



**INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA**

**AVANÇOS FLORÍSTICOS E FILOGÊNICOS DE CALYMPERACEAE KINDB.  
(BRYOPHYTA) PARA AMAZÔNIA**

**MARTA REGINA SILVA PEREIRA**

**Manaus, Amazonas**

**Fevereiro, 2019**

**MARTA REGINA SILVA PEREIRA**

**AVANÇOS FLORÍSTICOS E FILOGÊNICOS DE CALYMPERACEAE KINDB.  
(BRYOPHYTA) PARA AMAZÔNIA**

Orientador: Dr. Charles Eugene Zartman

Coorientador: Dr. Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica do INPA como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências Biológicas, área de concentração em Botânica.

**Manaus, Amazonas  
Fevereiro, 2019**



ATA DEFESA PÚBLICA DE TESE DE DOUTORADO DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DO INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA.

Aos quatro dias do mês de março de 2019 às 14:00 horas, na sala de aula do curso de Botânica do INPA-Campus I, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Dra. Dirce Leimi Komura, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dr. Eduardo Magalhães Borges Prata, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Dra. Fernanda Nunes Cabral, da Universidade Federal do Amazonas (UFAM), Dr. Michael John Gilbert Hopkins, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), e Dra. Tiara Sousa Cabral, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), tendo como suplentes: Dr. Denilson Fernandes Peralta, do Instituto de Botânica (ITB) e Dra. Ruby Vargas Isla, do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da **TESE DE DOUTORADO**, intitulada: **“AVANÇOS FLORÍSTICOS E FILOGÊNICOS DE CALYMPERACEAE KINDB. ((BRYOPHYTA) PARA AMAZÔNIA”** discente: **Marta Regina Silva Pereira**, sob orientação: Dr. Charles Eugene Zartman e Coorientação: Dr. Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara. Após a exposição, dentro do tempo regulamentar, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final:

EXAMINADORES	PARECER	ASSINATURA
DIRCE LEIMI KOMURA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
EDUARDO MAGALHÃES BORGES PRATA	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
FERNANDA NUNES CABRAL	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
MICHAEL JOHN GILBERT HOPKINS	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
TIARA SOUSA CABRAL	<input checked="" type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
DENILSON FERNADES PERALTA	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO
RUBY VARGAS ISLA	<input type="checkbox"/> APROVADO	<input type="checkbox"/> REPROVADO

Manaus (AM), 04 de Março de 2019.

OBS:

---



---



---



---

Nada mais havendo, foi lavrado a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

*Michael John Gilbert Hopkins*  
 Dr. Michael John Gilbert Hopkins  
 Coordenador do Programa de  
 Pós-Graduação em Botânica  
 PO. 116/2017 - DIBOT/INPA

P436a Pereira, Marta Regina Silva  
Avanços florísticos e filogenéticos de calymperaceae  
kindb. (bryophyta) para Amazônia / Marta Regina  
Silva Pereira; orientador Charles Eugene Zartman;  
coorientador Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara. --  
Manaus:[s.l], 2019.  
175 f.

Tese (Doutorado - Programa de Pós Graduação em  
Botânica) -- Coordenação do Programa de Pós-Graduação,  
INPA, 2019.

1. Avanços florísticos e filogenéticos de  
Calymperaceae. 2. Bryophytas - Amazônia. I. Zartman,  
Charles Eugene , orient. II. Câmara, Paulo Eduardo  
Aguiar Saraiva , coorient. III. Título.

CDD: 580

‘Se você é capaz de tremer de indignação a cada  
vez que se comete uma injustiça no mundo,  
então somos companheiros.  
Sonhas e serás livre de espírito...  
Luta e serás livre na vida.  
É preciso ser duro, mas sem  
Perder a ternura, jamais...’

Ernesto Che Guevara

## AGRADECIMENTOS

---

Agradeço à toda minha família pelo constante apoio, agradeço a meus médicos pela dedicação e por me manterem viva durante todo o processo, Adriel pelo companheirismo, amor e paciência.

Aos meus orientadores, mas especialmente ao Dr. Charles Zartman que nunca me disse não, mesmo sabendo que eu tinha uma doença grave e que poderia morrer em campo, todas às vezes que falei quero subir uma montanha ou ir passar 15 dias no Jaú ele disse “vamos querida”, Dr. Paulo Câmara e Dr. Alain Vanderpoorten, obrigada de coração pelas oportunidades, paciência e aprendizado que levarei para minha vida toda.

Às minhas queridas amigas Katinha, Caca e Dirce que sempre estiveram ao meu lado em todos os momentos.

À Ana Andrade, Sofy, Jefferson, Dr. Mike Hopkins, Dra. Maria Lúcia Absi, Gaucho doido Leleu, Flávio, Deisy, Deus Grego (Eduardo), Fernanda, Bruninho, Gigi, Mário Terra, Dr. Alberto Vicentini, Patezinha, Nory, Jéssica, Talles (namorado doido da Dirce), que de uma forma ou de outra, participaram deste trabalho, dando palpites, auxiliando no campo ou simplesmente me ouvindo, muito obrigada.

À Neide e Léia, secretárias do **Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPBOT)** pela paciência e auxílio em todos os momentos.

Ao **Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA)** em especial a o **Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPBOT)**, pela oportunidade de cursar o doutorado.

Ao **Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico (CNPq)** e à **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)**, pelas bolsas concedidas que possibilitaram a realização deste trabalho.

Ao **Institut de Botanique, Université de Liège (ULg)**, pela oportunidade

Enfim e não menos importante, agradeço a o universo, etodas as formas de energia (independente de crenças), pela oportunidade de ficar viva para concluir este trabalho.

## RESUMO

---

As briófitas constituem o segundo maior grupo de plantas terrestres depois das angiospermas. Delas fazem parte de três grupos de plantas criptogâmicas (Marchantiophyta, Anthocerotophyta e Bryophyta). Calymperaceae (Dicranales) pertence à Divisão Bryophyta (os musgos) é restrita a regiões tropicais e subtropicais, compreende sete gêneros sendo três deles neotropicais (*Calymperes*, *Syrrhopodon* e *Leucophanes*), caracteriza-se por ter como representantes plantas pequenas a robustas, formando tapetes ou tufos, são um importante componente da flora epifítica em florestas de terra baixa podendo ser encontradas em outros substratos com facilidade. A família é taxonomicamente bem conhecida em algumas regiões, ainda que uma série de supostas linhagens necessitem de classificação filogenética, estudos anteriores combinando dados morfológicos e moleculares revelam que o gênero com maior número de espécies (*Syrrhopodon*) é polifilético. O presente trabalho apresenta resultados mais aprofundados de Calymperaceae com maior amostragem de espécies neotropicais e teve como objetivos: (1) elaborar uma chave dicotômica para os gêneros neotropicais; (2) fazer uma sinopse das espécies da Amazônia brasileira; (4) avaliar a posição monofilética e filogenética do gênero *Calymperes* com a inclusão de espécies neotropicais; (5) testar a tradicional classificação subgenérica de *Syrrhopodon*; e (6) estimar o tempo de divergência da família e inferir sobre a origem biogeográfica desse táxon. Os resultados deste trabalho estão representados em três capítulos. No primeiro capítulo é apresentada uma chave dicotômica para as todas as espécies neotropicais e uma sinopse taxonômica da família para a Amazônia brasileira, ilustrada com uma breve descrição das espécies seguida por atualização da distribuição geográfica das espécies. No segundo capítulo é apresentada filogenia molecular de Calymperaceae, que agora inclui 61 do total de 150 táxons com inclusão de táxons neotropicais. O terceiro capítulo apresenta um estudo usando genotipagem por sequenciamento utilizando três primers longos para contornar a falta de variação molecular em *loci* previamente usados para filogenia e morfologia, determinamos o nível de divergência genética e morfológica e isolamento reprodutivo entre duas espécies de *Syrrhopodon* (Calymperaceae, Bryopsida) que ocorrem em simpatria, mas em diferentes habitats.



## ABSTRACT

---

The Bryophytes represent the second largest group of terrestrial plants after the Angiosperms. They are composed of a monophyletic group Division Bryophyta composed of three classes (Marchantiopsida, Anthocerotopsida and Bryopsida). Calymperaceae (Dicranales) belongs to the Bryopsida (mosses) and its members are restricted to habitats occurring in tropical and subtropical regions made up of seven genera of which three are neotropical (*Calymperes*, *Syrrhopodon* e *Leucophanes*). The Calymperaceae is characterized by plants which are small to robust, form carpets to tussocks, and they are an important component of the epiphytic flora in low land forests. The family is taxonomically well known in some regions, however phylogenetic placement of the several genera remains unresolved as previous studies combining morphological and molecular data concluded that the largest genus *Syrrhopodon* is indeed polyphyletic. This thesis expands the present knowledge of infra-familial phylogenetic relations, phylogeographic patterns and floristics neotropical *Calymperaceae*. Specifically, the objects of this thesis is to (1) elaborate a dichotomic key for the neotropical genera (2) present a synopsis of the Brazilian Amazonian taxa in the family; (3) reevaluate the phylogenetic position of the genus *Calymperes* with the inclusion of neotropics species; (4) test the traditional *Syrrhopodon*, subgenus classification; and (5) estimate the family divergence time and infer its biogeographic origin. The results of this work are represented in three chapters. The first one shows a dichotomic key for all the neotropics species and a taxonomic synopsis of the family from the Brazilian Amazon, illustrated with a briefly species description followed by the geographic distribution updating of the species. The second chapter shows the Calymperaceae molecular phylogeny which, nowadays includes 61 from the total number of the taxa, with the neotropics taxa inclusion. The third chapter using genotyping by sequencing to circumvent the lack of molecular variation at selected loci previously used for phylogeny and morphology, we determine the level of genetic and morphological divergence and reproductive isolation between two sibling *Syrrhopodon* species (Calymperaceae, Bryopsida) that occur in sympatry but in different habitats.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE TABELAS.....</b>	<b>VI</b>
<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>VI</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>1</b>
<b>CAPÍTULO 1.....</b>	<b>8</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>10</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>11</b>
<b>INTRODUÇÃO. ....</b>	<b>12</b>
<b>CHAVE DICOTÔMICA PARA OS GÊNEROS NEOTROPICAIS DE</b>	
<b>CALYMPERACEAE .....</b>	<b>18</b>
<b>LITERATURA CITADA .....</b>	<b>80</b>
<b>CAPÍTULO 2.....</b>	<b>92</b>
<b>ADVANCES IN CALYMPERACEAE (DICRANIDAE, BRYOPHYTA):</b>	
<b>PHYLOGENY, DIVERSIFICATION AND PANTROPICAL PROMISCUITY..</b>	<b>93</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>94</b>
<b>INTRODUCTION .....</b>	<b>95</b>
<b>METHODS.....</b>	<b>98</b>
<b>TAXON SAMPLING .....</b>	<b>98</b>
<b>DNA EXTRACTION, AMPLIFICATION, AND SEQUENCING .....</b>	<b>99</b>
<b>PHYLOGENETIC ANALYSIS .....</b>	<b>99</b>
<b>DIVERGENCE TIMES AND ANCESTRAL AREA RECONSTRUCTION</b>	
<b>.....</b>	<b>100</b>
<b>ANCESTRAL AREA RECONSTRUCTION .....</b>	<b>102</b>

<b>RESULTS</b> .....	<b>102</b>
<b>DISCUSSION</b> .....	<b>104</b>
<b>TESTING TRADITIONAL CONCEPTS: INFRA-FAMILIAL PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS</b> .....	104
<b>DIVERGENCE IN THE SHADOW OF ANGIOSPERMS AND OCEANS AS BARRIERS TO MIGRATION</b> .....	106
<b>LITERATURE CITED</b> .....	<b>109</b>
<b>CAPITULO 3</b> .....	<b>128</b>
<b>MAINTENANCE OF GENETIC AND MORPHOLOGICAL IDENTITY IN TWO SIBLING SYRRHOPODON SPECIES (CALYMPERACEAE, BRYOPSIDA) DESPITE EXTENSIVE INTROGRESSION</b> .....	<b>128</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>129</b>
<b>INTRODUCTION</b> .....	<b>130</b>
<b>MATERIAL AND METHODS</b> .....	<b>133</b>
<b>TAXONOMIC SAMPLING AND MOLECULAR PROTOCOLS</b> .....	133
<b>STATISTICAL ANALYSES</b> .....	134
<b>MORPHOLOGICAL ANALYSES</b> .....	135
<b>RESULTS</b> .....	<b>136</b>
<b>DISCUSSION</b> .....	<b>137</b>
<b>REFERENCES</b> .....	<b>142</b>
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	<b>161</b>
<b>APÊNDICE</b> .....	<b>168</b>
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR ARTIGO I</b> .....	<b>169</b>

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1- Sinopse de Calymperaceae (Musgo) para Amazônia Brasileira

**Tabela 1.** Distribuição da família Calymperaceae para os neotrópicos, Brasil e Amazônia.....5

### CAPÍTULO 2- Advances in Calymperaceae (Dicranidae, Bryophyta) infra-familial phylogenetic relationships, geographical origin and divergence times.

**Tabela 1.** Character diagnosis for *Syrrhopodon* subgenera *sensu* Reese (1987, 1993).....118

**Tabela 2.** Summary of the historical classification of *Syrrhopodon* complex.....119

**Tabela 3.** Summary of characters included in the complete aligned nucleotides and by separate markers.....119

**Tabela 4.** Mean age divergences estimate in million years ago (Mya) and 95% highest probability density intervals (HPD) of major clades in the family Calymperaceae.....120

### CAPÍTULO 3 Maintenance of genetic and morphological identity in two sibling *Syrrhopodon* species (Calymperaceae, Bryopsida) despite extensive introgression

**Tabela 1.** Morphological characters scored to describe the differentiation between *S. annotinus* and *S. simmondsii* and among conspecific specimens.....153

**Tabela 2.** Taxon sampling and voucher information. All vouchers are hosted at the herbaria of the University of Liege (LG) and of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Specimens with a \* were initially included but removed from the analyses following the filtering of the GBS data.....155

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1- Sinopse de Calymperaceae (Briófita) para Amazônia brasileira.

**Figura 1.** *Calymperes afzelii* Swartz, Jahrb. Gewachsk. 1: 3. 1818. Tipo. África. *Afzelius s.n.* (BM, herb. Hampe).....31

- Figura 2.** *Calymperes bartramii* Reese, Bryologist 64: 136. 1961. Tipo. Colômbia. Vaupés: Cachivera Palito, Rio Kananari, Schultes & Cabrera 13199 (holótipo, CANM; isotópo, FH- BARTRAM). Parátipo. Venezuela. Bolivar, próximo ao Rio Tirica, Steyermark 75543 (FH- BARTRAM, NY).....33
- Figura 3.** *Calymperes erosum* C. Müll., Linnaea. **21**: 182. 1848. Tipo. Suriname. Kegel *s.n.* (holótipo, GOET; isotópo, PC).....34
- Figura 4.** *Calymperes guildingii* Hooker & Greville, Edinburgh J. Sci. **3**: 233. 1825. tipo. Antilhas. St. Vincent: MT. St. Andrews, Guilding *s.n.* (holótipo, BK-K; isotópo, NY).....36
- Figura 5.** *Calymperes levyanum* Beschereille, Ann, Sci. Nat. Bot. 8, **1**: 290. 1896. Tipo. Nicaragua. Levy *s.n.* (holótipo, BM? s.v.; isotópo NY, PC).....37
- Figura 6.** *Calymperes lonchophyllum* Schwaegrichen, Spec. Musc. Frond. Suppl. **1**: 333. 1816. Tipo. Guiana, Richard *s. n.* (holótipo, PC; isotópo, G).....38
- Figura 7.** *Calymperes mitrafugax* Florschütz, Mosses of Suriname. **1**: 129. 1894. Tipo. Suriname. Lanjouw & Lindeman 521 (holótipo, U; isotópo, LF).....40
- Figura 8.** *Calymperes nicaraguense* Renauld & Cardot, Bull. Soc. Roy. Belgique. **33** (2): 117. 1894. Tipo. Nicaragua. Richmond *s.n.* (holótipo, PC; isotópo, NY).....41
- Figura 9.** *Calymperes othmeri* Herzog, Arch. Soc. Bot. São Paulo **1**(2): 60. 1925. Tipo. Venezuela. Othmer 443 (Holótipo, JE, n.v.; isotópo, M).....43
- Figura 10.** *Calymperes pallidum* Mitten, Philos. Trans. Royal Soc. London **168**: 388. 1879. Tipo. Rodriguez. Balfour *s.n.* (lectótipo, BM) .....44
- Figura 11.** *Calymperes palisotii* Schwaegrichen, Spec. Musc. Frond. Suppl. **1**(2): 334. 1816. Tipo. Palisot *s.n.* (Lectótipo selecionado por Edwards 1980, S).....45

- Figura 12.** *Calymperes platyloma* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. **12**: 128. 1869. Tipo. Guiana. *Appum 819* (holótipo, NY; isótipo, BM).....47
- Figura 13.** *Calymperes rubiginosum* (Mitten) Reese, Bryologist 78: 92. 1975.....48
- Figura 14.** *Calymperes smithii* Bartram, Bull. Torrey Bot. Club **66**: 223. 1939. Tipo. Brasil- Guiana. *Smith 2985* (holótipo, NY; Isótipos, BM, FH,U).....49
- Figura 15.** *Leucophanes molleri* C. Müller, Flora **69**: 285. 1986. Tipo. Africa. Moller *s.n.* (Lectótipo, H-BR; isótipo, PC-Card., S).....50
- Figura 16.** *Syrrhopodon annotinus* Reese & Griffin, Bryologist 79:518. 1976[1977]. Tipo. Brazil. Amazonas: Rio Lages, km 130 along Manaus- Caracarai road, Griffin, I II *et al.* 723 (holótipo, INPA; isótipos, FLAS, LAF, NY).....51
- Figura 17.** *Syrrhopodon circinatus* (Bridel) Mitten, J. Linn. Soc., **12**: 122. 1869.....53
- Figura 18.** *Syrrhopodon cymbifolius* C.Müller, Hedwigia **39**: 262 1900. Tipo. Brasil. Goiás, Corumba, *Ule 1571* (Lectótipo designado, NY).....54
- Figura 19.** *Syrrhopodon cryptocarpus* Dozy & Molk. Prodr. Fl. Bryol. Suriname. 14. 1854. Tipo. Surinane, Van Beek Vollenhoven (L, NY, U).....55
- Figura 20.** *Syrrhopodon fimbriatus* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. **12**: 122. 1869. Tipo. Brasil. Panuré, flumi Vaupés, *Spruce 9* (NY).....57
- Figura 21.** *Syrrhopodon flexifolius* Mitten, J. Linn. Soc. Bot. **12**: 118.1869. Tipo. Brasil: São Gabriel, *Spruce s.n.* (lectótipo, NY). Panuré, *Spruce 11* (sintipo, NY) .....58
- Figura 22.** *Syrrhopodon gaudichaudii* Montagne, Ann. Sci. Nat. Bot. 2, 2: 36. 1834. Tipo. Brasil. *Gaudichaud s.n.* (isótipo BM, G, L, NY).....59

- Figura 23.** *Syrrhopodon graminicola* Williams, Bull. Torrey Bot. Club 47: 379. 1920. Tipo. Jamaica. Woodstock, near Beaufort, *E. G. Britton* 579 (NY).....60
- Figura 24.** *Syrrhopodon helicophyllus* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. **12**: 119. 1869. Tipo Brasil Rio Negro, *Spruce* 8 (lectotipo, designado por Reese 1993; NY; isolectótipos BM, BR). Panuré, *Spruce s.n.* (sintipo, NY).....61
- Figura 25.** *Syrrhopodon hornschurchii* Martius, Fl. brasiliensis 1(2): 6. 1840. Tipo. Brasil. Martius *s.n.* (holótipo M; isótipos, BM, H-BR).....63
- Figura 26.** *Syrrhopodon incompletus* Schwaegrichen var. *incompletus*. spec. muse. frond. Suppl. 2(1): 119. 1824. Tipo. Cuba. Poeppig *s.n.* (holótipo, G, *n.v.*; isótipos, B M, JE, PC).....64
- Figura 27.** *Syrrhopodon incompletus* var. *luridus* (Paris & Brotherus) Florschiitz, Mosses of Suriname 1: 163. 1964.....64
- Figura 28.** *Syrrhopodon leprieurii* Montagne, Ann. Sci. Nat. Bot. 2, **2**: 379. 1834. Tipo Guiana Francesa. *Leprieur s.n.* (holótipo, PC; isótipo, BM, L, NY) .....66
- Figura 29.** *Syrrhopodon ligulatus* Montagne, Syll. gen. sp. crypt. 47. 1856. Guiana Francesa: *Leprieur* 1384 (holótipo, PC; isótipo BM, K, NY).....68
- Figura 30.** *Syrrhopodon parasiticus* (Bridel) Bescherville, Ann. Sci. Nat. Bot. 8, 1: 298. 1895.....69
- Figura 31.** *Syrrhopodon prolifer* var. *prolifer* Schwaegrichen, sp. muse. frond. suppl.2 (2): 99. 1827. Tipo. Brasil. Serra dos Orgãos, Jan 1823, Beyrich *s.n.* (holótipo, G, *n.v.*; isótipo, B M, GOET, JE, NY).....71
- Figura 32.** *Syrrhopodon prolifer* var. *cincinnatus*. Schwaegrichen var. *cincinnatus* (Hampe) Reese, Bryologist 81: 200. 1978.....72

**Figura 33.** *Syrrhopodon prolifer* var. *scaber* Schwaegrichen var. *scaber* (Mitt.) Reese, Comb. Nov. Basionym: *Syrrhopodons caber* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 119. 1869. Tipo. Cuba. Wright 46 (holótipo, NY; isótipos, H-BR, L, S).....73

**Figura 34.** *Syrrhopodon rigidus* Hooek & Greville, Edinburgh J. Sci. 3: 226.1825. Tipo. St. Vincent: Sobre as árvores no Monte St. Andrew, 1012– feet, *Guilding s.n.* (holótipo, BM; isótipo, BM-K, NY).....74

**Figura 35.** *Syrrhopodon rupestris* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 124. 1869. Tipo. Brasil. Fl. Negro et Uaupes, *Spruce* 14 (NY).....76

**Figura 36.** *Syrrhopodon simmondsii* Steere, Bryologist **49**: 8 . 1946. Tipo. Trinidad. St. George: Topo da estrada Arima – Blanchisseuse, *Simmonds* 69 (MICH).....77

**Figura 37.** *Syrrhopodon xanthophyllus* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 115. 1869. Tipo. Venezuela. Javita, *Spruce* 16 (NY). See Reese (1977).....79

**CAPÍTULO 2-** Advances in Calymperaceae (Dicranidae, Bryophyta) infra-familial phylogenetic relationships, geographical origin and divergence times.

**Figura 1.** Bayesian inference consensus tree of 61 representatives in the family Calymperaceae based on the concatenate dataset of six markers from the nucleus (*gpd*) and chloroplast (*atpB-rbcL*, *nad5*, *rbcL*, *rps4* and *trnL*).....122

**Figura 2.** Chronogram showing the diversification of the family Calymperaceae based on Bayesian dating analysis of the concatenated dataset, using BEAST.....123

**Figura 3.** Ancestral area distribution of the family Calymperaceae. Pie charts at nodes represent probabilities for ancestral areas resulting from the BioGeoBEARS analysis with the DEC model.....124



**Supplementary Fig. 1.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of the *gpd* marker (nDNA). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown.....125

**Supplementary Fig. 2.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of the *nad5* marker (mtDNA). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown.....126

**Supplementary Fig. 3.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of the plastidial markers (*atpB-rbcL*, *rbcL*, *rps4* and *trnL*). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown.....127

### **CAPÍTULO 3** Maintenance of genetic and morphological identity in two sibling *Syrrhopodon* species (Calymperaceae, Bryopsida) despite extensive introgression

**Figura 1.** Spatial autocorrelogram showing average kinship coefficients  $F_{ij}$  ( $\pm$ SD) per distance class between pairs of conspecific individuals and between pairs of *S. annotinus*/*S. simmondsii* individuals as a function of the distance between pairs of individuals. Stars indicate the confidence level (\* <0.05) of the anova of intra- and interspecific comparisons at each distance class.....150

**Figura 2.** Principal Components Analysis of 14 gametophytic characters in *Syrrhopodon annotinus* and *S. simmondsii*. A. Projection of the individuals onto the first two axes. B. Correlation between the variables (see Table 1 for abbreviations) and the axes. ....151

**Figura 3.** Average $\pm$ SD of the Euclidian distance of morphological characters (Table 1) between pairs of conspecific individuals and between pairs of *S. annotinus*/*S. simmondsii* individuals as a function of the distance between pairs of individuals. Stars indicate the confidence level (\*\*: <0.01; \*\*\*: <0.001) of the anova of intra- and interspecific comparisons at each distance class.....152

## ORGANIZAÇÃO DA TESE

Esta tese apresenta uma introdução geral sobre briófitas *sensu lato*, briófitas na Amazônia e histórico da família Calymperaceae. Os resultados obtidos nesta tese são apresentados em três capítulos.

O primeiro capítulo apresenta uma reconstrução da história evolutiva da família Calymperaceae, com estimativa dos eventos de divergência dentro dos gêneros.

O segundo capítulo apresenta uma sinopse das 33 espécies de Calymperaceae para a Amazônia Brasileira, incluindo descrição morfológica, informações relevantes observadas em campo e material examinado nas coleções. Além disso, foi elaborada uma nova chave de identificação para as 56 espécies neotropicais.

O terceiro capítulo apresenta os resultados sobre identidade genética e morfológica em duas espécies de *Syrrhopodon* (Calymperaceae, Bryopsida).

## INTRODUÇÃO GERAL

### **Briófitas**

As briófitas constituem o segundo maior grupo de plantas terrestres depois das angiospermas (Buck & Goffinet, 2000). Delas fazem parte três classes de plantas criptogâmicas (hepáticas, antóceros e musgos) consideradas juntamente com as algas verdes as mais simples do Reino Plantae devido à ausência de sistema vascular e cutícula epidérmica (Shaw & Goffinet, 2000). Como todas as plantas, as briófitas apresentam alternância de gerações, porém, diferentemente das plantas vasculares, a geração gametofítica é livre e dominante ao passo que a esporofítica é dependente do gametófito e efêmera.

Embora as briófitas tenham sido consideradas pela maioria dos autores como sendo três filos polifilético (Buck & Goffinet, 2000; Gradstein *et al.*, 2001; Shaw & Goffinet, 2000), estudos recentes realizados por Souza *et al.* (2018) contrariam esta hipótese, e afirmam que a não-monofilia do clado foi apoiada pela análise de dados de nucleotídeos nucleares e pode ser explicada por ser unicamente as substituições sinônimas de rápida evolução, este mesmo trabalho explica ainda que as congruências entre as filogenias das análises nucleares e de cloroplasto fornecem um apoio considerável a monofilia do clado.

Estas plantas constituem um grupo ancestral de plantas de variados habitats que se originaram antes do período Devoniano, há 360-416 milhões de anos, dispersando-se por meio de esporos ao invés de sementes (Gradstein *et al.*, 2001). São plantas em geral pequenas e de estrutura relativamente simples (Castro *et al.*, 2002) que crescem agrupadas em tufos, formando almofadas ou tapetes extensos, às vezes de grandes dimensões. Podem ser encontradas nos habitats mais diversos, desde o nível do mar até mais de 4.000 m (Gradstein & Pócs, 1989), colonizando diferentes substratos, mas com preferência por lugares úmidos e sombrios devido à dependência da água para reprodução sexuada (Lisboa, 1993). O filo tem ampla distribuição geográfica, ocorrendo em locais secos e expostos às intempéries como regiões semidesérticas, arenosas e litorâneas e em áreas urbanas, são especialmente predominantes e diversificadas nas regiões tropicais e subtropicais (Michel, 2001).

Apesar do pequeno tamanho das briófitas quando comparadas a outros grupos, elas têm grande importância evolutiva e ecológica. Juntamente com líquens e cianobactérias, são as pioneiras no processo de sucessão vegetacional, auxiliando no processo de formação do solo e proporcionando meio adequado para a germinação das sementes, o que favorece o estabelecimento das comunidades vegetais (Welch, 1948). Os extensos tapetes de musgos que conseguem reter grande quantidade de água são importantes substratos para a germinação das sementes das plantas vasculares (Richards, 1932). Evolutivamente representam os primeiros vegetais que surgiram na Terra proporcionando a transição e conquista do meio terrestre.

Briófitas também representam um modelo importante para estudos sobre evolução relacionadas às mudanças no sistema sexual, pois tem uma longa história como modelos de sistemas reprodutivos em citologia e genética (Mcdaniel, 2012). Um exemplo disso são os cromossomos sexuais em plantas que foram descobertos numa hepática *Spracocarpus donnellii* (Allen, 1917). Também são ótimos modelos genéticos porque, a parte dominante do ciclo de vida é haploide (gametófito) e o fenótipo da planta reflete diretamente no seu genótipo sem o mascaramento da dominância (Allen, 1919; Ashton & Cove, 1977), com essas ferramentas os pesquisadores podem construir testes eficientes por associações entre genes e características.

Podemos destacar ainda importantes serviços ambientais das briófitas como bioindicadores, pois devido às suas características morfofisiológicas são mais sensíveis às variações ambientais que a maioria das plantas vasculares (Richards, 1984), sendo utilizadas no monitoramento da qualidade do ar, água e solo. Alguns indivíduos são indicadores de metais, poluição e outros possuem um grande potencial econômico e como fontes de substâncias importantes para o ser humano (Ando & Matsuo, 1984; Pôrto *et al.*, 2004). Na medicina, a utilização das briófitas tem sua importância como fonte de antibióticos (McCleary *et al.*, 1960; Pinheiro *et al.*, 1989), como substâncias antitumorais e citotóxicas (Ando & Matsuo, 1984).

### **Classe Bryopsida (Musgos)**

A relação entre as briófitas ainda vem sendo bastante discutida. Estudos filogenéticos com dados morfológicos (Garbary & Rezanglia, 1998) e moleculares (Nickrent *et al.*, 2000) têm demonstrado que as briófitas formam um grupo parafilético em relação às traqueófitas. Entretanto, análises utilizando aminoácidos do genoma completo de

cloroplasto indicam que as briófitas atuais formam o grupo irmão das plantas vasculares (Nishiyama *et al.*, 2004)). O mais recente estudo realizado por Souza *et al.* (2018), utilizando proteínas nucleares, considera o filo Bhyophyta como nomofilético e irmão das traqueófitas. No mundo existem aproximadamente 13.000 espécies, no neotrópico estima-se 2.600 espécies distribuídas em 402 gêneros e 76 famílias (Goffinet & Buck, 2004; Goffinet *et al.*, 2009).

Os membros da classe Bryopsida (musgos) são considerados os mais complexos morfologicamente dentre as briófitas, definidos pela presença de filídeos (folhas gametofíticas) e rizoides multicelulares. Eles possuem um tecido condutor (hadroma) formado por células alongadas e altamente permeáveis chamadas hidroides, que se assemelham a elementos traqueais de plantas vasculares, mas sem lignina.

Como nos antóceros, possuem estômatos, mas em vez de um meristema intercalar, possuem um meristema subapical entre a seta e a cápsula. A auxina, nessa classe, tem movimento bidirecional, semelhante ao encontrado em plantas vasculares, e que teria possibilitado a diferenciação das células da raiz e possivelmente a irradiação das plantas terrestres.

Os musgos estão divididos em dois grupos de acordo com a localização do esporófito: musgos acrocárpicos e pleurocárpicos. Os acrocárpicos apresentam esporófito no ápice do caulídio ou no ramo principal, com eixos eretos, ramificados ou não. Nos pleurocárpicos os esporófitos são produzidos lateralmente, os eixos são geralmente prostrados e livremente ramificados (La-Fargue-England, 1996).

Em alguns estudos, (Nickrent *et al.*, 2000; Nishiyama *et al.*, 2004), os antóceros aparecem na linhagem irmã das plantas terrestres, o que é corroborado pelo cloroplasto com pirenídes em alguns antóceros, evidência de que essa classe compartilha uma plesiomorfia com as carófitas ausente nas demais plantas terrestres.

### **Sistemática molecular de briófitas**

Os primeiros estudos filogenéticos que incluíam sequências de DNA de briófitas foram realizados nos anos 1980 (Hori *et al.*, 1985), depois disso só foram publicados novos estudos sete anos depois (Mishler *et al.*, 1992; Waters *et al.*, 1992). Atualmente, o interesse na filogenia dos musgos vem aumentando, isso deve-se ao uso de DNA na sistemática (Buck *et al.*, 2000; Goffinet *et al.*, 2004). Por essa razão, muitas evidências

vêm sendo acumuladas na filogenia de briófitas, ocasionando grande expansão do conhecimento na área, como resultado do desenvolvimento de técnicas moleculares.

*A priori* os dados sequenciados eram utilizados para explorar as linhas de diversificação das briófitas (Mishler *et al.*, 1992; Waters *et al.*, 1992; Capesius, 1995). Mais tarde, estas seqüências de DNA foram aplicadas para inferir relações de nível inferior, como a delimitação de ordens, família e subfamílias com enfoque maior na elucidação das relações filogenéticas entre as linhagens mais abrangentes das briófitas. Apesar de todo esforço nas pesquisas, as relações de monofilia entre as três linhagens de briófitas ainda continua sendo uma incógnita, isso se deve à falta de fósseis que possam dar suporte aos estudos genéticos.

### **Calymperaceae (C. Müll.) Kindb.**

É uma família de musgos distribuída principalmente em regiões tropicais, caracterizada por ter como representantes plantas pequenas a robustas, formando tapetes ou tufos. Filídios crispados quando secos e espalhados quando úmidos, margens inteiras ou mais comumente serruladas ou ciliadas (especialmente nos ombros), costa simples, estreita ou ocupando toda a largura do filídio, na maioria percurrente; base fortemente diferenciadas próximo a costa, infladas e hialinas (às vezes formando cancelinas), as células externas da cancelina frequentemente com uma camada intramarginal de células lineares (teniolas) separada por células isodiamétricas da margem com células lineares. Gemas frequentemente presentes ventralmente na lamina ou no ápice. Cápsula com peristômio ausente ou presente e simples, 16 dentes.

Calymperaceae é composta por sete gêneros *Arthrocnemum* Dozy & Molk., *Calymperes* Sw., *Exodietyon* Cardot, *Exostratum* L. T. Ellis, *Leucophanes* Brid., *Mitthyridium* H. Rob., *Syrrhopodon* Schwägr. (Vitt, 1984; Goffinet; Shaw, 2009), dos quais quatro (*Leucophanes* Brid., *Syrrhopodon* Schwägr. e *Calymperes* Sw.) ocorrem nos neotrópicos (Tabela 1).

Tabela 1 – Distribuição da família Calymperaceae para os neotrópicos, Brasil e Amazônia

<b>Gêneros</b>	<b>Neotrópicos</b>	<b>Brasil</b>	<b>Amazônia</b>
<i>Syrrhopodon</i>	39	25	22
<i>Calymperes</i>	16	15	14
<i>Leucophanes</i>	1	1	1
<b>Total</b>	<b>56</b>	<b>41</b>	<b>37</b>

Estudos anteriores de Fischer *et al.* (2007) demonstraram por meio de uma filogenia construída com espécies asiáticas que o gênero mais rico em espécies da família, *Syrrhopodon*, é polifilético. Outro estudo molecular realizado recentemente por Santos & Stech. (2016), corrobora com Fischer *et al.* (2007) mantendo *Syrrhopodon* como gênero polifilético.

É uma família de grande importância ecológica (sensíveis à alteração de habitat, responsáveis pelo intemperismo biológico e químico, fixação de nitrogênio, captação de CO<sub>2</sub>, entre outras) e taxonômica nos neotrópicos principalmente em florestas de terra firme e campinaranas na Amazônia (Lisboa, 1976; Gradstein *et al.*, 2001) sendo endêmicas nove espécies de *Calymperes*, uma de *Leucophanes*, nove de *Octoblepharum* e 30 de *Syrrhopodon* (Reese, 1993). São um importante componente da flora epifítica em florestas de terra baixa (Gradstein; Pócs, 1980) podendo ser encontradas em outros substratos com facilidade, dessa forma uma melhor compreensão das relações taxonômicas das circunscrições de espécies seria amplamente útil para futuros estudos ecológicos.

A família é taxonomicamente bem conhecida em algumas regiões, ainda que uma série de supostas linhagens necessitem de resolução filogenética. Até o momento foram feitas excelentes revisões regionais (e.g. Nowak, 1980; Reese, 1993), no entanto, não se tem conhecimento de monografias mundiais de qualquer grupo dentro da família devido ser uma família abundante nos neotrópicos.

#### Histórico do estudo taxonômico de Calymperaceae

As características mais utilizadas para distinguir a família são:

- 1) Hábito acrocárpico corticícola;
- 2) Cancelinas (grupo de células hialinas (hialocistos) com poros internos e externos na base das folhas);
- 3) Ausência de uma haste central, no gametófito;

- 4) Bordas denteadas na margem do filídio;
- 5) Peristômio de 16 (raramente fundido em oito) segmentos lisos estriados ou verticalmente papilhosos;
- 6) Produção de gemas unisseriadas nas pontas dos filídios.

O nome Calymperaceae apareceu pela primeira vez na sinopse de Müller (1849) como subtribo, que incluiu *Encalypta* (deixou de ser considerado parte de Calymperaceae) e dois outros gêneros: *Calymperes* (11 espécies) e *Syrrhopodon* (32 espécies, com três outras espécies questionáveis).

Mais tarde, Calymperaceae aparece no tratamento feito por Jeager & Sauerbeck (1873), desta vez foi classificada em nível de tribo, mas ainda incluindo *Encalypta* Hedwg., *Calymperes* Sw., e *Syrrhopodon* Schwaegr. Um pouco antes, Mitten (1868) tirou o gênero *Thyridium* Mitt. de *Syrrhopodon* então com grande número de espécies e taxonomicamente confuso (Mitten, 1869). Ele também estabeleceu Syrrhopodontaceae, incluindo apenas *Syrrhopodon* e *Calymperes*.

Somente em 1897 que Calymperaceae foi usada como nome da família por Kindberg. Apesar de grande parte de sua taxonomia ter sido rejeitada, essa circunscrição inclui apenas *Calymperes*, enquanto que *Syrrhopodon* foi classificado em Weisiaceae (= Pottiaceae). Análises adicionais feitas por Müeller (1899) reconhece *Hypodontium* C. Müll. como gênero distinto de *Syrrhopodon*, esses dois gêneros foram colocados de volta para a família Calymperaceae junto com *Calymperes* e *Codonoblepharum* (Müller, 1901). Brotherus (1901), no entanto, alterou essa delimitação de família reconhecendo apenas *Syrrhopodon* e *Calymperes* como parte de Calymperaceae.

Fleischer (1904; 1923) foi o pioneiro nos trabalhos sobre a família no início do século passado. Mas suas abordagens taxonômicas foram um tanto radicais, ele dividiu Calymperaceae em duas famílias: Calymperaceae com um gênero, *Calymperes* (seguindo Kindberg, 1897), e uma nova família, Syrrhopodontaceae incluindo os gêneros *Thyridium*, *Leocophanella* (Besch.) Fleisch., *Syrrhopodon*, *Calymperidium* Dozy & Molk. e *Calymproopsis* (C. Müll.) Fleisch.

Brotherus (1924) reuniu *Syrrhopodon* e outros gêneros, que tinham sido colocados em Syrrhopodontaceae com *Calymperes* em Calymperaceae mais tradicionalmente circunscrito. Mas seu tratamento de Calymperaceae não incluiu os gêneros *Calymperidium* e *Leucophanella*, com isso Brotherus reconheceu cinco gêneros como verdadeiros membros da família: *Syrrhopodon*, *Calymperopsis*, *Hypodontium*, *Thyridium* e *Calymperes*. Alguns briotaxonomistas também consideram estes cinco



gêneros verdadeiros membros de Calymperaceae e no mínimo a maioria não considera a separação de *Syrrhopodon* e *Calymperes* (Reese *et al.*, 1986).

Muitos autores consideram Leucobryaceae e Calymperaceae intimamente aliadas e sugerem a união das duas famílias (Andrews, 1947). Andrews (1947) recomendou que *Leucophanes* Brind, *Octoblepharum* Hew., *Arthrocormus* Dozy & Molk e *Exodictyon* Card., fossem considerados como parte de Calymperaceae.

Robson (1971) adotado em partes por Andrew, e, mais tarde, por Crosby & Magill (1981), Reese (1984f) incluem apenas *Octoblepharum* em Calymperaceae. Ellis (1985) sugeriu que *Syrrhopodon* e *Exodictyon* estão intimamente relacionados, enquanto Vitt (1982) propõe que *Leucophanes*, *Octoblepharum* e outros gêneros permaneçam em Leucobryaceae, mas transferindo *Exodictyon* e *Leucophanes* para Calymperaceae.

As tentativas de unir Calymperaceae e Leucobryaceae, ou incluir “Leucobryaceous” dentro de Calymperaceae tem até agora sido rejeitadas por Reese (ex. 1993), por isso ainda necessita de uma avaliação global filogenética da família.

As questões filogenéticas da família incluem também as relações entre Pottiaceae e Calymperaceae. Reese (1987) abordou questões filogenéticas da família a um nível mais elevado especialmente focando nas características de *Syrrhopodon* e *Calymperes*.

De acordo com Reese (1987), Pottiaceae é sem dúvida o grupo irmão de Calymperaceae, tendo em vista que muitas vezes fica difícil circunscrever uma família em exclusão da outra, pois “não há um único caráter em que as duas famílias sejam absolutamente diferentes”.

Muitas características são compartilhadas entre as duas famílias de musgos. Estudos cladísticos ainda precisam ser feitos para avaliar tais relações evolutivas. No entanto, Reese e vários outros briologistas têm realizado estudos com Calymperaceae para obter um melhor entendimento da família e seus gêneros associados. Entretanto, a circunscrição de Calymperaceae continua sendo problemática e necessitando de estudos cladísticos com ênfase na filogenia molecular. A mais recente revisão de Calymperaceae foi realizada por Reese (1993), neste conceito taxonômico esta baseada esta tese.

## CAPÍTULO 1

---

Pereira, M.R., Sierra, A. M., Zartman, C.E.

Sinopse de Calymperaceae (Briófita) para Amazônia brasileira.

Manuscrito será publicado em forma de livro, seguindo formatação da editora INPA

**Sinopse de Calymperaceae (Briófita) para Amazônia brasileira.**

Pereira, M.R., Sierra, A. M., Zartman, C.E.

## Resumo

---

Calymperaceae (Dicranales) é uma família restrita a regiões tropicais e subtropicais, compreendem sete gêneros sendo três deles neotropicais (*Calymperes*, *Syrrhopodon* e *Leucophanes*). A família é taxonomicamente bem conhecida em algumas regiões, ainda que uma série de supostas linhagens necessitem de classificação filogenética, estudos anteriores combinando dados morfológicos e moleculares revelam que o gênero com maior número de espécies (*Syrrhopodon*) é polifilético. O presente estudo tem como objetivo contribuir para o conhecimento da família Calymperaceae, fornecendo uma sinopse da família para Amazônia brasileira com chave de identificação dos gêneros e espécies para os neotrópicos. Além disso, para cada táxon são fornecidos comentários taxonômicos e ecológicos, sua distribuição no Brasil e no mundo, imagens dos principais caracteres para a identificação.

