atrair a fauna de polinizadores e de dispersores de sementes que podem acelerar o processo de restauração ecológica em ambientes alterados e fragmentados (Albuquerque *et al.*, 2013; Maruyama *et al.*, 2013; Da Silva *et al.*, 2016).



**Figura 1.** *Miconia chamissois* (Melastomataceae). (A) Flores abertas com anteras porcidas e pistilo evidentes. (B) Inflorescência com flores abertas e botões florais.

### 3.2 Sistema reprodutivo

Para análise do sistema reprodutivo foram realizadas polinizações experimentais. Previamente, inflorescências com botões em pré-antese foram ensacadas com tecido de organza para posterior manipulação experimental ( $n = 6$  indivíduos). Cada tratamento foi realizado em uma mesma inflorescência. Os seguintes tratamentos foram realizados: i) autopolinização espontânea (autônoma): botões florais foram ensacados para verificação da formação de frutos, naturalmente, sem a presença de vetores ou manipulação; ii) autopolinização manual: flores em pré-antese foram ensacadas e após a antese, o pólen de uma flor foi extraído e depositado no estigma da mesma flor; iii) polinização cruzada: foram ensacados botões florais e após a antese foi realizada a transferência de pólen para flores de indivíduos diferentes. Para esse tratamento adotou-se como critério indivíduos com uma distância de pelo menos 5 metros; iv) agamospermia: foram retiradas as anteras de botões florais (emasculação) e estes foram novamente ensacados para verificação de

formação de sementes sem fertilização (por apomixia autônoma); e por fim, v) polinização aberta (controle): foram marcados botões florais sem nenhum tratamento para avaliar a eficiência da polinização em condições naturais. Os tratamentos foram checados periodicamente para averiguar a formação de frutos ou senescência floral. Para todos os tratamentos foram utilizadas 10 flores de cada um dos indivíduos, totalizando 60 flores por tratamento e 300 flores no total.

### **3.3 Qualidade dos grãos de pólen**

A qualidade polínica foi estimada com base na viabilidade dos grãos de pólen. Para isso, foram coletados botões florais próximos da antese. Estes dados foram coletados nas três populações descritas anteriormente. Os botões florais foram fixados em FAA 50% (formalina, ácido acético e álcool etílico 1:1:18) por 48 horas (Johansen, 1940). A estimativa da viabilidade dos grãos de pólen foi considerada por meio da reação positiva à coloração com solução de carmim acético 2% (Kearns e Inouye, 1993). Por conseguinte, as anteras foram retiradas dos botões fixados e esmagadas sobre a lâmina para saída dos grãos de pólen das anteras poricidas. As lâminas foram observadas via microscópio óptico (Olympus BX51 Fluorescence Microscope, Olympus, Shinjuku, Tokyo, Japan) no Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem (LAMОВI) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia. Os primeiros 300 grãos de pólen foram contabilizados e classificados como viáveis (citoplasma corado) e não-viáveis (citoplasma mal corado ou sem conteúdo) (Kearns e Inouye, 1993; Trevizan *et al.*, 2023).

### **3.4 Sucesso de polinização natural**

A deposição de pólen no estigma e o desenvolvimento de tubo polínico foram usados como indicadores de sucesso de polinização em flores abertas e para verificar autodeposição de grãos de pólen em flores em pré-antese qualitativamente. Botões florais e flores abertas foram coletados e armazenados em FAA 50% por pelo menos 48 horas (Johansen, 1940). Os pistilos foram separados dos demais verticilos florais, depositados em solução de hidróxido de sódio a 9 N e mantidos em uma estufa a 60 °C por 15 minutos para diafanização do material (Martin, 1959). Os pistilos foram lavados com água destilada para retirada dos resíduos de hidróxido de sódio. A montagem das lâminas foi



realizada com solução de azul de anilina (0,05% em fosfato de potássio tribásico a 0,06 M) (Martin, 1959). A observação dos tubos polínicos foi realizada no microscópio com aparato de epifluorescência (Olympus BX51 Fluorescence Microscope, Olympus, Shinjuku, Tokyo, Japan), usando filtro DAPI com excitação UV na faixa de 350 nm e câmera acoplada (Olympus DP70 digital camera, Olympus, Shinjuku, Tokyo, Japan). Todos os procedimentos foram realizados no Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem (LAMОВI) do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia.

### 3.5 Sucesso reprodutivo

O sucesso reprodutivo foi avaliado pelo número de sementes formadas nos tratamentos e pelo tamanho das sementes. Após contadas, as sementes foram fotografadas com uma câmera digital (Canon EOS digital camera, Canon, Tokyo, Japan) e o tamanho foi estimado pela área ( $\text{mm}^2$ ), realizada por meio do software ImageJ (National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, United States; versão 1.54) (Schneider, Rasband, Eliceiri, 2012). Foi realizada a medida da área ao invés da pesagem em razão das sementes serem pequenas (aproximadamente 1 mm).

### 3.6 Análise estatística

Para investigar diferenças na proporção de formação de frutos de acordo com os grupos de tratamento, foi aplicado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) com uma distribuição binomial e função *logit*. A variável resposta foi definida como a proporção de frutos formados, calculada combinação entre o número total de flores e o número de frutos formados, realizada através da função *cbind* (Crawley, 2013). Como variável preditora foi usado o tipo de tratamento de polinização (agamospermia, autopolinização espontânea, autopolinização manual, polinização cruzada e polinização aberta) e o indivíduo como efeito aleatório. Análises *post-hoc* foram realizadas utilizando contrastes pareados entre os diferentes grupos de tratamento, ajustando correção de Tukey.

Para avaliar diferenças no número de grãos de pólen viáveis e não viáveis, foi aplicado um GLMM com distribuição binomial negativa e função *log*. A quantidade de pólen nos botões florais em pré-antese foi considerada a variável resposta, com a variável preditora sendo o tipo de grão de pólen (viável e inviável) e o indivíduo como efeito aleatório.