**Palavras-chave:** Amazônia, Brasil, Bryopsida, Calymperaceae, musgos Sinopse, Taxonomia,.

## Abstract

---

Calymperaceae (Dicranales) is a family restricted to tropical and subtropical regions belongs to the class Bryopsida (mosses), with three of the seven genera occur in the Neotropics. Calymperaceae is taxonomically difficult to distinguish genera and species due to their cryptic nature and morphological plasticity. Here we present a synopsis of the family Calymperaceae to the Brazilian Amazon, where occur several endemic taxa and most of the species. In order to facilitate the identification of genera and species of Amazonian Calymperaceae, here we present an identification key. Additionally, for each species microscope photography, information about their morphology, taxonomy, ecology and distribution are presented.

**Key words:** Amazon, Brazil, Briopsida, Calymperaceae, Mosses, Synopsis, Taxonomy

## Introdução.

### Brioflora da Amazônia

A Amazônia compreende nove países (Brasil, Bolívia, Peru, Colômbia, Equador, Venezuela, Guiana Suriname e Guiana Francesa) e tem uma das briofloras menos compreendidas, atualmente estima-se que ocorram cerca de 800 espécies (musgos, hepáticas e antóceros) na região amazônica (Gradstein *et al.*, 2001). Na Amazônia brasileira, o número de espécies mais atualizadas indica um total de 561 taxa (Costa; 2010; Costa & Peralta, 2015). Este cenário tem sido atualizado por recentes publicações de novas ocorrências para a região (Moraes & Lisboa 2006; Alvarenga *et al.*, 2007; Reiner-Drehwald & Schäfer-Verwimp, 2008; Sierra *et al.*, 2018 [no prelo]), também novas espécies foram coletadas e descritas (Zartman & Ackerman, 2002; Bastos & Zartman, 2016; Bastos *et al.*, 2016; Moura & Ilkiu-Borges, 2012; Brito & Ilkiu-Borges, 2012). Outra questão importante é a alta taxa de endemismo apresentada para algumas famílias que tem sido mais estudada, como *Calymperaceae* Kindb., *Lejeuneaceae* Cavers (Reese, 1979B; 1993; Gradstein, 1994; Ilkiu-Borges & Alvarenga, 2008; Ilkiu-Borges, 2005; Ilkiu-Borges & Lisboa, 2004; Gradstein *et al.*, 2001; Costa & Peralta 2015; Griffin III 1979).

Até hoje se têm poucos estudos sobre a taxonomia de briófitas na Amazônia, isso se deve às inúmeras dificuldades apresentadas pelas dimensões continentais da Amazônia e pela escassez de recursos para pesquisa nesta região, mas apesar disso nas últimas décadas têm se notado um interesse maior na brioflora desta região.

Como exemplos dos principais estudos relacionados à taxonomia de briófitas na Amazônia podem-se citar alguns clássicos (Spruce, 1861; 1884-1886; 1890; 1967; 1970; 1984, Florschütz, 1964; Reese, 1979b; Buck, 1980; 2003; Lisboa, 1991; Gradstein, 1996; Churchill, 1998; Gradstein & ilkiu-borges, 2006;), outros mais específicos como as floras Equador (Steere, 1948; Churchill, 1994), Suriname (Florschütz, 1964), Colômbia (Ronbinson, 1967; Gradstein, 1977; Churchill & Linares, 1995), Bolívia (Hermann, 1976; Reese, 1979b; Gradstein *et al.*, 2001; 2003), Guianas (Buck, 2003; Gradstein & ilkiu-borges, 2009), Venezuela (Pursel, 1973; Moreno, 1992), Peru (Spruce, 1884).

No Brasil alguns estudos clássicos e outros mais recentes sobre taxonomia das briófitas que ocorrem em terra firme, na Amazônia Oriental (Lisboa, 1976; 1985; Ilkiu-Borges, 2000; Osakada & Lisboa, 2004; Lisboa & Ilkiu-Borges, 1997; 2004; Souza & Lisboa, 2005; Santos & Lisboa, 2008; Brito & Ilkiu-Borges 2013), para a Amazônia central tem-se estudos mais relacionados às áreas de campinarana e florestas próximo a Manaus (Lisboa, 1976; Griffin III, 1979; Yano, 1992; Zartman, 2002; 2007; Oliveira, 2013), outros trabalhos na região de Rondônia e Roraima (Yano, 1992; Lisboa, 1993). Mesmo com tantas importantes contribuições citadas para a brioflora amazônica, ainda há muito para ser estudado, estas plantas tão pequenas muitas vezes passam despercebidas mesmo por briólogos, será preciso muito investimento humano e em pesquisa para que se possa elucidar a diversidade de briófitas na Amazônia. Estudos realizados com Calymperaceae na Amazônia tem o propósito de elucidar a taxonomia tão complexa de uma das famílias de musgos acrocárpicos mais representativa para os neotrópicos.

### **Calymperaceae (C. Müll.) Kindb.**

É uma família de musgos distribuída principalmente em regiões tropicais, que caracteriza-se por ter como representantes plantas pequenas a robustas, formando tapetes ou tufos. Filídios crispados quando secos e espalhados quando úmidos, margens inteiras ou mais comumente serruladas ou ciliadas (especialmente nos ombros), costa simples, estreita ou ocupando toda a largura do filídio, na maioria percurrente; base fortemente diferenciadas próximo a costa, infladas e hialinas (às vezes formando cancelinas), as células externas da cancelina frequentemente com uma camada intramarginal de células lineares (teniolas) separada por células isodiamétricas da margem com células lineares. Gemas frequentemente presentes ventralmente na lamina ou no ápice. Cápsula com peristômio ausente ou presente e simples, 16 dentes.

Calymperaceae é composta por sete gêneros *Arthrocormus* Dozy & Molk., *Calymperes* Sw. ex F. Weber., *Exodictyon* Cardot, *Exostratum* L. T. Ellis, *Leucophanes* Brid., *Mitthyridium* H. Rob., *Syrrhopodon* Schwägr. (Vitt, 1984; Goffinet; Shaw, 2009), dos quais quatro (*Leucophanes* Brid., *Syrrhopodon* Schwägr. e *Calymperes* Sw.) ocorrem nos neotrópicos (Tabela 1).

Tabela 1 – Distribuição da família Calymperaceae para os neotrópicos, Brasil e Amazônia

<b>Gêneros</b>	<b>Neotrópicos</b>	<b>Brasil</b>	<b>Amazônia</b>
<i>Syrrhopodon</i>	39	30	22
<i>Calymperes</i>	16	15	14
<i>Leucophanes</i>	1	1	1
<b>Total</b>	<b>56</b>	<b>46</b>	<b>37</b>

Estudos anteriores de Fischer *et al.* (2007) demonstraram por meio de uma filogenia construída com espécies asiáticas que o gênero mais rico em espécies da família, *Syrrhopodon*, é polifilético. Outro estudo molecular realizado recentemente por Santos & Stech.(2016), corrobora com Fischer *et al.* (2007) mantendo *Syrrhopodon* como gênero polifilético.

É uma família de grande importância ecológica (sensíveis à alteração de habitat, responsáveis pelo intemperismo biológico e químico, fixação de nitrogênio, captação de CO<sub>2</sub>, entre outras) e taxonômica nos neotrópicos principalmente em florestas de terra firme e campinaranas na Amazônia (Lisboa, 1976; Gradstein *et al.*, 2001) sendo endêmicas nove espécies de *Calymperes*, uma de *Leucophanes*, e 30 de *Syrrhopodon* (Reese, 1993). São um importante componente da flora epifítica em florestas de terra baixa (Gradstein & Pócs, 1980) podendo ser encontradas em outros substratos com facilidade, dessa forma uma melhor compreensão das relações taxonômicas das circunscrições de espécies seria amplamente útil para futuros estudos ecológicos.

A família é taxonomicamente bem conhecida em algumas regiões, ainda que uma série de supostas linhagens necessitem de classificação filogenética. Até o momento foram feitas excelentes revisões regionais (e.g. Nowak, 1980; Reese, 1993). No entanto, não se tem conhecimento de monografias mundiais de qualquer grupo dentro da família devido ser uma família abundante nos neotrópicos.

As características mais utilizadas para distinguir a família são:

- 1) Hábito acrocárpico corticícola;
- 2) Cancelinas (grupo de células hialinas (hialocistos) com poros internos e externos na base das folhas);
- 3) Ausência de uma haste central, no gametófito;
- 4) Bordas denteadas na margem do filídio;
- 5) Peristômio de 16 (raramente fundido em oito) segmentos lisos estriados ou verticalmente papilhosos;
- 6) Produção de gemas unisseriadas nas pontas dos filídios.



## Histórico do estudo taxonômico de Calymperaceae

O nome Calymperaceae apareceu pela primeira vez na sinopse de Müller (1849) como subtribo Calymperaceae, que incluiu *Encalypta* (deixou de ser considerado parte de Calymperaceae) e dois outros gêneros: *Calymperes* (11 espécies) e *Syrrhopodon* (32 espécies, com três outras espécies questionáveis).

Mais tarde, Calymperaceae aparece no tratamento feito por Jeager & Sauerbeck (1873), desta vez foi classificada em nível de tribo, mas ainda incluindo *Encalypta* Hedwg., *Calymperes* Sw., e *Syrrhopodon* Schwaegr. Um pouco antes, Mitten (1868) tirou o gênero *Thyridium* Mitt. de *Syrrhopodon* então com grande número de espécies e taxonomicamente confuso (Mitten, 1869). Ele também estabeleceu a Syrrhopodontaceae, tribo incluindo apenas *Syrrhopodon* e *Calymperes*.

Somente em 1897 que Calymperaceae foi usada como nome da família por Kindberg. Apesar de grande parte de sua taxonomia ter sido rejeitada, essa circunscrição inclui apenas *Calymperes*, enquanto que *Syrrhopodon* foi classificado em Weisiaceae (= Pottiaceae). Análises adicionais feitas por Müller (1899) reconhece *Hypodontium* C. Müll. como gênero distinto de *Syrrhopodon*, esses dois gêneros foram colocados de volta para a família Calymperaceae junto com *Calymperes* e *Codonoblepharum* (Müller, 1901). Brotherus (1901), no entanto, alterou essa delimitação de família reconhecendo apenas *Syrrhopodon* e *Calymperes* como parte de Calymperaceae.

Fleischer (1904; 1923) foi o pioneiro nos trabalhos sobre a família no início do século passado. Mas suas abordagens taxonômicas foram um tanto radicais, ele dividiu Calymperaceae em duas famílias: Calymperaceae com um gênero, *Calymperes* (seguindo Kindberg, 1897), e uma nova família, Syrrhopodontaceae incluindo os gêneros *Thyridium*, *Leocophanella* (Besch.) Fleisch., *Syrrhopodon*, *Calymperidium* Dozy & Molk. e *Calymproopsis* (C.Müll.) Fleisch.

Brotherus (1924) reuniu *Syrrhopodon* e outros gêneros, que tinham sido colocados em Syrrhopodontaceae com *Calymperes* em Calymperaceae mais tradicionalmente circunscrito. Mas seu tratamento de Calymperaceae não incluiu os gêneros *Calymperidium* e *Leucophanella*, com isso Brotherus reconheceu cinco gêneros como verdadeiros membros da família: *Syrrhopodon*, *Calymperopsis*, *Hypodontium*, *Thyridium* e *Calymperes*. Alguns briotaxonomistas também consideram estes cinco

gêneros verdadeiros membros de Calymperaceae e no mínimo a maioria não considera a separação de *Syrrhopodon* e *Calymperes* (Reese *et al.*, 1986).

Muitos autores consideram Leucobryaceae e Calymperaceae intimamente aliadas e sugerem a união das duas famílias (Andrews, 1947). Andrews (1947) recomendou que *Leucophanes* Brind, *Arthrocormus* Dozy & Molk. e *Exodictyon* Card., fossem considerados como parte de Calymperaceae.

Robson (1971) adotado em partes por Andrew, e, mais tarde, por Crosby & Magill (1981), Reese (1984f) incluem apenas *Octoblepharum* em Calymperaceae. Ellis (1985) sugeriu que *Syrrhopodon* e *Exodiction* estão intimamente relacionados, enquanto Vitt (1982) propõe que *Leucophanes*, *Octoblepharum* e outros gêneros permaneçam em Leucobryaceae, mas transferindo *Exodictyon* e *Leucophanes* para Calymperaceae.

As tentativas de unir Calymperaceae e Leucobryaceae, ou incluir “Leucobryaceous” dentro de Calymperaceae tem até agora sido rejeitadas por Reese (1993), por isso ainda necessita de uma avaliação global filogenética da família.

As questões filogenéticas da família incluem também as relações entre Pottiaceae e Calymperaceae. Reese (1987) abordou questões filogenéticas da família a um nível mais elevado especialmente focando nas características de *Syrrhopodon* e *Calymperes*. De acordo com Reese (1987), Pottiaceae é sem dúvida o grupo irmão de Calymperaceae, tendo em vista que muitas vezes fica difícil circunscrever uma família em exclusão da outra, pois “não há um único caráter em que as duas famílias sejam absolutamente diferentes”.

Muitas características são compartilhadas (Plesiomórficas). Entre as duas famílias de musgos. Estudos cladísticos ainda precisam ser feitos para avaliar tais relações evolutivas. No entanto, Reese e vários outros briologistas têm realizado estudos com Calymperaceae para obter um melhor entendimento da família e seus gêneros associados.

Nosso trabalho segue a classificação da revisão mais recente de Calymperaceae, realizada por Reese (1993).

### *Calymperes*

*Calymperes* é o segundo gênero da família Calymperaceae em número de espécies (REESE, 1993). Foi considerado em recente trabalho de Fisher *et al.* (2007) como sendo monofilético, com o centro de distribuição do gênero nos neotrópicos no

nordeste da América do Sul. As principais características do gênero são teníola presente (células alongadas na margem dos filídios), ausência de peristômio e caliptra persistente com abertura lateral para liberação dos esporos (Reese, 1993).

### *Leucophanes*

O gênero *Leucophanes* apresenta uma única espécie para os neotrópicos, *L. morelli* Müll. Hal., também considerado por Fisher *et al.* (2007) como monofilético e foi incluído em Calymperaceae por Ellis (1985), baseado na estrutura do perístoma encontrado nessa família. Mas alguns briologistas ainda não aceitam este gênero como parte de Calymperaceae. Por essa razão, análises moleculares são interessantes para relacionar esse gênero dentro da família.

### *Syrrhopodon*

*Syrrhopodon* também parece feneticamente natural tendo, tendo como característica principal compartilhada por *Syrrhopodon sensu latu* uma fileira de células hialinas que também é um carácter considerado ancestral, embora com muitas espécies problemáticas (Reese, 1993), este gênero foi conformado parafilético (Fisher, 2007), esta filogenia realizada por Fisher *et al.* (2007) priorizou os gêneros paleotropicals com poucas amostras dos neotrópicos.

O presente estudo tem como objetivo contribuir para o conhecimento da família Calymperaceae, fornecendo uma sinopse da família para Amazônia brasileira com chave de identificação dos gêneros e espécies para os neotrópicos. Além disso, para cada táxon são fornecidos comentários taxonômicos e ecológicos, sua distribuição no Brasil e no mundo, fotos dos principais caracteres para a identificação.

### Chave Dicotômica para os gêneros neotropicais de Calymperaceae

Espécies com asterisco na chave, são espécies neotropicais, porém não há registros para Amazônia brasileira.

Chave para gêneros. Plantas férteis

1. Caliptra agarrando a seta abaixo da cápsula, persistente; perístoma ausente .....*Calymperes*
1. Caliptra cuculada, decíduos; Perístoma único ou ausente .....2
2. Perístoma ausente ou quando presente se desenvolve imperfeitamente. Plantas verdes, douradas, amarelas ou verdes claras .....*Syrrhopodon*
2. Perístoma sempre presente. Planta esbranquiçada.....3
3. Perístoma com 16 dentes, papiloso, bandas medianas com esterídeos presentes no lado dorsal (costa) .....15. *Leucophanes molleri*

### Plantas estéreis

Espécies com asterisco na chave, são espécies neotropicais, porém não há registros para Amazônia brasileira.

1. Plantas esbranquiçadas, filídios com células laminais diferenciadas em camadas de leucocisto e clorocisto alternando entre si .....2
1. Plantas verdes, amarelas ou verde claro, células laminais não diferenciadas em camadas de leucocisto e clorocisto .....3
2. Bandas de esterídeos medianas presentes no lado dorsal (costa). Filídios distribuídos distalmente .....15. *Leucophanes molleri*
3. Lâmina superior estreitamente linear; células medianas da filídio transversalmente alongadas a forma retangular. Costa em seção mostrando 2 ou mais linhas de células guia (*Calymperes*) .....4

3. Lâmina superior variadamente lanceolada a ovada, amplamente linear ou subulada; células medianas de células isodiamétricas.....8
4. Lâmina do filídio superior conectada à lâmina inferior por uma constrição distinta, semelhante ao pecíolo.....\**Calymperes venezuelanum*
4. Filídios que não possuem pecíolo com constrição .....5
5. Margem dos filídios completamente bordeada por células hialinas alongadas; lâmina superior com dentes grandes, frequentemente emparelhados.....\* *S. lycopodioides*
5. Filídios não bordeado por células hialinas alongadas .....6
- 6 Cancelina que termina muito abaixo dos ombros, geralmente corroída; lâmina inferior dourada a avermelhada; varia de 4 a 8 cm de comprimento (conhecido apenas pelo noroeste da Amazônia) .....7
6. Cancelina persistente chegando quase aos ombros; podendo chegar a 4,5 cm de altura. Mas geralmente mais curtos .....8
7. Porção distal da lâmina inferior com características semelhantes a teniola proeminentes, margens inteiras na lâmina inferior .....\**Syrrhopodon steyermarkii*
7. Porção distal da lâmina inferior que não possui características semelhantes a teniola, suas margens são finamente e uniformemente serrada.....35 *Syrrhopodon rupestres*
8. Cancelina arredondada distalmente e terminando abaixo dos ombros; plantas variáveis a 4 cm de comprimento; margens da lâmina superior com dentes robustos e emparelhados.....\**Syrrhopodon elatus*
8. Cancelina atingindo os ombros, as margens da lâmina serradas algumas vezes dentadas na parte superior; Plantas sem haste até 20 mm de altura, geralmente formando tapetes soltos e esparsos.....9
9. Células de lâmina superior adaxial e abaxial lisas; com mais de 8 mm de comprimento.....6 *Calymperes lonchophyllum*

9. Células da lâmina superior adaxial e abaxial papilosas; com menos de 8 mm de comprimento .....5 *Calymperes levyanum*
10. Lâmina superior firmemente torcida helicoidalmente quando secas filídios com células grandes, lisas e conspicuamente porosas, plantas epífitas .....24 *Syrrhopodon helicophyllus*
10. Lâmina superior e células do filídio medianas não como acima, plantas não necessariamente epífitas .....11
11. Margens da filídio da lâmina superior triplamente alada com 3 (ou mais) fileiras irregulares de dentes; células de cancelina que apresentam faixas transversais fracas; folhas menores que 4 mm de comprimento; Cápsula imersa.....19 *Syrrhopodon cryptocarpus*
11. Sem a combinação de caracteres acima.....12
12. Filídios muito longos (tipicamente 5 cm de comprimento); planta de altitudes acima de 1000m .....\**Syrrhopodon prolifer* var. *tenuifolius*
12. Filídios não como acima, plantas de várias altitudes .....13
13. Planta frequentemente roxa a marrom (em espécimes secos); com os ombros não expandidos; lâmina superior distintamente crenada por células salientes; células medianas dos filídios grandes (15-20  $\mu\text{m}$ ) e abaulamento uniforme nas superfícies abaxial e adaxial.....13 *Calymperes rubiginosum*
13. Plantas sem a combinação de caracteres acima .....14
14. A lâmina superior gradualmente e estreitamente acuminada geralmente termina em uma ponta de espinhosa estreita; células de cancelina fracas para quase totalmente corroídas (atualmente conhecidas apenas do noroeste da Amazônia) .....5
14. Folhas não como acima .....15
15. Células hialinas alongadas limitadas a lâmina superior .....16

15. Lâmina superior não bordada com células alongadas, hialinas ou apenas parcialmente cercada perto dos ombros do filídio bem abaixo do ápice .....35
16. Os ombros dos filídios regularmente dentados ou ciliados pelo menos em alguns filídios .....17
16. Ombros dos filídios inteiros .....25
17. Células de lâmina superior lisa abaxialmente, filídios na maioria das vezes com 2-3 mm, margens dos filídios lisas podendo ser ciliados e com dentes apenas nos ombros em alguns espécimes, plantas terrestres e distribuídas nas áreas ripárias da Amazônia.....16 *Syrrhopodon annotinus*
17. Células de lâmina superior, variadamente papilosa abaxial e adaxialmente, filídios e ecologia não necessariamente da combinação acima .....16
18. Filídios menores que 4 mm, quando eretos .....19
18. Filídios maiores de 4mm, quando flexionadas .....21
- 19 Lâmina superior ligulada igual ou menor em comprimento à lâmina inferior; células da lâmina superior, cada uma com uma única papila abaxial grande e pontiaguda; filídios muitas vezes todo ciliado.....20 *Syrrhopodon fimbriatus*
19. Lâmina superior linear a lanceolada de 1,5 a 2x de comprimento inferior; células de lâmina superior quase lisas dorsalmente a uni-pruripapilosa; ciliado apenas nos ombros .....20
20. Plantas terrestres; Costa mostrando células ampliadas na superfície adaxial na seção transversal.....16 *Syrrhopodon annotinus*
20. Plantas em madeira morta; costa sem células alargadas em superfície adaxial .....\**Syrrhopodon brasiliensis*

21. Filídios moderadamente flexionados; células abaulamento-papilosas; ombros de pelo menos alguns filídios dentados .....\**Syrrhopodon tortilis*
21. Filídios fortemente flexuosos, células de vários formatos, ombros variadamente ciliados .....22
22. Plantas esbranquiçadas e livremente ramificadas; ombros dos filídios grandes, células pluripapilosas, lisas ou com papila espinhosa em ambas as faces.....28 *Syrrhopodon leprieurii*
22. Plantas verde-escuras e não ramificadas; células rombo-pluripapilosas abaxialmente.....23
23. Células pluripapilosas dorsalmente, não rômbricas; filídios espaçados ao redor do caulídio, sem rizóides; ombros com pequenos cílios ou dentículos; plantas delicadas.....31 *Syrrhopodon prolifer* var. *cincinnatus*
23. Células rombo-pluripapilosas; filídios com rizóides vermelhos conspícuos na base e ápice; ombros com cílios firmes; plantas robustas.....24
24. Filídios eretos a ereto-ascendentes quando secos, contorcidos, mas não crispados; lâmina distal na maioria metade do comprimento da basal.... \**Syrrhopodon elongatus* var. *elongato*
- 24 Filídios crispado-contorcidos quando secos; lâmina distal tão longa quanto a basal ou mais longa.....\**Syrrhopodon elongatus* var. *glaziovii*
25. Lâmina distal lingulada, tão longa quanto a base ou mais curta, células com uma grande papila abaxial.....20 *Syrrhopodon fimbriatus*
25. Lâmina distal mais longa que a base, ligulada a linear ou lanceolada, células lisas ou variadamente papilosas dorsalmente.....26



25. Células da lâmina superior lisa na face abaxial; margens e costa quase inteiras acima  
 ..... 26
25. Células da lâmina superior distintamente papilosa na face abaxial  
 .....27
26. Plantas epífitas, com agrupamento de filídios com gemas ao redor da costa; filídios  
 crispado-flexuosos quando secos.....21 *Syrrhopodon flexifolius*
26. Plantas terrestres, sem filídios geminíferos, gemas fusiformes sobre o ápice dos  
 filídios; filídios involutos e curvados quando secos.....16 *Syrrhopodon annotinus*
27. Lâmina distal lanceolada, acuminada e delicadamente crispada a cotorcida quando  
 seca; enrolada e falcada sobre lâmina, quase igual em comprimento a lâmina basal;  
 margem superior do filídio com dentes.....28
27. Lâmina superior reta, variadamente curvada ou flexível, ou um tanto crispada  
 quando seca, principalmente deitada plana, não falcada nem torcida, no slide; Lâmina  
 superior geralmente 2 ou mais vezes maior que a lâmina inferior  
 ..... 28
28. Plantas laxas; caulídios curtos (1-2 cm), muito ramificado; base do filídio  
 usualmente frouxa e divergente nos caulídios; ápice e base dos filídios sem  
 agrupamentos de rizóides.....22 *Syrrhopodon gaudichaudii*
28. Plantas firmes; caulídios longos (até 15 cm) e simples; base do filídio vaginante;  
 ápice e base dos filídios frequentemente com agrupamentos de  
 rizóides.....\**Syrrhopodon elongatus* var. *glaziovii*
29. Ápice da costa liso; gemas ventrais na região mediana da costa do filídio; margem  
 da lâmina distal denteada; lâmina distal 2 vezes o comprimento da  
 basal.....23 *Syrrhopodon graminicola*.

29. Ápice da costa liso, papiloso-espinhoso abaxial e adaxial; gemas ventrais no ápice dos filídios; margem da lâmina distal denteada a inteira; lâmina distal muitas vezes maior que a basal..... 30
30. Filídios agrupados no caulídio, flexuosos ou eretos; lâmina distal linear a lanceolada, raramente atenuada, ereta ou variadamente contorcida quando seca; caulídios em geral ramificados .....32 *Syrrhopodon prolifer* var. *cincinnatus*
30. Filídios amplamente expandidos no caulídio, conspicuamente flexuosos; lâmina distal atenuada e ereta quando seca, não contorcida; caulídios pouco ou não ramificados.....30
31. Células de lâmina superior distintas, de parede grossa, rombo-papilosa .....32
31. Células da lâmina distal obscuras, laxas, de paredes delgadas, com papila curtas.....34
- 32 Filídios com 2-2,5 mm.....\**Syrrhopodon brasiliensis*
32. Filídios com 5mm de comprimento .....33
33. Plantas não esbranquiçadas; bordas de lâmina inferior muito largas em pelo menos algumas folhas com alguns dentes robustos .....\**Syrrhopodon tortilis*
33. Plantas esbranquiçadas; filídios ca. 2 cm, eretos ou flexuosos, margem da lâmina basal inteira nos ombros.....33 *Syrrhopodon prolifer* var. *scaber*
34. Plantas frequentemente escuras, vermelhas ou roxas, lustrosas; crescendo sobre serrapilheira. Filídios fortemente flexuosos nos ombros, lâmina distal acuminada ou atenuada, tubuliforme no ápice agudo; cancelina rômbrica distalmente sobre a face adaxial.....\**Syrrhopodon prolifer* var. *acanthoneuros*

34. Plantas não claras, em geral crescendo sobre árvores ou troncos caídos. Lâmina distal dos filídios ereta, linear a lanceolada, não tubuliforme exceto no ápice, cancelina distalmente plana do lado ventral..... 31 *Syrrhopodon prolifer* var. *prolifer*
35. Células hialinas alongadas presentes na margem na próximo e intra-células da margem (teníolas) imediatamente acima ombros dos filídios (margens imediatamente abaixo dos ombros podendo apresentar uma região diferenciada formada por células alongadas) .....36
35. Lâmina superior com uma borda parcial de células marginais hialinas ou células intra-marginais (teniole) .....48
36. Cancelina erodida e frágil, e não claramente diferenciada das células adjacentes da lâmina inferior.....37
36. Cancelina bem desenvolvido, conspícua próxima aos ombros..... 39
37. Margens de lâmina distal, inteiras e não denteada com dentes duplos; filídios na maioria menores que 4 mm; cápsulas imersas; filídios geminíferos não modificados .....37 *Syrrhopodon xanthophyllus*
37. Margens de lâmina distal claramente denteada com dentes duplos (ou triplos); filídios na maioria 5-6 mm; cápsula exserta com longo seta; filídios geminíferos frequentemente modificado.....38
38. Margens da lâmina basal, na maioria dos filídios, regularmente denteada-serreada com alguns dentes recurvados; costa lisa adaxialmente; cancelina muito curta .....25 *Syrrhopodon hornschuchii*
38. Margens da lâmina basal inteira ou irregularmente serreada, dentes não recurvados; costa com dentes duplos adaxialmente; cancelina atingindo 1/3 ou mais da lâmina basal.....17 *Syrrhopodon circinatus*

39. Lâmina superior pelo menos 3 a 4x o comprimento da lâmina inferior nos filídios maduros .....40
39. Lâmina superior inferior ou igual a 2x o comprimento da lâmina inferior em filídios maduro..... 46
40. Margens basais nos ombros, delimitadas por várias fileiras de células alongadas e de paredes grossas .....41
40. As margens basais nos ombros não são limitadas por várias linhas de células alongadas, sinuosas, de paredes grossas e muitas vezes porosas .....44
41. Lâmina basal dourado-castanho a avermelhada; filídios lineares; margem dos ombros com dentes delicadamente recurvados.....34 *Syrrhopodon rigidus*
41. Lâmina basal hialina a verde-brilhante; filídios estreito-lineares a lanceolados; margem dos ombros com dentes de vários formatos, não recurvados..... 42
42. Margens da lâmina distal com dentes simples. \**Syrrhopodon incompletus* var. *berteroanus*
42. Margens da lâmina superior com dentes predominantemente emparelhados ..... 43
43. Filídios imbricados quando secos, linear-lanceolados; ombros conspicuamente bordados por camada larga de células alongadas; células supra cancelinas planas nos ângulos distais.....\**Syrrhopodon incompletus* var. *lanceolatus*
43. Filídios espalhados, amplamente lineares a lanceolados; ombros irregularmente bordados por camada larga de células alongadas; células supra cancelinas rômbomamilosas nos ângulos distais.....26 *Syrrhopodon incompletus* var. *incompletus*

44. Filídios involuto- subulado com ombros largos; margem da lâmina superior finamente serrada por células salientes; gemas nas pontas dos filídios na face adaxial .....8 *Calymperes nicaraguense*
44. Folhas não involuto- subulado; lâmina superior mais denteada; gema discreta ou ausente ..... 45
45. Margens dos ombros apresentando dentes delicados e recurvados; células medianas do filídio papilosas abaxialmente.....\**Syrrhopodon gardneri*
45. Margens dos ombros inteiras; células medianas do filídio lisas abaxialmente .....\**Syrrhopodon elatus*
46. Filídios lanceolados para acuminados com ombros largos; gema em torno do ápice .....9 *Calymperes othmeri*
46. Filídios oblongo-ligulado ombros quase ausentes falcado lanceolados; gema presente ou ausente ..... 47
47. Margens da lâmina superior inteira; gema em torno de todo o ápice .....10 *Calymperes tenerum*
- 47.Margens da lâmina superior irregularmente dentada; gemas desconhecidas.....18 *Syrrhopodon cymbifolius*
48. Lâmina superior sem borda de células marginais hialinas e com fileiras intramarginais de células diferenciadas. ....49
48. Lâmina superior com uma margem parcial de células marginais hialinas e sem células intramarginais (teniole) perto dos ombros .....53
49. Células distais da cancelina conspicuamente mamilosa e ventralmente com mamilos pontiagudos.....50
49. Células distais da cancelina planas ventralmente .....51

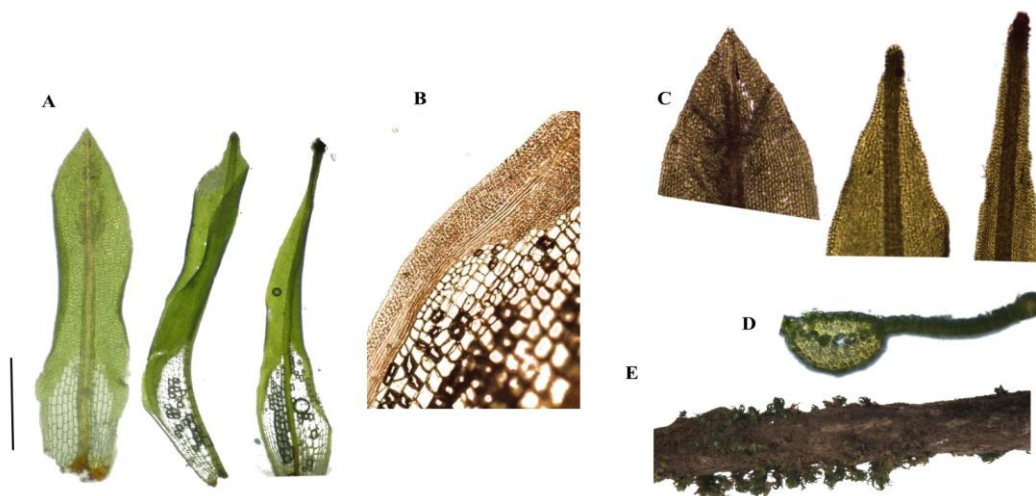
50. Costa em seção mostrando bandas bem definidas de células esterídeos .....  
 ..... 3 *Calymperes erosum*
50. Costa na seção que não possui bandas bem definidas de células esterídeos.....10 *Calymperes pallidum*
51. Teniola fraca, interrupta ou quase ausente .....52
51. Teniola bem desenvolvido e conspícuo .....53
52. Gemas apicais dispostas apenas na superfície ventral da costa.....1 *Calymperes afzelii*
52. Gema na superfície ventral no ápice da costa .....8 *Calymperes nicaraguense*
53. Cancelina formando ângulos muito largos distalmente com a costa; lâmina superior tão larga ou mais larga do que a lâmina inferior; folhas gemimíferas muitas vezes fortemente diferenciadas, as gemas carregadas em tufos parecidas com uma escova de cabelo.....11 *Calymperes pallisoti*
53. Cancelina terminando em ângulos agudos distalmente com a costa; Lâmina superior geralmente mais estreita do que a lâmina inferior; as folhas gemimíferas não são muito diferenciadas nem tufos parecidos com a escova de cabelo.....4 *Calymperes guildingii*
54. Filídios limitadas apenas nas margens dos ombros por uma faixa distinta de 8 ou mais linhas de células alongadas diferenciadas .....55
54. Lâmina superior parcialmente limitada por células alongadas diferenciadas; margens dos ombros sem faixas distintas de células ..... 56
55. Células lâmina distal fortemente papilosas abaxialmente, ca. 16 µm de diâmetro; margem delicadamente serreada distalmente.....12 *Calymperes platyloma*
55. Células lâmina distal delicadamente papilosas abaxialmente, ca. 12 µm de diâmetro; margem inteira.....7 *Calymperes mitrafugax*

56. Lâmina inferior dourada a avermelhada; cancellinae geralmente reduzida e corroída .....37 *Syrrhopodon xanthophyllus*
56. Lâmina inferior hialina e não colorida como acima; cancelina geralmente intacta e persistente .....57
57. Os ombros dos filídios dentados .....58
57. Os ombros dos filídios inteiros .....60
58. Células de lâmina superior lisa na face abaxial .....16 *Syrrhopodon annotinus*
58. Células de lâmina superior, variadamente papilosa na face abaxial .....59
59. Filídios geralmente menores que 4mm; ombros delicados; lâmina superior fortemente involuto-tubulosa quando seca .....36 *Syrrhopodon simmondsii*
59. Folhas geralmente maiores de 4mm; ombros irregularmente dentados; lâmina superior pouco contorcida quando seca ..... \**Syrrhopodon tortilis*
60. Ápice do filídio abruptamente rômbico ou truncado; células de lâmina distal pluripapilosas; filídios ligulados, frequentemente dobrados a falcados, geralmente denteados nos ombros.....29 *Syrrhopodon ligulatus*
60. Ápice dos filídios agudo; células apicais pluripapilosas; filídios oblongo a largamente lineares ou lanceolado, não dobrado-falcado na lâmina; ombros inteiros .....61
61. Plantas em solos e rochas; ápice de folhas geralmente reflexa abaxialmente; células da lâmina superiores lisa a uni ou pluripapilosa na face abaxial .....16 *Syrrhopodon annotinus*
61. Plantas epífitas; ápice das folhas não reflexas; células de lâmina superior lisa a unipapilos.....62
62. Células de lâmina distal na maioria maiores que 10 µm e lisas a abruptamente unipapilosas abaxialmente.....21 *Syrrhopodon flexifolius*

62. Células da lâmina superior, em sua maioria, menores que 10  $\mu\text{m}$  e lisas a agudamente unipapilas na face abaxial.....63
64. Agrupamento de filídios com gemas ao redor da costa frequentemente presente; margem da lâmina distal (não bordeada) inteira; plantas com até 20mm.....30 *Syrrhopodon parasiticus*
64. Agrupamento de filídios alargados, deltoides que carregam gema filamentosa ao longo da costa raramente presentes; margens da lâmina superior (não ordenadas) Plantas com aproximadamente 5 mm de altura .....18 *Syrrhopodon cymbifolius*



1. *Calymperes afzelii* Swartz, Jahrb. Gewachsk. 1: 3. 1818. Tipo. Africa. *Afzelius s.n.* (BM, herb. Hampe).



**FIG. 1.** *Calymperes afzelii*. **A.** Filídio; **B.** Teniole e células cancelinas; **C.** Ápice do filídio; **D.** Corte transversal **E.** Hábito; **A=** 1 mm.

Gametófitos pequenos podendo variar de 3-10 mm de alt. Verde-claros a verde-escuros, crescendo em tufos frouxos ou espalhados, pouco ou não ramificados, filídios com 3-6 mm de comprimento, não muito involuto quando seco, lamina superior ligulada a lanceolado a partir de uma base obovalada. Margens espessadas duplamente serrada na parte superior; teniolae muito conspícua; cancelina distinta, às vezes brilhante e conspícua quando seca, células planas na parte distal da face ventral; células, lisas ou finamente papilosas na face dorsal; costa lisa ou papilosa; folhas geminíferas muitas vezes abruptamente estreitadas no ápice e formando uma estreita "proboscide" com margens curvadas em torno da costa, gemas dispostas apenas na superfície ventral da costa. Seta 4-5 mm de comprimento; cápsula de 2 a 2,5 mm de comprimento; opérculo 0,75 mm de comprimento. Calyptra com 4 mm de comprimento.

**Ilustração:** Bartram (1949, fig. 36 A-E, as *C. donnellii* Aust.); Crum & Anderson (1981, fig. 114 G-L, as *C. donnellii* Aust.); Florschütz (1964, fig. 52, as *C. donnellii* Aust.); Reese (1961, figs. 77-83, as *C. donnellii* Aust.); Reese *et al.* (1986, fig. 20).

**Material examinado.** Zartmam, C. Z 8447, AM, (INPA), Reese, W.D 13739, RO, (INPA), Buck, W. R 2497, AM, (INPA), Pereira, M. R 570, AM.

**Habitat.** Troncos de árvores, troncos podres, rochas e solo; na maioria das vezes em baixas elevações, mas já foi coletado em altitude de até 700 m.

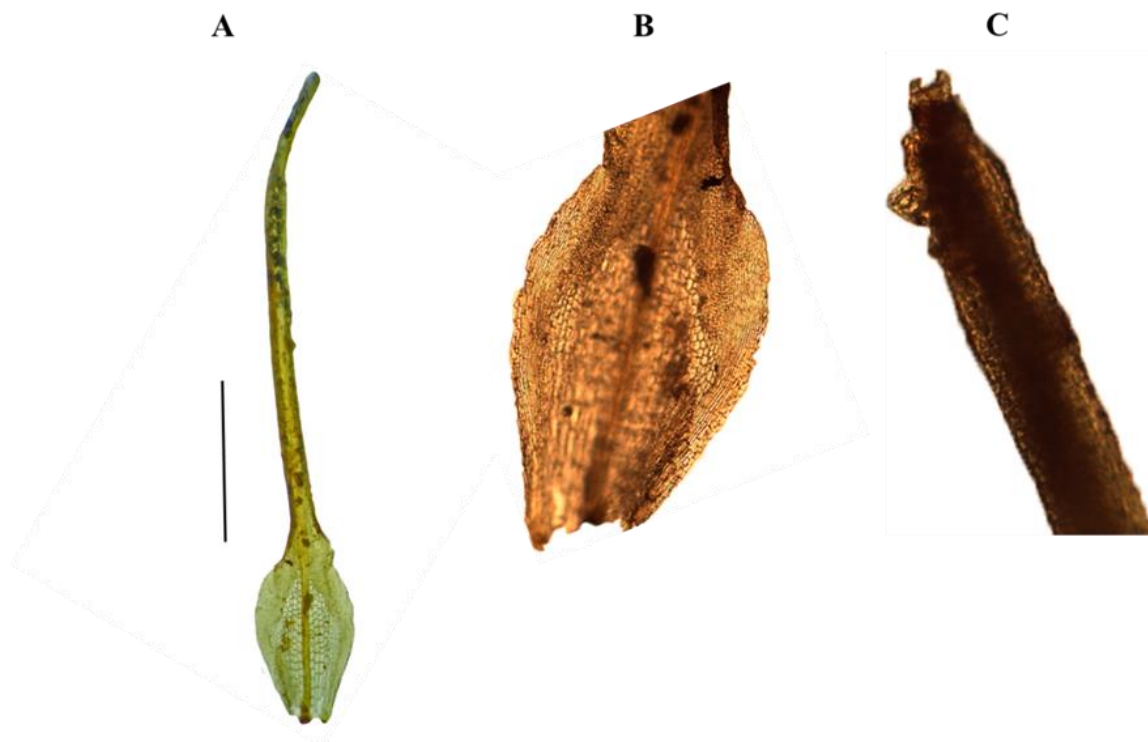
**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** Pantropical, ocorrendo no sudeste dos Estados Unidos, Índias Ocidentais, África e nas Américas Central e do Sul.

Esta espécie apresenta as células superiores do filídio muito pequenas, teníola desaparece nas margens espessas, próximo aos ombros, e pode ser facilmente confundida com *C. erosum*, diferindo desta principalmente pelas teníolas curtas e margens espessas quase até o ápice do filídio, além da presença de propágulos apenas sobre o lado ventral da costa.

O epíteto específico é uma homenagem do autor ao coletor do espécime tipo, Afzelius.

**2. *Calymperes bartramii*** Reese, Bryologist 64: 136. 1961. Tipo. Colômbia. Vaupés: Cachivera Palito, Rio Kananari, Schultes & Cabrera 13199 (holótipo, CANM; isotípo, FH- BARTRAM). Parátipo. Venezuela. Bolivar, próximo ao Rio Tirica, Steyermark 75543 (FH- BARTRAM, NY).



**FIG. 2.** *Calymperes bartramii*. **A.** Filídio; **B.** Base do filídio; **C.** Ápice do filídio; **A=** 1 mm.

Gametófitos cerca de 12mm de altura cor verde-clara; rizóides vermelho-marrom; filídios involuto-subulado na maior parte 4-5 mm, fortemente enroladas e contorcidas quando seca, base obovada diferenciada da lâmina superior, ápice na maioria aguda; margem serrulada nos ombros, margem da lâmina uniestratificada, serrada, uma fileira de dentes; costa forte, subpercurrente, em seção transversal com 1 camada de células guia; células da porção distal da lâmina isodiamétricas, irregularmente rombo-quadráticas, superfície superior e inferior frequentemente ornamentada, mamilosas, cancelina grande, células da região adjacente maiores aquelas da região distal da lâmina, células da região distal da cancelina truncadas, agudas ou rômbricas, sem uma fileira de células hialinas e lineares (teniola). Filídios geminíferos não diferenciados, gemas na parte ventral do ápice do filídio.

**Ilustração:** Reese (1961, figs. 106-111).

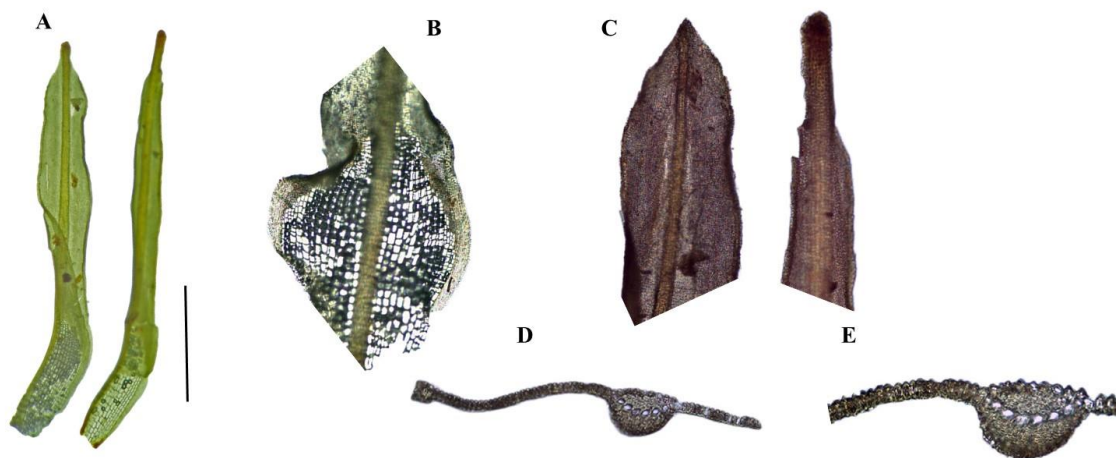
**Material examinado.** Griffim III, D. G., Vital, D. M., O. Yano 765, AM, (INPA), Pereira, M. R 682, AM, (INPA).

**Habitat.** Muito raro; em árvores, a 1000 m de altitude.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia e Venezuela,

**Distribuição Mundial.** Endêmica do Norte da América do Sul.

**3. *Calymperes erosum*** C. Müll., *Linnaea*. **21**: 182. 1848. Tipo. Suriname. *Kegel s.n.* (holótipo, GOET; isótipo, PC).



**FIG. 3.** *Calymperes erosum*. **A.** Filídio; **B.** Base do filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Corte transversal; **A=** 1 mm.

Gametófitos pequenos a medianos, 12-14 mm altura, de cor verde-claro a amarelados; rosa ou arroxeados abaixo, tufo denso, brilhante quando seco devido a cancelina refrativa, filídios dimórficos 3-5 mm, involuto e curvado quando seco, lanceolado-ligulado, base obovada, ápice agudo ou obtusamente acuminado, costa subcorrente terminando poucas células abaixo do ápice, margem da lâmina uniestratificada, multiestratificada, serrada, uma fileira de dentes; células da porção distal da lâmina isodiamétricas, irregularmente rombo-quadráticas, superfície ventral ornamentada, mamilosa, células da região adjacente maiores que aquelas da região distal da lâmina, células da região distal da cancelina truncadas, agudas ou rombóides, com uma fileira de células hialinas e lineares (teniola), filídios gemíniferos pouco diferenciados ou muitas vezes muito estreitamente acuminado e reduzido a costa nua distalmente, frequentemente aglomerados esféricos de gema no ápice da costa.

**Ilustração:** Bartram (1949, fig. 36, I-K, as *C. erosum* C. Müll.); Crum & Anderson (1981, fig. 114: A-F); Florschütz (1964, fig. 50); Reese (1961, figs. 84-93); Reese *et al.* (1986, figs. 27-28).

**Material examinado.** Yano, O 1605, AM, (INPA), Lisbôa, P. L.B 35, AM, (INPA), Reese, W.D 13285, RO, (INPA), Pereira, M. R 393, AM, (INPA).

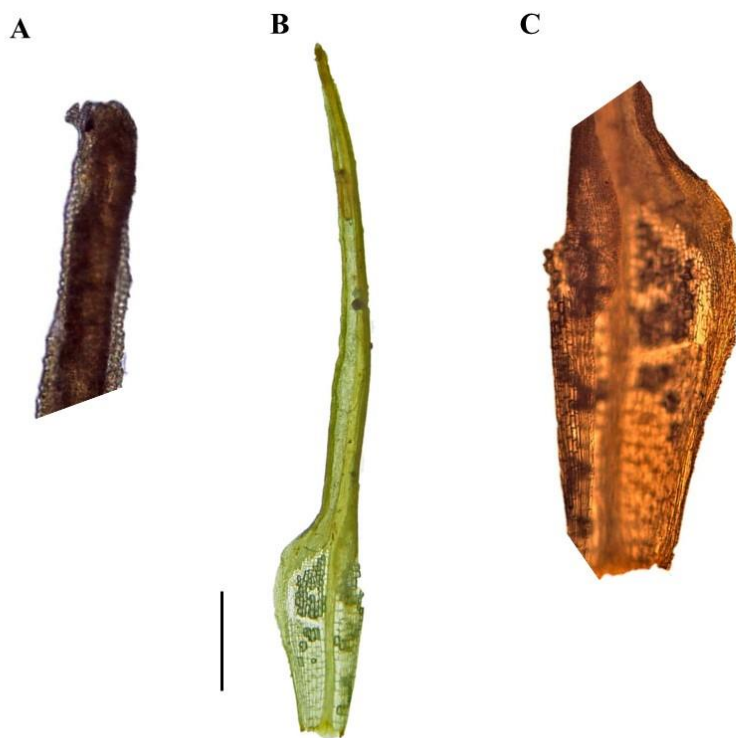
**Habitat.** Troncos de arvores, pedras, solo, nas florestas, a ca. 650 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** Pantropical, EUA (Flórida); sul do México; América Central; Índias Ocidentais; norte da América do Sul.

O epíteto específico se refere às margens irregulares dentadas de alguns filídios, como se fossem corroídos.

4. *Calymperes guildingii* Hooker & Greville, Edinburgh J. Sci. **3**: 233.1825. Tipo. Antilhas. St. Vincent: MT. St. Andrews, Guilding *s.n.* (holótipo, BK-K; isótipo, NY).



**FIG. 4.** *Calymperes guildingii*. **A.** Ápice do filídio; **B.** Filídio; **C.**; **D.** Base do filídio; **A**= 2 mm.

Gametófitos verde-claros às vezes enegrecidos, formando tufo, caulídeos eretos, 1,5-3,5 cm de altura, filídios frequentemente crispados, contorcidos, enrolados quando secos, base diferenciada da lâmina, obovada na base, formando bainha, lamina distal acuminada, ápice na maioria acuminada, margem serrulada nos ombros, margem da lamina multiestratificada, serrada, uma fileira de dentes; costa forte, subpercurrente, células da porção distal da lâmina isodiamétricas, irregularmente rombo-quadráticas, superfície ventral ornamentada, mamilosas, cancelina grande, incolor, células da região adjacente maiores aquelas da região distal da lâmina, alongadas, células da região distal da cancelina truncadas, agudas ou rômbricas, com uma fileira de células hialinas e lineares teniola. Gemas na parte ventral do ápice, seta 3-4 mm de comprimento; cápsula de 2,3 mm de comprimento. Caliptra 4-5 mm de comprimento.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 54); Reese (1961, figs. 101-105).

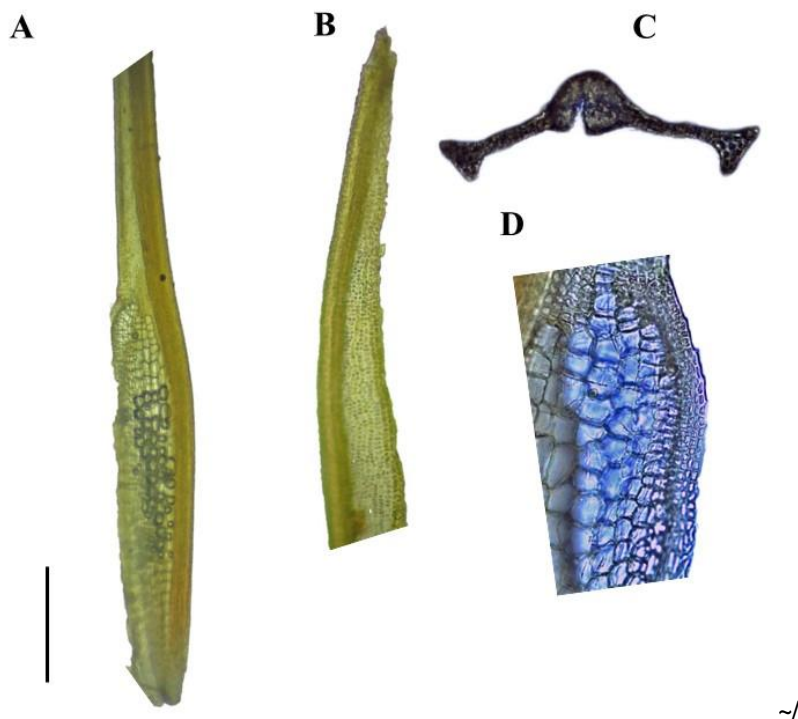
**Material examinado:** Buck, W. R. 2018, AM, (INPA), Crosby, M. P. *s.n.* Brasil (SP)

**Habitat.** Crescendo em tufo, principalmente na rocha, mas também em cipós, troncos de árvores, húmus e solo, de ca. 300 a 2000 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** Endêmica para os neotrópicos.

**5. *Calymperes levyanum*** Bescherelle, Ann, Sci. Nat. Bot. 8, 1: 290. 1896. Tipo. Nicaragua. Levy *s.n* (holótipo, BM? *s.n.*; isótipo NY, PC).



**FIG. 5.** *Calymperes levyanum*. **A.** Base do filídio; **B.** Ápice do filídio; **C.** Corte transversal do ápice do filídio; **D.** Células dos ombros; A= 1 mm.

Gametófitos com 1-1,5cm, verde-escuros, opacos, formando tufo densos, filídios estreitamente lineares ca. 6- 8 mm frequentemente crispados, contorcidos, enrolados quando secos, base diferenciada da lâmina, obovada na base, formando bainha, lamina distal longo-lanceolada, ápice na maioria aguda, margem serrulada nos ombros, margem da lamina multiestratificada, serrada, duas fileiras de dentes; subpercurrente, superfície ventral e dorsal ornamentada, mamilosas, cancelina pequena, células da região distal da cancelina truncadas, agudas ou rombóicas, parte inferior da lâmina superior, pelo menos algumas células transversalmente alongadas, especialmente logo acima de cancellinae;. Filídios geminíferos não diferenciados. Costa lisa. Filídios geminíferos e esporos não observados.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 43); Magill (1981, fig. 44: 10-18); Reese (1961, figs. 7-10).

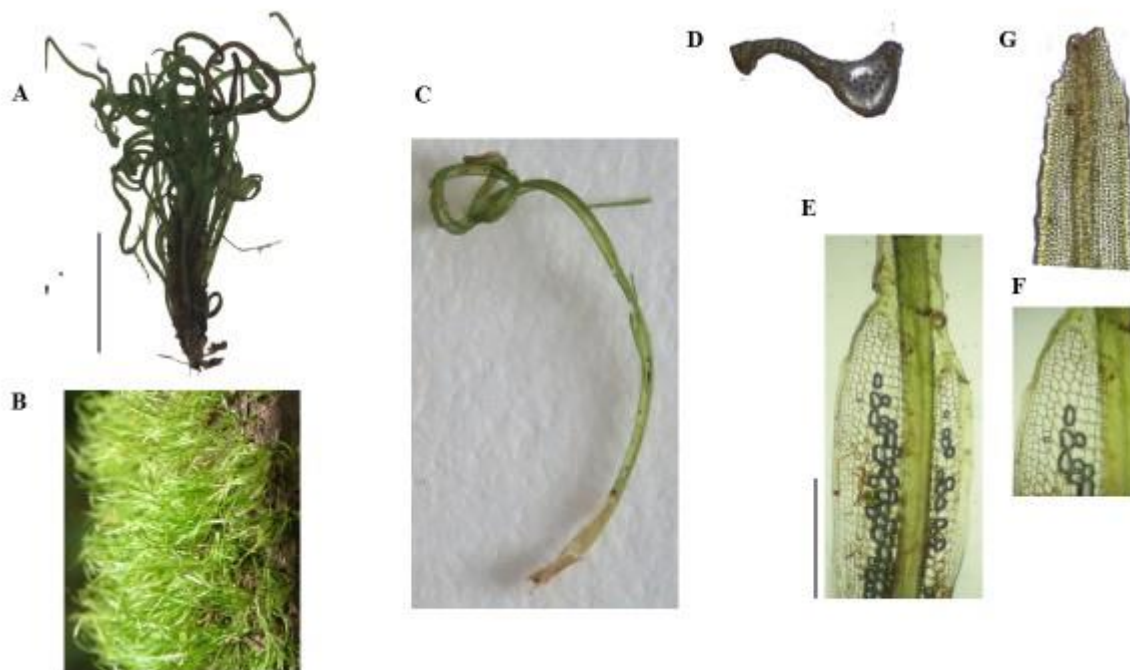
**Material examinado.** Buck, W. R. 2018, AM, (INPA), Crosby, M. P. *s.n.* Brasil (SP)

**Habitat.** Troncos de árvores, troncos; nas florestas ca. 350 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil.

**Distribuição Mundial.** Pantropical.

**6. *Calymperes lonchophyllum*** Schwaegrichen, Spec. Musc. Frond. Suppl. **1**: 333. 1816. Tipo. Guiana, *Richard s.n.* (holótipo, PC; isótipo, G).



**FIG. 6.** *Calymperes lonchophyllum* **A.** Gametófito seco **B.** Hábito úmido; **C.** Filídio; **D.** Corte transversal **E.** Base do Filídio; **F.** Células cancelineas; **G.** Ápice do filídio; **C=** 1 mm.

Gametófitos grandes media 20 mm altura, verde-escuros, cresce em tufos emaranhados e densos. Pouco ramificados, rizoides apenas na parte inferior, caulídio pouco conspícuo; filídios numerosos, fortemente enrolados quando secos, retos quando úmidos, com base elíptica ou estreitamente obovalada, formando uma bainha no meio da lâmina, ápice agudo, costa subpercurrente a percurrente, terminando no ou poucas células abaixo do ápice, margem da lâmina superior engrossadas e, em sua maior parte, duplamente serrada, células da lâmina linear variadas em tamanho e forma (oval, circular ou oblonga), frequentemente transversalmente alongada, lisas, células inferiores de dois tipos: as cancelinas quadradas e retangulares ou arredondadas e as células ao longo da margem estreitamente alongadas(lineares). Propágulos não vistos. Seta 10 mm de altura, capsula 1.5- 2.5 mm de altura, caliptra 3.5- 4.5 mm altura áspera e papilosa acima.



**Ilustração:** Bartram (1949, fig. 37, D- G); Florschütz (1964, fig. 41); Reese (1961, figs. 1 -6); Reese *et al.* (1986, figs. 4- 7); Lisboa (1993 fig. 34).

**Material examinado.** Zartman, C. E 8195, AM, (INPA), Reese, W. D 13371, RO (INPA), Lisbôa, P. L. B 338, MT, (INPA), Pereira, M. R 571; 582, AM, (INPA).

**Habitat.** A maioria das vezes corticícola, ocasionalmente em rochas e troncos em decomposição, floresta, cerca de 600m.

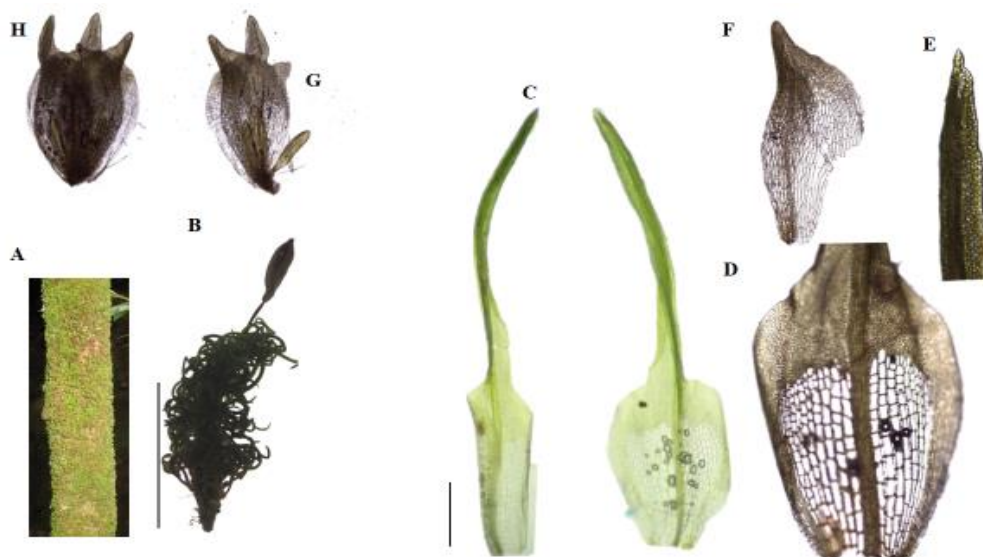
**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** Pantropical.

*Calymperes lonchophyllun* é facilmente identificada por seus filídios muito longos, lineares e crispados quando secos, pode ser confundido com *Calymperes venezuelanum*, mas é fácil diferenciar ao microscópio, pois *C. venezuelanum*, apresenta a lâmina interrompida acima dos ombros.

O epíteto específico refere-se aos longos filídios, uma das principais características da espécie (em Latim, longus = longo, comprido; phyllum = folha).

7. *Calymperes mitrafugax* Florschütz, Mosses of Suriname. 1: 129. 1894. Tipo. Suriname. *Lanjouw & Lindeman* 521 (holótipo, U; isótipo, LF).



**FIG. 7.** *Calymperes mitrafugax* A. habitat; B. Habito; C. Filídeo; 0,5 mm. D. Base do Filídeo; E. Ápice do filídeo; F. Filídeo periquicial; G. H. Periquécio; B= 0,5cm; C= 0,5 mm.

Gametófitos pequenos com aproximadamente 1,5 cm de altura, verdes a verde-amarelados, em turfeiras; rizoides marrom avermelhado; Filídios acuminados com 5 mm de comprimento, involuto e curvo quando seco, ereto-espalhando quando úmido; margens da lâmina superior engrossada e inteira, margens da lâmina inferior dentada ou serrilhada; teniole ausente, mas os ombros dos filídios fortemente bordados por muitas fileiras de células alongadas de paredes grossas; cancellinae irregularmente truncado distalmente; células medianas dos filídios arredondadas para elípticas, na maioria das vezes. Seta 3 mm de comprimento; cápsula 1.5mm de comprimento e caliptra de 3,5 mm de comprimento.

**Ilustração:** Florschiitz (1964, fig. 48).

**Material examinado:** Pereira, M. R 72, AM, (INPA), Pereira, M. R 251, AM, (INPA), Reese, W. R 16289, MT, (INPA).

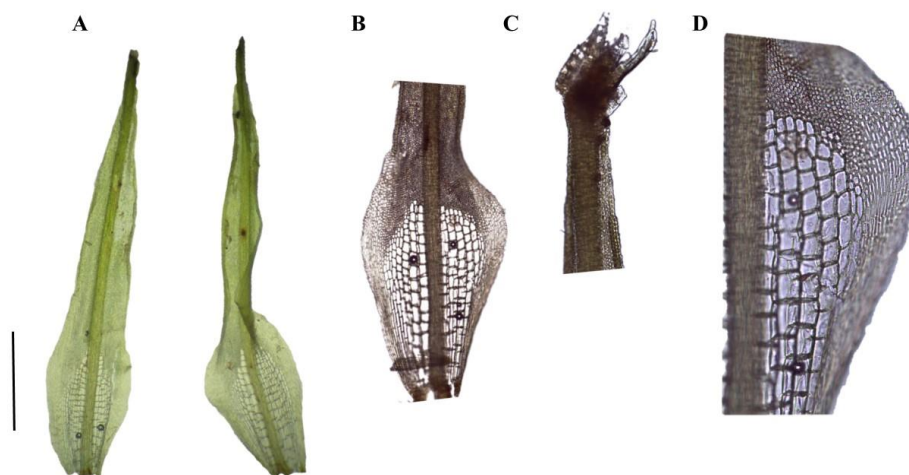
**Habitat.** Em troncos de árvores em florestas de terras baixas.

**Distribuição na Amazônia:** Brasil, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial:** Rara e endêmica do Norte da América do Sul.

*Calymperes mitrafugax*. Rara e bastante semelhante a *C. platyloma*, mas difere entre as duas formas por apresentar células pequenas e finamente papilosas em contraste com as células maiores e fortemente papilosas de *C. platyloma*.

8. *Calymperes nicaraguense* Renauld & Cardot, Bull. Soc. Roy. Belgique. **33 (2)**: 117. 1894. Tipo. Nicaragua. *Richmond s.n.* (holótipo, PC; isótipo, NY).



**FIG. 8.** *Calymperes nicaraguense* **A.** Filídio; **B.** Base do Filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Células do ombro do filídio; **A=** 1 mm.

Gametófitos verdes brilhantes, muitas vezes emaranhadas com rizoide cor de ferrugem, formando almofadas, tufos ou gregário; pode variar de 10 a 20 mm de altura. Filídios subulados, podendo variar de 4-5 mm de comprimento com base ampla e ombros destacados e contorcidos quando seco, cancelina frequentemente conspícua e brilhante quando seca; margens das folhas engrossada, fracamente serrada, na parte superior do filídio e bastante serrilhada nos ombros; teniolae variável estendendo irregularmente a baixo dos ombros. Filídios com gemas não diferem muito dos outros filídios, as gemas são encontradas na parte ventral da costa dos filídios, que pode ser excurrente. Seta 4-5 mm; cápsula de 2 a 2,5 mm de comprimento; opérculo aproximadamente 1 mm de comprimento.

**Ilustração:** Bartram (1949, fig. 37: A-C); Florschütz (1964, fig. 53); Reese (1961, figs. 94-100)

**Material examinado:** Reese, W. D 16427, PA, (INPA), Buck, W. R 16786, AM, (INPA), Yano, O 1457, AM, (INPA).

**Habitat:** casca de árvores, madeira morta, pedras, em florestas com altitude de até 1000m.

**Distribuição na Amazônia:** Brasil, Guiana e Venezuela.

**Distribuição Mundial:** endêmica dos neotrópicos. Sul do México, América Central e Norte da América do Sul.

*Calymperes nicaraguense* tem filídios subulados e involutos com base vistosa, *C. nicaraguense* pode ser facilmente relacionado com *C. guildingii*. a última espécie tem forte teniole composta de sinuosas células com paredes engrossadas, muito distintas nos ombros do folídio. *Calymperes nicaraguense* é aparentemente raro e foram coletadas relativamente poucos espécimes. Difere de *C. erosum*, entre outros, por não apresentar mamilas nas células da face ventral distal do filídio, tanto cancelina quanto sua teniole são variavelmente fracas. Apresenta gema na face ventral do filídio.

O epíteto específico refere-se ao local de coleta do espécime tipo, Nicarágua.

9. *Calymperes othmeri* Herzog, Arch. Soc. Bot. São Paulo 1(2): 60. 1925. Tipo. Venezuela. Othmer 443 (holótipo, JE, n.v.; isótipo, M).

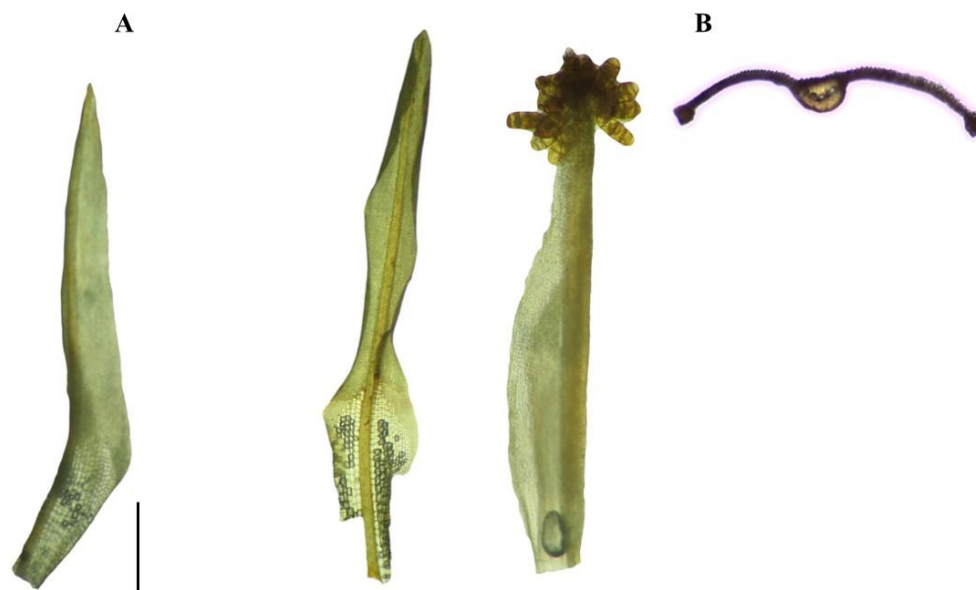


FIG. 9. *Calymperes othmeri* A. Filídio, filídio geminífero B. Corte transversal A= 1 mm.

Gametófitos verdes escuro tamanho médio aproximadamente 3cm de altura, formando tufo rizoides marron claro escassos, Filídios lanceolado a acuminado e obovada na base, podendo variar de 3.5 – 4.5 mm de comprimento, curvados e contorcidos quando seco, tubular e ereto quando úmido, margem serrulada nos ombros, margem da lamina multiestratificada, serrada, uma fileira de dentes teníola irregular cancelina conspícua incolor terminando em ângulos fortes acima dos ombros, incolor, células da região adjacente maiores aquelas da região distal da lâmina, células da região mediana do filídio unipapilosa dorsalmente e mamilosa ventralmente

Filídios com gemas por toda parte da costa excurrente. Esporófito não encontrado.

**Ilustração:** Reese (1990, figs. 1-7)

**Material examinado:** Peralta, D.F 1636, SP, (SP), Janssen, L 84, AP (UNB), Janssen, L., (UNB).

**Habitat:** em rochas ao longo dos rios, em florestas com altitude de até 450m.

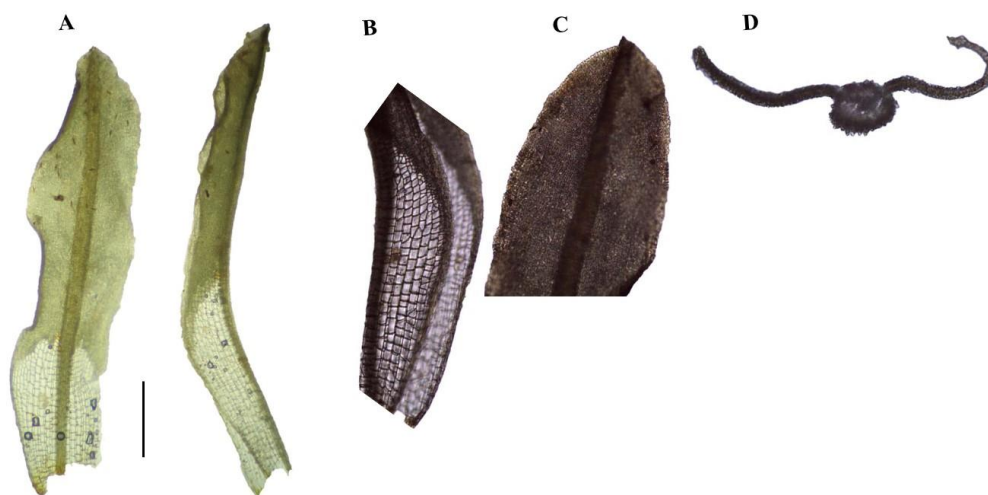
**Distribuição na Amazônia:** Brasil, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial:** endêmica da América do Sul.

*Calymperes othmeri* foi considerado sinônimo de *C. nicaraguense* por Reese (1961) o mesmo Reese reintegrou *C. othmeri* em 1990. Considerando que *C. nicaraguense* difere

de *C. othmeri* pela posição das gemas que em *C. nicaraguense* estão apenas ventralmente no ápice do filídio e em *C. othmeri* as gemas estão por toda parte contornando a costa.

**10. *Calymperes pallidum*** Mitten, Philos. Trans. Royal Soc. London **168**: 388. 1879. Tipo. Rodriguez. *Balfour s.n.* (lectótipo, BM).



**FIG. 10.** *Calymperes pallidum* **A.** Filídio **B.** Corte transversal; **C.** Base do filídio; **D.** Ápice do filídio; **A=** 1 mm.

Gametófitos pálidos verde amareladas com uma coloração rosa na base, aproximadamente 20 mm de altura base dos filídios brilhante e conspícuo quando seco por causa da ampla cancelinea, filídios dobrados e uncinados quando secos variando de 3-4 mm de comprimento lamina superior lanceolada, lamina inferior mais larga, margens da lamina superior engrossadas, nitidamente serrilhada, teniola presente, mas as vezes disfarçado pela forma involuta do filídio, cancelina distinta, costa forte, subpercurrente, em seção transversal com 2-3 camadas de células guia; células da porção distal da lâmina isodiamétricas, irregularmente rombo-quadráticas, superfície ventral ornamentada, mamilosas. Filídios geminíferos não muito distintos com gemas somente na superfície ventral do ápice. Esporófito não encontrado.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 51, as *C. uleanum* Broth.); Magill (1981, fig. 45: 9-16, as *C. rabenhorstii* Hampe & C. Müll.); Reese (1961, figs. 15-21, as *C. uleanum* Broth.); Reese *et al.* (1986, figs. 29-30, as *C. getnmiphyllum* Fleisch.).

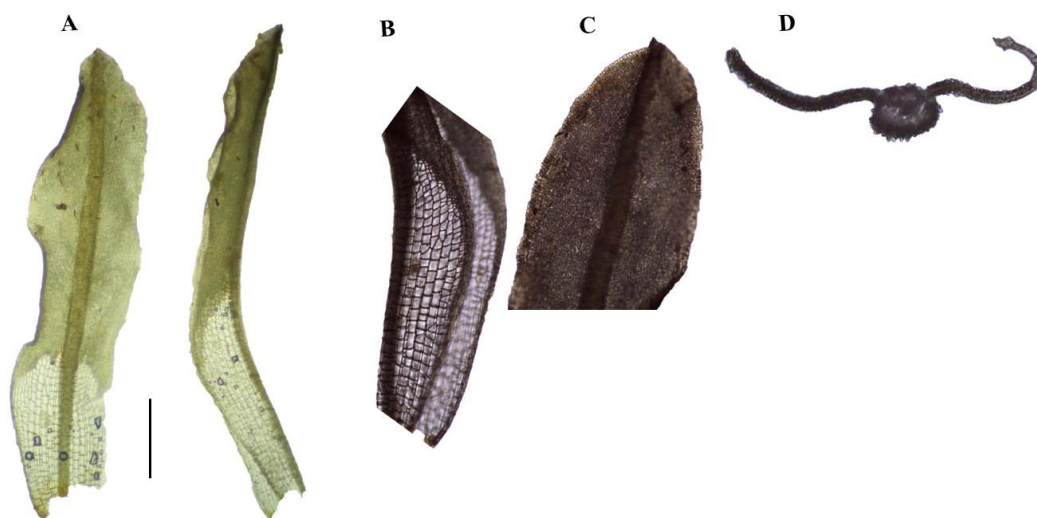
**Material examinado:** Reese, W.D 13169, Acre, (INPA), Reese, W.D 13712, Acre, (INPA)

**Habitat:** troncos de arvores, especialmente em palmeiras florestas de altitude.

**Distribuição na Amazônia:** Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Peru e Suriname.

**Distribuição Mundial:** Pantropical.

**11. *Calymperes palisotii*** Schwaegrichen, Spec. Musc. Frond. Suppl. **1(2):** 334. 1816. Tipo. *Palisot s.n.* (lectótipo selecionado por Edwards, 1980, S).



**FIG. 11.** *Calymperes palisotii* **A.** Filídio, filídio geminífero **B.** Base filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Hábito; **A=** 1 mm.

Gametófitos pequenos podendo chegar a no máximo 10 mm, formando tufos densos verde-escuros filídios dimórficos involutos e contorcidos quando secos a maioria com 2-3 mm de comprimento, oblongo lanceolado base igual ou pouco mais larga que a lâmina superior, margem serrulada nos ombros, margem da lamina multiestratificada, inteira, uma fileira de dentes; costa forte, subpercurrente, cancelina distinta, incolor, células da região adjacente maiores aquelas da região distal da lâmina, alongadas, células da região distal da cancelina truncadas, agudas ou rômbricas, com uma fileiras de células hialinas e lineares (teniola), gemas em tufos semelhantes a escova de cabelo na superfície ventral.

Esporófito com seta 3-4 mm de comprimento; cápsula a 1,5-2 mm longo; operculum ca. 0,5 mm de comprimento, calyptra 3-4 mm de comprimento.

**Ilustração:** Bartram (1949, fig. 36, F-H); Crum & Anderson (1981, fig. 115, A-G); Florschiitz (1964, fig. 49); Reese (1961, figs. 35-43), Pereira, M. R., 577, AM, (INPA), Pereira, M. R., 584, AM, (INPA).

**Material examinado.** Griffin III. D 825 AM (INPA), Buck, W.R. 2247, AM, (INPA), Reese, W.D 12711 RO (INPA), Pereira, M. R. 577, AM, (INPA), Pereira, M. R 585, AM, (INPA).

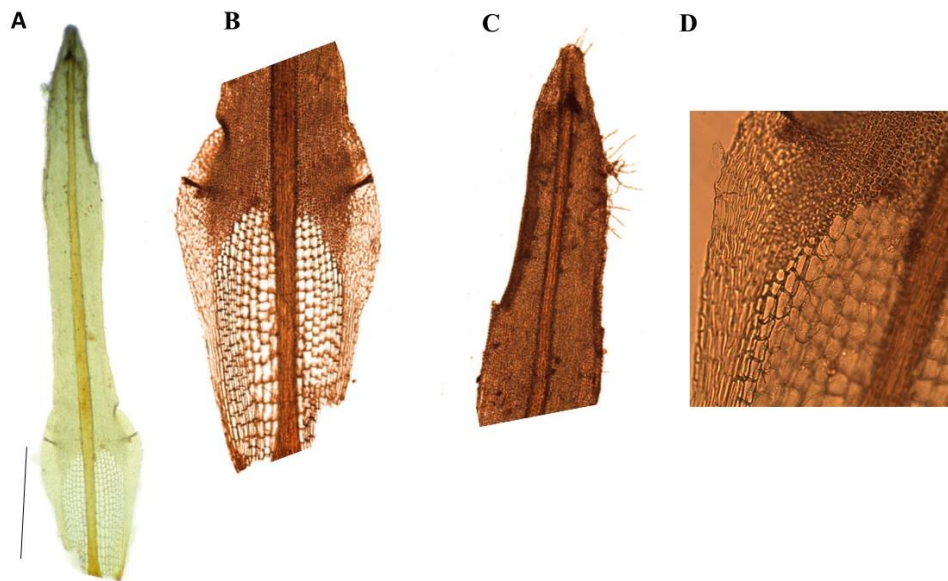
**Habitat.** Troncos de arvores, madeira morta, especialmente em áreas urbanas.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** U.S.A (Flórida), nos neotrópicos, África tropical e Ásia ocidental.



12. *Calymperes platyloma* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 128. 1869. Tipo. Guiana. *Appum* 819 (holótipo, NY; isótipo, BM).



**FIG. 12.** *Calymperes platyloma* **A.** Filídio; **B.** Base do Filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Células do ombro do filídio; **A=** 1 mm.

Gametófitos pequenos, verde-amareladas, gregárias; rizoide marrom claro; caulídio 6 mm de altura. Filídios lanceoladas a acuminados, 3, 5-5 mm de altura, crispados, contorcidos, enrolados quando secos, base pouco diferenciada da lâmina, ereto e canelado quando úmido, margens da lâmina superior espessada, uma camada de células guia em seção transversal, uniformemente serrulada projetando ângulos na célula, margens de lâmina inferior forte e irregularmente serrulada; fileira de células intramarginais (teníola) ausente. Filídios geminíferos diferenciados com ápice bastante apiculado. Esporófito não observado.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 47); Reese (1961, figs. 44 -61).

**Material examinado.** Fife, A. J., 4282 AM, (INPA), Griffin III, D 898, AM, (INPA).

**Habitat.** A maioria das vezes corticícola, floresta Ciliar ou Galeria, Floresta de Terra Firme.

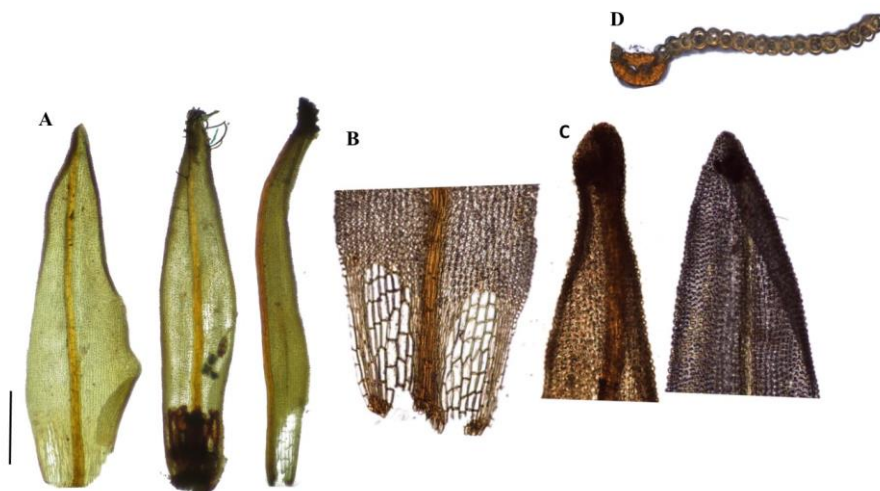
**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana Francesa e Suriname.

**Distribuição Mundial.** Endêmica do norte da América do Sul.

*Calymperes platyloma* é bastante rara, conhecida por poucos espécimes coletados. As Margens irregulares nos ombros dos filídios e o que distingue de *Calymperes smithii* e *C. mitrafitgax*.

*Calymperes platyloma* é bastante rara, pois é conhecida por poucos espécimes, a maioria delas coletadas há bastante tempo, não foi encontrada durante nossas excursões. Sua forma sem distinção dos ombros e filídios com margens irregulares são o que distingue de *C. smithii* e *C. mitrafugax* que são um pouco semelhantes.

**13.** *Calymperes rubiginosum* (Mitten) Reese, Bryologist 78: 92. 1975. Tipo. Venezuela Maypures.ad. Arb., Spruce s.n. (lectótipo, NY; Isolectótipo, BM). (*Syrrhopodon rubiginosum*).



**FIG. 13.** *Calymperes rubiginosum* **A.** Filídio, filídio geminífero; **B.** Base do Filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Corte transversal; **A=** 2 mm.

Gametófitos pequenos, verde-amarelados gregárias, rizoide marrom claro, caulídeo ca. 5,5-6,5 mm de altura, filídios lanceoladas a acuminados, 3,0-3,5 mm de altura, filídios contorcidos, crispados, enrolados quando secos, ereto quando úmido, base pouco diferenciada da lâmina, obovada na base, formando bainha, lamina distal acuminada, ápice na maioria acuminado, margem serrulada nos ombros, margem da lamina multiestratificada, serrada, uma fileira de dentes; costa forte, subpercurrente, superfície ventral e dorsal ornamentada, mamilosas, cancelina pequena, incolores. Filídios geminíferos ligeiramente modificados, gemas no ápice da parte ventral da costa, esporos, não observados.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 47); Reese (1961, figs. 44-51).

**Material examinado.** Griffin III, D 357, AM, (INPA), Fife, A. J 4282, AM, (INPA), Buck, W. R 1753, AM, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana, Guiana Francesa e Suriname.

**Distribuição Mundial.** Endêmica do norte da América do Sul.

**14. *Calymperes smithii*** Bartram, Bull. Torrey Bot. Club **66**: 223. 1939. Tipo. Brasil-Guiana. *Smith* 2985 (holótipo, NY; Isótipos, BM, FH, U).



**FIG. 14.** *Calymperes smithii* **A.** Filídio, filídio geminífero; **B.** Corte transversal; **A=** 1 mm.

Gametófitos verde-oliva ca. 1 cm de altura, rizoide marrom-avermelhados, filídios lanceoladas a acuminados, 3,0-3,5 mm de altura, filídios contorcidos, crispados, enrolados quando secos, dimórficos, vegetativo, filídios oblongo-elíptico de base mais ampla, filídios geminíferos reduzidos a estreitas asas ao longo da costa base diferenciada da lâmina, obovada na base, formando bainha, lamina distal acuminada, ápice na maioria acuminada, margem serrulada nos ombros, margem da lamina multiestratificada, serrada, uma fileira de dentes; costa forte, subpercurrente, superfície ventral ornamentada, mamilosas, cancelina grande, incolor, células da região adjacente maiores aquelas da região distal da lâmina, alongadas, células da região distal da cancelina truncadas, agudas ou rômbricas, com uma fileira de células hialinas e lineares (teniola). Gemas em receptáculos distintos no ápice parte ventral da superfície da costa. Esporófitos desconhecidos.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 45); Reese (1961, figs. 68-74).

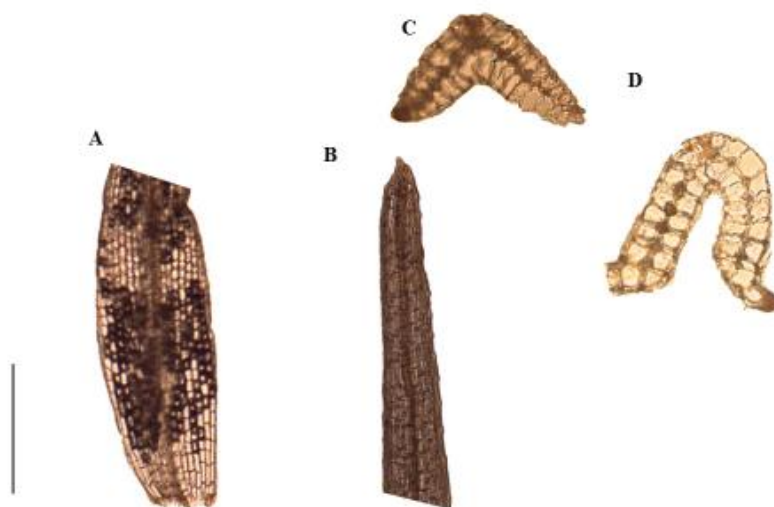
**Material examinado.** Buck, W. R., 18931, Guiana, (NY), Buck, W. R., 18957, Guiana, (NY).

**Habitat.** Em troncos e cipós, 500-700 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana, Guiana Francesa e Suriname.

**Distribuição Mundial.** Rara e endêmica do norte da América do Sul.

**15. *Leucophanes molleri*** C. Mueller, Flora **69**: 285. 1986. Tipo. África. Moller *s.n.* (lectótipo, H-BR; isótipo, PC-Card., S).



**FIG. 15.** *Leucophanes molleri* **A.** Base do filídio; **B.** Ápice do filídio; **C.** Corte transversal ápice; **D.** Corte transversal base; **A=1 mm.**

Gametófitos delicados ca. 2–2,5 cm de altura verde-esbranquiçadas ou verde-amareladas, Filídios eretos e distalmente retorcidos quando secos, ereto-expandidos quando úmidos, lanceolados a linear-lanceolados, 2,5-8,0 mm, ápice amplamente agudo a rômbo; margens planas a claramente recurvadas, serruladas no ápice, bordadas por células lineares, dispostas em 2-3 fileiras; costa, subpercurrente a percurrente, em seção transversal formada por um cilindro de estereídios na porção mediana, uma camada de leucocistos acima e abaixo da camada triangular de clorocistos, margem multiestratificada, composta por células pequenas e de paredes espessadas; células medianas retangulares, células basais curto-retangulares a quadráticas, hialinas, células da inserção douradas. Gemas frequentes no ápice dos filídios, com vários formatos, fusiformes, clavadas, elípticas, ramificadas ou não, esporófitos desconhecidos.