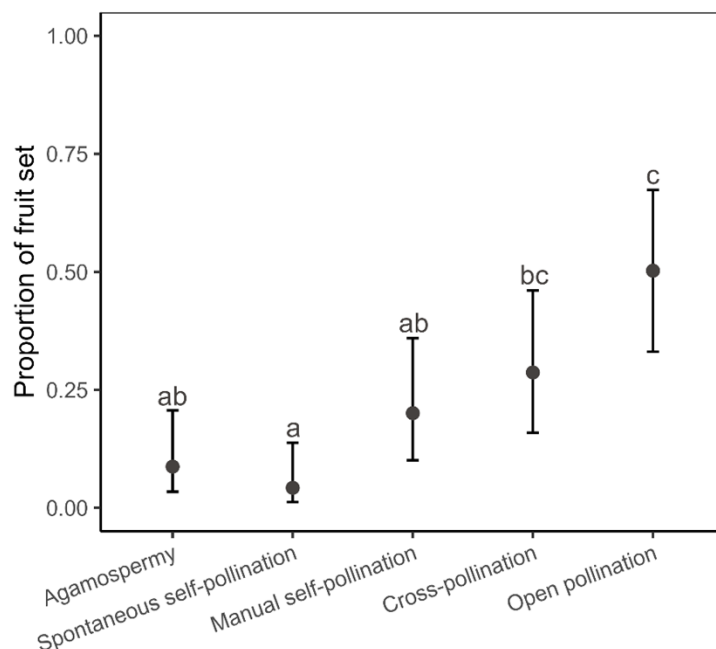
Para investigar diferenças no número de sementes formadas de acordo com os grupos de tratamentos, foi feito um GLMM com distribuição binomial negativa tipo 1 e função *log*. A variável resposta foi definida como o número de sementes formadas, enquanto a variável preditora foi o tipo de tratamento aplicado (polinização cruzada, autopolinização manual, polinização aberta e autopolinização espontânea). Fruto aninhado em indivíduo foi tratado como efeito aleatório. Análises *post-hoc* foram realizadas utilizando contrastes pareados ajustados por Tukey entre os diferentes grupos de tratamento. Para averiguar o tamanho das sementes por tipo de tratamento foi feito um GLMM com distribuição Gamma e função *log*. A variável resposta foi definida como a área das sementes e a variável preditora foi o tipo de tratamento (polinização cruzada, autopolinização manual, polinização aberta e autopolinização espontânea). Fruto aninhado em indivíduo também foi tratado como efeito aleatório.

Todos os modelos foram construídos com o pacote *glmmTMB* (Brooks *et al.*, 2017). Os ajustes dos modelos foram verificados no pacote *DHARMA* (versão 0.4.5; Hartig e Lohse, 2022). A verificação incluiu a análise de distribuição dos resíduos e o gráfico de valores previstos vs. resíduos, com simulação de resíduos realizada 250 vezes em todos os modelos. Para testar a significância dos modelos, foi aplicado um teste qui-quadrado tipo II de Wald utilizando o pacote *car* do software R (Fox *et al.*, 2018). Para análises posteriores (*post-hoc*; no caso da proporção de frutos formados), foi usado o pacote *emmeans* (versão 1.8.7; Russell *et al.*, 2024). Para plotar os resultados, foi utilizado os valores ajustados dos modelos, que foram transformados usando a função *ggpredict* do pacote *ggeffects* do software R (versão 1.1.4; Lüdtke, 2018). Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (R Core Team 2024).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Sistema reprodutivo

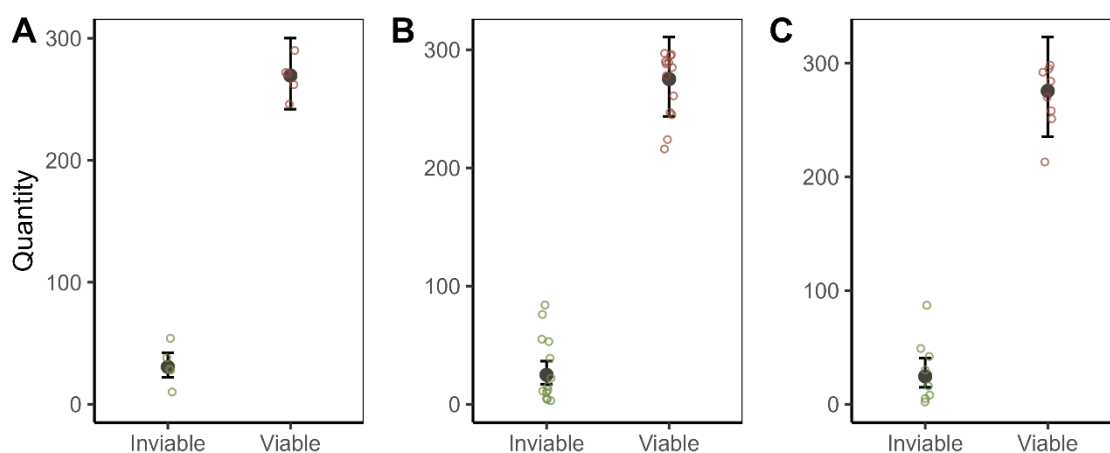
Em relação aos tratamentos de polinização manual conduzidos para investigar o sistema reprodutivo, encontramos um efeito significativo dos tratamentos ( $\chi^2 = 35.637$ ,  $df = 4$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 2). Os frutos foram formados em todos os tratamentos, porém, o tratamento de polinização aberta obteve a maior proporção de frutos formados, com 50%, seguido pela polinização cruzada com 29%, autopolinização manual com 20%, agamospermia com 9% e autopolinização espontânea com 4% (Fig. 2).



**Figura 2. Proporção de frutos formados em *Miconia chamissois* (Melastomataceae) para cada tratamento de polinizações controladas.** Letras diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos de polinização ao nível de significância 0,05. Os pontos e os segmentos de linha indicam probabilidades previstas e ICs (Intervalo de Confiança) de 95%, respectivamente.

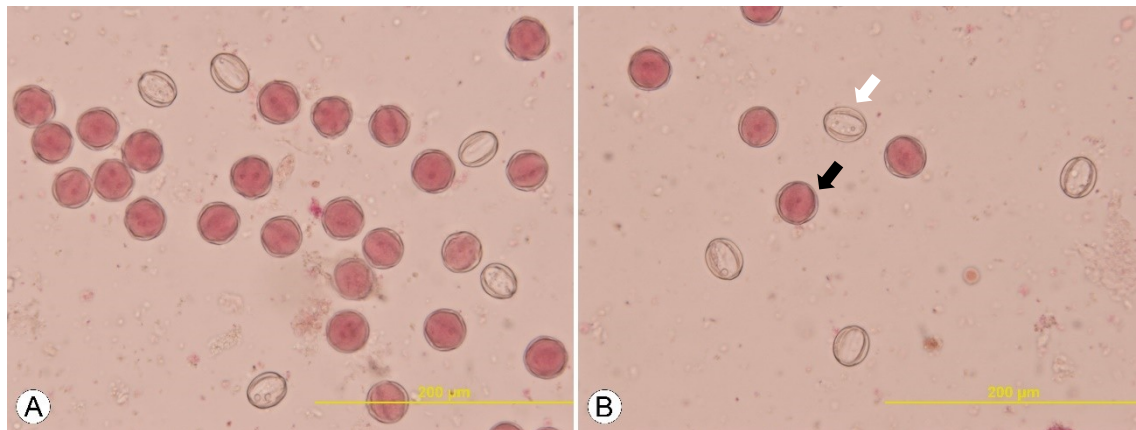
## 4.2 Qualidade dos grãos de pólen

Ocorreu uma diferença significativa entre a quantidade de grãos de pólen viáveis e inviáveis na população estudada ( $\chi^2 = 82,794$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 3C), com as flores apresentando 175,53% mais pólen viável em comparação ao pólen inviável. O mesmo resultado foi encontrado em relação a outras populações estudadas da espécie (Glória:  $\chi^2 = 161.82$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 3A) (Sabiá:  $\chi^2 = 140.08$ ,  $df = 1$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 3B).