**Ilustração:** Florschütz (1964, fig. 32); Salazar (1993, fig. 1).

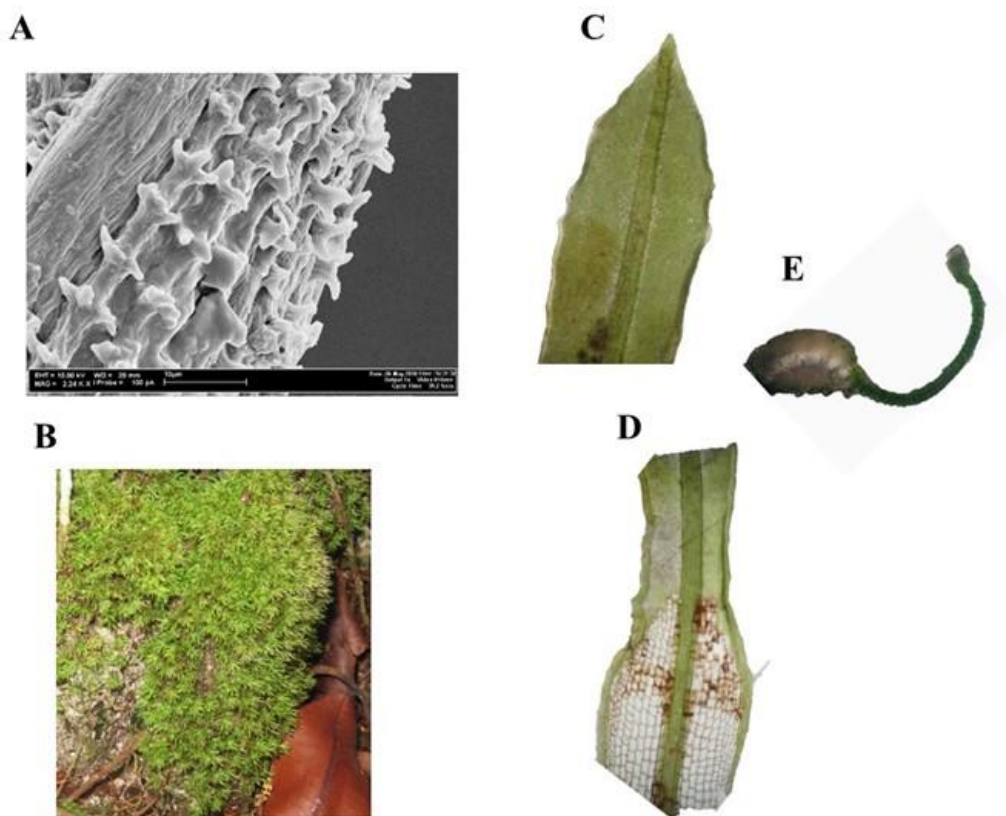
**Material examinado.** Lisboa, P. L. B., 1046, AM, (INPA), Yano, O., 1900, AM, (INPA), Buck, W. R., 3055, AM, (INPA), Buck, W. R., 3186, AM, (INPA).

**Habitat.** Palmeiras, árvores e também em samambaias, florestas 800m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil. Guiana e Suriname.

**Distribuição Mundial.** Pantropical.

**16. *Syrrhopodon annotinus*** Reese & Griffin, Bryologist 79:518. 1976[1977]. Tipo. Brazil. Amazonas: Rio Lages, km 130 along Manaus-Caracarai road, Griffin, III *et al.* 723 (holótipo, INPA; isótipo, FLAS, LAF, NY).



**FIG. 16.** *Syrrhopodon annotinus* **A.**; Células da região mediana da lâmina superior em MEV; **B.** Habitat; **C.** Ápice do filídio; **D.** Base do filídio; **E.** Corte transversal.

Plantas pequenas e brilhantes; rizoides púrpuros; caulídio ca. 1 cm de altura. Filídios crispados quando secos, 2-3 mm de comprimento bainha oblonga; lâmina longo-lingulada, lanceolada; ápice agudo; margens da base vaginante inteira mais larga lâmina superior; margens da lâmina superior inteira cercada por células hialinas alongadas; margens da lâmina inferior inteira para ciliada nos ombros; células medianas de folhas isodiamétricas, lisas a papilosas dorsalmente e ventralmente. Filídios geminíferos pouco diferenciados e gemas não muito frequentes, na superfície ventral do

ápice dos filídios. Sporófitos quase imerso; seta 2-2,5 mm de comprimento; cápsula 1, 1,2 mm de comprimento; sem peristômio. Caliptra mitrada-campanulada.

**Ilustração:** Reese and Griffin (1976, figs. 1-10); Reese (1981, figs. 16-19).

**Material examinado.** Griffin III, D 723, (Holótipo), AM, (INPA), Griffin III, D 408, (Parátipo), AM, (INPA), Pereira, M. R 29; 122;124; 671; 676, AM, (INPA).

**Habitat.** Principalmente em rochas e solos, raramente em madeira morta, áreas ripárias em baixas altitudes

**Distribuição na Amazônia.** Brasil e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** Endêmica para Amazônia.

**17. *Syrrhopodon circinatus*** (Bridel) Mitten, J. Linn. Soc., **12**: 122. 1869. Tipo Costa Rica, Isla cocos



**FIG. 17.** *Syrrhopodon circinatus* **A.** Filídio **B.** Base do Filídio; **C.** Ápice do filídio; **A=** 1 mm.

Gametófitos opaco verde-acastanhado ca. 4,5- 6 cm de altura com base dos filídios brilhantes, em tufos; rizoides castanho, filídios dimórficos, vegetativas involutos e contorcidos quando seco, 5-6,5 mm de comprimento acuminado para ligular-lanceolado, ápice estreitamente agudo; margens engrossadas, engrossadas, dentados com dentes pareados ou triplos; base dos filídios marrom-dourado, brilhante, gradualmente estreitando-se para lâmina superior, margens inteiras ou um pouco dentadas; cancelina corroída e geralmente ausente totalmente ou em parte em folhas mais velhas, folhas gemíniferas raras, estreitas, rígidas e eretas, às vezes reduzida quase à costa, com gemas escassas e esbranquiçadas na superfície ventral do ápice.

**Ilustração:** Bartram (1949, fig. 35: A-C, as *S. bernoullii*); Reese (1977, figs. 21-24).

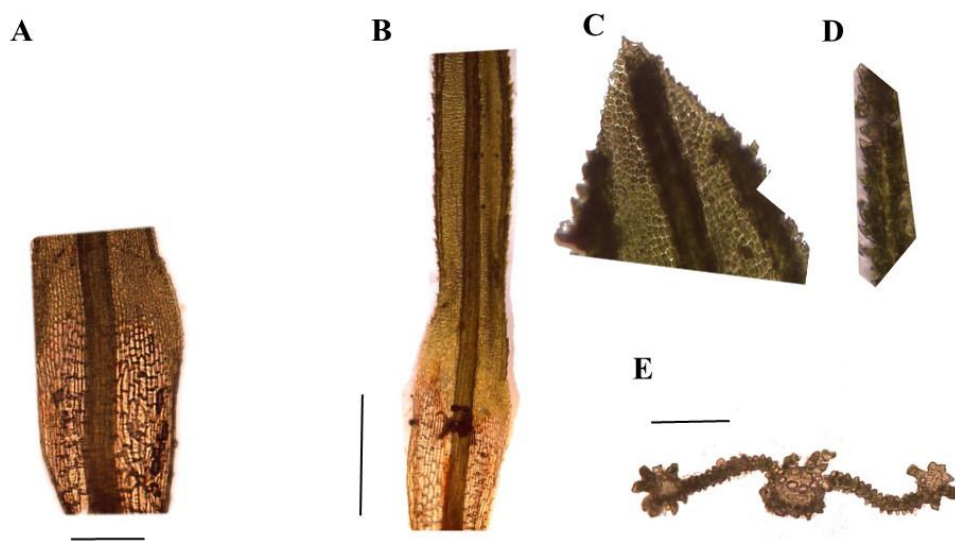
**Material examinado.** Yano, O 1699, AM, (SP), Reese, W. D 16758, PA, (INPA), Reese, W. D 16756, PA, (INPA), Leras, E. P 19647, AM (INPA), Zartman, C. E 1202, AM (UNB).

**Habitat.** Em troncos de árvore e troncos nas florestas, 2000 m; mais frequente em altitudes mais elevadas.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia, Peru e Venezuela.

**Distribuição Mundial.** Endêmica dos neotrópicos.

**18. *Syrrhopodon cryptocarpos*** Dozy & Molk. Prodr. Fl. Bryol. Suriname. 14. 1854.  
 Tipo. Suriname, *Van Beek Vollenhoven s.n* (L, NY, U).



**FIG. 18.** *Syrrhopodon cryptocarpos* **A.** Base do filídio; **B.** Filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Margem superior da lâmina; **E** Corte transversal. **A= 0,5**  $\mu$ m. **B= 114,1** mm. **E= 0,115** mm.

Gametófitos pequenos caule com 2,5 cm, verde-claros acima, marrom-avermelhados abaixo, radículas marrons-avermelhadas (púrpuras). Crescendo em tufos densos caulídios ramificados; filídios involutos mais ou menos crispados quando secos, quando úmidos ereto com 2,5 mm de comprimento na maioria das vezes; margens planas ou engrossadas, base levemente mais larga, lâmina superior ligulada a elíptica ou oblanceolada, ápice obtuso, mucronado ou agudo, margens espessadas a partir das cancelineas até pouco abaixo do ápice, forte e irregularmente dentado-serrado dentes em três ou mais fileiras, serradas ao longo da base, costa forte, subpercorrente, percurrente, formando o mucro, papilo-dentada, dorsal e ventralmente, das cancelinas até o ápice, dentes em filas, células superiores apresentam forma variada desde irregularmente hexagonais, retangulares, quadráticas, e/ou esféricas ovaladas, pouco mamilosa dorsalmente e muito mamilosa a mamilo-papilosa ventralmente na porção ventral, células inferiores de dois tipos: as cancelineas, persistentes, hialinas, não agudamente separadas das outras células, dispostas em 4-6 fileiras, quadráticas e retangulares paredes acastanhadas mais ou menos erodidas e por vezes com espessamentos anulares; células na margem mais estreita e alongadas. Gemas não frequentes, mas quando



presentes formam tufos densos na parte ventral do filídio ao longo da costa, ocasionalmente próximo ao ápice; fildios propagulíferos não apresentam dimorfismo significativo, dioicas, filídios periqueciais maiores, com base alargada, Gemas não frequentes, mas quando presentes formam tufos densos na parte ventral do filídio ao longo da costa, ocasionalmente próximo ao ápice, os fildios propagulíferos não apresentam dimorfismo significativo, esporófito imerso, com seta curta 0,7 mm compr. Cápsula urceolada, perístoma presente sempre em cápsulas jovens e efêmero nas maduras, dentes curtos, irregulares, opérculo rostrado, caliptra campanulada.

**Ilustração.** Crum (1956, Figs. 1-6, *S. alatomarginatus* Crum); Florschütz (1964, Fig. 61); Reese (1977, Figs. 44-46); Reese (1993 Fig.50).

**Material examinado.** Pereira, M. R 1, AM, (INPA), Duck, W. R 2248, AM, (INPA), Pereira, M. R., 65 AM, (INPA), Reese, W. D 12743, Bolívia, (INPA), Pereira, M. R 670, AM, (INPA).

**Habitat.** Em troncos de arvores, Troncos podres (humos), ninhos de cupins em florestas úmidas. Em floresta de terra firme, ocorre em altitudes de até 2.000 m.

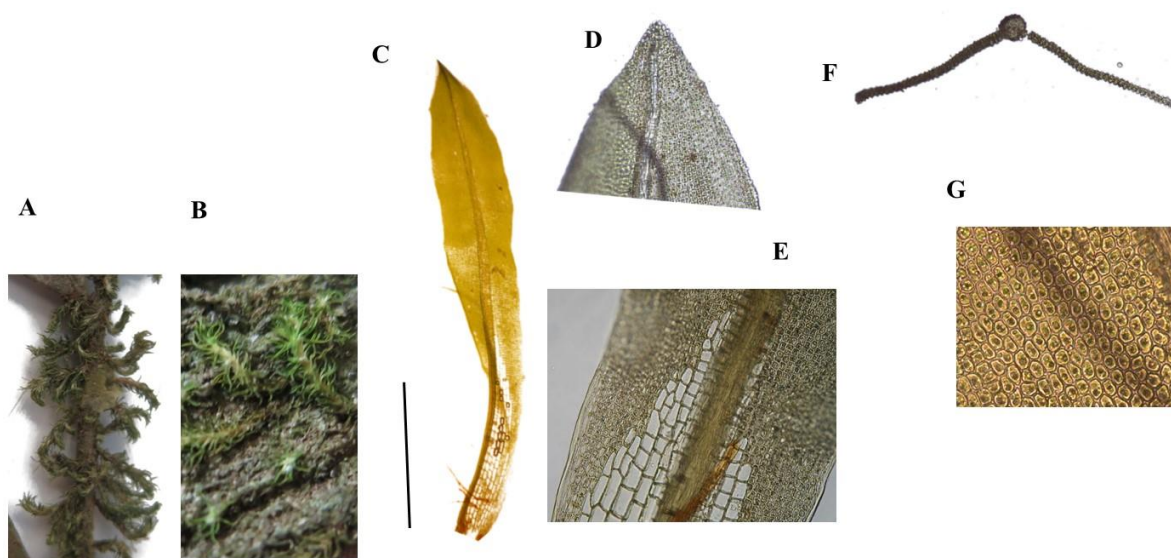
**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil Colômbia, Guiana, Equador, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** América Central, Oriental e Norte da América do Sul e centro Oeste da África. Tropical.

*Syrrhopodon cryptocarpos* é facilmente identificado pelas margens dos filídios com três ou mais fileiras de dentes, bases coloridas, cancelineas persistentes com peculiares espessamentos transversais, células papilosas e esporófitos imersos. Diferente de *S. xanthophyllus*, espécie mais próxima, pela cancelinea persistentes e presença de perístoma.

O epíteto específico refere-se aos esporófitos imersos nos filídios (escondidos) (em Grego, Kryptos = escondidos; Karpos = fruto).

**19. *Syrrhopodon cymbifolius*** C. Müller, Hedwigia **39**: 262 1900. Tipo. Brasil. Goiás, Corumba, *Ule 1571* (Lectotipo designado, NY).



**FIG. 18.** *Syrrhopodon cymbifolius* **A, B.** Hábito; **C.** Filídio; **D.** Ápice do filídio; **E.** Base do Filídio; **F.** Corte transversal; **G.** Células superiores da lâmina; **C=** 1 mm.

Gametófitos pequenos, gregários 3-4(-5) mm de altura; rizoides roxo-marrom claro. Filídios densamente agrupados, crispados quando secos, bainha pouco diferenciada; lâmina longo-lingulada, lanceolada; ápice agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina serrulada 2-3,5 mm de altura. Raramente dimórficos curtos, alargados. Bordas de células hialinas na região dos ombros, por vezes intramarginais (teniole). Cancelina grande, terminando distalmente em ângulos agudos. Gemas não observadas. Esporófito muito pequeno, seta 1.5-2.2 mm de altura, cápsula 1-1,3 mm altura.

**Ilustração.** Reese (1981, figs. 1-7); Reese (1993 fig. 30).

**Material examinado.** Reese, W. D., 16700, PA, (INPA), Pereira, M. R., 680, AM, (INPA).

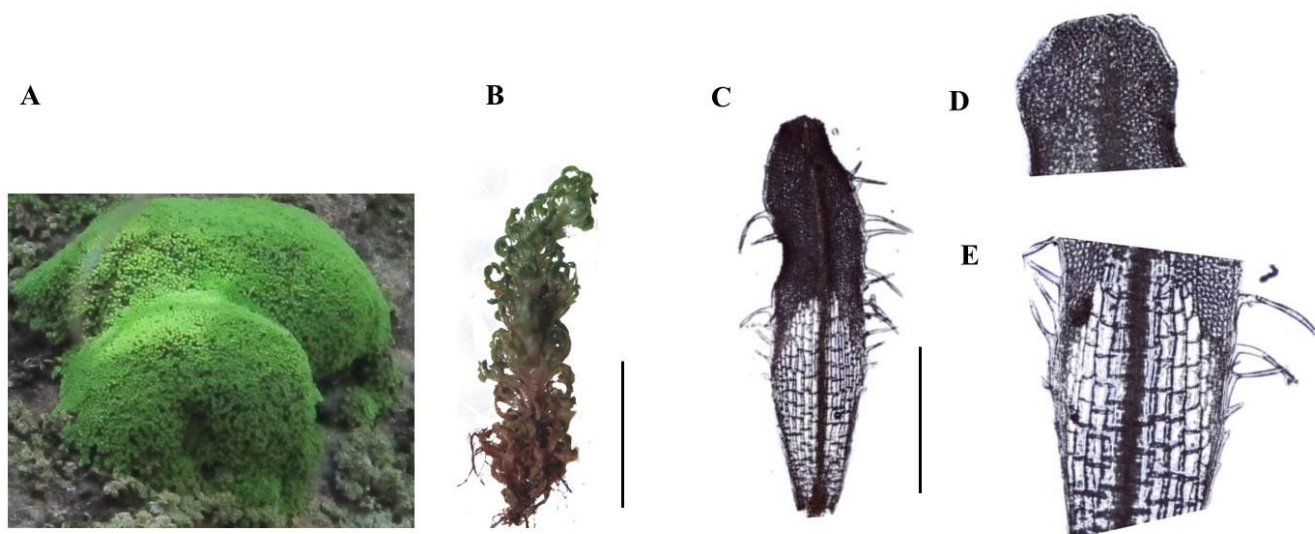
**Habitat.** Epífita, epífila em Floresta de Terra Firme, Floresta Ombrófila Mista.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil (Amazonas e Pará).

**Distribuição Mundial.** Endêmica da América do Sul (Brasil e Colômbia).

*Syrrhopodon cymbifolius* se difere por seu tamanho muito pequeno, hábito epífilo, por apresentar monoicnia em contraste com a dioicnia predominante em *Syrrhopodon* bastante similar à *S. parasiticus*, mas se difere por ser menor.

**20. *Syrrhopodon fimbriatus*** Mitten, J. Linn. Soc., Bot. **12**: 122. 1869. Tipo. Brasil. Panuré, flumi Vaupés, *Spruce* (NY).



**FIG. 20.** *Syrrhopodon fimbriatus* **A.** Hábito; **B.** Gametófito; **C.** Filídio; **D.** Ápice; **E.** Base do filídio. **B=** 2 mm. **C=** 500  $\mu$ m.

Gametófitos muito pequenos 5 –10 mm, verde claro- amarelados, caulídio não ramificado, rizoides roxos. Filídios crispados quando secos, bainha pouco diferenciada; lâmina lingulada; ápice retuso as vezes agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina com cílios; costa em seção transversal células-guias numa fileira, margem de células lineares presentes ou ausentes; lâmina em seção transversal uniestratificada próximo a margem; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, lisas, mamilosas dorsal e ventralmente, cancelina grande. Filídios geminíferos não observados. Seta 9 mm de comprimento; Cápsula 1 mm de comprimento; peristoma de dentes imperfeitos, sem corte, ca. 70  $\mu$ m de altura; Operculum 0,75 mm de comprimento. Calyptra 1,75 mm de comprimento.

**Ilustração.** Reese (1978, figs. 53- 55).

**Material examinado.** Buck, W. R 2625, AM, (INPA), Pereira, M. R 133, 301, AM, (INPA).

**Habitat.** Nas árvores (corticícola), raramente troncos caídos e arenito, principalmente em baixas elevações de até 1000 m.

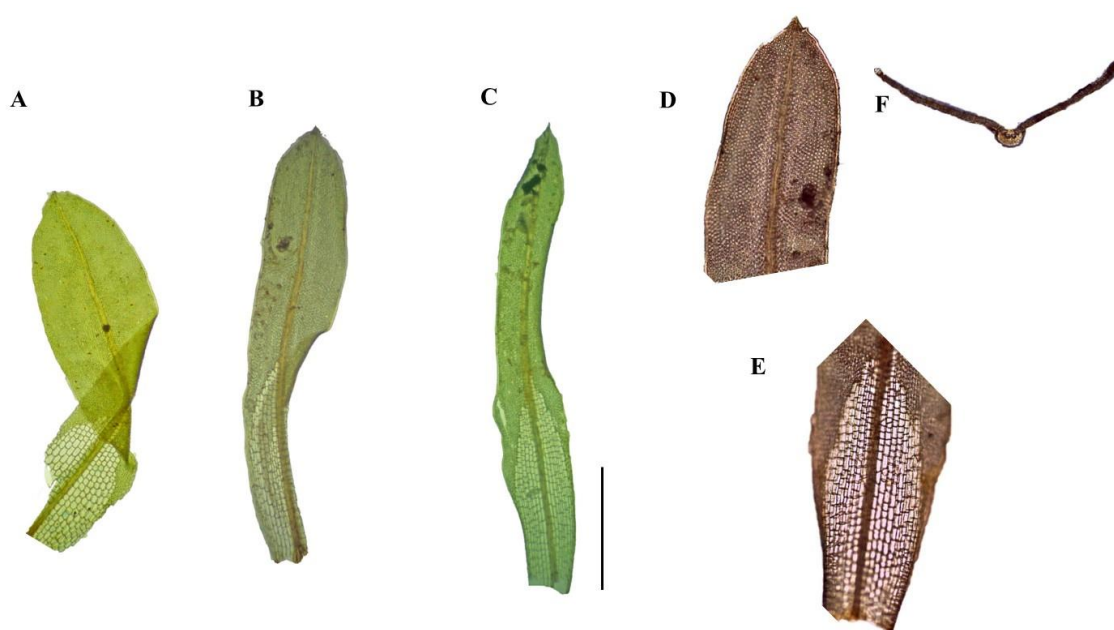
**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia, Peru e Venezuela

**Distribuição em Escala Mundial.** Brasil, Colômbia, Peru e Venezuela.

*Syrrhopodon fimbriatus* é um musgo pequeno e bonito, fácil de ser identificado, pode ser reconhecido por sua característica de hábito pequeno, ligulado, geralmente filídios ciliados. Os espécimes que ocasionalmente os filídios não têm cílios ainda são fáceis de se reconhecer pela aparência e forma da folha.

O epíteto específico *fimbriatus* vem da palavra latina “franjas” baseado na aparência exclusiva dos filídios, quase totalmente bordado por cílios.

**21. *Syrrhopodon flexifolius*** Mitten, J. Linn. Soc. Bot. 12: 118.1869. Tipo. Brasil: São Gabriel, *Spruce s.n.* (lectótipo, NY). Panuré, *Spruce 11* (sintipo, NY).



**FIG. 21.** *Syrrhopodon flexifolius* A. Filídio; B. Filídio; C. Filídio D; Ápice do filídio E. Base do filídio C. Corte transversal C= 0,25 mm.

Gametófitos pequenas 2 cm verde-claros a amarelados, rizoide marrom avermelhados. Filídios dimórficos, crispados quando secos, bainha pouco diferenciada; lâmina lingulada, ápice agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina inteira; costa em seção transversal células-guias numa fileira, margem de células lineares presentes ou ausentes; lâmina em seção transversal uniestratificada próximo a margem; células da lâmina isodiamétricas, rombo-quadráticas, lisas, mamilosas dorsal e ventralmente, cancelina grande. Filídios geminíferos não observados. Esporófito não observado.

**Ilustração.** Reese (1981, figs. 8- 5).

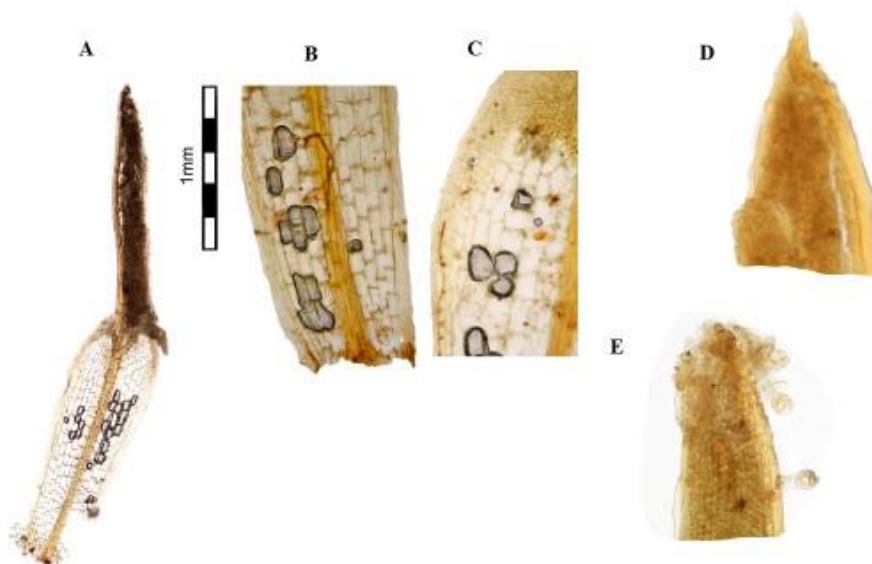
**Material examinado.** Buck, WR 2442, 2386, 2386 (INPA); Zartman, C. E., 7550, AM, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores, raízes, troncos, solo, em floresta úmida a mésica, a aproximadamente 2100 m acima do nível do mar.

**Distribuição na Amazônia.** Venezuela e Brasil.

**Distribuição em Escala Mundial.** Neotropical.

**22. *Syrrhopodon gaudichaudii*** Montagne, Ann. Sci. Nat. Bot. 2, 2: 36. 1834. Tipo Brasil. *Gaudichaud s.n.* (isótipo BM, G, L, NY).



**FIG. 22.** *Syrrhopodon gaudichaudii* **A.** Filídio seco; **B, C.** Base do Filídio; **D.** Ápice do filídio; **E.** Ápice do filídio com gemas. **A=** 1 mm.

Gametófitos pequenos ca. 1,5-2 cm de altura, verde-escuro. Filídios com base inferior da lamina claras e conspícuas, rizoides avermelhados, filídios 2,5- 3 mm de comprimento, crispados, contorcidos podendo ser helicoidais quando secos, bainha oblonga; lâmina lingulada; ápice agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina inteira; lâmina em seção transversal multiestratificada próximo a margem; unipapilosas, mamilosas dorsal e ventralmente, cancelina grande. Filídios geminíferos pouco diferenciados com gemas na parte ventral no ápice dos filídios. Esporófito não observado.

**Ilustração.** Crum and Anderson (1981, fig. 112); Florschütz (1964, fig. 59).

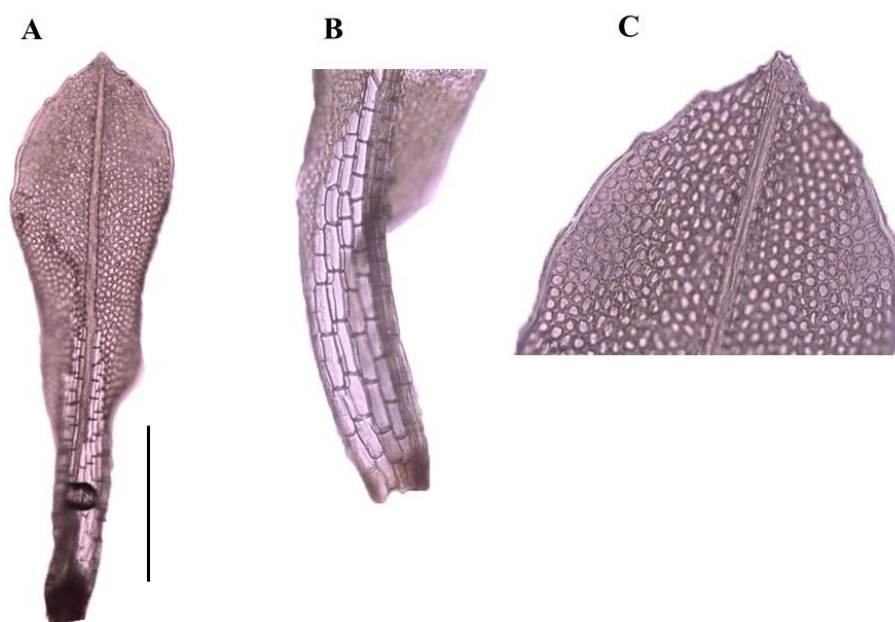
**Material examinado.** Lisboa, R. C. L., 175 AM, (INPA), Pereira, M. R 645, AM, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores, troncos podres, às vezes em húmus, solo ou rocha, ca. 2500 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Pantropical.

**23. *Syrrhopodon graminicola*** Williams, Bull. Torrey Bot. Club 47: 379. 1920. Tipo. Jamaica. Woodstock, near Beaufort, *E. G. Britton 579* (NY).



**FIG. 22.** *Syrrhopodon graminicola* **A.** Filídio seco; **B, C.** Base do filídio; **D.** Ápice do filídio. **A=** 1,5 mm.

Gametofitos médios ca. 0,5-1 cm de altura, frequentemente isolados podendo ser gregários, rizoides escassos marron-avermelhados. Filídios vegetativos dimorficos acuminado a linear ou amplamente linear acima base, base pouco mais ampla, 1,5-3,5 mm comprimento; crispados quando secos, bainha oblonga; lâmina lanceolada; ápice agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina dentado na parte superior porção, margens da lâmina inferior inteira; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, pluripapilosas, mamilosas dorsal e ventralmente, cancelina grande. Filídios gemminíferos não diferenciados, gemas restritas a porção ventral da costa.

**Ilustração.** Florschütz (1964, fig. 58 i-j), Reese (1978, figs. 32-34).

**Material examinado.** Vanderpoorten, A 182.2, AM, (LG), Zartman, C. E 7894, AM, (INPA); Sierra, A. M 2834, AM, (INPA).

**Habitat.** Troncos e galhos de árvores, ca. 500 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** América tropical.

**24. *Syrrhopodon helicophyllus*** Mitten, J. Linn. Soc., Bot. **12**: 119. 1869. Tipo Brasil Rio Negro, *Spruce* 8 (lectótipo, designado por Reese 1993; NY; isolectótipos BM, BR). Panuré, *Spruce s.n.* (sintipo, NY).



**FIG. 24.** *Syrrhopodon helicophyllus* **A, B.** Hábito; **C.** Filídio seco; **D.** Filídio úmido; **E.** Células superiores da lâmina; **F.** Base do filídio. **A=** 2 mm. **B, C=** 1 mm. **G =** 200  $\mu$ m.

Gametófitos facilmente reconhecidos por se apresentarem emaranhados formando tufos; rizoides vermelho escuro; caulídios não ramificados com cerca de 3 cm de altura, frequentemente rastejantes, às vezes emaranhados com rizoides, filídios lineares e afilados 3-4 mm de altura, apresentam forma helicoidal quando secos, alongados quando úmidos, com células amplas de coloração verde médio a escuro, margens inteiras ao redor, com faixa espessa de células hialinas alongadas; Cancelinas persistente, muito distinta; Células da porção mediana do filídio com paredes espessas, porosa, pelúcida, quadradas a retangulares 12 x 36  $\mu$ m lisas dorsalmente, ligeiramente abovuladas ventralmente; gemas filamentosas, dorsal e ventral ao longo da costa. Seta avermelhada, 4 mm de comprimento; cápsula com 1,5 mm de comprimento, calíptro 2-2,2 mm de comprimento.

**Ilustração.** Reese (1978, figs. 65-66).

**Material examinado.** Buck, W. R., 1758, AM, (INPA), Pereira, M. R., 128; 305; 306; 669 AM, (INPA).

**Habitat.** Em troncos de árvore vivas e mortas. Floresta Amazônica; Altitude: 325-950 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Norte da América do Sul.

*Syrrhopodon helicophyllus* é fácil de distinguir por suas células, lisas e porosas e seus filídios frequentemente helicoidalmente enroladas. Suas gemas são quase idênticas às de *S. parasiticus* e *S. flexifolius*, mas estão dispostas de forma diferente (podendo ser dorsal ou ventral) nas superfícies da folha.

O epíteto específico refere-se ao formato helicoidal do filídio.



**25. *Syrrhopodon hornschuchii*** Martius, Fl. brasiliensis 1(2): 6. 1840. Tipo. Brasil. *Martius s.n.* (holótipo M; isótipo, BM, H-BR).



**FIG. 25.** *Syrrhopodon hornschuchii* **A.** Hábito; **B.** Filídios; **C.** Corte transversal; **D.** Ápice do filídio; **E.** Base do filídio. **A=** 1,5 cm. **E=** 1 mm.

Gametófitos grandes verde-escuro opacos, rizoide vermelho-escuro, caulídio ca. 1,5- 3 cm, filídios dimórficos 4,5- 6 mm, crispados quando secos, bainha oblonga; lâmina lanceolada; ápice agudo; margens da base vaginante serrulada; lâmina serreada, margem de células lineares ausentes; lâmina em seção transversal multiestratificada próximo a margem; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, lisas, mamilosas ventralmente, cancelina pequena. Filídios geminíferos bastante diferenciados, rigidamente ereta, consistindo essencialmente de costa com aglomerados densos de gemas na porção ventral do ápice. Esporófito não observado.

**Ilustração.** Reese (1977, figs. 25-29).

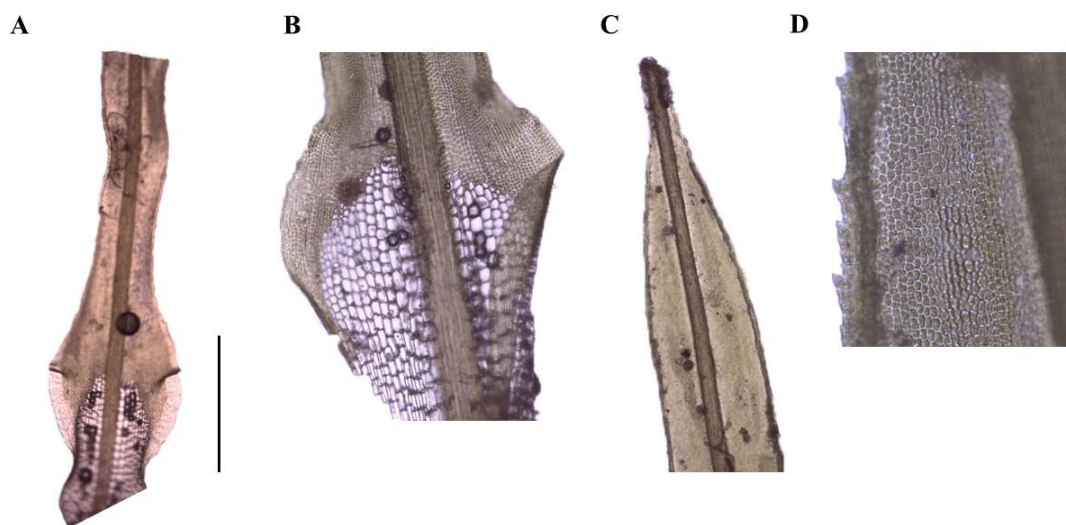
**Material examinado.** Lisboa, R. C. L 248; 250, AM, (INPA), Pereira, M. R 773; 761 AM, (INPA), Reese, W. D 16401, PA, (INPA), Buck, W. R 2184, (INPA).

**Habitat.** Em troncos de árvores vivas e solo.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Endêmica da América do Sul.

**26. *Syrrhopodon incompletus* Schwaegrichen var. *incompletus*.** spec. muse. frond. Suppl. 2(1): 119. 1824. Tipo. Cuba. *Poeppig s.n.* (holótipo, G, *s.n.*; isótipos, B.M, JE, PC).



**FIG. 25.** *Syrrhopodon incompletus* var. *incompletus*. **A.** Filídio; **B.** Base do filídio; **C.** Ápice do filídio; **D.** Margem da lâmina superior do filídio; **A=** 1 mm.

Gametófitos verde-escuro a acastanhado ca. 1,8-3 cm de altura formando tufos, rizoides variando de marron a roxo. Filídios monomórficos, lanceolados a linear-lanceolados a quase subulados, base ampla, de 3-8 mm de comprimento, crispados quando secos, margens da base vaginante inteira; lâmina denteada; margens espessadas, com dentes na maior parte emparelhados acima; ombros do filídio, muitas vezes com fileira de células intramarginal características semelhantes a teniola; Cancellina persistente, hialina (raramente amarelada); células da lâmina superior obscura, quadrada a elíptica, lisa ou um tanto papilosa dorsalmente, abauladas ventralmente. Filídio geminífero não diferenciado, gemas na parte ventral da costa no ápice do filídio. Esporos não observados.

**Ilustração.** Bartram (1949, fig. 34: G-I); Crum and Anderson (1981, fig. 109); Crum and Steere (1957, fig. 17a); Florschiitz (1964, fig. 62: i-j); Reese (1977, figs. 1-4).

**Material examinado.** Zartman 9120, (INPA), Reese, W. D 13275; 13279, (INPA), Pereira, M. R 756, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores, troncos, húmus, especialmente comuns nas hastes de palmeiras, nas florestas, a ca. 1700 m, mais comum em elevações mais baixas

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Pantropical.

**27. *Syrrhopodon incompletus* var. *luridus*** (Paris & Brotherus) Florschütz, Mosses of Suriname 1: 163. 1964.

A variedade *luridus* é caracterizada por ter filídios dimórficos com formas rígidas e flexíveis. Eles diferem de var. *incompletus* principalmente nos filídios mais estreitos (comumente subulado) e com bases mais amplas e recurvadas em vez de dentes marginais pareados acima; as margens da lâmina superior tem pares de dentes. De outras características distintivas incluem a presença ocasional de células alongadas irregulares nas margens da lâmina inferior, presença de características semelhantes à teniola na lâmina inferior, ombros grandes destacados, Cancellina curta, células medianas e superiores alongadas, lâmina superior e costa dorsalmente lisa. Filídios geminíferos e esporófito não observados.

**Ilustração** Florschütz (1964, fig. 62 a-g); Reese (1977, figs. 5-7).

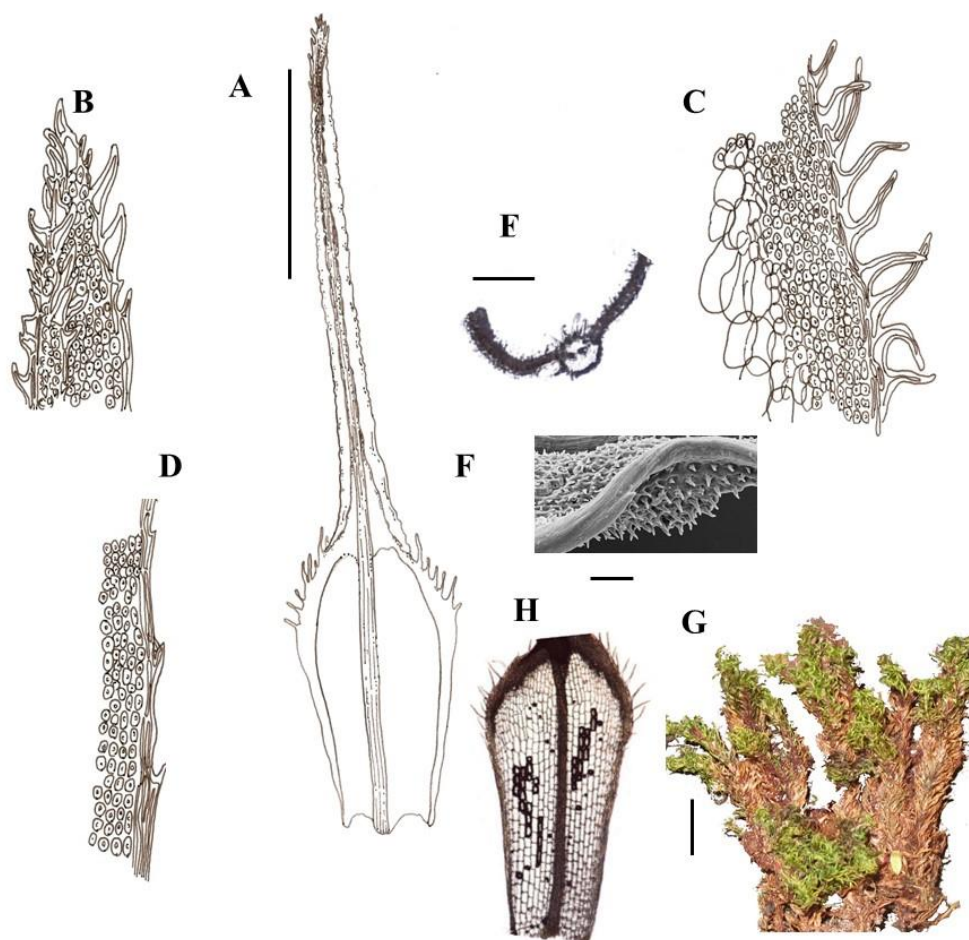
**Material examinado.** Pereira, M. R., 496, (INPA), Lisboa, R. C. L., 271, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores, troncos, húmus, especialmente comuns nas hastes de palmeiras, nas florestas, a ca. 1700 m, mais comum em elevações mais baixas

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Colômbia, Guiana, Guiana Francesa e Suriname.

**Distribuição em Escala Mundial.** Endêmica do Norte da América do Sul.

28. *Syrhopodon leprieurii* Montagne, Ann. Sci. Nat. Bot. 2, 2: 379. 1834. Tipo Guiana Francesa. *Leprieur s. n.* (holótipo, PC; isótipo, BM, L, NY).



**FIG. 28** *Syrhopodon leprieurii* A. Filídio; B. Ápice de filídio; C. Margem do filídio parte dos ombros; D. Margem superior da lâmina; E. Corte transversal parte mediana da lâmina; F. Células superiores da lâmina; G. Hábito; H. Base do filídio. A= 1 mm. E= 160  $\mu$ m. G= 5 mm. (Desenho: Pereira *et al.* 2012)

Gametófitos pequenos a grandes, 08-50 mm, verde claro- amarelados ou mais escuros, muitas vezes verde- acinzentados, formando almofadas, flexuoso, radiculoso abaixo; caulídios pouco ou não ramificados, algumas vezes rasteiros; filídios quando secos dobrados nos ombros, maioria ereto-expandidos, pouco curvados ou flexuosos, quando úmidos lâmina superior tubulosa ou dobrada, expandida, lâmina inferior levemente obovalada, filídios, afinando igualmente para um ápice águo- espinhoso, margens conspicuamente bordadas com células hialinas, geralmente com cílios nos ombros, inteira abaixo, inteiras a fortemente espinhoso- dentadas acima dos ombros, espinhosa para ápice, costa espinhosa dorsal e ventralmente em direção ao ápice, papilosa ventralmente acima dos ombros, lisa dorsalmente abaixo dos ombros; células

superiores irregularmente quadradas a esféricas, 0,4-10  $\mu\text{m}$  diam., paredes muito espessadas lumens pequenos, obscurecidos por uma grande papila 5- 10  $\mu\text{m}$ , ventralmente muito mamilosa e espinhosa uni ou pluripapilosas, dorsalmente quase lisas a pluripapilosas, papilas algumas vezes ramificadas; cancelinas geralmente terminando arredondada acima ou em ângulos obtusos, quadráticas a retangulares, filídios propagulíferos não vistos. Filídios periquiciais não apresentam dimorfismo, seta avermelhada, 6- 8 mm long; capsula 1- 1,2 mm long. Caliptra 2- 2,5 mm long. Filídio geminífero não observado.

**Ilustração.** Bartram (1928, fig. 13, como *S. cristatus*); Florschütz (1964, Fig. 55); Reese (1978, Figs. 21- 25); Reese (1993, Fig. 18); Lisboa (1993, fig. 29).