**Figura 3. Quantidade de grãos de pólen viáveis e inviáveis em *Miconia chamissoi* (Melastomataceae).** (A) Glória, (B) Sabiá e (C) Caça e Pesca (CCPIU). Os pontos e segmentos de linha indicam probabilidades preditas e ICs (Intervalo de Confiança) de 95%, respectivamente. Pontos mostram pontos de dados observados.

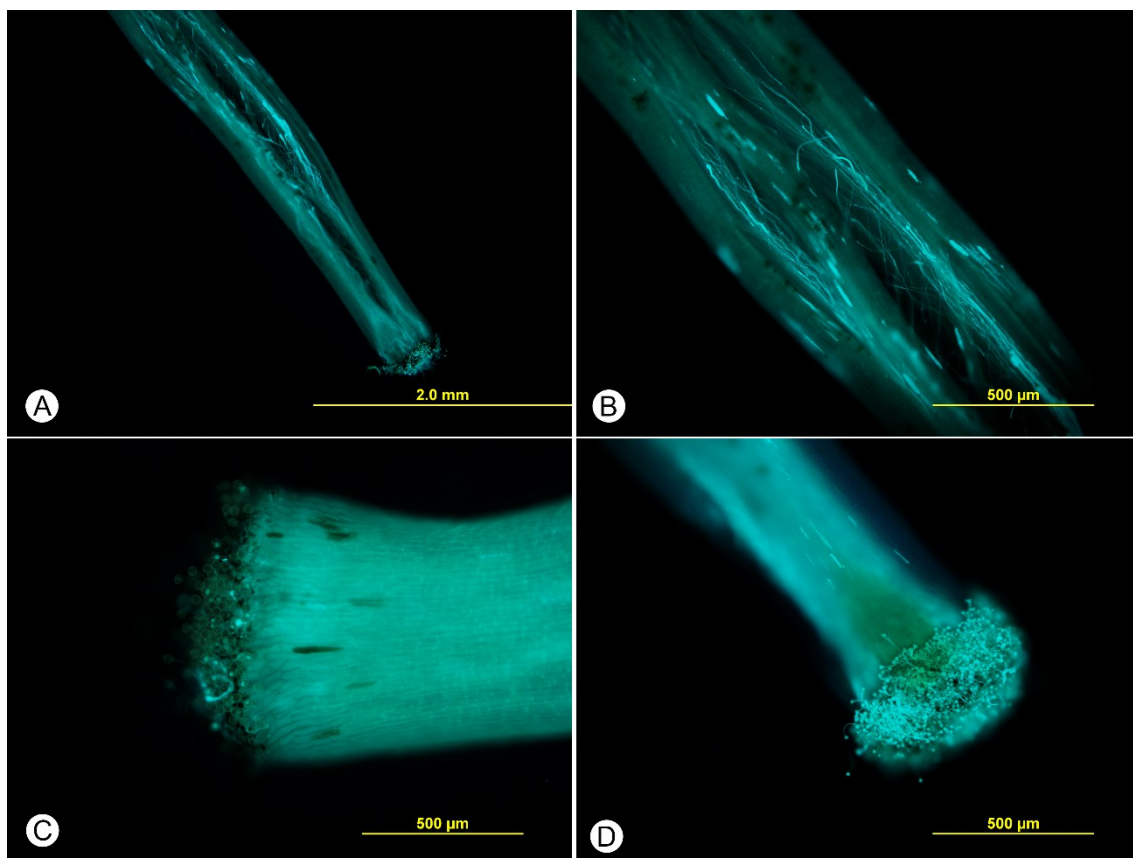
O percentual de pólen viável foi de 89,4%, 83,3% e 91,75%, respectivamente, para as populações do Glória, Sabiá e Caça e Pesca (CCPIU). Na figura 4, é possível visualizar os grãos de pólen viáveis e inviáveis da espécie (Fig. 4).



**Figura 4.** Grãos de pólen corados com carmim acético de *Miconia chamissoi* (Melastomataceae). (A) e (B) Grãos de pólen viáveis (seta preta) estão com citoplasma corado de vermelho e inviáveis (seta branca) com citoplasma não corado e sem conteúdo.

### 4.3 Sucesso de polinização natural

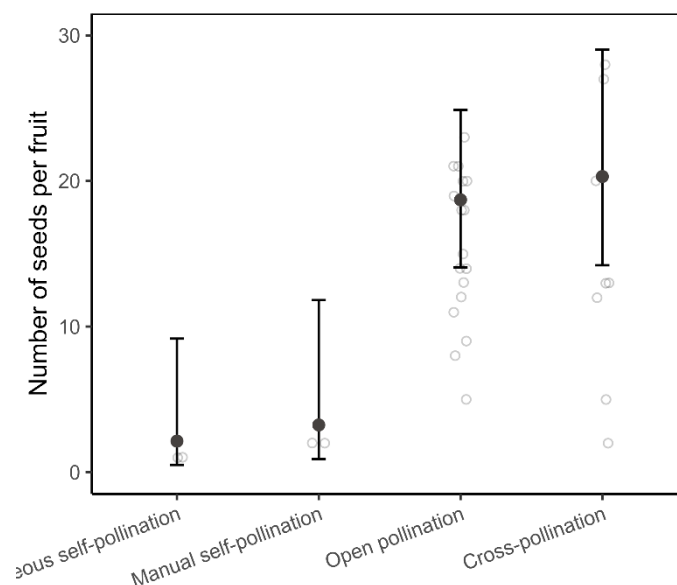
Quanto ao sucesso de polinização, foram observados grãos de pólen e o crescimento de tubos polínicos em pistilos de flores submetidas à polinização natural (Fig. 5A-D). Foi observado, ainda, grãos de pólen autodepositados em pistilos de botões florais. Apesar disso, não foram encontrados tubos polínicos em crescimento nos pistilos ou grãos de pólen germinados no estigma dos botões.