**Material examinado.** Pereira, M. R 64; 671; 704 AM, (INPA), Buck, W. R 2560, AM, (INPA), Lisboa, P. L. B 917, AM, (INPA).

**Habitat.** Solo arenoso, húmus, troncos em decomposição em base de árvores vivas, pedras em diferentes tipos de florestas, mata de terra firme, florestas de galeria e Igapó em altitudes de até 2.400 m.

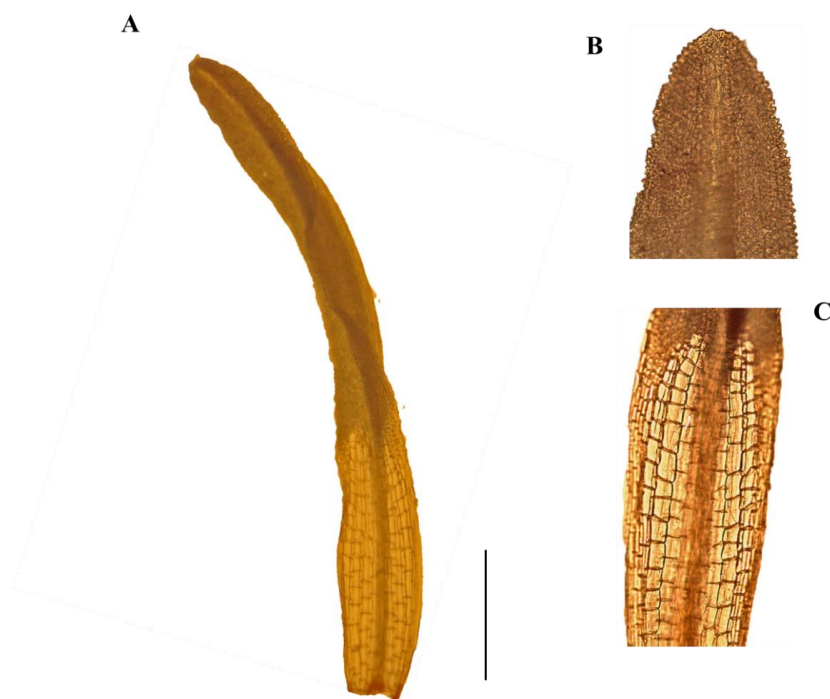
**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** América Central, Caribe, Norte e Ocidente da América do Sul.

*Syrrhopodon leprieurii* pode apresentar variações morfológicas, mas de modo geral pode ser reconhecido pelos filídios recurvados ciliados nos ombros, células superiores da lâmina fortemente mamilo-espinhosa ventralmente, lâmina tubular afinada para o ápice espinhoso.

O epíteto específico foi uma homenagem do autor da espécie ao coletor, Monsieler Leprieur.

**29. *Syrrhopodon ligulatus*** Montagne, Syll. gen. sp. crypt. 47. 1856. Guiana Francesa: Leprieur 1384 (holótipo, PC; isótipo BM, K, NY).



**FIG. 29.** *Syrrhopodon ligulatus* A. Filídio; B. Ápice do filídio C Base do filídio A= 0,25 mm.

Gametófitos pequenas 3- 5 mm e altura, verde-claros, com base dos filídios conspícuas crescendo em densos e compactos coxins; caulídios pouco ou muito ramificados, radiculosos abaixo, filídios crispados ou falcados quando secos, base obovalada. Estreita ou levemente mais larga que a parte superior, ligulada, ápice obtuso algumas vezes retuso, margens da base vaginante inteira; lâmina inteira; costa em seção transversal células-guias numa fileira, margem de células lineares presentes ou ausentes; lâmina em seção transversal uniestratificada próximo a margem; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, pluripapilosas, mamilosas dorsal e ventralmente, cancelina grande. Filídios geminíferos não observados. Esporófito ausente.

**Ilustração.** Bartram (1949, figs. 31 E-F); Crum and Anderson (1981, fig. 110 H-K); Crum and Steree (1957, fig. 17b) Florschütz (1964, fig. 57); Reese (1978 figs. 17-2-0); Lisbôa (1993 fig. 33).

**Material examinado.** Buck, W. R 2156 (INPA); Reese, W. R 16007, 16323 (INPA), Pereira, M. R 537; 654, AM, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores, raízes, troncos apodrecidos, em florestas húmidas ou esclerófilas, em baixas altitudes de até 1000 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Tropical e subtropical América.

**30. *Syrrhopodon parasiticus*** (Bridel) Bescherville, Ann. Sci. Nat. Bot. 8, 1: 298. 1895.



**FIG. 30.** *Syrrhopodon parasiticus* **A.** Hábito; **B.** Filídeo **C.** Corte transversal **D.** Base do filídeo.

Gametófitos médios a grandes frequentemente isolados, rizoides castanhos, caulídio ca.1,5- 2,5 cm. Filídios 5 mm crispados quando secos, bainha oblonga; lâmina lanceolada; ápice agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina inteira; margem de células lineares presentes; lâmina em seção transversal multiestratificada próximo a margem; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, pluripapilosas, mamilosas dorsal e ventralmente, cancelina grande. Filídios geminíferos não diferenciados, gemas filamentosas, dispostas na porção ventral da costa. Esporófito não observado.

**Ilustração.** Bartram (1949, fig. 35DG); Crum and Anderson (1981, Fig. 113); Crum and Steere (1957, fig. 17c); Florschütz (1964, fig. 58ah); Reese (1978, figs. 28-31); Reese *et al.* (1986, figs. 51-52).

**Material examinado.** Buck, W. R 1766 (INPA); Reese, W. R 16819, (INPA), Vanderpoorten 182.2 (LG)

**Habitat.** Especificamente epífita em galhos, troncos e folhas nas florestas ca. 1600 m mas mais frequente em elevações menores.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil, Guiana e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Pantropical.



31. *Syrrhopodon prolifer* Schwaegrichen var. *prolifer*. Spec. Musc. Suppl. 2 (2): 99.



**FIG. 31.** *Syrrhopodon prolifer* Schwaegrichen var. *prolifer*. **A.** Hábito; **B.** Filídio. **A= 1cm. B. 2 mm.**

Gametófitos grandes ca. 1-vários cm de altura, pálidos a verde-escuros, soltos a densos aglomerados; rizoides vermelho a acastanhado; hastes geralmente muito bifurcado, filídios 0,5-1 cm de altura, rispados quando secos, bainha oblonga; lâmina lanceolada; ápice acuminado; margens da base vaginante inteira; lâmina denteada; margens margeadas ao redor por células hialinas; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, lisas, mamilosas ventralmente, cancelina grande. Filídios geminíferos não observados. Esporófito com seta avermelhada, 5-12 mm de comprimento; cápsula de 1-2 mm de comprimento. Caliptra 1,5-3,5 mm.

**Ilustração.** Florschütz (1964, fig. 60); Reese (1978, fig. 1-3).

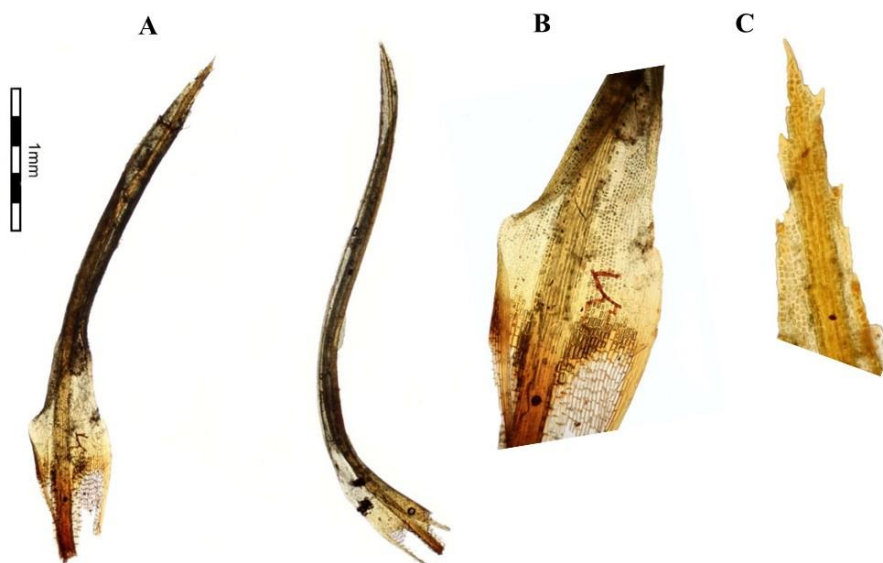
**Material examinado.** Pereira, M. R 779; 632; 636, AM, (INPA)

**Habitat.** Em troncos e bases de árvores, raízes, tocos, húmus, florestas ca. 2000 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Pantropical, especialmente nos neotrópicos

32. *Syrrhopodon prolifer* Schwaegrichen var. *cincinnatus* (Hampe) Reese, Bryologist 81:200.1978.



**FIG. 32.** *Syrrhopodon prolifer* var. *cincinnatus* *Syrrhopodon prolifer* Schwaegrichen var. *cincinnatus* (Hampe) Reese. **A.** Filídio; **B.** Filídio. **C.** Ápice do filídio. **A= 1 mm.**

A variedade *cincinnatus* distingue-se pelos seus filídios flexionadas, muitas vezes bem separadas ao longo da haste comumente simples, a lâmina superior atenuada e muitas vezes helicoidalmente torcida com ombros frequentemente dentado. Rizoides roxo a violeta, muitas vezes presentes nas plantas. Gametófitos são geralmente moles e de aparência sedosa.

**Ilustração.** Reese (1978, fig. 10-11).

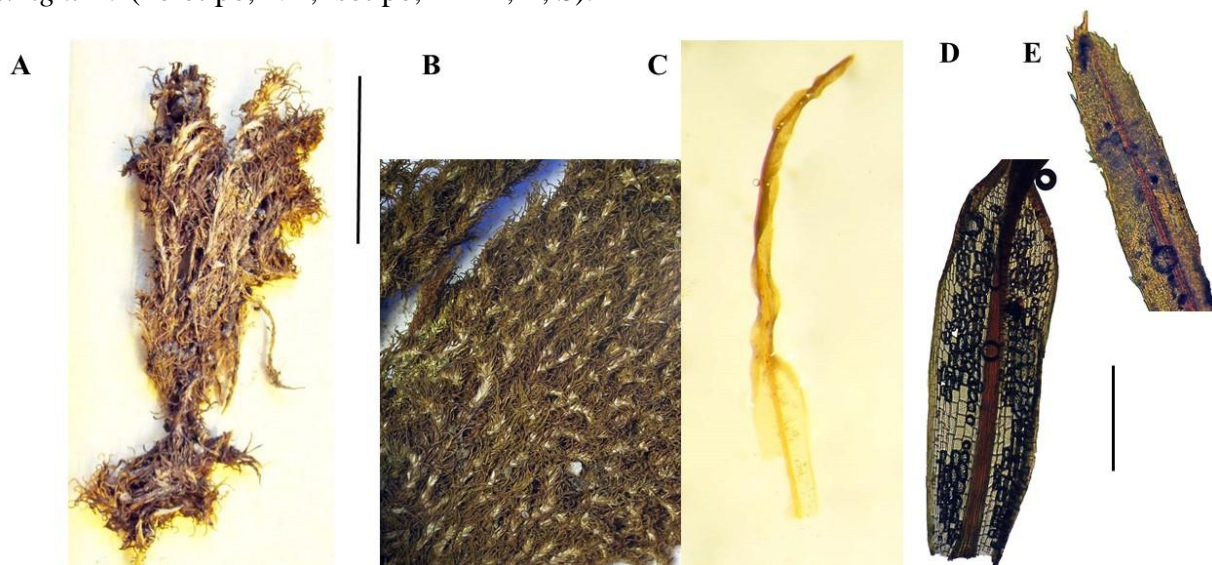
**Material examinado.** Pereira, 496 AM, (INPA).

**Habitat.** Em troncos podres, árvores e rocha nas florestas ca. 1400 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Pantropical

**33. *Syrrhopodon prolifer*** Schwaegrichen var. *scaber* (Mitt.) Reese, Comb. Nov. Basionym *Syrrhopodons caber* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 119. 1869. Tipo. Cuba. *Wright 46* (holótipo, NY; isótipo, H-BR, L, S).



**FIG. 33.** *Syrrhopodon prolifer* Schwaegrichen var. *scaber* (Mitt.) Reese. **A.** Hábito; **B.** Gametófito. **C.** Filídio. **D.** Base do filídio. **E.** Ápice do filídio. **A= 1 cm. B. 2 mm.**

Variedade *scaber* é comumente verde-amarelado ou pálidos e muitas vezes cresce em tufos baixos; seus filídios são lineares e não ou apenas ligeiramente contorcidos quando secos. Suas células medianas são salientes- papilosa dorsal e ventralmente. Ápice espinhoso obtuso

**Ilustração.** Crum and Anderson (1981, Fig. 111); Reese (1978, Fig. 4-6).

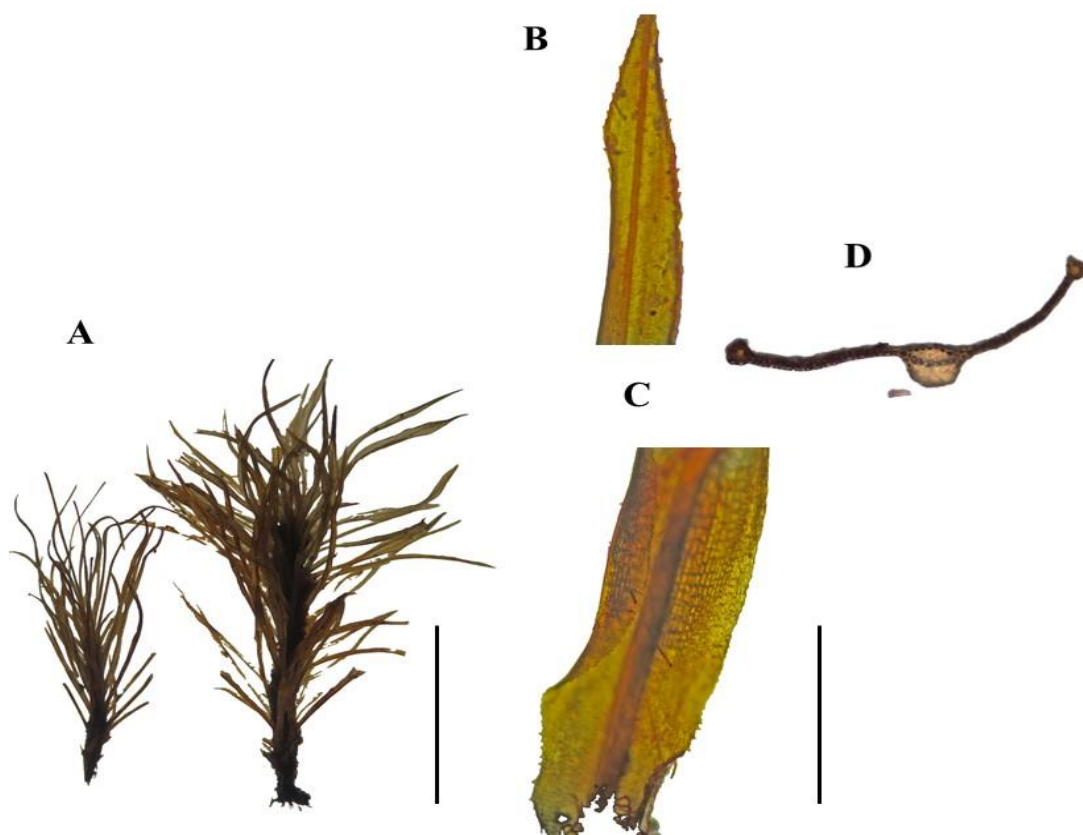
**Material examinado.** Pereira, M. R 752, AM, (INPA), Zartman, C. E 9007, AM, (INPA).

**Habitat.** Em troncos e bases de Árvores, raízes, tocos, húmus e solo, florestas desde nível do mar até ca. 2000 m.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** América tropical e subtropical do sudeste dos EUA. Até o sul do Brasil.

**34. *Syrrhopodon rigidus*** Hook & Greville, Edinburgh J. Sci. 3: 226.1825. Tipo. St. Vincent: Sobre as árvores no Monte St. Andrew 112– feet, *Guilding s.n.* (holótipo, BM; isótipo, (BM-K, NY).



**FIG. 34.** *Syrrhopodon rigidus* A. Hábito; B. Ápice de filídio; C. Base do Filídio D; corte transversal A= 0,5 cm. C= 0,5 mm.

Gametófitos verde-escuro acastanhados muitas vezes brilhantes ca. 1 cm de altura bifurcado, formando tufos, base dos filídios brilhantes, douradas e avermelhadas; rizoides vermelho, conspícuo. Filídios dimórficos, gemíferas estreitas, rigidamente eretas, muitas vezes maiores que os filídios vegetativos ca. 7-10 mm de comprimento, filídios crispados quando secos, bainha pouco diferenciada; lâmina longo-lanceolada; ápice agudo; margens da base vaginante serrulada; lâmina denteada; costa em seção transversal células-guias numa fileira, margem de células lineares ausentes; cancelina pequena, filídios geminíferos muito diferenciados, constituído basicamente da costa, gemas apicais. Seta vermelho-castanha, 15-20 mm de comprimento; cápsula ovóide, 1,5-2 mm de comprimento; peristome faltando; operculum 2 mm de comprimento. Caliptra 3,5-4 mm de comprimento.

**Ilustração.** Florschütz (1964, fig.63); Reese (1977, figs. 42- 43).

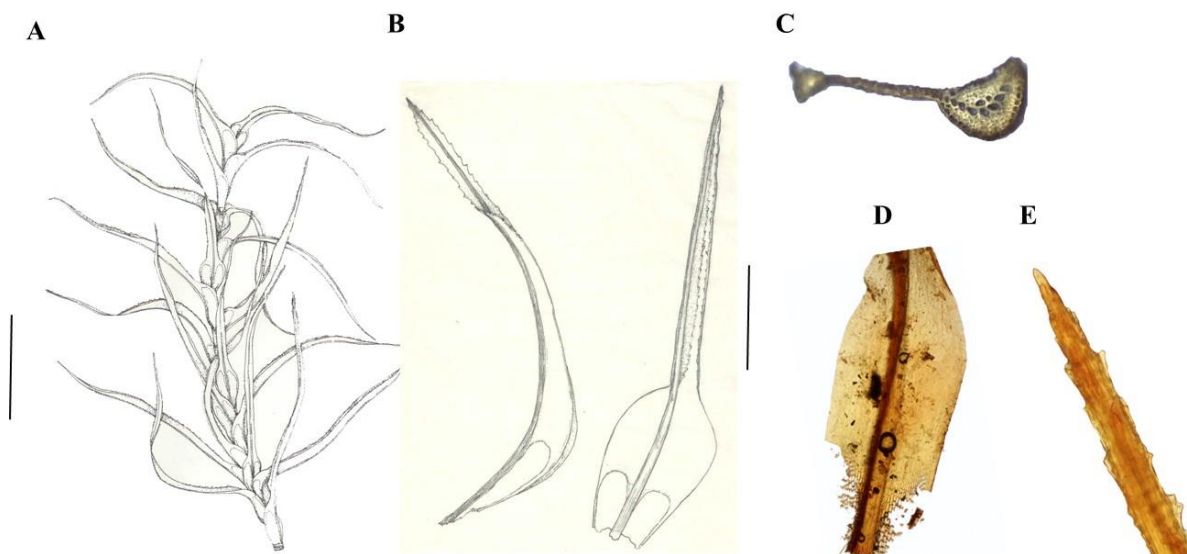
**Material examinado.** Buck. R 2360, 2268, AM, (INPA); Reese, W. D 16345, AM, (INPA); Zartman, C. E., 7838 AM, (INPA).

**Habitat.** Troncos de árvores, cipós, raízes, troncos, solo, rocha, em floresta úmida, a 2100 m acima do nível do mar, mais frequente acima de 300 m.

**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Peru, suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Neotropical.

**35. *Syrrhopodon rupestris*** Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 124. 1869. Tipo. Brasil. Fl. Negro et Uaupes, Spruce 14 (NY).



**FIG. 35.** *Syrrhopodon rupestris* **A.** Hábito; **B.** Filídio; **C.** Corte transversal; **D.** Base do filídio; **E.** Ápice do filídio; **A= 1 cm. C= 0,5 mm. (Ilustração: Zartman, C. E.).**

Gametófitos grandes e finos, verde-escuro amarronzadas ca 3,5-5,0 cm de altura, pouco ramificado, rizoides vermelho –escuro. Filídios crispados quando secos, bainha oblonga; lâmina linear-lanceolada; ápice acuminado; margens da base vaginante denteada; lâmina denteada com duas fileiras de dentes; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, lisas, mamilosas ventralmente, cancelina pequena em folhas mais velhas, mais próximas das margens do que na costa e formando uma área em forma de V. Filídios geminíferos e esporófitos não observados.

**Ilustração.** Reese (1977, figs. 30-32).

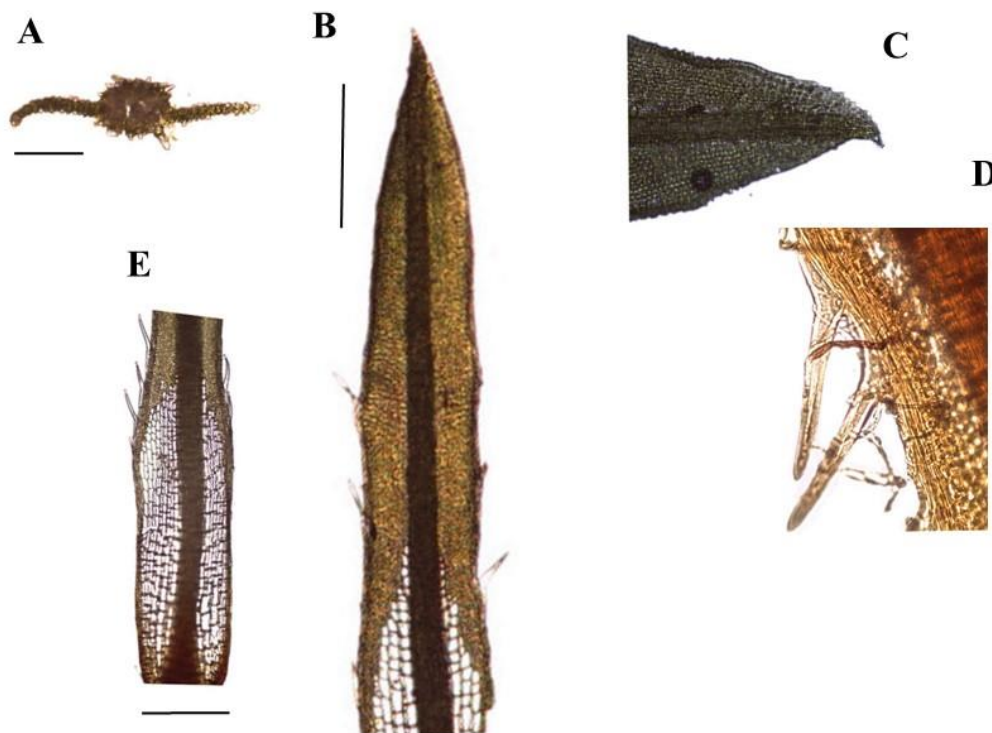
**Material examinado.** Buck, W. R 2449, 2374, 2559, AM, (INPA); Zartman, C. E 8608, 8588, 8662, AM, (INPA).

**Habitat.** Em pedregulhos ao longo de córregos.

**Distribuição na Amazônia.** Brasil (Amazonas) Colômbia (Amazonas, Vaupes); Venezuela (Amazonas).

**Distribuição em Escala Mundial.** Estritamente endêmica do norte da América do Sul.

36. *Syrrhopodon simmondsii* Steere, Bryologist **49**: 8 1946. Tipo Trinidad. St. George: Topo da estrada Arima – Blanchisseuse, *Simmonds* 69 (MICH).



**FIG. 36.** *Syrrhopodon simmondsii* **A.** Corte Transversal; **B.** Filídio; **C.** Ápice de filídio. **D;** Margem do filídio parte dos ombros; **E.** Base do filídio. **A=** 95  $\mu$ m. **B=** 0,5 mm. **E=** 0,115 mm.

Gametófitos pequenos, verde-claros ou amarelados acima, marrons abaixo, rizoides de cor purpura, crescendo em tufos densos, caulídios eretos, pouco ramificados, frágeis, filídios numerosos, quando secos ereto- expandidos ou pouco curvados, quando úmidos ereto- expandidos, linear a lanceolados, base pouco mais larga que o ápice agudo, margens ciliadas nos ombros, cílios algumas vezes estendendo- se quase até o ápice, podem ser reduzidos ou ausentes em alguns filídios, bordado por células alongadas e hialinas algumas vezes delicadas terminando abaixo do ápice em muitos filídios, costa subpercurrente a percurrente, fortemente papilo-espinhosa acima e lisa abaixo; filídios propagulíferos não apresentam dimorfismo significativo, gemas escassas, na parte ventral do filídio, raramente com frutificação, seta curta, mal excedendo os filídios periquiciais, capsula quase ciatiforme, peristômio ausente, opérculo rostrado, caliptra amplamente cuculada.

**Ilustração.** Florschütz (1964, fig.56, as *S. brevisetus*); Reese (1978, figs. 51- 52).

**Material examinado.** Buck, W. R 2932, AM, (INPA); Lisbôa, R. C. L 366, AM, (INPA); Pereira, M. R 126, AM, (INPA).

**Habitat.** Solo arenoso, húmus, paus podres e base de árvores vivas.

Em florestas de terra firme, florestas de galeria, Campinas de areia branca e Savanas em altitudes até 600m.

**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil, Colômbia, Guiana Francesa, Peru, Suriname e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Neotropical, endêmica do Norte da América do Sul.

*Syrrhopodon simmondsii*. Espécie muito característica por sua pequena estatura, presença de cílios marginais, conspícuos e delicados, cancelinas estreitas, células do filídio variáveis podendo algumas vezes ser estrelado-papilosas, perto do ápice.



37. *Syrrhopodon xanthophyllus* Mitten, J. Linn. Soc., Bot. 12: 115. 1869. Tipo. Venezuela. Javita, Spruce 16 (NY). See Reese (1977).



**FIG. 37.** *Syrrhopodon xanthophyllus*. **A.** Habito.; **B.** Filídio; **C.** Corte transversal **D.** Base do filídio; **E.** Ápice do filídio; **A= 1 cm. B= 0,5 mm.**

Gametófitos pequenos, verde-brilhante, rizoide vermelho-escuro, caulídeo ca. 1,5- 2 cm de altura, filídios crispados quando secos, bainha pouco diferenciada; lâmina longo-lingulada; ápice agudo; margens da base vaginante inteira; lâmina inteira; margem de células lineares ausentes; lâmina em seção transversal multiestratificada próximo a margem; células da lâmina isodiaméticas, rombo-quadráticas, lisas, mamilosas ventralmente, cancelina pequena. Filídios geminíferos pouco diferenciados com gemas ventrais ao longo das margens da costa entre os ombros e o ápice do filídio. Esporófito não observado.

**Ilustração.** Reese (1977, figs. 39-41).

**Material examinado.** Buck, W. R., 2262, 2556, 2412, 2195, AM, (INPA); Lisbôa, R. C. L., 820, AM, (INPA); Pereira, M. R., 391, AM, (INPA).

**Habitat.** Solo, rocha, madeira podre, túneis de árvores e ninhos de cupins.

**Distribuição na Amazônia.** Bolívia, Brasil e Venezuela.

**Distribuição em Escala Mundial.** Neotropical, endêmica do Norte da América do Sul.

O epíteto específico refere-se à cor amarelada de seus filídios (em Latim, xanthos= amarelo; phyllum= folha).

**LITERATURA CITADA**

- Allen, C. E. 1917. A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpos*. *Science* 46: 466–467.
- Allen, C. E. 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpos*. *Proceedings of the American Philosophical Society* 58: 289–316.
- Alvarenga, L. D. P. Lisboa R. C. L., Tavares A. C. C. 2007. Novas referências de hepáticas (Marchantiophyta) da Floresta Nacional de Caxiuanã para o Estado do Pará, Brasil. *Acta bot. bras.* 21(3): 649-656.
- Ando, H., Matsuo, A. 1984. Applied bryology. In: Schutze-Motel, W. (Ed.). *Advances in Bryology* 2. Lehre: J. Cramer. p.133-230.
- Andrews, A. L. 1947. Taxonomic notes VI. The Leucobryaceae. *The Bryologist* 50: 319–326.
- Bastos, C.J.P., Zartman, C.E. 2016 *Cheilolejeunea amazonica* (Lejeuneaceae, Marchantiophyta), a new tepui species from northern Brazil. *Phytotaxa* 266(1): 15–20.
- Bastos, C. J. P., Sierra, A. M., Zartman, C. E. 2016. Three new species of *Cheilolejeunea* (Spruce) Steph. (Marchantiophyta, Lejeuneaceae) from northern Brazil. *Phytotaxa* 277(1): 36–46.
- Bozzola, J. J., Russel, L. D. 1998. *Electron Microscopy: principles and Techniques for biologists*. 2nd edition. Jones & Bartlett, Sudbury.
- Brito, E.S., Ilkiu-Borges, A.L. 2012. Primeiro registro de *Cololejeunea panamensis* (Lejeuneaceae) para a América do Sul. *Rodriguésia* 63(3): 01-03.

- Brotherus, V. F. 1901. Musci. In A. Engler & K. Prantl (ed.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, Vol. 1. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Brotherus, V. F. 1924. Musci. In: Engler A. (Ed.), Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2nd ed. Vol. 10. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Buck, W. R. 1980. Bryology in projeto Flora Amazônica. *Taxon*. 29: 375-376.
- Buck, W. R., Goffinet, B. 2000. Morphology and classification of mosses. In: Shaw, A. J. & Goffinet, B. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 113.
- Buck, W. R. Goffinet. B., Shaw, A. J. 2000. Novel relationships in pleurocarpous mosses as revealed by cpDNA sequences. *The Bryologist*. 103: 774 -789
- Camara, P. E. A. S., Peralta, D. F. 2012. Calymperaceae *in* Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB096049>.
- Capesius, I. 1995. A molecular phylogeny of bryophytes based on the nuclear encoded 18SrRNA genes. *Journal of Plant Physiology*. 146: 59-63
- Churchill, S.P. 1998. Catalog of Amazonian Mosses. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 85: 191-238.
- Costa, D.P., Pôrto, K.C., Luiz-Ponzo, A.P., Ilkiu-Borges, A.L., Bastos, C.J.P., Câmara, P.E.A.S., Peralta, D.F., Bôas-Bastos, S.B.V., Imbassahy, C.A.A., Henriques, D.K., Gomes, H.C.S., Rocha, L.M., Santos, N.D., Siviero, T.S., Vaz-Imbassahy, T.F., Churchill, S.P. 2011. Synopsis of the Brazilian moss flora: checklist, distribution and conservation. *Nova Hedwigia* 93: 277-334.

- Castro, N. M. C. F.; Pôrto, K. C.; Yano, O. Castro, A. A. J. F. 2002. Levantamento florístico de Bryopsida de cerrado e mata rupícula do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 16: 61-76.
- Costa, D. P. 2000. Floristic composition and diversity of amazonian rainforest bryophytes in the state of Acre, Brazil. *Acta amazônica* 33(3): 399–414.
- Costa, D. P., Luizi-Ponzo, A. P. 2010 Introdução: as briófitas do Brasil. In: FORZZA, RC., org., *et al.* INSTITUTO DE PESQUISAS JARDIM BOTÂNICO DO RIO DE JANEIRO. Catálogo de plantas e fungos do Brasil [online]. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio: Instituto de Pesquisa Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 61-68. Vol. 1. ISBN 978-85-8874-242-0. Available from SciELO Books <<http://books.scielo.org>>.
- Costa, D. P., Peralta, F. D. 2015. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66(4): 1063-1071.
- Ellis, L. T. 1985. A taxonomic revision of *Exodictyon* Card. (Musci: Calymperaceae). *Lindbergia* 11: 9-37.
- Fleischer, M. 1904. Die Musci der Flora von Buitenzorg. Vol. 1. E. J. Brill, Leiden
- Fleischer, M. 1923. [1915–1922]. Die Musci der Flora Von Buitenzorg 1: i–xxxii, 1–397. E. J. Brill, Leiden.
- Fisher, K.M.; Wall, D. P.; Yip, K. L., Mishler, B. D.. 2007. Phylogeny of the Calymperaceae with a rank-free systematic treatment. *The Bryologist* 110:46-73.
- Fisher, K.M. 2006. Rank-free monograph: a practical example from the moss clade *Leucophanella* (Calymperaceae). *Systematic Botany* 31: 13-30.

- Fisher, M. K. 2011. Sex on the edge: reproductive patterns across the geographic range of the *Syrrhopodon involutus* (Calymperaceae) complex. *The Bryologist* 114: 674-685.
- Florschütz, P.A. 1964. The Mosses of Suriname. *Flora of Suriname Vol. VI*: 1–271
- Garbary, D. J., Rezanglia, K. S. 1998. Bryophyte phylogeny and evolution of land plants: evidence from development and ultrastructure. Pp 45–63 in J. W. Bates, N. W. Ashton & J. G. Duckett (editors), *Bryology for the Twenty- first Century*. Maney and British Bryological Society, Leeds.
- Goffinet, B., Buck, W.R. 2004. Systematics of the Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 98: 205-239.
- Goffinet, B., Shaw, A. J. 2009. *Bryophyte biology*. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge. Second edition. 581 p.
- Gradstein, S. R., Pócs, T. 1989. Bryophytes. In: Lieth, H. & Werger M. J. A., p 311-325.
- Gradstein, S. R.; Churchill, S. P., Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86:1-577.
- Gradstein, S.R., Ilkiu-Borges, A.L. 2009: Guide to the plants of Central French Guiana. Part 4. Liverworts and hornworts. – *Mem. New York Bot. Gard.* **76**: 1–140.
- Gradstein, S. R., Costa, D. P., 2003. The Hepaticae and Anthocerotae of Brazil. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 1-673.
- Griffin III D. 1979. Guia preliminary para as briófitas frequentes em Manaus a adjacências. *Acta amazônica*. 9:1-67.

- Hermann, F. J., 1976. Recopilacion de los Musgos de Bolivial. *The Bryologist*. 79:126-167.
- Hori, H., Lim, B. L., Osawa, S. 1985. Evolution of Green Plants as deduced from 5SrRNA Sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 83: 820-823
- Kindberg, N. C. 1897. Species of European and North American Bryineae (Mosses). Part 2. Acrocarpous. Linköping.
- Ilkiu-Borges A. L., Gradstein, R. S. 2008. A new species of *Cheilolejeunea* (Spruce) Schiffn. (Lejeuneaceae) from Cerro de la Neblina, Venezuela. *Nova Hedwigia* 87: 521-528.
- Ilkiu-Borges, A. L., Lisboa, R. C. L. 2004a. *Cololejeuneae* (Lejeuneaceae, Hepaticae) na Estação Científica Ferreira Penna, Melgaço, PA, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 18: 887-902.
- Ilkiu-Borges, A. L., Lisboa., R. C. L. 2004b. Os gêneros *Cyclolejeunea*, *Haplolejeunea*, *Harpalejeunea*, *Lepidolejeunea* e *Rectolejeunea* (Lejeuneaceae, Hepaticae) na Estação Científica Ferreira Penna, Pará, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 18: 537-553.
- Ilkiu-Borges, A. L., Tavares, C. C., Lisboa, R. C. L. 2004. Briófitas da Ilha de Germoplasma, reservatório de Tucuruí, Pará, Brasil. *Acta Botânica Brasilica* 18: 689–692. *Nova Hedwigia* 80: 45-71.
- Ilkiu-Borges, A. L., C. C. 2005. A taxonomic revision of *Echinocolea* (Lejeuneaceae, Hepaticae).

- Ilkiu-Borges, A. L. 2011. On *Pycnolejeunea gradsteinii* (Lejeuneaceae), a new species from Brazil. *Boletim do Instituto de Botânica* 21: 1–3.
- La Farge-England, C. 1996. Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined. *The Bryologist* 99: 170-186.
- Lin, P. J., Reese, W. D. 1989. A further study on Chinese Calymperaceae. *The Bryologist* 92: 170-173.
- Lisboa, R. C. L. 1976. Estudos sobre a vegetação das campinas amazônicas. V. Briocologia de uma campina amazônica. *Acta Amazonica* 6: 171-191.
- Lisboa, R. C. L. 1993. Musgos acrocárpicos do estado de Rondônia. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém.
- Lisboa, R. C. L. 1984. Avaliação da brioflora de uma área de floresta de terra firme. I. Musci. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 1: 23–35.
- Lisboa, R. C. L. 1985. Avaliação da brioflora de uma área de floresta de terra firme. II- Hepaticae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 2: 99–114.
- Lisboa, R. C. L. 1994. Adições à brioflora do Estado do Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 10: 15–42.
- Lisboa, R. C. L., A. L. Ilkiu-Borges. 1997. Novas ocorrências de Bryophyta (musgos) para o Estado do Pará, Brasil. *Acta amazônica* 27: 81–102. <https://doi.org/10.1590/1809-43921997272102>.
- Lisboa, R. C. L., U. N. Maciel. 1994. Musgos da Ilha de Marajó-I, Afuá. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 10: 43–55.
- Lisboa, R. C. L., O. Yano. 1987. Novas ocorrências de briófitas na Amazônia brasileira. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica* 3: 141–156.

- MC Cleary, J. A.; Syphera, P. S., Walkington, D. L. 1960. Mosses as possible sources of antibiotics. *Science*, v. 131, n. 3393, 108 p.
- Michel, E. L. 2001. Hepáticas epifíticas sobre o pinheiro brasileiro no Rio Grande do Sul. Ed. Universidade UFRGS, Porto Alegre.
- Mishler, B. D., Thrall, P. H., Hople, J. S., De Luna, E., Vilgalys, R. 1992. A molecular approach to the phylogeny of Bryophytes cladistic analysis of chloroplast-Encoded 16S and 23S Ribosomal RNA Genes. *The bryologist*. 95: 172-180
- Mitten, W. 1868. A list of the Musci collected by the Rev. Thomas Powell in the Samoa or Navigator's Islands. *Journal of the Linnaean Society, Botany* 10: 166–195.
- Mitten, W. 1869. Musci Austro-americi. *Botanical Journal of the Linnaean Society* 12: 1-659.
- Mohamed, H., Reese, W. D. 1985. *Syrhodon* (Musci: Calymperaceae) in Malaysia and adjacent regions. *The Bryologist* 88: 223-254.
- Moraes, E.N.R., Lisboa, R.C.L. 2006. Musgos (Bryophyta) da Serra dos Carajás, estado do Pará, Brasil. *Boletim Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Ciências Naturais* 1(1): 39-68.
- Moreno, E. J. 1992. Revisión histórica de la briología en Venezuela. *Tropical Bryology* 6: 139-145.
- Moura, O. S., Ilkiu-Borges, A. L., Reiner-Drehwald, M. E. 2012. A new species of *Lejeunea* Lib. (Lejeuneaceae) from Low Várzea forest in lower Amazon (Pará, Brazil). *Nova Hedwigia* 95(1–2): 197-202
- Müller, C. 1849. *Synopsis muscorum frondosorum*. Vol. 1. Berlin.
- Müller, C. 1899. *Contributiones ad bryologiam austrofram*. *Hedwigia* 38: 52-155.



- Müller, C. 1901 [1900]. *Genera Muscorum Frondosorum*. Leipzig. Nixon, K. C. & J. Nylander, J. A. A. 2004. Mr. Modeltest v2. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Program distributed by the author.
- Nickrent, D. L., Parkinson, C. L., Palmer, J. D., Duff, R. J. 2000. Multigene phylogeny of land Plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants. *Molec. Biol. Evol.* 17: 1885-1895.
- Osakada, A., Lisboa, R. C.L. 2004. Novas ocorrências de hepáticas (Marchantiophyta). Para o estado do Pará, Brasil. *Acta Amazonica* 34 (2):197200.
- Oliveira, S. M., Steeg, H. T. 2013. Floristic overview of the epiphytic bryophytes of terra firme forests across the Amazon basin. *Acta Botanica Brasilica* 27(2): 347-363.
- Pinheiro, M. F. S.; Lisboa, R. C. L., Brazão, R.V. 1989. Contribuição ao estudo de briófitas como fontes de antibióticos. *Acta Amazonica*. v.19, p.139-146.
- Porto, K. C., Cabral, J. J. P., Tabarelli, M. 2004. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba. *História Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Série biodiversidade, v 9, p.324,
- Pursel, R. A. 1973. Un Censo de los Musgos de Venezuela. *Bryologist*. 76: 443-500.
- Reese, W. D., MohamedH. 1985. A synopsis of *Calymperes* (Musci: Calymperaceae) in Malaysia and adjacent regions. *The Bryologist* 88: 98-109.
- Reese, W. D., Zander R. H. 1987. Serpotortellaceae, a new family of mosses (Musci) from Madagascar and Réunion. *The Bryologist* 90: 230-236.
- Reese, W. D., BuckW. R. 1991. A sample of *Calymperes* and *Syrrhopodon* from French Guiana. *The Bryologist* 94: 298-300.

- Reese, W. D. 1984. *Calymperes* and *Syrrhopodon* (Musci: Calymperaceae) in the Serra do Cachimbo, Brazil, and *Rhacopilopsis trinitensis* (C.M.) Britt. & Dix. new to Brazil. *Lindbergia* 10: 123-126.
- Reese, W. D. 1987. World ranges, implications for patterns of historical dispersal and speciation, and comments on phylogeny of *Syrrhopodon* (Calymperaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 426-445.
- Resse, W.D. 1993. Calymperaceae. *Flora Neotropica* 58: 1-102.
- Reiner-Drehwald, M.E., Schäfer-Verwimp, A. 2008a: *Lejeunea oligoclada* and *L. rionegrensis* (Lejeuneaceae) in tropical America: new data on morphology and geographical distribution. – *Nova Hedwigia* **87**: 175–184.
- Reiner-Drehwald, M. E., Schäfer-Verwimp, A. 2008b: On *Inflatolejeunea*, *Lejeunea* species with eplicate perianths and *Lejeunea talamancensis* sp. nov. from Costa Rica (Lejeuneaceae). – *Nova Hedwigia* **87**: 387–420.
- Richards, P. W. 1932. Ecology. In: Verdoorn, F. R. (Ed.), *Manual of bryology*. Asher, Amsterdam, p. 367-395.
- Robinson, H. 1971. A revised classification for the orders and families of mosses. *Phytologia* 21: 289–293.
- Robinson, H. 1985. The structure and significance of the Leucobryaceous leaf. *Monographs of Systematic Botany, Missouri Botanical Garden* 11: 111-120.
- Robinson, H. 1990. A functional evolution of the Leucobryaceae. *Tropical Bryology* 2: 223-237.

- Richards, P. W. 1984. The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. In: Schuster, R.M. New Manual of Bryology, Nichinan: The Hattori Botanical Laboratoryv. 2, p. 1233-1269.
- Salazar, A. N. 1991. A preliminary treatment of the Central. American species of *Octobhepharum* (Musci: Calymperaceae). Tropical Bryology 4: 85-97.
- Santos, R. C. P., Lisboa, R. C. L. 2008. Musgos (Bryophyta) da microrregião do salgado Paraense e sua utilização como possíveis indicadores de ambientes perturbados. Rodriguésia 59 (2): 361-368.
- Santos, M. B., M. Stech. 2016. Tackling relationships and species circumscriptions of *Octoblepharum*, an enigmatic genus of haplolepideous mosses (Dicranidae, Bryophyta). Systematics and Biodiversity 15: 16-24.
- Shaw, A. J., Goffiney, B. 2000. Bryophyte Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shaw, A. J., Goffiney, B. 2009. Bryophyte Biology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sierra, A. M., Pereira, M. R., Gradstein, R. S., Vanderporrten, A. Bastos, C. J. P., Zartman, C. E. 2018 (Prelo). Bryophytes of Jaú National Park (Amazonas, Brazil): estimating species detectability and richness in a lowland Amazonian megareserve. Briologist.
- Souza A. P. S., Lisboa R. C. L. 2005. Musgos (Bryophyta) na ilha Trambioca, Barcarena, PA. Acta Botanica Brasilica 19(3): 487-492.