**Figura 5.** Pistilos com crescimento de tubo polínico e grãos de pólen germinados em *Miconia chamissois* (Melastomataceae). (A) e (B) Pistilo de flor de polinização natural com tubos polínicos em crescimento. (C) Grãos de pólen depositados no estigma de flor de polinização natural. (D) Grãos de pólen germinados em estigma de flor de polinização natural.

#### 4.4 Sucesso reprodutivo

O número estimado de sementes formadas diferiu significativamente entre os tratamentos ( $\chi^2 = 15.06$ ,  $df = 3$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 6), sendo maior no tratamento de polinização cruzada (20,31) e no tratamento polinização aberta (18,71). Por outro lado, os tratamentos de polinização manual e espontânea apresentaram números significativamente menores, com médias de 3,24 e 2,13, respectivamente (Fig. 6). Nenhuma semente foi formada no tratamento de agamospermia. A área das sementes não foi afetada significativamente pelos tratamentos ( $\chi^2 = 0.325$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.955$ ).



**Figura 6.** Número de sementes formadas por tratamento de polinizações controladas em *Miconia chamissois* (Melastomataceae). Os pontos e segmentos de linha indicam probabilidades previstas e ICs de 95%, respectivamente. Os pontos mostram os dados brutos observados.

## 5. DISCUSSÃO

Os resultados obtidos em *M. chamissois* evidenciaram uma baixa produção de frutos resultantes tanto da autopolinização espontânea quanto da autopolinização manual, sem apresentar qualquer indício de apomixia autônoma. A quantidade de frutos gerados por polinização aberta foi semelhante àquela observada em frutos oriundos da polinização cruzada, sugerindo que as plantas são, na prática, predominantemente xenógamas. Esses achados contrastam com a observação inicial de deposição automática de pólen nos botões florais e com a grande produção de frutos, que, em um primeiro momento, foi interpretada como possibilidade de reprodução por apomixia. A maior produção de sementes em polinização cruzada e aberta confirmaram a alogamia previamente encontrada.

Os resultados dos experimentos de sistema de cruzamento indicaram que *M. chamissois* é predominantemente xenógama. Os dados das polinizações controladas foram similares aos descritos em estudos anteriores para outras populações da espécie na região. De maneira semelhante, Caetano (2007) encontrou maior porcentagem de

frutificação para polinização cruzada e aberta. Souza-Silva (2000) relatou xenogamia obrigatória para outra população de *M. chamissois*, não havendo a formação de frutos no tratamento de autopolinização espontânea. Já os poucos frutos formados por agamospermia foram atribuídos à contaminação ou a existência de algum mecanismo de falha no sistema de reprodução sexuada (Caetano, 2007; Souza-Silva, 2000).

A alogamia é predominante em Melastomataceae com a maioria das espécies sendo dependentes da polinização (Passos *et al.*, 2022), o que corrobora com o encontrado para a espécie deste estudo. Mas existem espécies autógamas e apomíticas no grupo (Renner, 1989). A autopolinização autônoma é rara na família, sendo isto associado a morfologia das anteras do tipo poricida e a hercogamia que, expressas em conjunto, reduzem as chances de autogamia e favorecem a alogamia (Renner, 1989; Passos *et al.*, 2021; Passos *et al.*, 2022). Embora essas características possam favorecer a alogamia, a presença de inflorescências com flores florescendo simultaneamente na maioria das espécies não impede a autopolinização por geitonogamia em espécies autocompatíveis (De Jong *et al.*, 1993; Passos *et al.*, 2022).

Em espécies do gênero *Miconia* (Miconieae), a hercogamia é menos comum (Goldenberg *et al.*, 2008), sendo relatadas espécies autoincompatíveis, autocompatíveis e apomíticas, sendo este último modo de reprodução muito frequente no grupo (Goldenberg e Shepherd, 1998; Santos *et al.*, 2012). Para *M. pepericarpa* e *M. langsdorffii*, duas espécies descritas como sexuais e autoincompatíveis, nenhum fruto foi formado por autopolinização (Goldenberg e Shepherd, 1998). Quanto à *M. minutiflora* e *M. angelana*, espécies autógamas, foram registrados alta produção de frutos por autopolinização espontânea (acima de 50% das flores polinizadas) (Goldenberg e Shepherd, 1998; Santos, Romero e Oliveira, 2010), o que contrasta com a baixa frutificação deste tratamento encontrada para *M. chamissois*.

Embora em muito menor quantidade, houve a formação de frutos por autopolinização, tanto espontânea quanto manual. Considerando que há uma deposição automática de pólen sobre o estigma, é possível que uma parte dos frutos originados por polinização natural seja resultado de autopolinização. Essa autodeposição pode funcionar como uma garantia reprodutiva na falta de polinizadores (Noormets, Olson, 2006). Os poucos frutos formados por autopolinização podem ser atribuídos à presença de mecanismos que comprometem o desenvolvimento desses frutos, como a depressão por



endogamia, que reduz a aptidão da progênie autofecundada (Delmas *et al.*, 2014), uma vez que a autofecundação, ao aumentar a homozigosidade, favorece a expressão de alelos recessivos deletérios (Charlesworth e Willis, 2009).

A autopolinização associada à sistemas de cruzamento flexíveis, como autogamia e alogamia ocorrentes na mesma planta, podem promover a garantia reprodutiva em condições de escassez de pólen, de parceiros reprodutivos (pequenas populações) ou da ausência de vetores de pólen (polinizadores), o que confere uma vantagem ecológica para as plantas (Kalisz, Vogler e Hanley, 2004; Goodwillie, Kalisz e Eckert, 2005; Barrett, Harder, 2017). Neste sentido, a autogamia pode garantir a reprodução das plantas em ambientes alterados e desfavoráveis (Arista *et al.*, 2017) e uma rápida colonização (Harmon-Threatt *et al.*, 2009). Paralelamente, ambientes menos favoráveis podem favorecer o aumento da autofertilidade e, conseqüentemente, a autopolinização (Karron *et al.*, 2012; Levin, 2012). Além disso, a redução na heterozigosidade pode intensificar a tendência à autofecundação em plantas que, em condições normais, apresentam predominância de polinização cruzada (Levin, 2012).

No entanto, na área de estudo não houve indícios de falta de polinizadores, visto que, estes foram observados nas plantas. Nesse sentido, a proporção de frutos de polinização cruzada e polinização natural evidencia a dependência da polinização para a reprodução da espécie, isto é, do polinizador para a transferência do pólen nas flores, e posterior frutificação e formação de sementes. O cruzamento confere vantagens ecológicas, como a promoção da heterozigosidade e da diversidade genética dos genótipos da prole, o que aumenta a aptidão da progênie. Todavia, o sucesso reprodutivo pode variar mais, uma vez que depende da dispersão do pólen, da germinação do pólen e crescimento de tubo (Richards, Williams, Harder, 2009; Harder, Aizen, Richards, 2016). Desta forma, a alogamia resulta em maior fluxo gênico entre as plantas (Peng *et al.*, 2014).

As análises de viabilidade de pólen indicaram uma alta proporção de grãos de pólen viáveis em relação aos inviáveis. Esses achados também foram descritos por Souza-Silva (2000), que analisou viabilidade polínica de indivíduos de outra população da espécie. A produção de pólen pouco viável é comum em plantas que podem se reproduzir sem a fertilização (apomixia) (Thompson *et al.*, 2008). De modo geral, a apomixia em Melastomataceae, incluindo espécies da tribo Miconieae, está associada a uma alta esterilidade polínica, isto é, baixa viabilidade do pólen, com valores médios inferiores à

40% (Goldenberg, 2000; Goldenberg, Varassin, 2001; Mendes-Rodrigues e Oliveira, 2012; Caetano *et al.*, 2013; Maia *et al.*, 2016; Araujo, Silva, 2024). Por outro lado, espécies sexuadas tendem a produzir níveis mais altos de pólen viável (Goldenberg e Shepherd, 1998; Caetano *et al.*, 2013). Poucas espécies apomíticas de Melastomataceae produzem níveis maiores de pólen viável (Caetano e Oliveira, 2022). Assim, a esterilidade polínica poder ser usada como uma indicação de apomixia na família (Viana *et al.*, 2021), enquanto a alta produção de pólen viável como indício do sistema de reprodução sexuada, sendo este último o padrão encontrado no estudo, confirmando a natureza sexuada da população.

Para outras populações de *M. chamissois* foram descritos crescimento de tubo polínico de polinização cruzada e de autopolinização, sendo relatado mecanismos de autoincompatibilidade ao nível de estilete (Souza-Silva, 2000) e de autocompatibilidade com a chegada do tubo polínico até a região do ovário (Caetano, 2007). Ainda que tenha sido relatado sítios de incompatibilidade, Souza-Silva (2000) sugere que pode haver falhas, o que explica a pequena formação de frutos de autopolinização obtida em nosso estudo. Isso também pode explicar a autocompatibilidade relatada por Caetano (2007). Apesar da autocompatibilidade descrita, existem mecanismos de autoincompatibilidade de ação tardia (LSI) que agem nos ovários e óvulos, sem afetar crescimento de tubo polínico (Oliveira e Maruyama, 2014). Todavia, esses resultados contrastantes podem ser explicados por se tratar de características distintas entre diferentes populações.

O número de sementes indica maior sucesso reprodutivo para os tratamentos de polinização cruzada e natural comparativamente com a autopolinização, manual e espontânea. Semelhantemente à frutificação, o menor número de sementes para os frutos de autopolinização pode ser explicado por algum mecanismo como depressão por endogamia que resulta na redução da progênie (Eckert, Herlihy, 2004). Nenhuma semente foi formada por agamospermia, confirmando a ausência desse sistema na população. Em relação à área, não foi obtido diferença no tamanho das sementes formadas de polinização cruzada e autopolinização.

A ampla distribuição das plantas de *M. chamissois* nos ambientes do Cerrado pode ser atribuída à alta formação de frutos, que inicialmente, relacionamos a possibilidade de reprodução também por apomixia. A alta formação de frutos e sementes provavelmente está associada a uma eficiência de dispersão de pólen por vetores, como sugerido

anteriormente. Os frutos aparentemente apresentam boa palatabilidade e qualidade que atraem aves que as consomem, havendo assim uma eficiente dispersão das sementes, que são produzidas em grandes quantidades por esta espécie (Joele *et al.*, 2019). Plantas que produzem frutos pequenos são mais acessíveis à uma maior variedade de aves frugívoras, o que aumenta relativamente a dispersão de seus frutos (Gosper *et al.*, 2005). Ainda, as mudanças estruturais nas Veredas decorrentes da antropização podem estar favorecendo a espécie. Para além dos aspectos da reprodução, a caracterização genética pode ampliar a compreensão sobre o padrão reprodutivo e estrutural das populações da espécie na área analisada e em outras regiões de ocorrência. Estudos moleculares com estimativas de diversidade genética e de fluxo gênico poderão ajudar a esclarecer de forma mais satisfatória a ampla distribuição dessa planta no ambiente e seu sucesso nos processos de invasão lenhosa no Cerrado.

## 6. CONCLUSÃO

Conclui-se que *M. chamissois* não apresenta apomixia autônoma, e que o estabelecimento de novos indivíduos na população depende principalmente do sucesso da polinização e da dispersão de pólen realizada por vetores bióticos, cujo papel se mostrou eficiente na população estudada. A autogamia, mesmo que em taxas baixas, pode garantir algum sucesso reprodutivo da espécie em seu ambiente.