Spruce, R. 1884: Hepaticae Amazonica et Andine. – Trans. Proc. Bot. Soc. Edinb. **15**: 1–588.

Spruce, R. 1861. Mosses of de Amazon and Andes, J. Linn. Soc. 5:45-51.

Spruce, R. 1867. Catalogus muscorum fere omnium quos in Terris Amazonicis et Andinis, perannos 1849- 1860. London 22p.

Spruce, R. 1886. Précis d' un Voyage d'exploration botanic dans l'Amérique équatoriale, pour servir d'introduction provisoire à sonouvrage sur les Hépatiques de l' Amazone et des Andes. Revue bryol. 13:61-79.

Spruce, R. 1890. Hepaticae Boliviana, in Andibus Boliviae Orientalis annis 1885-6 a cl. H.H. Rusby lectae. Mem. Torrey bot. Club. 1(3): 113-140.

Spruce, R. Notes of Botanist in the Amazon and Andes. New York. Johnson Reprint Corporation. V. 1 e 2. (Reimpressão de WALACE, A. R. (ed.) 1908. Notes of Botanist in the Amazon and Andes by Richard Spruce. London, Macmillan & Co., V. 1 e 2.

Tomoaki, N., G. W. Paul., K. Masanor., B. S. Robert., S. Mamoru., S. Chika., W. Tatsuya., Y. Kyoji., Y. Koichi., Y. Kazuo., U. Kunihiko., H. Mitsuyasu. 2004. Chloroplast Phylogeny Indicates that Bryophytes Are Monophyletic. Mol. Biol. Evol.21(10):1813–1819

The Plant List.2010. Version 1. <http://www.theplantlist.org/> (acessadoem26 denovembro de 2012).

Vitt, D. H.1984. Classification of Bryopsida. In: Schuster R. M. (Ed.), New Manual of Bryology, vol. 2. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, p. 696-759.

- Wall, D. P. 2002. Use of the nuclear gene glyceraldehyde 3- phosphate dehydrogenase for phylogeny reconstruction of recently diverged lineages in *Mitthyridium* (Musci: Calymperaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 10-27.
- Walters, D. A., Buchheim, M. A., Dewey, R.A., Chapman, R. L. 1992. Preliminary Inferences of the phylogeny of bryophytes from nuclear- Encoded Ribosomal RNA Sequences. *American Journal of Botany*. 79: 459- 466
- Welch, W.H. 1948. Mosses and their uses. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 58: 31-46.
- Wijk, R. Van der, Margadant, W.D., Florschütz, P.A. 1964. *Index muscorum. Regnum vegetabile, vol. III (H-0)*. Utrecht.
- Wijk, R. Van der, Margadant, W.D., Florschütz, P.A. 1969. *Index muscorum. Regnum vegetabile, vol. V (addenda)*. Utrecht.
- Yano, O. 1985. *Octoblepharum* (Leucobryaceae) do Alto Rio Negro, Amazonas (Brasil). *Acta Amazonica* 15: 55-62.
- Yano, O. 1992. Novas localidades de musgos nos estados do Brasil. *Acta Amazonica*, v. 22: p. 197-218.
- Zartman, C. E., Ackerman I. L. 2002. A New Species of *Vitalianthus* (Lejeuneaceae, Hepaticae) from the Brazilian Amazon. *The Bryologist*, 105(2):267-269.
- Zartman, C. E., Ilkiu-Borges A. L. (2007). *Guia para as Briófitas epifilas da Amazônia Central*. Manaus, INPA. 140 p

## CAPÍTULO 2

---

Marta Regina Pereira., Paulo E. A. S. Câmara., Bruno S. Amorim.,  
Stuart McDaniel, Adam Payton, Sarah B. Carey., Adriel M. Sierra.,  
Charles E. Zartman.

**Advances in Calymperaceae (Dicranidae, Bryophyta): Infra  
Phylogeny, Diversification and Pantropical Promiscuity.**

Manuscrito aceito para publicação em *The Bryologist*.

**ADVANCES IN CALYMPERACEAE (DICRANIDAE, BRYOPHYTA):  
PHYLOGENY, DIVERSIFICATION AND PANTROPICAL PROMISCUITY**

**Marta Regina Pereira<sup>1</sup>**

**Paulo E. A. S. Câmara<sup>2</sup>**

**Bruno S. Amorim<sup>3</sup>**

**Stuart McDaniel<sup>4</sup>, Adam Payton<sup>4</sup>,**

**Sarah B. Carey<sup>4</sup>**

**Adriel M. Sierra<sup>1</sup>**

**Charles E. Zartman\*<sup>1</sup>**

*1. National Institute for Amazonian Research, Department of Biodiversity*

*Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69060-001, Manaus, Amazonas, Brazil*

*2. University of Brasília, Botany Department, Campus Universitário Darcy Ribeiro, Brasília, Distrito Federal, Brazil*

*3. Graduate Program in Biotechnology and Natural Resources, School of Health Sciences, State University of Amazonas, CEP 69065-001, Manaus, Amazonas, Brazil*

*4. University of Florida, Department of Biology, Gainesville, FL 32611-8525, USA*

\*Corresponding author. *E-mail:* [chaszartman@gmail.com](mailto:chaszartman@gmail.com)

## ABSTRACT

Calymperaceae is a large moss family well represented in lowland tropical rain forests worldwide. To date, both infra- and extra-familial relationships in Calymperaceae remain largely unresolved. Here, we present a multi-locus phylogenetic hypothesis including 61 taxa with the aim to: 1) test the monophyly and phylogenetic position of the genus *Calymperes*; 2) evaluate the traditional subgeneric classification of *Syrrhopodon*; and 3) examine phylogeographic signal at the global scale in light of recent results from other pantropical bryophyte clades. Our phylogenetic analyses, which now include 15% of its Neotropical representatives, corroborate the monophyly of *Calymperes*, *Mitthyridium* and the Leucobryoid taxa, and demonstrate that leaf morphology (including leucobryoid characters) are evolutionarily labile traits. The large genus *Syrrhopodon* continues as polyphyletic, however subgenera *Heliconema*, *Leucophanella* and *Pseudocalymperes* were recovered in monophyletic clades. The largest limbate subgenus *Hyalolimbatae* is polyphyletic with sampled taxa distributed among three separately supported clades. Divergence time analyses suggest a relatively recent (Late Miocene) radiation accompanying the spread of tropical forests coupled by multiple, independent pantropical exchanges. In particular, sister groups show close geographical ties among Amazonian and Asian Pacific taxa suggesting that inter-continental migrations followed by subsequent diversification occurred repeatedly during the mid to late Miocene (<20 mya). This evidence of long distance dispersal in the relatively recent geological past is unexpected in Calymperaceae as they are dioecious (a unique rare trait for pantropical bryophytes), and characterized by extremely low sporophyte production.

**Keywords:** acrocarp; angiosperm shadow hypothesis; dioicous; epiphyte; long distance dispersal; moss; subgenus; tropics



## INTRODUCTION

The Calymperaceae Kindb. is a highly diverse moss family in tropical regions, and is a major epiphytic component of lowland tropical forests worldwide (Gradstein & Pócs 1989; Reese 1993; Salazar et al. 1993, Fisher 2007). The family is represented by both pantropical and narrowly endemic taxa occurring in disparate environments from, for example, the Pacific islands to the Amazon basin (Reese 1993). Despite their ubiquitous presence in the cryptogamic flora of tropical forests worldwide (Gradstein & Pócs 1989; Ellis 2007; 2016; Orban 2006; Salazar et al. 1993), they remain the last major unresolved tropical moss family as illustrated by inconsistencies among traditional morphological concepts and phylogenetic hypotheses (Fisher et al. 2007).

Calymperaceae has received substantial taxonomic attention in the form of a Neotropical monograph (Reese 1993), as well as local floras and species circumscriptions from Africa and Asia (Orban 2006; Ellis 2007; 2016). However, to date, only one attempt has been made to reconstruct a phylogenetic hypothesis for this large family (Fisher et al. 2007), and several reasons account for this gap between taxonomic and phylogenetic advancements. Firstly, the group is notoriously recalcitrant to amplification of traditional plastid and nuclear markers (Wall 2002). Secondly, despite the comprehensive literature (particularly for the Neotropical flora: Reese 1993; Florschütz 1964; Buck 2003; Allen 1994; Crum 2001) identification remains a challenge as many taxa exhibit high morphological plasticity (Pereira et al. 2013) occasionally resulting even in key overlapping vegetative characters among the two largest genera: *Syrrhopodon* and *Calymperes* (Reese 1993). Thirdly, many plants are particularly small, and inconspicuous, even for acrocarps, and endemics may occur in tiny colonies on inauspicious and inaccessible substrates such as rotted pieces of twigs, the tips of root boles, or canopy epiphytes. Finally, the center of diversity of Calymperaceae is lowland

tropical rain forest: a biome recognized for harbouring a relatively low moss density when compared to their montane counterparts.

Nonetheless, due to its pantropical distribution, wide ecological amplitude and high infra-specific morphological variability, Calymperaceae is an excellent model for studying ecological, evolutionary and geographical correlates to the diversification of tropical plants (Fisher et al. 2011; Pereira et al. 2013). Indeed, an updated phylogeny would also offer a framework to study morphological evolution of leaf characteristics including, for example, cancellineae, teniole, marginal hyaline cells, stereids, as well as “leucobryoid” features comprised of leucocysts and chlorocysts (Santos 2017; La Farge et al. 2000).

Traditionally, lowland tropical bryophyte floras have been characterized as a “monotonous assemblage of highly dispersive species” (Schuster 1983) principally due to their higher proportion of monoecious species, which assumedly contributes to their increased vagility, when compared to extra-tropical lineages. Indeed, a quantitative, continental-scale analysis across the Amazon Basin (an epicenter of Calymperaceae richness) corroborated this prediction characterizing epiphytic bryophytes as highly dispersed panmictic metcommunities (Mota de Oliveira & terSteege 2015).

However, global scale floristic analyses (Norhazrina et al. 2017), as well as phylogenetic studies of pantropical lineages (Bechteler et al., 2017, Norhazrina et al. 2016, Scheben et al. 2016), repeatedly demonstrate that oceans act as a barrier to inter-continental migration as reflected in strong patterns in beta-diversity and phylogeographical signal. Due to its dioecious condition (a rare character for tropical bryophytes), low sporophyte production, and high dependency on asexual propagation (Fisher et al. 2011; Peirera et al. 2016), the Calymperaceae offer an untested case of the role of limited spore output in light of the “monotonous assemblage” prediction for tropical bryophytes.

Laenen et al. (2014) concluded from a large-scale dated phylogeny of mosses and liverworts that Calymperaceae, along with many other tropical taxa, experienced concomitant outbreaks of diversification between the late-Mezozoic to mid Cenozoic. However, the divergence times of major clades within Calymperaceae have yet to be explored, as well. Considering the family's ecological dependence on trees (e.g., trunks, twigs and leaves) as substrates it is predicted that their diversification accompanied the expansion of modern tropical rainforests during the Cenozoic, as has been demonstrated in other cases of predominantly epiphytic plant groups (Ramírez et al. 2007; Schuettpelz & Pryer 2009; Feldberg et al. 2014; Heinrichs et al. 2016; Bechteler et al. 2017).

The Calymperaceae has 270 species in 10 genera of which three (*Leucophanes* Brid., *Syrrhopodon* Schwägr. and *Calymperes* Sw.) occur in the Neotropics (Reese 1993), where *Syrrhopodon* is best represented by 39 species. Previous studies have supported the monophyletic position of *Calymperes*, *Mitthyridium* and *Leucophanes* (Wall 2002; Fisher et al. 2007), however *Syrrhopodon*, as hypothesized by Reese (1987) was recovered as polyphyletic (Fisher et al. 2007). Traditionally, *Syrrhopodon* was classified into nine subgenera (Reese 1987), six of which occur in the Neotropics including two monotypic endemics. These subgenera were circumscribed based on a combination of leaf characters (Table 1), which are the result of contrasting morphological concepts originating from numerous authors (see summary in Table 2).

For example, the two subgenera *Calymperopsis* and *Heliconema* considered distinct by various authors (Fleischer 1904; 1923; Ellis 1989; Brotherus 1924; Tixier 1967) were subsequently sunk in Reese's (1987) wider genus concept for *Syrrhopodon* and divided into two groups: the elimbate and limbate taxa (Reese 1987; Reese 1993). The limbate species are classified into 6 subgenera (*Calymperidium*, *Pseudocalymperes*, *Hyalolimbatum*,

*Macropyxidium*, *Porodictyon*) which are differentiated by a combination of marginal hyaline leaf cells as well as other leaf characters (Reese 1987).

To date, the only published phylogeny of the Calymperaceae includes mainly paleotropical taxa and revealed a monophyletic *Calymperes*, a polyphyletic *Syrrhopodon*, as well as the inclusion of Leucobryoid taxa (Fisher et al. 2007). More recently, however, *Octoblepharum* has been shown to be sister to the Calymperaceae (Santos & Stech 2016). Here we present a multi locus phylogeny of the family Calymperaceae with the aim to evaluate the monophyly and phylogenetic position of the genus *Calymperes* with the inclusion of Neotropical taxa, as well as to test the subgeneric classification of *Syrrhopodon* (sensu Reese 1987a). Furthermore, in light of the uniquely dioicous condition of the Calymperaceae and rare presence of sporophytes, we also address whether long distance dispersal among Asian and Neotropical floras occurred as multiple events. Finally, due to the predominantly epiphytic condition of Calymperaceae we also estimate diversification times and correlate this to the phylogeographic patterns of the angiosperm trees at the time of their apparent radiation.

## **METHODS**

### **Taxon sampling**

A total of 110 accessions of Calymperaceae and related taxa were sampled based on both a large-scale moss (Cox et al. 2010), and a related family (Santos & Stech 2016) phylogeny. The outgroups were composed of Hypodontiaceae, Dicranaceae, Fissidentaceae, Hedwigiaceae, Bruchiaceae, Ditrichaceae, Leucobriaceae, Rhabdoweisiaceae, Ptychomitriaceae, Grimmiaceae, Scouleriaceae, Drummondaceae and Pottiaceae (see appendix A for the complete list of species sampled and vouchers). The *gpd* of the ribosomal nuclear region and four plastid markers (*atpB-rbcL*, *rbcL*, *rps4* and *trnL*) and the

mitochondrial *nad5* were used for the "total evidence" argument based on Kluge (1989), and comprised of 107 species and 337 sequences. A total of 30 new sequences were generated in this study and the remaining were obtained from previous studies (Fisher et al. 2007; Santos & Stech 2016; Kress & Erickson 2007; Shaw et al. 2005; Stech 2006; Stech & Quandt 2006; Stech et al. 2012; Oguri et al. 2003; Cox et al. 2010; Liu et al. 2011; Liu et al. 2010; Wheeler et al. 2010; La Farge et al. 2000; Hernandez-Maqueda et al. 2008; Streiff 2006; Gama 2016) via Genbank (Benson et al. 2013).

### **DNA extraction, amplification, and sequencing**

DNA was extracted using a standard CTAB extraction, with modifications for a 96-well plate platform. The *trnL* region was amplified using the primers *trnC* & *trnF* (Taberlet et al. 1991), and the *rps4* region with the primers *rps5* & *trnS* (Souza-Chies et al. 1997). Amplification of the two markers were done in a 16  $\mu$ L polymerase chain reaction using GoTaq Master Mix (Promega Co., Fitchburg, WI). The cycling conditions were 94°C for 2 min, then 10 cycles of 94°C for 15 sec, an annealing temperature of 65°C that dropped one degree each cycle, and 72°C for 1 min, followed by 20 cycles of 94°C for 15 sec, 56°C for 30 sec, and 72°C for 1 min, and terminating with 72°C for 7 min. Sequencing was accomplished, following exo-sap clean-up, on an ABI 3730 XL capillary sequencer at the University of Florida Interdisciplinary Center for Biotechnology Research core facility.

### **Phylogenetic analysis**

Alignment was done for each nuclear and plastid gene sequence separately using Geneious 5.6.6 (Biomatters Ltd, Auckland, New Zealand) at default settings. Aligned sequences were manually edited to conserve sequence homology and ambiguous sites were excluded. Phylogenetic relationships were estimated using maximum likelihood (ML), and

Bayesian Inference (BI) analyses were performed separately on each dataset and subsequently combined. We used jModelTest v.2.1.6 (Darriba et al. 2012) to select the best substitution model for each individual marker. Maximum likelihood (ML) analyses were performed with RAxML v8.2.8 (Stamatakis 2006, 2014) under the Gama model of rate heterogeneity, using the rapid bootstrap algorithm with 1000 replicates to assess branch support, combined with the best-scoring ML tree under default parameters. Bayesian Inference (BI) was performed, with unlinked substitution models for each of the six markers obtained from jModelTest v.2.1.6, using MrBayes v.3.2.6. (Ronquist et al. 2003, 2012). Two independent runs with four Markov Chain Monte Carlo (MCMC) runs were conducted by sampling every 1,000 generations for 20 million generations. Each run was evaluated in Tracer v.1.6 (Rambaut et al. 2014) to determine the effective sample sizes (ESS) > 200. The consensus tree was generated in MrBayes with 25% of burn-in discarded. The consensus tree and posterior probability (PP) were visualized and edited in FigTree v.1.4.2. (Rambaut 2014). Support values were considered high when bootstrapping (BS) was  $\geq 70\%$  (Hillis & Bull 1993) or posterior probability (PP)  $\geq 0.95$  (Pirie 2015). All analyses of ML, BI and jModelTest were performed in the CIPRES Science Gateway (Miller et al. 2010).

### **Divergence times and ancestral area reconstruction**

To estimate the divergence times of Calymperaceae clades the dataset was reduced to three chloroplast genes (*rbcL*, *trnL* and *rps4*), that correspond to the accession with the least missing data. Subsequently, 58 accessions were selected based on their position in the phylogeny. For taxa with more than one accession present (*Syrrhopodon cryptocarpus*, *S. simmondsii*, and *Exostratum blumei*) only one was included. A total of 58 species from Calymperaceae and four species from *Octoblepharum* (outgroup) were included. Internal fossil calibration was used (Frahm & Newton 2005) with root constrained as a secondary

calibration for the divergence times of Calymperaceae based on Laenen et al. (2014). An additional root calibration was employed and constrained based on the 95% confidence interval of the stem age estimate for *Syrrhodon* (II) (Laenen et al. 2014). Root calibration was used on the stem age of the divergence of Calymperaceae dated at 71 Ma (SD: 20) with a normal distribution on the priors that include the 95% HPD interval also as estimated in Laenen et al. (2014).

Calibrations were made by using Dominican amber fossils assigned to the extant species *Syrrhodon incompletus* and *Octoblepharum pulvinatum* (Frahm & Newton 2005), from early-middle Miocene (15–20 Ma) (Iturralde-Vinent & MacPhee 1996; Solorzano Kraemer 2007). The fossils were placed at the stem of the clades of the respective taxa with a lognormal distribution (offset: 12.5, mean: 1, SD: 1; 95% interval: 15–28.6 Ma). The interval overlay the fossil age clade estimates of the stem age of *Syrrhodon* (Laenen et al. 2014). All other priors were left with default values.

Divergence times were estimated using BEAST v1.8.4 (Drummond *et al.* 2012) under the pure-birth model with a Yule prior, as well as the previously described substitution model with unlinked data partitions for the three markers. The analyses used an uncorrelated log-normal relaxed clock model (Drummond et al. 2006). Markov chain Monte Carlo (MCMC) was run for 200 million generations with parameters sampled every 10,000 generations. After the inspection of the results in Tracer, ESS values > 200 were regarded as good support, indicating that the parameter space had been sufficiently sampled. The initial 10% of trees were discarded as burn-ins and a maximum clade credibility tree (MCC) with mean node heights was constructed from the remaining trees with TreeAnnotator 1.8.2 (part of the BEAST package) and visualized as above with Figtree.

### **Ancestral area reconstruction**

We estimated the ancestral area geographic distribution of the family Calymperaceae using BioGeoBEARS (Matzke 2014) in RASP v.3.2. (Yu et al. 2015). The distributional range of Calymperaceae were divided into three major areas: (A) the Neotropics, (B) Africa including Madagascar, and Asia including Australasia (C). Species distributions were assigned based on sample information. This assignment was utilized since pantropically distributed Calymperaceae were not tested as with multiple accessions, and Africa remains poorly sampled in the current phylogeny.

The Maximum Clade Credibility (MCC) tree generated in the divergence time analysis was used to infer the ancestral area probability, and the three models DEC (Ree & Smith 2008), DIVA (Ronquist 1997) and BayArea (Landis et al. 2013), with the parameter of founder event speciation estimated ( $j$ ), were compared using likelihood values and the Akaike information criterion corrected for small sample sizes (AICc) (Matzke 2013; 2014). Because no species were distributed over all three defined areas, the maximum number of areas was set at two.

## **RESULTS**

The combined dataset of five regions from three compartments was the focus of our interpretation and discussion as it provided greater resolution and statistical support without contradicting the individual analyses (Supplementary Figures 1-4). A total of 4,627 base pairs with 2,776 constant, 651 variable parsimony-uninformative and 1,250 variable parsimony-informative characters were incorporated in the analyses (Table 3). Markers with less missing data (*rps4* and *trnL*) did not show inconsistencies in the topology when analysed separately, as only support values for maximum likelihood varied. This type of incongruence does not justify separate analyses; in fact, cases have shown to benefit from combined analysis



(Mishler 2000). All phylogenetic analyses show congruent topologies differing only in the degree of resolution for some clades. The Maximum Likelihood and Bayesian Inference are presented in one consensus tree (Fig. 1).

Calymperaceae is resolved as monophyletic with maximum support (BS = 100; PP = 1) and sister to Octoblepharaceae. Within the family Calymperaceae, *Syrrhopodon cryptocarpus* (*Heliconema* clade) form a supported monophyletic clade sister to the rest of the family. The remaining clade is composed of two subclades, one of which (subclade I) contains the monophyletic genus *Calymperes* with high support (BS = 98; PP = 1) and unplaced *Syrrhopodon* species with no support (*Syrrhopodon japonicus*, *S. texanus*, *S. incompletus*, *S. mauritanus* and *S. hornschurchii*). Within the genus *Calymperes* the species *Calymperes rubiginosum* is resolved sister to the rest of the species in various unresolved clades.

The subclade II (BS = 100; PP = 1) splits in two lineages with one including *Mitthyridium* (BS = 100; PP = 1) supported as sister to a clade of four *Syrrhopodon* species representing three different traditionally defined subgenera (BS = 100; PP = 1). *Syrrhopodon armatus* and *S. fimbriatulus* (*Syrrhopodon* subgenus *Hyalolimbatae*), form a monophyletic clade sister to the latter, and the other lineage (PP = 0.98) is composed of *S. gardneri* sister (BS = 100; PP = 1) to the Leucobryoid taxa and other *Syrrhopodon* species. Leucobryoid taxa (including *Leucophanes*, *Arthrocorpus*, *Exostratum*, *Exodictyon* and *Syrrhopodon confertus*) are revealed as sister to *Syrrhopodon muelleri* (*Syrrhopodon* subgenus *Calymperidium*). *Syrrhopodon* subgenus *Hyalolimbatae* is polyphyletic in three separately supported clades and other species remain unplaced and unsupported (species with \*, \*\*, and # in Fig. 1). Finally, *Syrrhopodon* subgenus *Leucophanella* is resolved sister to *Syrrhopodon trachyphyllus* and *Syrrhopodon* subgenus *Pseudocalymperes* is resolved as a monophyletic sister clade to *S. subgenus Hyalolimbatae* represented by *S. fimbriatus* and *S. annotinus*.

Divergence time analyses showed that the family Calymperaceae originated ca. 32.67 (21.07- 51.58) Mya in the Oligocene (Fig. 2; Table 4). Major clades of the Calymperaceae diverged nearly in unison during the Miocene. *Syrrhopodon* as well showed recent divergence times of the main clades which support traditional subgeneric classifications (Table 4). The ancestral area estimation for Calymperaceae is presented in Fig. 3 as indicated by best fit models (Table 5) suggesting multiple independent long distance dispersal events to Asia with a Neotropical origin for the family. However, this conclusion remains highly tentative due to the near absence of African taxa.

## DISCUSSION

### Testing traditional concepts: Infra-familial phylogenetic relationships

The Calymperaceae Kindb. remain the last major unresolved tropical moss family in spite of their ubiquitous presence in the cryptogamic flora of tropical forests worldwide (Gradstein & Pócs 1989; Ellis 2007; 2016; Orban 2006; Salazar et al. 1993; Fisher 2007). Previous phylogenies supported the monophyly of *Arthrocnemum*, *Calymperes*, *Mitthyridium*, *Leucophanes*, *Exodictyon* although these efforts were based primarily on accessions from Asia (Fisher et al. 2007; Santos & Stech 2016; Wall 2002). Here we resolve that all genera, aside from *Syrrhopodon* remain monophyletic with the inclusion of Neotropical taxa. Furthermore, three traditionally circumscribed subgenera of *Syrrhopodon* (*Heliconema*, *Leucophanella* and *Pseudocalymperes*) are now resolved as well supported clades. In summary, these results suggest that the generic level diversity in Calymperaceae is substantially underestimated due to the polyphyletic nature of *Syrrhopodon*.

Two particularly interesting Neotropical taxa stand out from our results. Originally described by Mitten (1869) as *Syrrhopodon rubiginosum* due to its lack of teniole, gemma

positioned along the ventral side of the mid vein and bulging leaf cells, this rarely collected endemic of northern South and Central America (Reese 1993; Allen 1994) was transferred to *Calymperes* by Reese (1975) upon studying fertile material. *C. rubiginosum* (Mitt.) W.D. Reese, was indeed resolved herein as sister to a well-supported *Calymperes* clade offering further support that the persistent calyptra remains a synapomorphic character for the genus.

Another morphologically distinct Neotropical endemic *Syrrhopodon cryptocarpus* Dozy & Molk. was resolved as sister to the rest of the family. *S. cryptocarpus* and the Asiatic *S. robusticulus* (Broth.) Reese & Tan were assigned to their own subgenus *Heliconema* (Reese & Tan 1985; Reese 1993) due to a shared unique combination of immersed capsules with short setae, ligulate leaves with winged margins, and transverse bands on the cancellinae. Aside from *S. cryptocarpus* Dozy & Molk., the Neotropical *S. xanthophyllus* Mitt., (subgenus *Syrrhopodon*) is the only other Calymperaceae characterized by a shortened seta. Future efforts should include both *S. xanthophyllus* and *S. robusticus* to test the monophyly of subgenus *Heliconema*, and determine if immersed capsules indeed represent a homoplastic trait as inferred by traditional subgeneric classification.

The type species *S. gardneri* Hook. (Schwägr.) of *Syrrhopodon* was resolved as sister to the large and well supported Subclade II (Fig.1): a clade including all genera of the family excluding *Calymperes*. Types for five of the eight other subgenera are also included in this analysis. Nonetheless, only two subgenera (*Leucophanella* and *Pseudocalymperes*) were resolved in well-supported clades. *Leucophanella* is represented as a small Paleotropical taxon characterized by entire hyaline marginal leaf cells with prominent cancellinae. *Pseudocalymperes*, consists of eight taxa sharing strongly dimorphic gemmiferous leaves which are broadly deltoid in shape, and with a distinct coma. None of the three remaining subgenera were resolved as monophyletic. For example, accessions from *Hyalolimbatæ* (Reese 1993), the largest group defined by hyaline leaf margins (e.g., limbate) are scattered

among three clades. The type species *S. prolifer* Schwägr. is distant from other accessions of the same subgenus (*S. fimbriatus* Mitt., *S. annotinus* W.D. Reese & D.G. Griffin and *S. simmondsii* Steere), and separate from a small Paleotropical clade (*S. armatus* Mitt. and *S. fimbriatulus* Müll. Hal.) as well. Future targeted accessions should help resolve this large clade, nonetheless it is clear that various aspects of leaf morphology, such as the limbate and leucobryoid character states are indeed homoplastic.

One clade of subg. *Hyalolimbatae* demonstrated unresolved support among two narrow Amazonian endemics: *S. annotinus* and *S. simmondsii*. Indeed, both taxa are sympatric, exhibit substantial phenotypic overlap; however, occupy distinct ecological niches. Presently, studies involving greater genetic resolution in combination with morphometric analyses are being conducted in an effort to better understand the evolutionary history of this species complex.

### **Divergence in the shadow of angiosperms and oceans as barriers to migration**

The origin estimates for Calymperaceae indicate between 50-25 mya, a period which followed the Paleocene/Eocene thermal maxima (55mya), dates which corroborate with diversification estimates for other bryophytes (Laenen et al. 2014). From 65 mya, the proliferation of angiosperms and subsequent spread of modern tropical forests established a complex vertical architecture and novel micro-environments which opened ecological opportunities for plants and animals (Morley 2000). One prediction of the “shadow of the angiosperm” hypothesis (Schuettpelez & Pryer 2009) is that adaptations, such as desiccation tolerance, to the ecological demands of residing on an above ground plant surface should be correlated with the evolution of epiphytism. Indeed, correlations between the advent of modern tropical forests and adaptive radiations into these new environments have been demonstrated for obligatorily epiphytic and epiphyllous bryophytes (Wilson et al., 2007; Feldberg et al. 2014).

Although Calymperaceae is well represented in lowland rainforests as epiphytes, most species are opportunistic and may occur on other substrates. In this case, the diversification of Calymperaceae concomitant with expanding tropical rainforests may have been more the result of the opening of understory habitats (i.e., diversification of horizontal niches) than by the developing vertical complexity of the tree architecture. A clear understanding of the evolution of epiphytism in this large tropical family would require combining knowledge on species-specific ecological amplitudes, and morphological variation in the light of a well-resolved phylogeny.

The timing inferred from the present analysis for origin estimates of *Syrrhopodon* indeed matches with fossil evidence (Frahm & Newton 2005), and other independent estimates for divergence ages for the same genus in larger datasets (Laenen et al. 2014). However, our results for *Mitthyridium* and *Exodictyon* suggest a later diversification date (late Miocene to the Pleistocene) corresponding with Pacific island ages (ca. 10 Ma) as proposed by Wall (2002) for the origin of the Asian endemic *Mitthyridium*. Nonetheless, all major clades and subgenera of *Syrrhopodon* apparently diverged relatively recently and rapidly during the Miocene.

The frequency of multiple long distance dispersal (LDD) in well-supported clades among the Asian-Pacific and Neotropical floras, are concomitantly followed by cladogenic diversification. Such results are in line with other recent phylogeographic analyses of pantropical lineages for pleurocarpous mosses (Norhazrina et al. 2016), and epiphyllous liverworts (Bechteler et al. 2017) where rare LLD combined with subsequent speciation characterize their phylogeographic patterns. Our results corroborate with these studies as relatively recent LDD among Amazonian and Asian clades resulted in independent diversification events, suggesting that barriers to inter-continental migration rates are strong enough to maintain geographic structure among sister lineages despite the rare case of LDD.

Such evidence would suggest that although tropical bryophytes may be a ‘monotonous assemblage’ (Schuster 1983) at the continental scale (Mota & terSteege 2015), geographic structure in both phylogeographic signal and compositional patterns are most apparent at the inter-continental scale.

Although bryophytes are known for their lack of global genetic structure (Pisa et al. 2014), and transcontinental dispersal events (Lewis et al. 2014), Calymperaceae is not considered a group prone to frequent LDD as the family is dioicous, with low sexual expression and sporophyte production (Pereira et al. 2013; Fisher 2011). This in turn suggests that LDD might occur through gemmae production which due to their larger sizes, are generally predicted to serve for local population maintenance. However, Laenen et al. (2016) indeed observed that, in liverworts, range size correlates with gemmae production, but not with variation in sexual systems: a result in line with our findings. Taxon sampling is indeed far from complete for this large, pantropical family, but this work is a fundamental step in refining our understanding of its infra-familial relationships and evolutionary history.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support for this research was provided by grants from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CAPES/CNPq - to M.R.P., PROTAX (MCT/CNPq/MEC/CAPES no. 52/2010- to C.E.Z), Cooperação Internacional (MCT/CNPq no. 017/2013 –to C.E.Z, CNPq, Grant No. 441590/2016-0), and the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Amazonas (FAPEAM, Grant No. 015/2016) project PELD/MAUA. The authors also thank A. Vanderpoorten (Université Liege) for insightful comments on earlier stages of this manuscript.

**LITERATURE CITED**

- Allen, B. 1994. Moss flora of Central America. Part 1. Sphagnaceae- Calymperaceae. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* **49**: 1–242.
- Bechteler, J., A. Schäfer-Verwimp, G. E. Lee, K. Feldberg, O. A. Pérez-Escobar, D. F. Peralta, M.A.M. Renner & J. Heinrichs. 2017. Geographical structure, narrow species ranges, and Cenozoic diversification in a pantropical clade of epiphyllous liverworts. *Ecology and Evolution* **7**: 638–653.
- Bechteler, K., H. A. R. Schmidt., M. A. M. Renner., B. Wang., O. A. P. Escobar., A. Schäfer-Verwimp., K. Feldberg., & J. Heinrichs. 2017. A Burmese amber fossil of *Radula* (Porellales, Jungermanniopsida) provides insights into the Cretaceous evolution of epiphytic lineages of leafy liverworts. *Foss. Rec.* **20**: 201–213.
- Buck, W. R., B. Goffinet & A. J. Shaw. 2000. Testing morphological concepts of orders of pleurocarpous mosses (Bryophyta) using phylogenetic reconstructions based on trnLtrnF and rps4 sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **16**: 180–198.
- Carvalho-Silva, M., M. Stech, L. H. Soares-Silva, W. R. Buck, N. Wickett, Y. Liu & P. E. A. S. Câmara. 2017. A molecular phylogeny of the Sematophyllaceae s.l. (Hypnales) based on plastid, mitochondrial and nuclear markers, and its taxonomic implications. *Taxon* **66**: 811–831.
- Churchill, S.P. 1998. Catalog of Amazonian Mosses. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory* **85**: 191–238.
- Cox, C. J., B. Goffinet, A. E. Newton, A. J. Shaw & T. A. J. Hedderson. 2000. Phylogenetic relationships among the diplolepidous-alternate mosses (Bryidae) inferred from nuclear and chloroplast DNA sequences. *Bryologist* **103**: 22–241.
- Crosby, M., R.V. Magill, B. Allen & S. He. 1999. *A Checklist of the Mosses*. St. Louis: Missouri Botanical Garden.

- Crum, H. A. 2001. Structural Diversity of Bryophytes. Ann Arbor: University of Michigan.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo, D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 97–72.
- Drummond, A.J., S.Y. Ho., M.J. Phillips & A. Rambaut. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology* 4, e88.
- Ellis, L.T. 2007. Bryophyte flora of Uganda. 7. Calymperaceae and Octoblepharaceae. *Journal of Bryology* 29: 259–74.
- Ellis, L. T. 2016. *Syrrhopodon* Schwägr. (Calymperaceae, Musci) in India and adjacent regions, *Journal of Bryology* 38: 1-27.
- Feldberg, K., Schneider, H., Stadler, T., Schäfer-Verwimp, A., Schmidt, A.R. & J. Heinrichs. 2014. Epiphytic leafy liverworts diversified in angiosperm-dominated forests. *Scientific Reports*, 4: 5974.
- Feldberg, K., Hentschel J., R. Wilson., D. S. Rycroft., D Glenny., & J. Heinrichs. 2007. Phylogenetic biogeography of the leafy liverwort *Herbertus* (Jungermanniales, Herbertaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data: Correlation between genetic variation and geographical distribution. *Journal of Biogeography*, 34: 688–698.
- Fisher, K. M., D. P. Wall., K. L. Yip & B. D. Mishler. 2007. Phylogeny of the Calymperaceae with a rank-free systematic treatment. *The Bryologist* 110: 46–73.
- Fisher, K. M. 2011. Sex on the edge: Reproductive patterns across the geographic range of the *Syrrhopodon involutus* (Calymperaceae) complex. *Bryologist* 114: 674 – 685.
- Florschütz, P.A. 1964. The Mosses of Suriname. *Flora of Suriname Vol. VI*: 1–271
- Frahm, J-P. & A. E. Newton. 2005. A new contribution to the moss flora of Dominican amber. *The Bryologist* 108: 526–536.



- Frahm, J.-P. & M. Stech. 2006. The taxonomic status of intermediate forms of *Campylopus introflexus* (Hedw.) Brid. and *C. pilifer* Brid. (Dicranaceae, Bryopsida) newly discovered in Europe. *Cryptogamie Bryologie* 27: 213–223.
- Gama, R., L. Allan, F. Alkimim, P. E. A. S. Câmara, & M. Stech. 2016. Identity and Origin of the *Campylopus* (Leucobryaceae, Bryopsida) Species from Trindade Island (Brazil). *Cryptogamie, Bryologie*. 37: 241– 250
- Goffinet, B., W.R. Buck, & A.J. Shaw. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. In: Goffinet B, Shaw AJ. (eds.) *Bryophyte Biology*. 2nd edn. Cambridge, Cambridge University Press. p. 55–138.
- Goffinet, B. & W. R. Buck. 2004. Systematics of the Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 98: 205–239.
- Gradstein, S. R. & T. Pócs. 1989. Bryophytes. In H. Lieth & M. J. A. Werger (eds.), *Tropical Rain Forest Ecosystems*. Elsevier, Amsterdam 311–325.
- Gradstein, S. R., S. P. Churchill & N. A. Salazar. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86: 1–577.
- Hernandez-Maqueda, R., D.B. Quandt, O.C. Werner, J. Muñoz. 2008. Phylogeny and classification of the Grimmiaceae/Ptychomitriaceae complex (Bryophyta) inferred from cpDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 863-877.
- Hentschel, J., von Konrat, M. J., Pócs, T., Sch€afer-Verwimp, A., Shaw, A. J., Schneider, H., & Heinrichs, J. 2009. Molecular insights into the phylogeny and subgeneric classification of *Frullania raddi* (Frullaniaceae, Porellales). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 52: 142–156.
- Hillis, D.M. & J.J. Bull. 1993. An Empirical Test of Bootstrapping as a Method for Assessing Confidence in Phylogenetic Analysis. *Syst. Biol.* 42: 182–192.

- Heinrichs, J., Feldberg, K., Bechteler, J., Scheben, A., Czumaj, A., Pocs, T., Schneider, H. & A.Schäfer-Verwimp. 2015. Integrative taxonomy of *Lepidolejeunea* (Jungermanniopsida: Porellales): Ocelli allow the recognition of two neglected species. *Taxon* 64: 216–228.
- Heinrichs, J., A. Scheben., J. Bechteler., G. E. Lee., A. Schäfer-Verwimp., & L. Hedenäs. 2016. Crown Group Lejeuneaceae and pleurocarpous mosses in early Eocene (Ypresian) Indian Amber. *PLoS ONE* 11: e0156301.
- Iturralde-Vinent, M.A. & R.D.E. MacPhee. 1996. Age and paleogeographical origin of Dominican amber. *Science* 273: 1850–1852.
- Jiang, W., Si-Yun Chen, Hong Wang, De-Zhu Li, John J. Wiens. 2014. Should genes with missing data be excluded from phylogenetic analyses? *Molecular Phylogenetics and Evolution* [80](#): [308](#)–318.
- Kluge, A.G. 1989. A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among Epicrates (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology* 38: 7–25.
- Kress, W.J & D. L. Erickson. 2007. A two-locus global DNA barcode for land plants: the coding *rbcL*. *PLoS ONE* 2: e508
- La Farge, C., B. D. Mishler, J. A. Wheeler, D. P. Wall, K. Johannes, S. Schaffer & A. J. Shaw. 2000. Phylogenetic relationships within the haplolepideous mosses. *The Bryologist* 103: 257–276.
- Laenen, B., B. Shaw, H. Schneider, B. Goffinet, E. Paradis, A. Désamoré, J. Heinrichs, J.C. Villarreal, S.R. Gradstein, S.F. McDaniel, D.G. Long, L.L. Forrest, M.L. Hollingsworth, B. Crandall-Stotler, E.C. Davis, J. Engel, M. Von Konrat, E.D. Cooper, J. Patiño, C.J. Cox, A. Vanderpoorten, A.J. Shaw. 2014. Extant diversity of bryophytes emerged from successive post-Mesozoic diversification bursts. *Nature Communications* 5: 5134.
- Landis, M.J., N.J. Matzke, B.R. Moore, & J.P. Huelsenbeck. 2013. Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology* 62: 789–804.

- Lewis, L.R., E. Behling, H. Gousse, E. Qian, C.S. Elphick, J. Lamarre, J. Bêty, J. Liebezeit, R. Rozzi, & B. Goffinet. 2014. First evidence of bryophyte diaspores in the plumage of transequatorial migrant birds. *PeerJ* 2: e424
- Lisboa, R. C. L. 1976. Estudos sobre a vegetação das campinas amazônicas. V. Briocologia de uma campina amazônica. *Acta Amazônica* 6: 171–191.
- Liu, Y., T. Cao & X. J. Ge. 2011. A case study of DNA barcoding in Chinese Grimmiaceae and a moss recorded in China for the first time. *Taxon* 60: 185–193.
- Matzke, N. J. 2013. Probabilistic Historical Biogeography: New Models for Founder-Event Speciation, Imperfect Detection, and Fossils Allow Improved Accuracy and Model-Testing. *Frontiers of Biogeography* 5: 242–248.
- Matzke, N. J. 2014. Model Selection in Historical Biogeography Reveals that Founder-event Speciation is a Crucial Process in Island Clades. *Systematic Biology*. 63: 951-970.
- Miller, M.A., W. Pfeiffer, T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees” in Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE). Available at: <http://www.phylo.org/index.php>.
- Mishler, B. D. 2000. Deep phylogenetic relationships among “plants” and their implications for classification. *Taxon* 49: 661–683.
- Mitten, W. 1869. Musci Austro-American Journal of the Linnean Society of Botany 12: 1-659.
- Morley, R. J. 2000. Origin and Evolution of Tropical Rain Forests (John Wiley and Sons, Chichester).
- Norhazrina, N., J. Wang, A. Habborg, J. L. Geffert, J. Mutke, S. R. Gradstein, A. Baselga, A. Vanderpoorten & J. Patiño. 2017. Tropical bryophyte floras: a homogeneous assemblage of highly mobile species? Insights from their spatial patterns of beta diversity. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183: 16-24.