## 7. REFERÊNCIAS

- ALBERTINI, E. *et al.* Did apomixis evolve from sex or was it the other way around?. **Journal of experimental botany**, v. 70, n. 11, p. 2951-2964, 2019.
- ALBUQUERQUE, L. B. *et al.* Melastomataceae Juss. species with potential use in ecological restoration of gallery riparian vegetation of Cerrado/Savanna. **Polibotánica**, n. 35, p. 1-19, 2013.
- APOLINÁRIO, V. A. R.; SCHIAVINI, I. Levantamento Fitossociológico de espécies arbóreas de cerrado (*strictu sensu*) em Uberlândia-Minas Gerais. **B. Herb. Ezechias Paulo Heringer**, v. 10, p. 57-75, 2002.
- ARAÚJO, G. DE A. C.; SILVA, S. M. Floral Morphoanatomy and Pollen Viability in *Miconia polystachya* (naudin) r. Goldenb., (Miconieae, Melastomataceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 67, p. e24231147, 2024.
- ARAÚJO, G. M. *et al.* Composição florística de veredas no Município de Uberlândia, MG. **Brazilian Journal of Botany**, v. 25, n. 4, p. 475-493, 2002.
- ARISTA, M. *et al.* Uncertain pollination environment promotes the evolution of a stable mixed reproductive system in the self-incompatible *Hypochaeris salzmanniana* (Asteraceae). **Annals of Botany**, v. 120, n. 3, p. 447-456, 2017.
- ASKER, S.; JERLING, L. **Apomixis in plants**. Boca Raton, FL, USA: CRC Press, 1992.
- BACCI, L. F. *et al.* Melastomataceae na RPPN do Clube Caça e Pesca Itororó, Uberlândia, MG, Brasil. **Hoehnea**, v. 43, n. 4, p. 541-556, 2016.
- BARRETT, S. C. H. The evolution of plant sexual diversity: Evolution of sex. **Nature reviews genetics**, v. 3, n. 4, p. 274-284, 2002.
- BARRETT, S. C. H. The evolution of plant reproductive systems: how often are transitions irreversible?. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 280, n. 1765, p. 20130913, 2013.
- BARRETT, S. C. H. Influences of clonality on plant sexual reproduction. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 29, p. 8859-8866, 2015.
- BARRETT, S. C. H.; HARDER, L. D. The ecology of mating and its evolutionary consequences in seed plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 48, n. 1, p. 135-157, 2017.
- BAWA, K. S. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution**, v. 28, n. 1, p. 85-92, 1974.
- BICKNELL, R. A.; KOLTUNOW, A. M. Understanding apomixis: recent advances and remaining conundrums. **The Plant Cell**, v. 16, n. suppl\_1, p. S228-S245, 2004.

BOND, W. J.; PARR, C. L. Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. **Biological conservation**, v. 143, n. 10, p. 2395-2404, 2010.

BORGHETTI, F. *et al.* South American Savannas. In: SCOGINGS, P. F.; SANKARAN, M. (Eds.). **Savanna Woody Plants and Large Herbivores**. Nashville, TN, USA: John Wiley & Sons, 2019.

BRANNSTROM, C. *et al.* Land change in the Brazilian Savanna (Cerrado), 1986–2002: Comparative analysis and implications for land-use policy. **Land Use Policy**, v. 25, n. 4, p. 579-595, 2008.

BROOKS, M. E. *et al.* glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. **The R journal**, v. 9, n. 2, p. 378-400, 2017.

CAETANO, A. P. S. **Aspectos embriológicos e reprodutivos em Miconia albicans 9Sw.) Triana e Miconia chamissois Naud. (Melastomataceae)**. Trabalho de Conclusão de Curso (Bacharelado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, 2007.

CAETANO, A.; OLIVEIRA, P. Apomixis in Melastomataceae. In: GOLDENBERG, R.; MICHELANGELI, F. A.; ALMEDA, F. (Eds.). **Systematics, Evolution, and Ecology of Melastomataceae**. Cham, Switzerland: Springer International Publishing, 2022. p. 563-583.

CAETANO, A. P. DE S.; CORTEZ, P. A. Reprodução assexuada. In: RECH, A.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.; MACHADO, I. (Eds.). **Biologia da Polinização**. Rio de Janeiro, RJ: Projecto Cultural, 2014. p. 93-111.

CAETANO, A. P. S. *et al.* Pollen insights into apomictic and sexual Miconia (Miconieae, Melastomataceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 174, n. 5, p. 760-768, 2013.

CARDOSO, J. C. F. *et al.* Towards a unified terminology for angiosperm reproductive systems. **Acta Botanica Brasilica**, v. 32, p. 329-348, 2018.

CHARLESWORTH, D.; WILLIS, J. H. The genetics of inbreeding depression. **Nature reviews genetics**, v. 10, n. 11, p. 783-796, 2009.

CORNARO, L. *et al.* Asexual reproduction through seeds: the complex case of diplosporous apomixis. **Journal of Experimental Botany**, v. 74, n. 8, p. 2462-2478, 2023.

CRAWLEY, M. J. **The R Book**. John Wiley & Sons, 2013.

DA SILVA, C. I. *et al.* High prevalence of Miconia chamissois (Melastomataceae) pollen in brood cell provisions of the orchid bee Euglossa townsendi in São Paulo State, Brazil. **Apidologie**, v. 47, p. 855-866, 2016.

DE JONG, T. J.; WASER, N. M.; KLINKHAMER, P. G. L. Geitonogamy: the neglected side of selfing. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 8, n. 9, p. 321-325, 1993.

DELMAS, C. E. L. *et al.* High lifetime inbreeding depression counteracts the reproductive assurance benefit of selfing in a mass-flowering shrub. **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, p. 1-12, 2014.

DEWALT, S. J. **The invasive tropical shrub *Clidemia hirta* (Melastomataceae) in its native and introduced ranges: tests of hypotheses of invasion.** Dissertation (PhD in Philosophy) - Departament of Biological Sciences, Louisiana State University and Agricultural & Mechanical College, 2003.

DIAS, A. C. C. *et al.* Unexpectedly high genetic diversity and divergence among populations of the apomictic Neotropical tree *Miconia albicans*. **Plant Biology**, v. 20, n. 2, p. 244-251, 2018.

ECKERT, C. G.; HERLIHY, C. R. Using a cost-benefit approach to understand the evolution of self-fertilization in plants: the perplexing case of *Aquilegia canadensis* (Ranunculaceae). **Plant Species Biology**, v. 19, n. 3, p. 159-173, 2004.

ECKERT, C. G. *et al.* Plant mating systems in a changing world. **Trends in ecology & evolution**, v. 25, n. 1, p. 35-43, 2010.

FOX, J; WEISBERG, S; PRICE, B. car: Companion to Applied (R package version 3.0-2). 2018. <https://cran.r-project.org/web/packages/car/index.html>.

GOLDENBERG, R. Apomixia como alternativa à reprodução sexuada em Melastomataceae. In: CAVALCANTI, T. B; WALTER, B. M. T. (Eds.). **Tópicos Atuais em Botânica**. Brasília, DF: EMBRAPA Recursos Genéticos, 2000. p. 225-230.

GOLDENBERG, R. O gênero *Miconia* (Melastomataceae) no estado do Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 927-947, 2004.

GOLDENBERG, R.; VARASSIN, I. G. Sistemas reprodutivos de espécies de Melastomataceae da Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 24, p. 283-288, 2001.

GOLDENBERG, R.; SHEPHERD, G. J. Studies on the reproductive biology of Melastomataceae in “cerrado” vegetation. **Plant Systematics and Evolution**, v. 211, p. 13-29, 1998.

GOLDENBERG, R. *et al.* Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. **International Journal of Plant Sciences**, v. 169, n. 7, p. 963-979, 2008.

GONÇALVES, R. V. S. *et al.* Changes in the Cerrado vegetation structure: insights from more than three decades of ecological succession. **Web Ecology**, v. 21, n. 1, p. 55-64, 2021.

- GOSPER, C. R.; STANSBURY, C. D.; VIVIAN-SMITH, G. Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. **Diversity and distributions**, v. 11, n. 6, p. 549-558, 2005.
- GOODWILLIE, C.; KALISZ, S.; ECKERT, C. G. The evolutionary enigma of mixed mating systems in plants: occurrence, theoretical explanations, and empirical evidence. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, v. 36, n. 1, p. 47-79, 2005.
- GOODWILLIE, C.; WEBER, J. J. The best of both worlds? A review of delayed selfing in flowering plants. **American Journal of Botany**, v. 105, n. 4, p. 641-655, 2018.
- HAND, M. L.; KOLTUNOW, A. M. G. The genetic control of apomixis: asexual seed formation. **Genetics**, v. 197, n. 2, p. 441-450, 2014.
- HARDER, L. D.; AIZEN, M. A.; RICHARDS, S. A. The population ecology of male gametophytes: the link between pollination and seed production. **Ecology Letters**, v. 19, n. 5, p. 497-509, 2016.
- HARMON-THREATT, A. N. *et al.* Breeding system and pollination ecology of introduced plants compared to their native relatives. **American Journal of Botany**, v. 96, n. 8, p. 1544-1550, 2009.
- HARTIG, F.; LOHSE, L. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level/Mixed) Regression Models (Version 0.4.5). 2022.
- HOLSINGER, K. E. Reproductive systems and evolution in vascular plants. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 97, n. 13, p. 7037-7042, 2000.
- HOJSGAARD, D. *et al.* Taxonomy and biogeography of apomixis in angiosperms and associated biodiversity characteristics. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 33, n. 5, p. 414-427, 2014.
- HOJSGAARD, D.; HÖRANDL, E. The rise of apomixis in natural plant populations. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, p. 358, 2019.
- HÖRANDL, E. Apomixis and the paradox of sex in plants. **Annals of Botany**, v. 134, n. 1, p. 1-18, 2024.
- JOELE, F. R. *et al.* A new species of Allorhogas (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) inducing ovule galls on *Miconia chamissois* Naudin, a potentially invasive shrub in the Brazilian cerrado. **Journal of Natural History**, v. 53, n. 33-34, p. 2073-2085, 2019.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York, NY: McGraw-Hill Book Company, 1940.
- KALISZ, S.; VOGLER, D. W.; HANLEY, K. M. Context-dependent autonomous self-fertilization yields reproductive assurance and mixed mating. **Nature**, v. 430, n. 7002, p. 884-887, 2004.

KARRON, J. D. *et al.* New perspectives on the evolution of plant mating systems. **Annals of Botany**, v. 109, n. 3, p. 493-503, 2012.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. **Techniques for pollination biologists**. Niwot: University Press of Colorado, 1993.

KOLTUNOW, A. M. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. **The plant cell**, v. 5, n. 10, p. 1425, 1993.

KOLTUNOW, A. M.; GROSSNIKLAUS, U. Apomixis: a developmental perspective. **Annual review of plant biology**, v. 54, n. 1, p. 547-574, 2003.

LE ROUX, J. J.; WIECZOREK, A. M.; MEYER, J. Genetic diversity and structure of the invasive tree *Miconia calvenscens* in Pacific islands. **Diversity and Distributions**, v. 14, n. 6, p. 935-948, 2008.

LEVIN, D. A. Mating system shifts on the trailing edge. **Annals of Botany**, v. 109, n. 3, p. 613-620, 2012.

LÜDECKE, D. ggeffects: Tidy data frames of marginal effects from regression models. **Journal of open source software**, v. 3, n. 26, p. 772, 2018.

MAIA, F. R.; VARASSIN, I. G.; GOLDENBERG, R. Apomixis does not affect visitation to flowers of Melastomataceae, but pollen sterility does. **Plant Biology**, v. 18, n. 1, p. 132-138, 2016.

MARTIN, F. W. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. **Stain technology**, v. 34, n. 3, p. 125-128, 1959.

MARINHO, R. C. *et al.* Phylogeography of *Eriotheca* species complex: insights into the origin and range expansion of apomictic and polyploid trees in Neotropical Savannas. **Plant Biology**, v. 25, n. 3, p. 457-467, 2023.

MARUYAMA, P. K.; ALVES-SILVA, E.; MELO, C. Oferta qualitativa e quantitativa de frutos em espécies ornitócoricas do gênero *Miconia* (Melastomataceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, n. S1, p. 672-674, 2007.

MARUYAMA, P. K. *et al.* Avian frugivory in *Miconia* (Melastomataceae): contrasting fruiting times promote habitat complementarity between savanna and palm swamp. **Journal of Tropical Ecology**, v. 29, n. 2, p. 99-109, 2013.

MEIRELLES, M. L. *et al.* Impactos sobre o estrato herbáceo de áreas úmidas do Cerrado. In: AGUIAR, L. M. de S.; CAMARGO, A. J. A. de. **Cerrado: ecologia e caracterização**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados; Brasília: Embrapa Informação Tecnológica, 2004. p. 41-68.

MENDES, M. G. *et al.* Sexual, apomictic and mixed populations in *Handroanthus ochraceus* (Bignoniaceae) polyploid complex. **Plant Systematics and Evolution**, v. 304, p. 817-829, 2018.



MENDES-RODRIGUES, C. *et al.* Reproductive diversity, polyploidy, and geographical parthenogenesis in two *Eriotheca* (Malvaceae) species from Brazilian Cerrado. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 1-12, 2019.

MEYER, J. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvenscens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the Island of Tahiti (South Pacific Ocean). **Biotropica**, v. 30, n. 4, p. 609-624, 1998.

MYERS, N. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853-858, 2000.

NOORMETS, M.; OLSON, A. Randall. Bud-autogamy in the velvet-leaf blueberry, *Vaccinium myrtilloides* Michx. **Canadian journal of plant science**, v. 86, n. 1, p. 245-250, 2006.

NUNES, Y. R. F. *et al.* Vegetation structure and edaphic factors in veredas reflect different conservation status in these threatened areas. **Forest Ecosystems**, v. 9, p. 100036, 2022.

OLIVEIRA, P.; MARUYAMA, P. Sistemas Reprodutivos. In: RECH, A.; AGOSTINI, K.; OLIVEIRA, P.; MACHADO, I. (Eds.). **Biologia da Polinização**. Rio de Janeiro, RJ: Projecto Cultural, 2014. p. 71-92.