- Norhazrina, N., A. Vanderpoorten, L. Hedenäs & J. Patiño. 2016. What are the evolutionary mechanisms explain the similar species richness patterns in tropical mosses? Insights from the phylogeny of the pantropical genus *Pelekium*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 105:139-145.
- Oguri, E., T. Yamaguchi, H. Tsubota, & H. Deguchi. 2010. A preliminary phylogenetic study of the genus *Leucobryum* (Leucobryaceae, Musci) in Asia and the Pacific based on ITS and rbcL sequences. *Hikobia* 14: 45–53.
- Mota de Oliveira, S. & H. ter Steege. 2015. Bryophyte communities in the Amazon forest are regulated by height on the host tree and site elevation. *Journal of Ecology* 103: 441-450.
- Orbán, O. 2006. Studies on African Calymperaceae, VII. New records and identification key of species of the non-leucobryoid Calymperaceae species of Madagascar. *Tropical Bryology* 28: 49–58.
- Paradis, E., B. Bolker, J. Claude, H. Sien Cuong, R. Desper, B. Durand, B. Durand, J. Dutheil, O. Gascuel, C. Heilbl, D. Lawson, V. Lefort, Legrande, J. Lemon, Y. Noel, J. Nylander, R. Opgen-Rhein, A. Popescu, K. Schliep, K. Strimmer & D. Vienne. 2016. Package ‘ape’: Analysis of Phylogenetics and Evolution 1–269. [<http://cran.r-project.org/web/packages/ape/ape.pdf>].
- Pereira, M. R., C. S. Dambros & C. E. Zartman. 2013. Will the real *Syrrophodon leprieurii* please stand up? The influence of topography and distance on phenotypic variation in a widespread Neotropical moss. *The Bryologist* 116: 58–64.
- Pirie, M.D. 2015. Phylogenies from concatenated data: Is the end nigh? *Taxon*: 64: 421–423.
- Pisa, S., E.M. Biersma, P. Convey, J. Patiño, A. Vanderpoorten, O. Werner & R.M. Ros. 2014. The cosmopolitan moss *Bryum argenteum* in Antarctica: back-colonization from extra-regional Pleistocene refugia or in situ survival? *Polar Biology* 37: 1469-1477.

- R Core Team. 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available: <http://www.R-project.org>.
- Rambaut, A. 2014. FigTree v1.4.2. Available from. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rambaut, A., M.A. Suchard, W. Xie, & A.J. Drummond. 2014. TRACER v.1.6, Available from. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer>.
- Ramírez S.R., B. Gravendeel, R.B. Singer, C.R. Marshall, N.E. Pierce. 2007. Dating the origin of the Orchidaceae from a fossil orchid with its pollinator. *Nature* 448:1042–1045
- Ree, R.H. & S.A. Smith. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57: 4–14.
- Reese, W. D. 1987a. Calymperes (Musci: Calymperaceae): World ranges, implications for patterns of historical dispersion and speciation, and comments on phylogeny. *Brittonia* 39: 225–237.
- \_\_\_\_\_. 1987b. World ranges, implications for patterns of historical dispersal and speciation, and comments on phylogeny of Syrrhopodon (Calymperaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 426–445.
- \_\_\_\_\_. 1993. Calymperaceae. *Memoirs of the New York Botanical Gardens* 58: 1–102.
- \_\_\_\_\_. 1994. Calymperaceae. In B. Allen, Moss flora of Central America. Part 1. Sphagnaceae–Calymperaceae. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 49: 192–225.
- \_\_\_\_\_. 1995. Synopsis of Syrrhopodon subgenus Pseudocalymperes. *The Bryologist* 98: 141–145.
- Ronquist, F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195–203.
- Ronquist, F. & J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572–1574.

- Ronquist, F., M. Teslenko, P. Van der Mark, et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539-542.
- Santos, M. B. & M. Stech. 2017. Tackling relationships and species circumscriptions of *Octoblepharum*, an enigmatic genus of haplolepidous mosses (Dicranidae, Bryophyta), *Systematics and Biodiversity* 15: 16-24
- Scheben, A., J. Bechteler., G. E. Lee., T. Pócs., A. Schäfer-Verwimp., & J. Heinrichs. 2016. Multiple transoceanic dispersals and geographical structure in the pantropical leafy liverwort *Ceratolejeunea* (Lejeuneaceae, Porellales). *Journal of Biogeography* 43: 1739–1749.
- Schuster, R.M. 1983. Phytogeography of the Bryophyta. In: Schuster, RM, ed. *New manual of bryology, Vol. 1*. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory 463–626.
- Schuettpelez, E., & K. M. Pryer. 2009. Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 11200–11205.
- Shaw, A. J., C. J. Cox., B. Goffinet., W. R. Buck, & S. B. Boles. 2003. Phylogenetic evidence of a rapid radiation of pleurocarpous mosses (Bryophyta). *Evolution* 57: 2226–2241.
- Shaw, A. J. & K. Renzaglia 2004. Phylogeny and diversification of bryophytes. *American Journal of Botany* 91: 1557–1581.
- Shaw, A. J., C. J. Cox & B. Goffinet. 2005. Global patterns of moss diversity: taxonomic and molecular inferences. *Taxon* 54: 337–352.
- Solórzano Kraemer, M.M. 2007. Systematic, palaeoecology, and palaeobiogeography of the insect fauna from Mexican amber. *Palaeontographica Abteilung A* 282: 1–133.
- Stamatakis, A. 2006. RAxML-VI-HPC: Maximum Likelihood-based Phylogenetic Analyses with Thousands of Taxa and Mixed Models. *Bioinformatics* 22: 2688–2690.

- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 10.1093/bioinformatics/btu033.
- Stech, M. & D. Quandt. 2006. Molecular evolution of the chloroplast *atpB-rbcL* spacer in bryophytes. In: Sharma, A.K. & Sharma, A. (Eds), *Plant Genome: Biodiversity and Evolution*, Vol. 2, Part B. Science Publishers, Enfield, New Hampshire, pp. 409–431.
- Stech, M., S. F. McDaniel, R. Hernández-Maqueda, R. M. Ros, O. Werner, J. Muñoz, & D. Quandt. 2012. Phylogeny of haplolepideous mosses - challenges and perspectives. *Journal of Bryology* 34: 173–186.
- Streiff, A. 2006. Phylogenetic study of *Grimmia* (Grimmiaceae) based on plastid DNA sequences (*trnL-trnF* and *rps4*) and on morphological characters. *The Bryologist* 109: 224–235.
- Taberlet, P., L. Gielly, G. Pautou & J. Bouvet. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1110.
- Yu, Y., A. J. Harris, C. Blair, He XJ. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 87:46–49.
- Wall, D. P. 2002. Use of the nuclear gene glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase for phylogeny reconstruction of recently diverged lineages in *Mitthyridium* (Musci: Calymperaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 10–27.
- Vanderpoorten, A., S. R. Gradstein., M. A. Carine & N. Devos. 2010. The ghosts of Gondwana and Laurasia in modern liverwort distributions. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85: 471–487.
- Wheeler, J. A., D. P. Wall, K. Johannes, & B. D. Mishler. 2000. Congruence and convergence in the moss family Calymperaceae: phylogenetic analysis of two chloroplast genes (*rbcL* and *rps4*) and morphology. *Systematic Biology* (in press).

Wilson, R., J. Heinrichs, J. Hentschel, S. R. Gradstein, and H. Scheneider. 2007. Steady diversification of derived liverworts under Tertiary climatic fluctuations. *Biology Letters* 3: 566.

**Table 1.** Character diagnosis for *Syrrhopodon* subgenera sensu Reese (1987, 1993).

<b>Subgenus</b>	<b>Upper lamina</b>	<b>Hyaline margin</b>	<b>Gemmiferous leaf</b>	<b>Cancellinae</b>
Calymperidium	longer than lower	present or absent	NA	distinct
Heliconema	ligulate with winged margins	Absent	NA	golden yellow
Hyalolimbatæ	longer than lower	present all around	similar to vegetative leaves	distinct
Leucophanella	reduced	present all around	NA	prominent
Macropyxidium	longer than lower	present all around with double toothed margins	dorsally and ventrally along costae	distinct
Porodictyon	longer than lower	present all around	ventral along costa on lower leaves	distinct
Pseudocalymperes	shorter or equal to lower	partly bordered	short, broad, deltoid forming a distinct coma	broad and distinct
Syrrhopodon	longer than lower with thickened leaf margins	Absent	NA	distinct or reduced
Brachybolbos	longer than lower	present all around	similar to vegetative leaves	Ot up to middle lamina



**Table 2.** Summary of the historical classification of *Syrrhopodon* complex.

Taxa in <i>Syrrhopodon</i> complex	Genus	Subgenus	Section
Brachybolbos		<i>invalid</i> in Tixier 1967; Reese 1993	
Calymperidium	Dozy & Molk 1856	Brotherus 1901	Mitten 1869
Heliconema	Ellis 1989; Chameleion sensu Eddy 1990	Reese 1987; 1993	Mitten 1869
Hyalolimbatae		Eusyrrhopodon sensu Brotherus 1924; Reese 1987	
Leucophanella		Orthophyllum sensu Brotherus 1924; Reese 1987	
Macropyxidium		Brotherus 1924; Reese 1987	
Pseudocalymperes (=Calymperopsis)	Brotherus 1924; Fleischer 1904; Tixier 1967	Calymperopsis sensu Brotherus 1909; Florschütz 1964; Crum & Anerson 1981; Reese et al. 1986; Reese 1987; Pseudocalymperes sensu Reese 1993	Subsection sensu Muller 1901
Porodictyon		Brotherus 1924; Reese 1987	
Syrrhopodon		Orthotheca sensu Brotherus 1924; Reese 1987	

**Table 3.** Summary of characters included in the complete aligned nucleotides and by separate markers.

Markers	Proportion of missing data per locus	DNA Substitution model	Number of characters	Constant characters	Variable parsimony-uninformative	Variable parsimony-informative
<i>gpd</i>	71%	GTR+Y+G	873	437	132	304
<i>atpB-rbcL</i>	75%	GTR+Y+G	436	231	67	138
<i>nad5</i>	54%	GTR+Y+G	982	642	157	138
<i>rbcL</i>	60%	GTR+G	1355	1000	145	210
<i>rps4</i>	2%	GTR+Y+G	579	279	69	231
<i>trnL</i>	2%	GTR+Y+G	451	187	80	184
Complete			4627	2776	651	1250

**Table 4.** Mean age divergences estimate in million years ago (Mya) and 95% highest probability density intervals (HPD) of major clades in the family Calymperaceae.

Clades	Age	HDP 95%
<i>Octoblepharum</i> /Calymperaceae	32.67	21.07, 51.58
<i>Octoblepharum</i>	14.56	12.59, 19.85
<i>Syrrhopodon cryptocarpos</i>	24.57	15.28, 38.40
Calymperaceae (w.o. <i>S. cryptocarpos</i> )	17.82	12.67, 27.02
<i>Calymperes</i>	15.38	12.66, 22.73
<i>Syrrhopodon</i> A	12.45	6.53, 20.21
<i>Syrrhopodon</i> B	13.08	8.33, 21.16
<i>Syrrhopodon</i> B (incl. <i>Mitthyridium</i> )	10.13	6.22, 16.50
<i>Mitthyridium</i>	5.61	1.67, 6.04
<i>Syrrhopodon</i> B ( <i>Calymperidium</i> )	3.81	0.44, 3.34
<i>Syrrhopodon</i> B ( <i>Hyalolimbatae</i> )	6.4	3.16, 11.42
<i>Syrrhopodon gardneri</i>	11.56	7.49, 18.16
<i>Syrrhopodon</i> C1 (incl. Leucobryoid taxa)	7.48	6.06, 15
Leucobryoid taxa	6.19	3.68, 9.99
<i>Syrrhopodon</i> C2 ( <i>Hyalolimbatae</i> 1)	7.44	4.47, 11.73
<i>Syrrhopodon</i> C2	6.91	4.12, 11.01
<i>Syrrhopodon</i> C2 ( <i>Hyalolimbatae</i> 2)	5.49	2.73, 9.23
<i>Syrrhopodon</i> C2 ( <i>Pseudocalymperes</i> & <i>Hyalolimbatae</i> )	5.91	3.32, 9.52
<i>Syrrhopodon</i> C2 ( <i>Pseudocalymperes</i> )	1.61	0.41, 3.51
<i>Syrrhopodon</i> C2 ( <i>Hyalolimbatae</i> 3)	4.72	0.69, 4.14

## Legends

**Fig. 1.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of 61 representatives in the family Calymperaceae based on the concatenated dataset of six markers from the nucleus (*gdp*), mitochondrial (*nad5*) and chloroplast (*atpB-rbcL*, *rbcL*, *rps4* and *trnL*). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown. Not supported and unplaced *Syrrhopodon* where mark with \**Syrrhopodon* subgen. *hyalolymbatae*, \*\**Syrrhopodon* subgen. *Syrrhopodon* and #*Syrrhopodon* subgen. *Calymperidium*.

**Fig. 2.** Chronogram showing the diversification of the family Calymperaceae based on Bayesian dating analysis of the concatenated dataset, using BEAST. Branches are drawn

proportional to geological time and timescale in millions of years before present is shown below the tree. The 95% highest probability density interval on node age is indicated by horizontal blue bars. Clade names correspond to current accepted Calymperaceae genera. *Syrrhopodon* subgenera are name (following current sub-generic morphological classification Reese 1987). Exact age estimates in million year ago (Mya) for each clade are shown in Table 3.

**Fig. 3.** Ancestral area distribution of Calymperaceae. Pie charts at nodes represent probabilities for ancestral areas based on the BioGeoBEARS analysis with the DEC model.

**Supplementary Fig. 1.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of the *gpd* marker (nDNA). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown.

**Supplementary Fig. 2.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of the *nad5* marker (mtDNA). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown.

**Supplementary Fig. 3.** Maximum likelihood majority rule consensus tree of the plastidial markers (*atpB-rbcL*, *rbcL*, *rps4* and *trnL*). Branch support is indicated for Bayesian inference and Maximum likelihood. ML BS values below 70, and BI PP. below 0.95 are not shown.

FIGURE 1



FIGURE 2

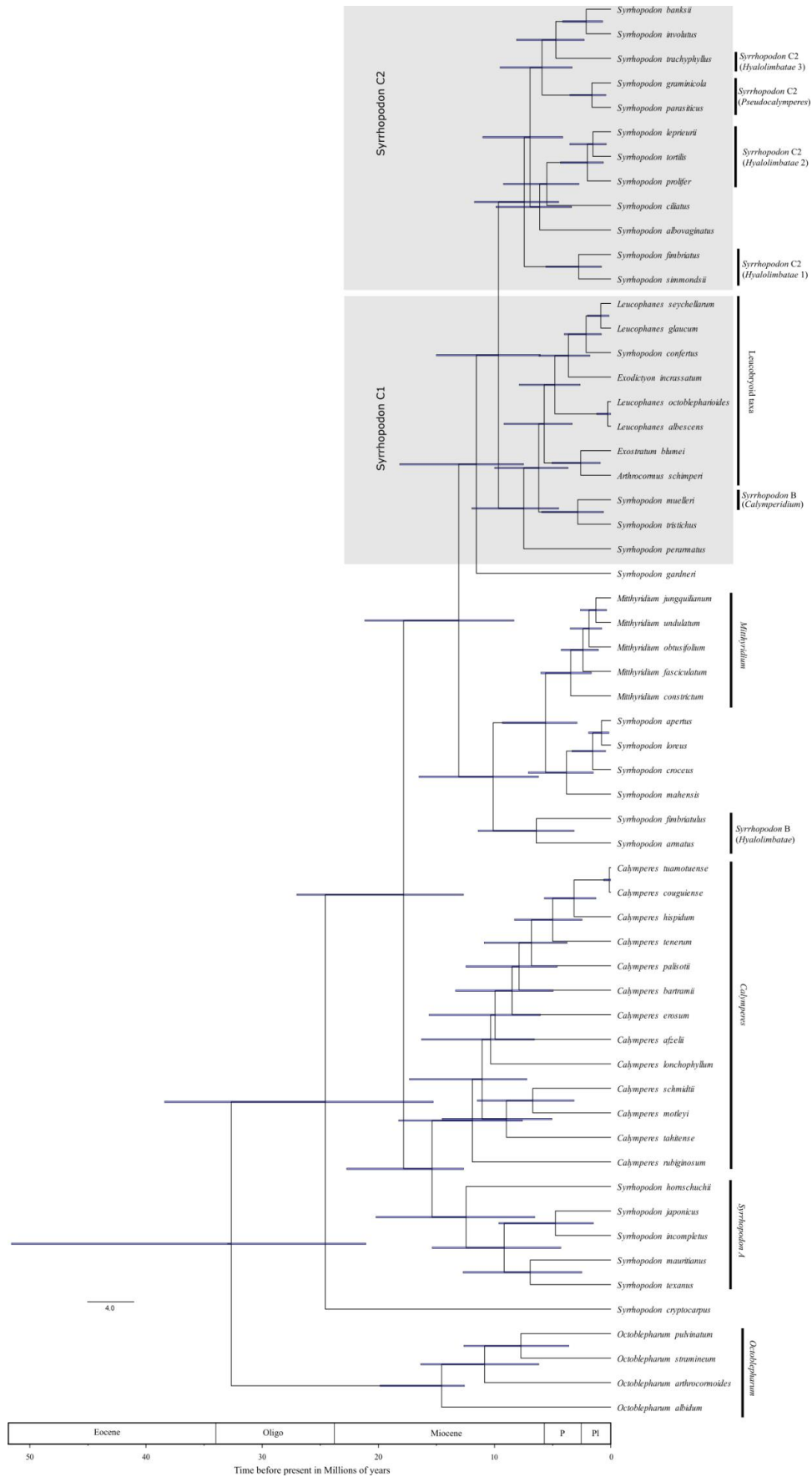
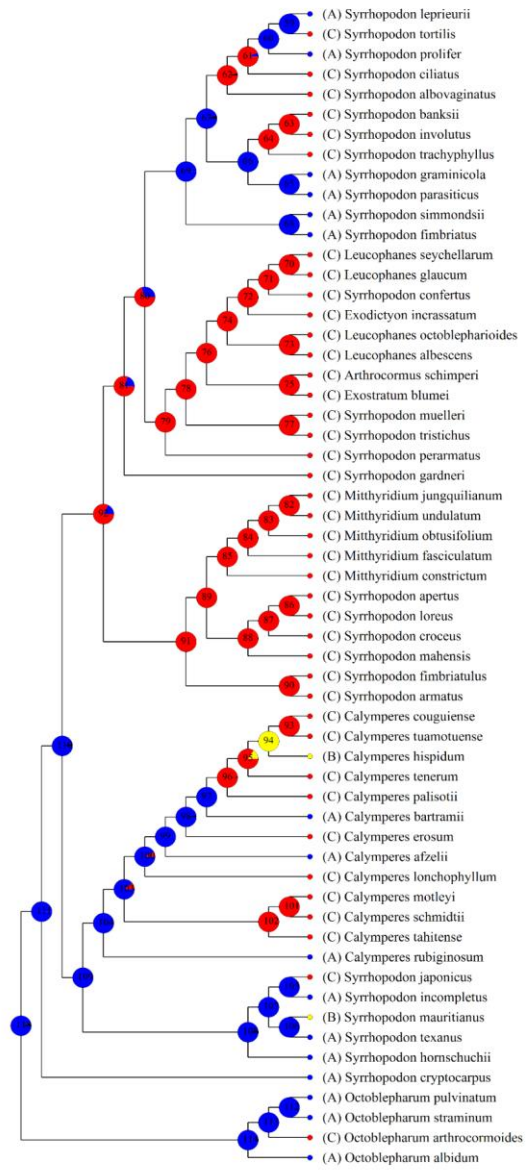
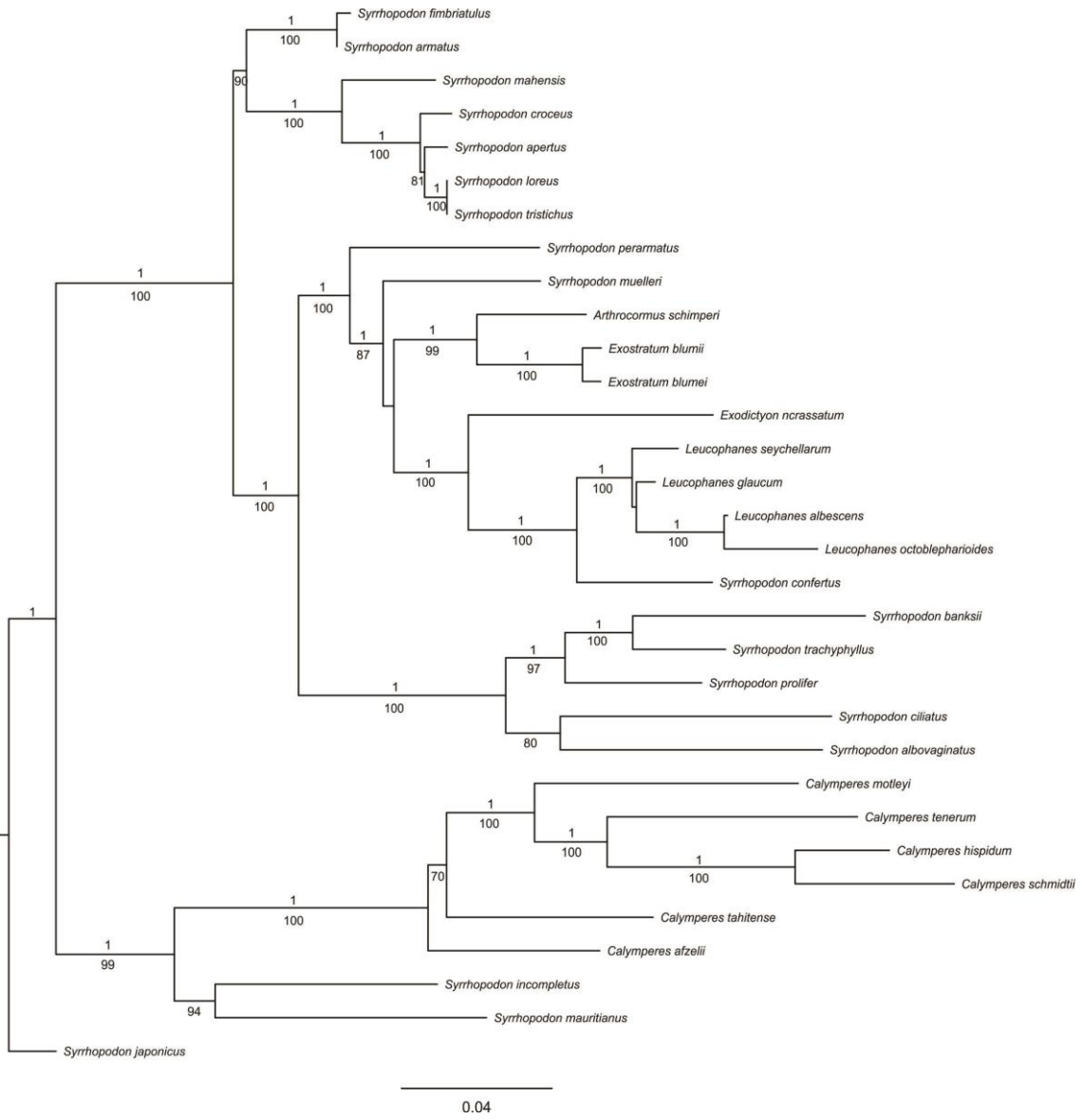


FIGURE 3

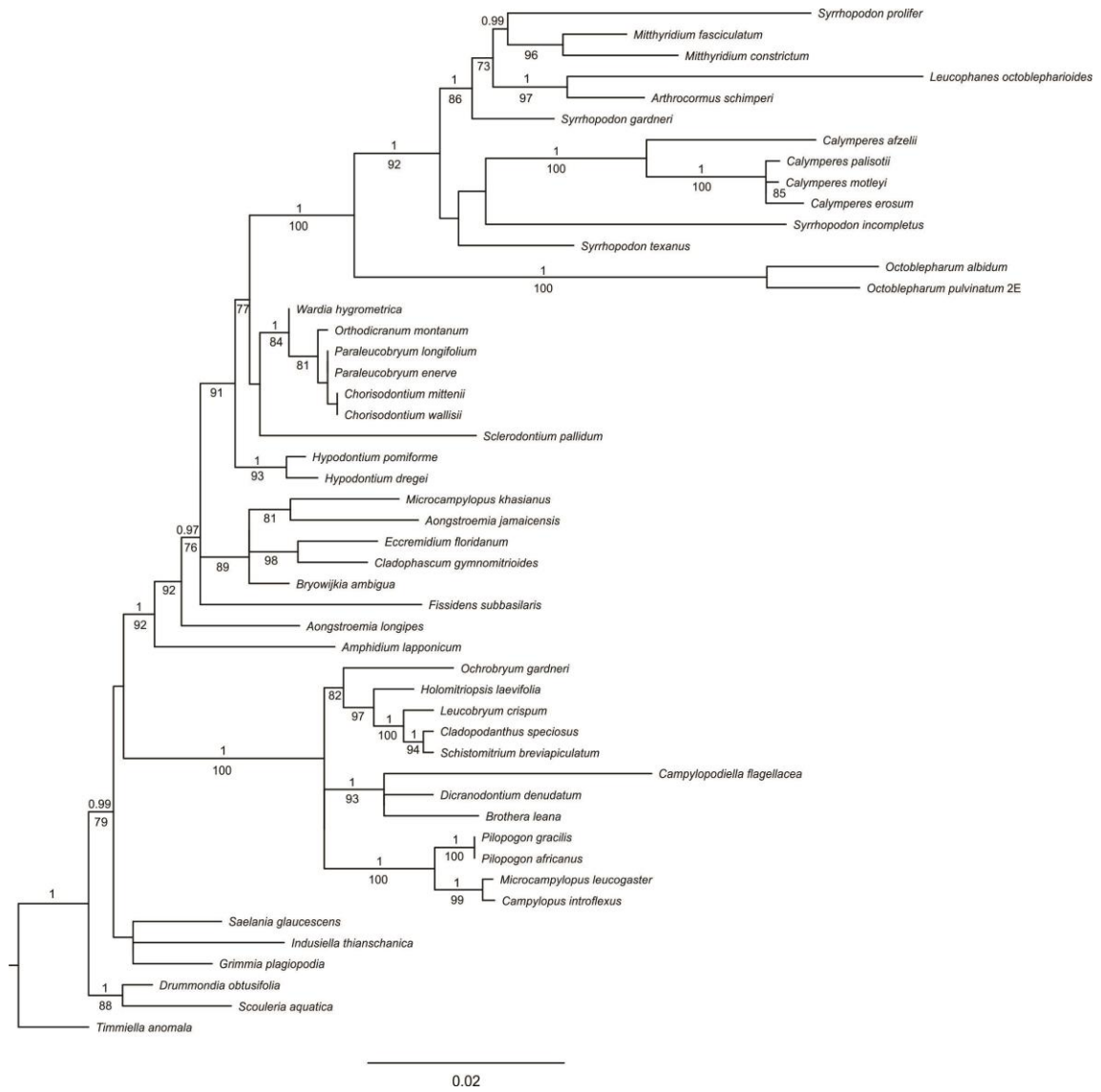
DEC results:



Supplementary Fig. 1



Supplementary Fig. 2





Supplementary Fig. 3.



**CAPÍTULO 3**

---

**Maintenance of genetic and morphological identity in two sibling *Syrrhopodon* species  
(Calymperaceae, Bryopsida) despite extensive introgression**

Pereira M. R1., Ledent A.\*2, Wickett N.3 Mardulyn P.4, Zartman C.E1\*, Vanderpoorten A.\*2

**Maintenance of genetic and morphological identity in two sibling *Syrrhopodon* species  
(Calymperaceae, Bryopsida) despite extensive introgression**

Pereira M. R1., Ledent A.\*2, Wickett N.3 Mardulyn P.4, Zartman C.E1\*, Vanderpoorten A.\*2

1 National Institute for Amazonian Research, Department of Biodiversity

Av. André Araújo, 2936, Petrópolis, CEP 69060-001, Manaus, Amazonas, Brazil;

2 University of Liège, Institute of Botany, B22 Sart Tilman, 4000 Liège

\* equal contribution

**Abstract**

Bryophytes are a group of land plants wherein the role of hybridization has long been challenged. Using Genotyping by Sequencing to circumvent the lack of molecular variation at selected loci previously used for phylogeny and morphology, we determine the level of genetic and morphological divergence and reproductive isolation between two sibling *Syrrhopodon* species (Calymperaceae, Bryopsida) that occur in sympatry but in different habitats. A low (0.05), but significant  $F_{st}$  was observed between the two species from the analysis of 183 SNPs, consistent with growing evidence that ecological specialization can lead to genetic differentiation within bryophyte species. However, despite that pairs of conspecific individuals consistently exhibited higher average kinship coefficients than pairs formed by individuals from different species and despite a clear morphological differentiation, the slope of the Mantel test based on kinship coefficients between species pairs was significantly spatially correlated. This indicates that IBD is stronger than the

interspecific reproductive barrier, so that *S. annotinus* and *S. simmondsii* individuals are more closely related to each other when they are geographically closer, and thus, points to the existence of a contact zone. We conclude that interspecific introgression, whose role has long been questioned in bryophytes, may take place even in species wherein sporophyte production is scarce due to dioicy, raising the question of the mechanisms that maintain differentiation despite weak reproductive isolation.

## **Introduction**

Interspecific hybridization has long been recognized as a widespread and important phenomenon in plant evolution (Payseur and Rieseberg 2016). Allopoloidization, which involves whole genome duplication with the chromosome numbers of the two parents being summed in the hybrid species, has long been perceived as the dominant form of hybrid speciation (Abbott et al. 2010). In ferns, the role of allopolyploid speciation is such, that it masks the effects of isolation-by-distance, and hence, the speciation/area relationship observed in other taxonomic groups (Kisel and Barraclough 2010). Homoploid speciation, the evolution of a species without change in chromosome number, is thought to be a rarer form of speciation, although its importance might increase with the advances of genomics (Abbott et al. 2010).

In fact, genomic methods have dramatically improved our ability to detect introgression and have expanded the number of taxa amenable to a detailed study of hybridization (Goulet et al. 2017). By far the most widely-used approach to detect hybridization with molecular data is the use of model-based methods to infer global (genome-average) and local (locus-specific) ancestry from population variation data, such as STRUCTURE (Pritchard et al. 2000; Porras-Hurtado et al. 2013). These methods rely, however, on a series of assumption, such as Hardy-

Weinberg equilibrium, which are not met in clonal organisms. Alternatively, Hardy et al. (2001) introduced a method to evidence interspecific gene flow by contrasting the effect of reproductive barriers between species and isolation by distance within species on population genetic structure. Although this method does not make any assumption on genetic structure, an important requirement is that samples of each species show similar geographic distributions, to ensure that for all types of pairwise comparisons (i.e., within and between species), a full range of geographic distances between samples is present. Since the method integrates the geographic distance among individuals into account, it further allows to determine the spatial scale at which interspecific gene flow occurs.

Here, we apply this approach to address the question of hybridization in bryophytes, wherein, despite substantial evidence for allopolyploidization (see Barbulescu et al. 2017, Nieto-Lugilde et al. 2018 for review) and associated shifts in sexual systems (Perley and Jesson 2015), hybridization has long been perceived as nothing more than ‘an ephemeral and evolutionarily insignificant phenomenon’ (Natcheva et Cronberg 2004). In fact, bryophytes exhibit a series of life-history traits, including the prevalence of clonality, the rare production of sporophytes in dioicous species and the very high rates of selfing in autoicous species (see Laenen et al. 2016 for review), which, in principle, do not promote hybridization. Actual evidence for recombination of nuclear markers associated with sympatric occurrence of phenotypically intermediate specimens is indeed extremely limited (Shaw 1998, Natcheva et Cronberg 2007), and hybridization in bryophytes has been inferred from equivocal evidence such as intermediate morphology (see Natcheva and Cronberg 2004 for review) and incongruence between chloroplast and nuclear DNA sequences (e.g., Hedenäs 2015, 2017). In the present paper, we focus on the species pair formed by *Syrrhopodon simmondsii* and *S. annotinus* (Calymperaceae), which appears as an ideal model to test for reproductive isolation in mosses. These two species are sympatric in their Amazonian range where they occupy

different micro-habitats (*S. annotinus* on rock and soil, rarely on dead wood, *S. simmondsii* on sandy soil, humus, rotting wood, and trees) (Reese 1993), readily solving the common problem that ecological differentiation is confounded with distance and/or barriers to dispersal (Weber et al. 2017). Specimens of *S. annotinus* and *S. simmondsii* clustered within a clade in phylogenetic analyses based on a combination of five chloroplasts and one nuclear region (Pereira et al. 2019), but the lack of molecular variation within that clade called for the use of more variable markers. We therefore built a library of Single Nucleotide Polymorphisms (SNPs) from a modified Genotyping by Sequencing (GBS) protocol to address the following questions and test the following hypotheses: 1. Are there significant genetic and morphological differences between *S. annotinus* and *S. simmondsii*? 2. To what extent are the spatial genetic and morphological structures of the two species correlated? If *S. annotinus* and *S. simmondsii* are reproductively isolated, we expect that reproductive barriers are stronger than isolation-by-distance effects, and hence, that there is no relationship between the genetic and morphological similarity of pairs of interspecific individuals and the geographic distance separating them (H1). If the two species are actually conspecific, we expect that the slopes of the regressions between conspecific and non-conspecific pairs of individuals and geographic distance are not significantly different (H2). If a contact zone exists between two genetically diverging species, we expect that the genetic and morphological similarity of pairs of individuals is higher in conspecific than in interspecific comparisons, but that the regression slope between interspecific genetic / morphological similarity and geographic distance is significant (H3).

## Material and methods

### Taxonomic sampling and molecular protocols

48 specimens, including 25 of *S. annotinus* and 23 of *S. simmondsii*, were sampled, from a 42,640 km<sup>2</sup> area of lowland rainforest in the Rio Negro Basin North of Manaus (Table S1).

Specimens were collected in tubes and readily dried-out in silica gel.

Samples were frozen in liquid nitrogen for 5 minutes and DNA extracted using the DNeasy Plant Mini Kit (QIAGEN). SNP libraries were prepared based on a modified GBS protocol (Elshire et al. 2011). Modifications included the digestion of 100ng DNA with ApeKI, a double size selection of DNA fragments of 150-400 bp was performed using SPRI beads to only target fragments of sequenceable size. Fragments were amplified with a Q5 Hot Start High-Fidelity DNA Polymerase NEB to enhance specificity and reduce amplification errors. A scalable complexity reduction was achieved by using longer 3' primers that cover the entire common adapter, the 3' restriction site and extend 1 or 2 bases into the insert following Sonah et al. (2013). PCR products were purified using AMPure XP beads We gave each individual a forward and a reverse 4–8 bp long barcode (one at the 5' end and one at the 3' end), such that each individual had a unique barcode and could be multiplexed with all other individuals. These barcodes were selected from the 384 barcodes specifically designed to be used with ApeKI (<http://www.maizegenetics.net/genotyping-by-sequencing-gbs>). The concentration of PCR products was assessed by fluorometry with the Quant-iT PicoGreen dsDNA Assay Kit before multiplexing to ensure the equimolarity of PCR products in final libraries. Distribution of of fragment sizes for each library was analyzed by capillary electrophoresis with a QIAxcel to look for any remaining adaptor (around 128bp). If present, adaptors were removed by selecting fragments of >150 bp on a polyacrylamide gel. Paired-end sequencing (2X75bp) of

the libraries was performed with an Illumina NextSeq 500 sequencer in low-output mode (*i.e.* 130,000,000 of reads per line).

### Statistical analyses

Sequences of the adaptors at both 3' and 5' ends of each read as well as low-quality sequences (Phred score <20) at both ends were removed with cutadapt 1.16 (<https://cutadapt.readthedocs.io>). ipyrad 0.7.28 (<https://ipyrad.readthedocs.io>) was then used to demultiplex the libraries and to cluster alleles that diverged by less than 15% within and then among individuals. Reads that had less than 3× coverage were filtered-out before the clustering among individuals. Due to the haploid condition of the target species, loci with more than one allele per individual were discarded. We then discarded any locus that was sequenced in less than 25% of the individuals and any specimen that was genotyped at less than 10% of the loci.

To test the genetic differentiation between *S. annotinus* and *S. simmondsii*, we computed the  $F_{st}$  between them. Significance of  $F_{st}$  was assessed by 1,000 random permutations of individuals among categories. To test the hypothesis that the two species are reproductively isolated, we computed Mantel tests between kinship coefficients  $F_{ij}$  (Loiselle, Sork, Nason and Graham 1995) (i) for pairs of conspecific individuals, and (ii) for pairs of interspecific individuals, and the geographic distance separating them. The significance of the slope associated with the Mantel test among conspecific pairs was assessed by random permutations of 1000 individuals among localities. For comparisons between species, care must be taken in the interpretation of significance tests when spatial auto-correlation occurs within each species (Hardy and Vekemans 2001). This problem arises because randomization of spatial positions not only uncouples the spatial structures of both species, as needed, but also



suppresses the spatial autocorrelation within each species. Thus, for comparisons between species, the randomization tests may overestimate the association between geographic distances and genetic distances between interspecific individuals. Therefore, to assess the significance of the slope of the Mantel tests among non-conspecific species pairs, we implemented a Jackknife test, wherein the slope was recalculated after successively pruning one locus from the data at a time, to estimate the standard deviation of the slope across loci, and hence, determine whether its 95% confidence interval encompasses 0. One-way analysis of variance (anova) was employed to test the hypothesis that average kinship coefficients between pairs of conspecific individuals were higher than between pairs of specimens from different species. All computations were performed with Spagedi 1.5 (Hardy et al. 2012).

### **Morphological analyses**

14 variable gametophytic characters ((Table 1) were scored on the specimens used for molecular analysis. Following Shaw et al. (2003), 10 randomly selected leaves were sampled from each of three randomly selected shoots per collection.

To test for significant morphological differences between *S. annotinus* and *S. simmondsii*, a Principal Component Analysis (PCA) was performed, and significant differences in the average score of specimens assigned to each species, respectively, on the first two axes, were sought using anova. To test the hypothesis that morphological differentiation is consistently higher in inter-specific than in intraspecific comparisons along a gradient of geographic distance (H2), we computed Euclidian distances between pairs of conspecific individuals on the one hand, and between pairs of specimens from the two species on the other. We then computed the correlation coefficient between Euclidian distances for both infra- and

interspecific comparisons and geographic distance, and employed anovas to test that average morphological differences were significantly in inter- than intra specific comparisons.

## Results

An average total of 1.5 million reads per individual was obtained. From those 1.5 millions of reads per individual, the clustering of alleles diverging by a maximum of 15% within individuals led to an average of 750,000 allele clusters per individual. The read coverage filtering (set to 3) led to the loss of an average of 86% of the allele clusters. The filtering-out of heterozygous allele clusters led to the loss of another 2% of them. From the resulting matrix of 14,000 loci on average per specimen, we ended-up, after clustering loci diverging by a maximum of 15% among individuals, filtering-out loci and individuals with >75 and 90% of missing data, respectively, with a matrix including 40 specimens listed in Table 1 from an initial number of 48. In that matrix, 183 loci were sequenced at an average of  $36.8 \pm 8.9\%$  of the specimens and specimens were sequenced for an average of  $37.2 \pm 16.1\%$  of the loci.

The  $F_{st}$  between *S. annotinus* and *S. simmondsii* was 0.059 ( $P=0.004$ ). Average kinship coefficients along a geographic gradient were consistently higher for conspecific comparisons than for interspecific comparisons, and significantly so in 3 out of the 6 comparisons (Fig. 1), but the spatial genetic structures of the two species was significantly correlated. In fact, the interval of confidence of the regression slopes between pairs of conspecific individuals (b-log slope= $-0.033 \pm 0.011$ ,  $p < 0.001$ ), but also between pairs of interspecific individuals (b-log slope= $-0.034 \pm 0.010$ ) did not encompass 0, evidencing a significant pattern of isolation-by-distance in both cases.

The distribution of specimens along the first axes of the PCA of morphological characters, which accounted for 55 and 16% of the total variance, respectively, is shown in Fig. 2a. There

were significant morphological differences between *S. annotinus* and *S. simmondsii*, as revealed by significant anovas of the average score of specimens assigned to each species along PCA1 ( $p < 0.001$ ), but not PCA2 ( $p = 0.26$ ). PCA1 was mostly correlated negatively with chlorophyllose cell width, leaf serration, and presence/absence of chlorocyst papillae, and positively with plant size, leaf length, costa width, and stem thickness (Fig. 2b). None of the intra- and interspecific Euclidian distances were correlated with geographic distance (Fig. 3). Differences between pairs of specimens of different species were consistently significantly higher than between pairs of conspecific individuals across the geographic range (Fig. 3).

## Discussion

The significant  $F_{st}$  between sympatric specimens assigned to *S. annotinus* and *S. simmondsii* indicates that reproductive isolation led to differences in allele frequencies between two sympatric species characterized by different habitat requirements. Shaw et al. (1988) similarly found significant differences in a sympatric pair of moss species (*Climacium americanum* and *C. dendroides*) from different habitats. Although it is not possible to determine whether habitat differentiation triggered or followed speciation, these observations are consistent with growing evidence that ecological specialization can lead to genetic differentiation within bryophyte species. These observations contrast with the hypothesis that physiological plasticity prevails over genetic specialization in bryophytes based on experimental work suggesting that, in contrast with the vast majority of angiosperm species, bryophyte species do not tend to develop ecotypes, but rather display an inherent broad ability to cope with environmental variation (Shaw 1992). The results presented here contribute to growing evidence for genetic divergence (Szövényi et al. 2009; Hutsemekers et al. 2010; Pisa et al., 2013; Mikulaskova et al., 2015; Magdy et al., 2016) and speciation (Johnson et al., 2015) along environmental gradients in bryophytes, suggesting that adaptation could play a more

important role in shaping genetic patterns than previously thought. In particular, an increased role for ecological speciation contrasts with the hypothesis that the failure of bryophytes to radiate is caused by the limited importance of isolation-by-environment in the group (Patino et al. 2014).

The slight, but significant genetic divergence between *S. annotinus* and *S. simmondsii* (5% of the total variance of allele frequencies) is accompanied by substantial and significant levels of morphological divergence, as the first PCA axis of morphological variation, which accounts for 55% of the total variance, reflects the differentiation between *S. simmondsii* (negative coordinates) and *S. annotinus* (positive coordinates). In contrast to Pereira et al. (2013) who examined the geographic structure of morphological variation at a larger geographic scale in *S. leprieurii*, no correlation between morphological variation and geographic distance was observed in *S. annotinus* and *S. simmondsii* and interspecific differences were consistently significantly higher than intraspecific differences across the geographic range investigated, showing that the observed morphological differentiation cannot be explained by an alternative hypothesis of geographic variation within a single species (Zapata and Jimenez 2012).

However, despite the fact that pairs of conspecific individuals consistently exhibited higher average kinship coefficients than pairs of interspecific individuals, the slope of the Mantel test based on kinship coefficients between interspecific pairs was significantly spatially correlated. This indicates that IBD is stronger than the interspecific reproductive barrier, so that interspecific pairs of individuals are more closely related when they are geographically closer, and thus, points to the existence of a contact zone. Although *S. annotinus* and *S. simmondsii* are dioicous, and hence, seldom produce sporophytes (Reese 1993), individuals of the two species grow in the close vicinity of each other, so that sperm cells may reach the archegonia of a non-conspecific female individual. Our results call for

detailed investigation of the production of gametangia and sporophytes in the studied species, but nonetheless strongly support Natcheva and Cronberg's (2004) suggestion that hybridization may be a common, yet largely overlooked mechanism in bryophytes.