PASSOS, L. S. *et al.* Pollen tube shower. *Bertolonia* (Melastomataceae): a new delayed selfing mechanism in flowers with poricidal anthers. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 51, p. 1-16, 2021.

PASSOS, L. S. *et al.* What is the role of stamen appendages in the buzz-pollinated *Huberia insignis* (Melastomataceae)? **Flora**, v. 293, p. 152113, 2022.

PENG, De-Li *et al.* Plant sexual systems correlated with morphological traits: Reflecting reproductive strategies of alpine plants. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 52, n. 3, p. 368-377, 2014.

RAMSEY, J.; SCHEMSKE, D. W. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. **Annual review of ecology and systematics**, v. 29, n. 1, p. 467-501, 1998.

RENNER, S. S. A survey of reproductive biology in Neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 496-518, 1989.

REZENDE, A. R.; ROMERO, R.; GOLDENBERG, R. Sinopse de *Miconia* Seção *Miconia* DC. (Melastomataceae) no estado de Minas Gerais, Brasil. **Biosci. J.**, v. 30, n. 1, p. 273-287, 2013.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. **Cerrado: ecologia e flora**, v. 1, p. 151-212, 2008.

RICHARDS, S. A.; WILLIAMS, N. M.; HARDER, L. D. Variation in pollination: causes and consequences for plant reproduction. **The American Naturalist**, v. 174, n. 3, p. 382-398, 2009.

- RUSSEL, L. V. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means (R package version 1.11.0). 2021.
- SALATINO, A.; SALATINO, M. L. F. Agriculture in the cerrado: a sleeping giant rose up. **MOJ Food Processing & Technology**, v. 11, p. 111-114. 2023.
- SANTOS, A. P. M.; ROMERO, R.; OLIVEIRA, P. E. A. M. Biologia reprodutiva de *Miconia angelana* (Melastomataceae), endêmica da Serra da Canastra, Minas Gerais. **Brazilian Journal of Botany**, v. 33, n. 2, p. 333-341, 2010.
- SANTOS, A. P. M. *et al.* Reproductive biology and species geographical distribution in the Melastomataceae: a survey based on New World taxa. **Annals of Botany**, v. 110, n. 3, p. 667-679, 2012.
- SANTOS, E. V. *et al.* Morfopedologia, composição florística e fitossociologia em uma vereda no sudoeste de goiás. **Geoambiente on-line**, n. 31, 2018.
- SANTOS, A. B. DA S. **Florística e Fenologia Reprodutiva da Flora Vascular e Plasticidade Fenotípica de Miconia Chamissois Naudin em Mata de Galeria com Transição para Campo Sujo Úmido**. Dissertação (Mestrado em Meio Ambiente e Sociedade). Universidade Estadual de Goiás, Morrinhos, 2019.
- SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K.W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature methods**, v. 9, n. 7, p. 671-675, 2012.
- SHARMA, R.; BHAT, V. Role of apomixis in perpetuation of flowering plants: Ecological perspective. In: TANDON, R.; SHIVANNA, K. R.; KOUL, M. (Eds). **Reproductive ecology of flowering plants: patterns and processes**. Cham, Singapore: Springer Nature Singapore, 2020. p. 275-297.
- SILVA, J. M. C.; BATES, J. M. Biogeographic patterns and conservation in the South American Cerrado: a tropical savanna hotspot: the Cerrado, which includes both forest and savanna habitats, is the second largest South American biome, and among the most threatened on the continent. **BioScience**, v. 52, n. 3, p. 225-234, 2002.
- SIMPSON, M. G. **Plant systematics**. 3 ed. San Diego, CA, USA: Academic Press, 2019.
- SOARES, D. M. *et al.* Plant communities in veredas: distribution of native tree/shrubby regeneration and of the invasive species *Pinus caribaea* Morelet. **Feddes Repertorium**, v. 133, n. 3, p. 220-233, 2022.
- SOUSA, R. F. *et al.* Soil organic matter fractions in preserved and disturbed wetlands of the Cerrado biome. **Revista Brasileira de Ciência do Solo**, v. 39, n. 1, p. 222-231, 2015.
- SOUZA-SILVA, S. C. S. **Biologia reprodutiva e polinização em Melastomataceae no Parque do Sabiá, Uberlândia, MG**. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, 2000.

STEVENS, N. *et al.* Savanna woody encroachment is widespread across three continents. **Global change biology**, v. 23, n. 1, p. 235-244, 2017.

STRASSBURG, B. B. N. *et al.* Moment of truth for the Cerrado hotspot. **Nature Ecology & Evolution**, v. 1, p. 1-3. 2017.

THOMPSON, S. L. *et al.* Cryptic sex within male-sterile polyploid populations of the Easter daisy, *Townsendia hookeri*. **International Journal of Plant Sciences**, v. 169, n. 1, p. 183-193, 2008.

TREVIZAN, R. *et al.* Is distyly in subtropical *Psychotria brachyceras* (Rubiaceae) similar to the general trends observed for the genus?. **Acta Botanica Brasilica**, v. 35, n. 4, p. 627-637, 2021.

TREVIZAN, R. *et al.* Stamen and pollen heteromorphism linked to the division of labour in Melastomataceae species. **Flora**, v. 305, 152315. 2023.

TREVIZAN, R. *et al.* Da flor à semente: o processo para o desenvolvimento e produção de sementes. In: BORGUETTI, F. (Org.). **Germinação: princípios, processos e aplicações**. Brasília, DF: Rede de Sementes do Cerrado, 2024. p. 17-42.

TRINDADE, V. L. *et al.* The effect of woody encroachment on taxonomic and functional diversity and soil properties in Cerrado wetlands. **Flora**, v. 316, p. 152524, 2024.

VALDERRAMA, N. M. *et al.* First report on generalized pollination systems in Melastomataceae for the Andean paramos. **Plant Species Biology**, v. 37, n. 2, p. 160-172, 2022.

VIANA, M. L. *et al.* The best of both worlds: Apomixis and sexuality co-occur in species of *Microlicia*, Melastomataceae. **Plant Species Biology**, v. 36, n. 3, p. 476-488, 2021.

VIEIRA, L. T. A. *et al.* Reviewing the Cerrado's limits, flora distribution patterns, and conservation status for policy decisions. **Land Use Policy**, v. 115, p. 106038, 2022.

WHITTON, J. *et al.* The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, v. 169, n. 1, p. 169-182, 2008.