The strong isolation-by-distance pattern revealed here is consistent with the dispersal traits of the studied species, which are characterized by immersed sporophytes within perichaetial leaves, fairly large spores of  $>30\mu\text{m}$ , the absence of a peristome, and infrequent gemmae and sporophyte production (Reese 1993), together with extrinsic features of their environment of dense rainforests that is not prone to long-distance wind-dispersal. As a comparison, we computed the  $S_p$  statistics (Vekemans and Hardy 2004), which primarily depends upon the rate of decrease of pairwise kinship coefficients between individuals with the logarithm of the distance and varies, among others, as a function of the mating system and dispersal traits. The  $S_p$  statistics derived from the Mantel test based upon comparisons of conspecific pairs of individuals was 0.04. This value lays in the upper limit of the range reported for species with gravity-dispersed seeds ( $0.028\pm 0.016$ ) and is higher than the range reported for species characterized by wind ( $0.012\pm 0.012$ ) and animal ( $0.008\pm 0.005$ )-dispersed seeds (Vekemans and Hardy 2004). Such a poor dispersal capacity does not point to the transportation of diaspores by animals, which has been increasingly documented in bryophyte species from dense forest environments with low wind connectivity (Heinken et al. 2001; Rudolphi, 2009; Parsons et al. 2007; Wilkinson et al., 2017). The  $S_p$  statistics was, in turn, lower than that reported for plant species characterized by selfing (and hence, clonal) mating systems ( $0.14\pm 0.08$ ), which is consistent with the hypothesis that interspecific gene flow may occur in sympatry.

Our results point to three main conclusions. First, a small, but significant genetic difference exists between the sibling *S. annotinus* and *S. simmondsii* despite evidence for substantial levels of introgression, whereas morphological differentiation is much more

substantial. During the speciation process, various aspects of lineage divergence in fact arise (De Queiroz 2007). Sister species progressively diverge from each other over time, but the acquisition of the different properties defining them (when they become phenotypically diagnosable, reciprocally monophyletic for one or multiple loci, reproductively incompatible, ecologically distinct, etc.) is not simultaneous, potentially leading to conflicting assessments of species identity before and after the acquisition of any one of those properties. Based on the patterns observed, we conclude that *S. annotinus* and *S. simmondsii* represent two recently derived species that deserve taxonomic recognition.

Second, significant patterns of genetic structure were observed despite the comparatively low number of SNPs that could be expected with GBS techniques and the fairly large amounts of missing data. By comparison with the results obtained in other plant studies using GBS or Rad-seq approaches, >1000 SNPs were obtained for each of 663 individuals in *Protea repens* (Prunier et al. 2017), an average of 2,778 independent SNP loci was obtained in 7 Australian Alpine species Bell et al. (2018), and 17,982 SNPs in the fir *Keteleeria davidiana* with 50% missing data (Shih et al. 2018). The 183 SNPs obtained here are more comparable to the 63 SNPs obtained in the only other moss species that had to date been investigated using GBS or Rad-seq techniques, *Tetraplodon fuegianus*, in its northern hemisphere range (Lewis et al. 2017). The lower number of SNPs obtained in mosses may reflect a truly lower genetic diversity caused, among others, by high rates of clonality, but may also call for protocol improvements in these non-model organisms. Nevertheless, the present results, together with those of Lewis et al. (2017), suggest that SNP data are a promising tool for shallow systematics (Ding et al. 2018, Fernández-Mazuecos et al. 2018) and fine-scale genetic structure (Attard et al. 2017) in bryophytes when traditional markers such as low-copy nuclear genes and chloroplast genes are not polymorphic.

Third, the maintenance of low, but significant levels of genetic divergence and a high morphological differentiation despite weak reproductive isolation is puzzling. Such patterns were previously reported in polyploid species complexes demonstrating the porosity of the reproductive barrier among cytotypes, whose differentiation was interpreted in terms of the counter-selection of triploids, and the spatial clustering of identical cytotypes due to limited seed dispersal (Hardy et al. 2001). In the case of *S. annotinus* and *S. simmondsii*, which are both haploid, we suggest that two mechanisms may contribute to the observed differentiation. First, the intensity of recombination may be limited by the resistance of large parts of the genome against heterospecific genes, maintaining the genetic distinctness of the species (Natcheva and Cronberg 2007). Second, habitat specialization may play a key role through the counter-selection of hybrids, calling for the implementation of experimental transplantations and fitness measurements.

## References

Abbott RJ, Hegarty MJ, Hiscock SJ, Brennan AC. (2010). Homoploid speciation in action. *Taxon* 59: 1375 –1386.

Alix K, Gérard PR, Schwarzacher T, Heslop-Harrison JSP. (2017). Polyploidy and interspecific hybridization: Partners for adaptation, speciation and evolution in plants. *Annals of Botany* 120(2), pp. 183 –194

Attard CRM, Beheregaray LB, Möller LM (2018). Genotyping-by-sequencing for estimating relatedness in nonmodel organisms: Avoiding the trap of precise bias. *Molecular Ecology* 18:381–390.

Barbulescu EVI, Patzak SDF, Feldberg K, Schäfer-Verwimp A, Rycroft DS, Renner, MAM, Heinrichs, J (2017). Allopolyploid origin of the leafy liverwort *Plagiochila britannica* (Plagiochilaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 183(2), pp. 250–259

Bell N, Griffin PC, Hoffmann AA, Miller AD (2018). Spatial patterns of genetic diversity among Australian alpine flora communities revealed by comparative phylogenomics. *Journal of Biogeography*, 45: 177– 189

Cao YN, Wang LJ, Chen LY, Ding YQ, Liu LX., Qiu YX (2018). Inferring spatial patterns and drivers of population divergence of *Neolitsea sericea* (Lauraceae), based on molecular phylogeography and landscape genomics. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 126: 162 – 172.



Ding X, Xiao JH, Li L, Conran G J, Li J (2018). Congruent species delimitation of two controversial gold-thread nanmu tree species based on morphological and restriction site-associated DNA sequencing data. *Journal of Systematics Evolution*. 9999: 1–13.

Elshire RJ, Glaubitz JC, Sun Q, Poland JA, Kawamoto K, Buckler ES, Mitchell SE (2011) A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One* 6: e19379.

Farris E, Filigheddu R, Mameli G, Falanga V, Vanetti I, Rosati L, Binelli G (2018). Is population genetic structure of vascular plants shaped more by ecological or geographic factors? A study case on the Mediterranean endemic *Centaurea filiformis* (Asteraceae). *Plant Biology* 20: 936–947.

Fernández-Mazuecos M, Mellers G, Vigalondo B, Sáez L, Vargas P, Glover BJ (2018). Resolving Recent Plant Radiations: Power and Robustness of Genotyping-by-Sequencing. *Systematic Biology* 67: 250–268.

Goulet EB, Roda F, Hopkins R (2017). Hybridization in Plants: Old Ideas, New Techniques. *Plant Physiol.* 173: 65–78.

Hardy, O.J. & Vekemans, X. (2001) Patterns of allozyme variation in diploid and tetraploid *Centaurea jacea* at different spatial scales. *Evolution*. 55: 943–954.

- Hardy O.J, Vekemans X (2002) SPAGeDi: a versatile computer program to analyze spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*. 2: 618–620.
- Hedenäs L (2017). Three molecular markers suggest different relationships among three *Drepanocladus* species (Bryophyta: Amblystegiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 303: 521–529.
- Hedenäs L (2015). Molecular and morphological incongruence among the genera around *Sarmentypnum* (Bryophyta: Calliergonaceae). *Nova Hedwigia* 100: 279–292.
- Heinken T, Lees R, Raudnitschka D, Rung S (2001). Epizoochorous dispersal of bryophyte stem fragments by roe deer (*Capreolus capreolus*) and wild boar (*Sus scrofa*). *Journal of Bryology*. 23: 293–300.
- Hutsemékers V, Hardy O, Mardulyn P, Shaw A, Vanderpoorten A (2010). Macroecological patterns of genetic structure and diversity in the aquatic moss *Platyhypnidium riparioides*. *New Phytol.* 185: 852–864.
- Johnson M G, Granath G, Tahvanainen T, Pouliot R, Stenøien H K, Rochefort L, Rydin H, Shaw AJ (2015). Evolution of niche preference in *Sphagnum* peat mosses. *Evolution*. 69: 90–103.
- Kisel Y, Barraclough TG (2010). Speciation has a spatial scale that depends on levels of gene flow. *Am. Nat.* 175: 316–334.

Laenen B, Machac A, Gradstein SR, Shaw B, Patiño J, Désamoré A, Goffinet B, Cox CJ, Shaw A.J, Vanderpoorten A (2016). Geographic range in liverworts: does sex really matter? *Journal of Biogeography* 43: 627-635.

Lewis LR, Biersma EM, Carey SB, Holsinger K, McDaniel SF, Rozzi R, Goffinet B (2017). Resolving the northern hemisphere source region for the long-distance dispersal event that gave rise to the South American endemic dung moss *Tetraplodon fuegianus*. *Amer J Bot* 104: 1651–1659.

Loiselle BA, Sork V L, Nason J, Graham C (1995) Spatial genetic structure of a tropical understory shrub, *Psychotria officinalis* (Rubiaceae). *American Journal of Botany* 82:1420–1425.

Magdy M., Werner O, McDaniel SF, Goffinet B, Ros RM (2016). Genomic scanning using AFLP to detect loci under selection in the moss *Funaria hygrometrica* along a climate gradient in the Sierra Nevada Mountains, Spain. *Plant Biol.* 18: 280–288.

Maia-Carvalho B, Vale CG, Sequeira F, Ferrand N, Martínez-Solano I, Gonçalves H (2018). The roles of allopatric fragmentation and niche divergence in intraspecific lineage diversification in the common midwife toad (*Alytes obstetricans*). *Journal of Biogeography* 45: 2146-2158.

McRae BH (2006). Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551–1561.

Mikulaskova E, Hajek M, Veleba A, Johnson MG, Hajek T, Shaw JA (2015). Local adaptations in bryophytes revisited: the genetic structure of the calcium-tolerant peatmoss *Sphagnum warnstorffii* along geographic and pH gradients. *Ecol. Evol.* 5: 229–242.

Natcheva R, Cronberg N (2004). What do we know about hybridization among bryophytes in nature? *Canadian Journal of Botany* 82: 1687–1704.

Natcheva R, Cronberg N (2007). Recombination and introgression of nuclear and chloroplast genomes between the peat mosses, *Sphagnum capillifolium* and *Sphagnum quinquefarium*. *Mol Ecol* 16: 811-818.

Nieto-Lugilde M, Werner O, McDaniel SF, Koutecký P, Rizk, S.M., Ros, R.M. 2018. Peripatric speciation associated with genome expansion and female-biased sex ratios in the moss genus *Ceratodon*. *American Journal of Botany* 105:1009-1020.

Parsons J G, Cairns A, Johnson CN, Robson SKA, Shilton LA, Westcott DA. (2007). Bryophyte dispersal by flying foxes: a novel discovery. *Oecologia* 152: 112–114.

Patiño J, Carine MA, Fernández-Palacios JM, Otto R, Schaefer H, Vanderpoorten A (2014). The anagenetic world of spore-producing land plants. *New Phytologist* 201: 305–311.

Payseur BA, Rieseberg LH (2016). A genomic perspective on hybridization and speciation. *Molecular ecology* 25: 2337–2360.

Pereira M.R. Dambros CS, Zartaman CE (2013). Will the real *Syrrhopodon leprieurii* please stand up? The influence of topography and distance on phenotypic variation in a widespread neotropical moss. *The Bryologist* 116: 58– 64.

Perley DS, Jesson LK (2015). Hybridization is associated with changes in sexual system in the bryophyte genus *Atrichum*. *American Journal of Botany* 102: 555-565.

Pisa S, Werner O, Vanderpoorten A, Magdy M, Ros RM (2013). Altitudinal genetic differentiation of the cosmopolitan moss *Bryum argenteum* in the mountains of Sierra Nevada (Spain, SW Europe). *American Journal of Botany* 100: 2000-2008.

Prunier R, Akman M, Kremer CT, Aitken N, Chuah A, Borevitz J, Holsinger KE (2017). Isolation by distance and isolation by environment contribute to population differentiation in *Protea repens* (Proteaceae L.), a widespread South African species. *American journal of botany* 104: 674–684.

Reynolds LA, Mcletchie DN (2011). Short distances between extreme microhabitats do not result in ecotypes in *Syntrichia caninervis*. *J. Bryol.* 33: 148–153.

Rudolphi J (2009). Ant-mediated dispersal of asexual moss propagules. *Bryologist.* 112: 73–79.

Shaw JT, Meagher TR, Harley P (1987). Electrophoretic evidence of reproductive isolation between two varieties of the moss, *Climacium americanum*. *Heredity* 59:337–343.

Shaw AJ (1992). The Evolutionary Capacity of Bryophytes and Lichens. In Bryophytes and Lichens in a Changing Environment. Bates, J. W. and Farmer, A. M. Eds. *Clarendon Press, London*, pp. 362–380.

Shaw AJ (1998) Genetic analysis of a hybrid zone in *Mielichhoferia* (Musci). In Bryology for the twenty-first century. Edited by J.W. Bates, N.W. Ashton, and J.G. Duckett. Maney Publishing and the *British Bryological Society*, Leeds, UK. pp. 161–174.

Shih KM, Chang CT, Chung JD, Chiang YC, Hwang SY (2018) Adaptive Genetic Divergence Despite Significant Isolation-by-Distance in Populations of Taiwan Cow-Tail Fir (*Keteleeria davidiana* var. *formosana*). *Front. Plant Sci.* 9:92.

Sonah H, Bastien M, Iquira E, Tardivel A, Légaré G, Boyle B, et al. (2013) An Improved Genotyping by Sequencing (GBS) Approach Offering Increased Versatility and Efficiency of SNP Discovery and Genotyping. *PLoS ONE* 8: e54603.

Szövényi P, Hock Z, Korpelainen H, Shaw AJ (2009). Spatial pattern of nucleotide polymorphism indicates molecular adaptation in the bryophyte *Sphagnum fimbriatum*. *Mol. Phylogenet. Evol.* 53: 277–286.

Szulkin M, Gagnaire PA, Bierne N, Charmantier A (2016). Population genomic footprints of fine-scale differentiation between habitats in Mediterranean blue tits. *MEC* 25: 542-558.

Vekemans X, Hardy OJ (2004). New insights from fine-scale spatial genetic structure analyses in plant populations. *Mol. Ecol.* 13: 921–935.

Wang IJ, Bradburg GS (2014) Isolation by environment. *Molecular Ecology*, 23: 5649–5662.

Weber JN, Bradburd GS, Stuart YE, Stutz WE, Bolnick DL (2017). Partitioning the effects of isolation by distance, environment, and physical barriers on genomic divergence between parapatric threespine stickleback. *Evolution* 71: 342-356.

Wilkinson DM, Lovas-Kiss A, Callaghan DA, Green AJ (2017). Endozoochory of large bryophyte fragments by waterbirds. *Cryptog. Bryol.* 38: 223–228.

Wright S (1943). Isolation by distance. *Genetics* 28:114–138.

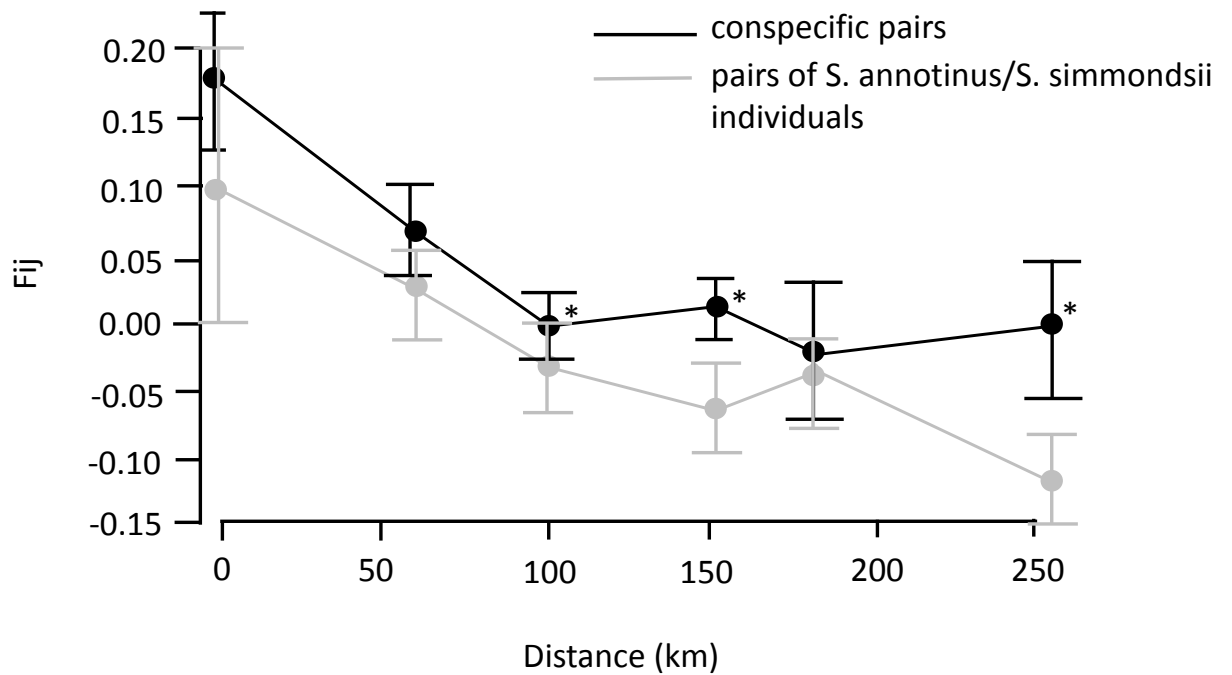


Fig. 1. Spatial autocorrelogram showing average kinship coefficients  $F_{ij}$  ( $\pm$ SD) per distance class between pairs of conspecific individuals and between pairs of *S. annotinus*/*S. simmondsii* individuals as a function of the distance between pairs of individuals. Stars indicate the confidence level (\*  $<0.05$ ) of the anova of intra- and interspecific comparisons at each distance class.



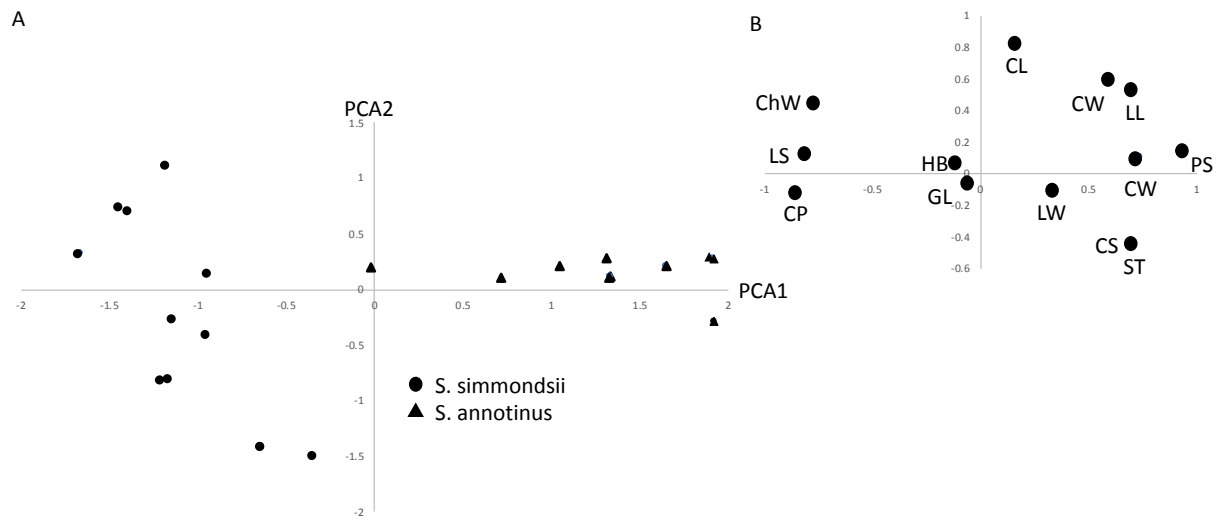


Fig. 2. Principal Components Analysis of 14 gametophytic characters in *Syrrhopodon annotinus* and *S. simmondsii*. A. Projection of the individuals onto the first two axes. B. Correlation between the variables (see Table 1 for abbreviations) and the axes.

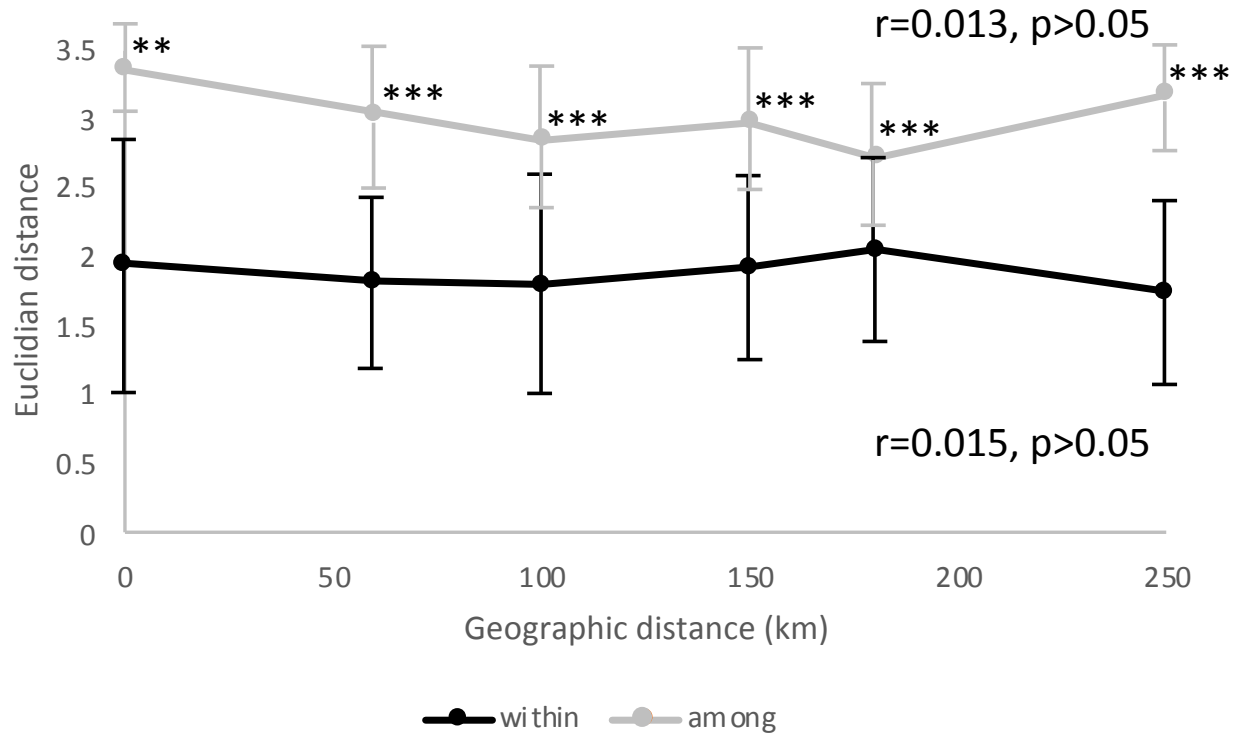


Fig. 3. Average $\pm$ SD of the Euclidian distance of morphological characters (Table 1) between pairs of conspecific individuals and between pairs of *S. annotinus*/*S. simmondsii* individuals as a function of the distance between pairs of individuals. Stars indicate the confidence level (\*\*: <0.01; \*\*\*: <0.001) of the anova of intra- and interspecific comparisons at each distance class.

Table 1. Morphological characters scored to describe the differentiation between *S. annotinus* and *S. simmondsii* and among conspecific specimens

Characters	Description
<b>LEAF CHARACTERS</b>	
1 Leaf length (LL)	0 = short (< 2.5 mm); 1 = long (2.5 - 5 mm); 2 = very long (> 5 mm)
2 Leaf width (LW)	0 = thin (< 0.5 mm); 1 = wide (> 0.5 mm)
3 Leaf serration (LS)	0 = absent; 1 = < 10 teeth present on either leaf side; 2 = with more than 10 noticeable teeth on each side of leaf
4 Costa width (CW)	0 = thin (10-60 $\mu\text{m}$ ); 1 = medium (60-200 $\mu\text{m}$ ); 2 = thick (> 200 $\mu\text{m}$ )
5 Gemmiferous leaves (GL)	0 = absent; 1 = present
<b>LEAF MARGIN</b>	
6 Hyaline border (HB)	0 = marginal; 1 = submarginal

## CANCELLINAE

7 Cancellinae cell length (CL) 0 = short (15-50  $\mu\text{m}$ ); 1 = long (> 50  $\mu\text{m}$ )

8 Cancellinae cell width (CW) 0 = thin (7.5-12.5  $\mu\text{m}$ ); 1 = medium (20-30  $\mu\text{m}$ ); 2 = wide (> 50  $\mu\text{m}$ )

## CHLOROPHYLLOSE CELLS

9 Chlorophyllose cell length (ChL) 0 = short (7- 9  $\mu\text{m}$ ); 1 = long (9- 12  $\mu\text{m}$ )

10 Chlorophyllose cell width (ChW) 0 = thin; 1 = wide

11 Chlorocyst papillae (CP) 0 = absent; 1 = present

## STEM CHARACTERS

12 Central strand (CS) 0 = absent; 1 = presente

13 Stem thickness (ST) 0 = small (1- 5 mm); 1 = large (5- 10 mm)

## PLANT CHARACTERS

14 Plant size (PS) 0 = small (<1cm); medium sized; (= 1-2 cm); robust ( $\geq$  2cm)

Table S1. Taxon sampling and voucher information. All vouchers are hosted at the herbaria of the University of Liege (LG) and of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA). Specimens with a \* were initially included but removed from the analyses following the filtering of the GBS data.

Collection id	Latitude	Longitude
<i>S. annotinus</i>		
28.1	-1.901	-59.409
31.3	-1.897	-59.412
41.7	-2.083	-59.304
41.8	-2.083	-59.304
43.2	-2.085	-59.303
45.1	-1.983	-60.060
50.1	-1.990	-60.056
55.3	-2.015	-59.906
77.2	-2.589	-60.030
144.9	-3.209	-60.672
144.10	-3.209	-60.672
144.12	-3.209	-60.672
145.3	-3.052	-60.768
161.5	-2.185	-61.131

Table S1.	Cont.	
165.1	-2.813	-60.924
173.4*	-1,9175	-61,41
178.1	-1.943	-61.363
205.4	-1.886	-61.591
212.1	-2.046	-61.558
217.4*	-2.052	-61.558
231.9*	-2.846	-60.235
232.2	-2.846	-60.235
233.1	-2.846	-60.234
238.4	-2.855	-60.235
P424*	-2.046	-61.559

Table S1.Cont.

---

S. simmondsii		
31.2	-1.897	-59.412
41.4	-2.083	-59.304
45.3	-1.983	-60.060
51.1	-1.987	-60.057
62.1	-2.012	-59.905
65.2	-2.002	-59.907
67.5	-1.991	-59.902
77.4	-2.589	-60.030
79.5	-2.588	-60.029
80.1	-2.588	-60.030
81.4	-2.929	-59.974
122.6*	-2.941	-59.938
144.14	-3.209	-60.672
145.5	-3.052	-60.768
149.2	-3.042	-60.754
161.7	-2.185	-61.131
167.1	-2.811	-60.921
178.7*	-1.942	-61.363

---

Table S1.Cont.

---

203.1*	-1.888	-61.592
216.1	-2.052	-61.558
217.2*	-2.052	-61.558
228.3	-2.022	-61.539
238.5	-2.855	-60.235

---



## CONCLUSÕES

Este projeto sobre estudos moleculares e taxonômicos de Calymperaceae (Briófita) permitiu que fossem testadas algumas questões e hipóteses apontadas na Introdução e nos capítulos de resultados, e possibilitou que surgissem novas questões e indicadores sobre como aprimorar estudos futuros. Além disso, como pesquisadora, pude aprofundar meus conhecimentos acerca da complexidade e dimensão desta família de musgos com destaque para as espécies neotropicais, enfocando algumas de suas peculiaridades, sua importância e especialmente os desafios taxonômicos que lhe cercam.

No capítulo um elaboramos uma sinopse para as espécies da Amazônia brasileira com chave taxonômica para os neotropicos, durante o desenvolvimento deste capítulo pode se coletar em muitas regiões do Amazonas com oportunidade de coletar espécies que somente haviam sido coletadas uma vez, bem como observar de maneira incansável as mesmas, para que fosse possível ter um entendimento da morfologia e ecologia destas plantas. Esta sinopse nasceu com o objetivo de se tornar um guia ilustrado das Calymperaceae da Amazônia brasileira.

O capítulo dois foi decisivo para as questões filogenéticas da família, trazendo uma amostragem robusta e com espécies neotropicais, foi possível consolidar *Syrrhopodon*, como gênero polifilético e *Octoblepharum* como grupo irmão de calymperaceae não como gênero pertencente a família, bem como foi possível resgatar o subgênero *Syrrhopodon* *Hyalolimbatae* recuperado como polifilético em três clados suportados separadamente e espécies não colocadas ao longo da árvore filogenética. Nossa análise do tempo de divergência sugere uma origem neotropical para a família que ocorreu desde o final do Eoceno até o início do Mioceno, com todos os principais clados irradiando rapidamente do Mioceno para o Pleistoceno.

No Capítulo três foi possível determinamos o nível de divergência genética e morfológica e isolamento reprodutivo entre duas espécies de *Syrrhopodon* (Calymperaceae, Bryopsida) que ocorrem em simpatria, mas em diferentes habitats. Um baixo ( $0,05$ ), mas significativo  $F_{st}$  foi observado entre as duas espécies a partir da análise de 183 SNPs, consistente com as crescentes evidências de que a especialização ecológica pode levar à diferenciação genética dentro das espécies de briófitas.

No tocando a estudos futuros, tenho a dizer que esta tese não é um trabalho de doutorado, mas sim o trabalho da minha vida, trabalhar com Calymperaceae é meu trabalho

independente da titulação, então haverá muitos trabalhos futuros, especialmente com o gênero *Syrrhopodon*, ainda carente de resoluções.

### Literatura Geral Citada

- Allen, C. E. 1917. A chromosome difference correlated with sex differences in *Sphaerocarpos*. *Science* 46: 466-467.
- Allen, C. E. 1919. The basis of sex inheritance in *Sphaerocarpos*. *Proceedings of the American Philosophical Society* 58: 289-316.
- Ando, H., Matsuo, A. 1984. Applied bryology. In: Schutze-Motel, W. (Ed.). *Advances in Bryology* 2. Lehre: J. Cramer. p.133-230.
- Andrews, A. L. 1947. Taxonomic notes VI. The Leucobryaceae. *The Bryologist* 50: 319-326.
- Bozzola, J. J., Russel, L. D. 1998. *Electron Microscopy: principles and techniques for biologists*. 2nd edition. Jones & Bartlett, Sudbury.
- Brotherus, V. F. 1901. Musci. In A. Engler & K. Prantl (ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Vol. 1. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Brotherus, V. F. 1924. Musci. In: Engler A. (Ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed. Vol. 10. Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Buck, W. R., Goffinet, B. 2000. Morphology and classification of mosses. In: Shaw, A. J. & Goffinet, B. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 113.
- Buck, W. R. Goffinet. B. & Shaw, A. J. 2000. Novel Relationships in pleurocarpous Mosses as Revealed by cpDNA sequences. *The Bryologist*. 103: 774 -789
- Camara, P. E. A. S., Peralta, D. F. 2012. Calymperaceae *in* Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.  
<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB096049>
- Capesius, I. 1995. A molecular phylogeny of bryophytes based on the nuclear encoded 18SrRNA genes. *Journal of Plant Physiology*. 146: 59-63

- Castro, N. M., Pôrto, C. F.; K. C.; Yano, O., Castro, A. A. J. F. 2002. Levantamento florístico de Bryopsida de cerrado e mata rupícula do Parque Nacional de Sete Cidades, Piauí, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 16: 61-76.
- Crosby, M. R., R. E. Magill. 1981. A Dictionary of Mosses, printing. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, volume 3.1978. Reprinted with additions. St. Louis.
- Ellis, L. T. 1985. A taxonomic revision of *Exodietyon* Card. (Musci: Calymperaceae). *Lindbergia* 11: 9-37.
- Fleischer, M. 1904. Die Musci der Flora von Buitenzorg. Vol. 1. E. J. Brill, Leiden.
- Fleischer, M. 1923. [1915–1922]. Die Musci der Flora Von Buitenzorg 1: i–xxxii, 1–397. E. J. Brill, Leiden.
- Fisher, K. M.; Wall, D. P.; Yip, K. L., Mishler, B. D.. 2007. Phylogeny of the Calymperaceae with a rank-free systematic treatment. *The Bryologist* 110:46-73.
- Fisher, K. M. 2006. Rank-free monograph: a practical example from the moss clade *Leucophanella* (Calymperaceae). *Systematic Botany* 31: 13-30.
- Fisher, M. K. 2011. Sex on the edge: reproductive patterns across the geographic range of the *Syrrhopodon involutus* (Calymperaceae) complex. *The Bryologist* 114: 674-685.
- Garbary, D. J., Rezaglia, K. S. 1998. Bryophyte phylogeny and evolution of land plants: evidence from development and ultrastructure. Pp 45–63 in J. W. Bates, N. W. Ashton & J. G. Duckett (editors), *Bryology for the Twenty-first Century*. Maney and British Bryological Society, Leeds.
- Goffinet, B., Buck, W.R. 2004. Systematics of the Bryophyta (mosses): from molecules to a revised classification. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 98: 205-239.

- Goffinet, B., Shaw, A. J. 2009. Bryophyte biology. 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge. Second edition. 581 p.
- Gradstein, S. R., Pócs, T. 1989. Bryophytes. In: Lieth, H. & Werger M. J. A., p 311-325.
- Gradstein, S. R.; Churchill, S. P., Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the bryophytes of tropical America. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 86:1-577.
- Hori, H. Lim, B. L., Osawa, S. 1985. Evolution of Green Plants as deduced from 5SrRNA Sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 83: 820-823
- Kindberg, N. C. 1897. Species of European and North American Bryineae (Mosses). Part 2. Acrocarpous. Linköping.
- Kindberg, N. C. 1897. Species of European and North American Bryineae (Mosses). Part 2. Acrocarpous. Linköping.
- La Farge-England, C. 1996. Growth form, branching pattern, and perichaetial position in mosses: cladocarp and pleurocarpy redefined. *The Bryologist* 99: 170-186.
- Lin, P. J., Reese, W. D. 1989. A further study on Chinese Calymperaceae. *The Bryologist* 92: 170-173.
- Lisboa, R. C. L. 1976. Estudos sobre a vegetação das campinas amazônicas. V. Briocologia de uma campina amazônica. *Acta Amazonica* 6: 171-191.
- Lisboa, R. C. L. 1993. Musgos acrocárpicos do estado de Rondônia. *Museu Paraense Emílio Goeldi*, Belém.
- Mc Cleary, J. A.; Syphera, P. S., Walkington, D. L. 1960. Mosses as possible sources of antibiotics. *Science*, v. 131, n. 3393, 108 p.
- McDaniel, S. F., Perroud, F. P. 2012. Invited perspective: bryophytes as models for understanding the evolution of sexual systems. *The Bryologist*, 115(1):1-11. 2012.
- Michel, E. L. 2001. Hepáticas epifíticas sobre o pinheiro brasileiro no Rio Grande do Sul. Ed. Universidade UFRGS, Porto Alegre.

- Mishler, B. D., Thrall, P. H., Hopple, J. S., De Luna, E., Vilgalys, R. 1992. A molecular Approach to the Phylogeny of Bryophytes Cladistic Analysis of Chloroplast- Encoded 16S and 23S Ribosomal RNA Genes. *The bryologist*. 95: 172-180
- Mitten, W. 1868. A list of the Musci collected by the Rev. Thomas Powell in the Samoa or Navigator's Islands. *Journal of the Linnaean Society, Botany* 10: 166–195.
- Mitten, W. 1869. Musci Austro-americi. *Botanical Journal of the Linnaean Society* 12: 1-659.
- Mohamed, H., Reese, W. D. 1985. *Syrrhopodon* (Musci: Calymperaceae) in Malaysia and adjacent regions. *The Bryologist* 88: 223-254.
- Müller, C. 1849. *Synopsis muscorum frondosorum*. Vol. 1. Berlin.
- Müller, C. 1899. *Contributiones ad bryologiam austroafricam*. *Hedwigia* 38: 52-155.
- Müller, C. 1901. *Genera Muscorum Frondosorum*. Leipzig. Nixon, K. C. & J. Nylander, J. A. A. 2004. Mr. Modeltest v2. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, Program distributed by the author.
- Nickrent, D. L., Parkinson, C. L., Palmer, J. D., Duff, R. J. 2000. Multigene Phylogeny of Land Plants with special reference to bryophytes and the earliest land plants. *Molec. Biol. Evol.* 17: 1885–1895.
- Nishiyama, T., Paul, G., Kugita, W. M., Sinclair, R. B., Sugita, M., Sugiura, C., Wakasugi, T., Yamada, K., Yoshinaga, K., Ueda, K., Hasebe, M. 2004. Chloroplast Phylogeny Indicates that Bryophytes Are Monophyletic. *Mol. Biol. Evol.* 21(10):1813–1819.
- Pinheiro, M. F. S.; Lisboa, R. C. L., Brazão, R.V. 1989. Contribuição ao estudo de briófitas como fontes de antibióticos. *Acta Amazonica*. v.19, p.139-146.
- Porto, K. C., Cabral, J. J. P., Tabarelli, M. 2004. Brejos de Altitude em Pernambuco e Paraíba. *História Natural, Ecologia e Conservação*. Brasília: Ministério do Meio Ambiente, Série biodiversidade, v 9, p. 324,

- Reese, W. D., Mohamed H. 1985. A synopsis of *Calymperes* (Musci: Calymperaceae) in Malaysia and adjacent regions. *The Bryologist* 88: 98-109.
- Reese, W. D., Zander R. H. 1987. Serpotortellaceae, a new family of mosses (Musci) from Madagascar and Réunion. *The Bryologist* 90: 230-236.
- Reese, W. D., Buck W. R. 1991. A sample of *Calymperes* and *Syrrhopodon* from French Guiana. *The Bryologist* 94: 298-300.
- Reese, W. D. 1984. *Calymperes* and *Syrrhopodon* (Musci: Calymperaceae) in the Serra do Cachimbo, Brazil, and *Rhacopilopsis trinitensis* (C.M.) Britt. & Dix. new to Brazil. *Lindbergia* 10: 123-126.
- Reese, W. D. 1987. World ranges, implications for patterns of historical dispersal and speciation, and comments on phylogeny of *Syrrhopodon* (Calymperaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 426-445.
- Reese, W.D. 1993. Calymperaceae. *Flora Neotropica* 58: 1-102.
- Richards, P. W. 1932. Ecology. In: Verdoorn, F. R. (Ed.), *Manual of bryology*. Asher, Amsterdam, p. 367-395.
- Robinson, H. 1971. A revised classification for the orders and families of mosses. *Phytologia* 21: 289-293.
- Robinson, H. 1985. The structure and significance of the Leucobryaceous leaf. *Monographs of Systematic Botany, Missouri Botanical Garden* 11: 111-120.
- Robinson, H. 1990. A functional evolution of the Leucobryaceae. *Tropical Bryology* 2: 223-237.
- Richards, P. W. 1984. The Ecology of Tropical Forest Bryophytes. In: Schuster, R.M. *New Manual of Bryology, Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory* v. 2, p. 1233-1269.

- Santos, M. B., Stech, M., 2016. Tackling relationships and species circumscriptions of *Octoblepharum*, an enigmatic genus of haplolepidous mosses (Dicranidae, Bryophyta). *Systematics and Biodiversity* 15: 16-24
- Salazar, A. N. 1991. A preliminary treatment of the Central American species of *Octoblepharum* (Musci: Calymperaceae). *Tropical Bryology* 4: 85-97.
- Shaw, A. J., Goffiney, B. 2000. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shaw, A. J., Goffiney, B. 2009. *Bryophyte Biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Souza, F., Peter, G. F., Philip, C. J. D., Harald, S., Cymon, J. C. 2018. Nuclear protein phylogenies support the monophyly of the three bryophyte groups (Bryophyta Schimp.) *New Phytologist*.
- Tomoaki, N., G. W. Paul., K. Masanor., B. S. Robert., S. Mamoru., S. Chika., W. Tatsuya., Y. Kyoji., Y. Koichi., Y. Kazuo., U. Kunihiko., H. Mitsuyasu. 2004. Chloroplast Phylogeny Indicates that Bryophytes Are Monophyletic. *Mol. Biol. Evol.* 21(10):1813-1819
- The Plant List. 2010. Version 1. <http://www.theplantlist.org/> (acessadoem26 denovembro de 2012).
- Vitt, D. H. 1984. Classification of Bryopsida. In: Schuster R. M. (Ed.), *New Manual of Bryology*, vol. 2. The Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, p. 696-759.
- Wall, D. P. 2002. Use of the nuclear gene glyceraldehyde 3- phosphate dehydrogenase for phylogeny reconstruction of recently diverged lineages in *Mitthyridium* (Musci: Calymperaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 10-27.
- Walters, D. A., Buchheim, M. A., Dewey, R.A. & Chapman, R. L. 1992. Preliminary Inferences of the phylogeny of bryophytes from nuclear- Encoded Ribosomal RNA Sequences. *American Journal of Botany*. 79: 459- 466
- Welch, W.H. 1948. Mosses and their uses. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 58: 31-46.



- Wijk, R. V., Margadant, W.D., Florschütz, P.A. 1964. Index muscorum. Regnum vegetabile, vol. III (H-0). Utrecht.
- Wijk, R. Vander, Margadant, W.D., Florschütz, P.A. 1969. Index muscorum. Regnum vegetabile, vol. V (addenda). Utrecht.
- Yano, O. 1985. *Octoblepharum* (Leucobryaceae) do Alto Rio Negro, Amazonas (Brasil). Acta Amazonica 15: 55-62.



**MATERIAL SUPPLEMENTAR ARTIGO I**

---

**Supplementary table 1.** List of species accessions used in this study in alphabetical order, including voucher number and the GenBank accession number of each voucher. Newly generated sequences are highlighted in bold. Herbarium acronyms follow Index Herbariorum (<http://sweetgum.nybg.org/ih/>)

## Supplementary table 1.

Species	Voucher	<i>gpd</i>	<i>atpB-rbcL</i>	<i>nad5</i>	<i>rbcL</i>	<i>rps4</i>	<i>trnL</i>
<i>Amphidium lapponicum</i>	Ignatov 14.6.1989			KX580409.1		KY175028.1	KY175073.1
<i>Aongstroemia jamaicensis</i>	Allen 6403			AY908869.1		AY908094.1	
<i>Aongstroemia longipes</i>	Stech B970828.2		JQ690700.1	KX580399.1		KX580482.1	
<i>Arthrocormus schimperii</i>	Mishler 7/24/98(5)	AY135227.1	KX580570.1	AY908874.1	AF226797.1	AF226750.1	AF231157.1
<i>Brothera leana</i>	Koponen 37142		JQ690719.1	KX580434.1	AB122033.1	KX580490.1	FJ572426.1
<i>Bryowijkia ambigua</i>	Ellis 901			AY908873.1		AY908100.1	
<i>Calymperes afzelii</i>	BM179	DQ238546.1	KX580571.1	KX580416.1	AF226789.1	AF226744.1	DQ238545.1
<b><i>Calymperes bartramii</i></b>	<b>Pereira M.R. 682</b>					<b>MK371380</b>	<b>MK371356</b>
<i>Calymperes couguiense</i>	Wall G120					DQ238544.1	DQ238543.1
<i>Calymperes erosum</i>	Streimann 64635a		JQ690702.1	KX580451.1		DQ238542.1	DQ238541.1
<i>Calymperes hispidum</i>	Arts RE'U 11/41	DQ238537.1				DQ238539.1	DQ238538.1
<i>Calymperes lonchophyllum</i>	Wall 1328			AY908796.1		DQ238536.1	DQ238535.1
<i>Calymperes motleyi</i>	Streimann 64209	DQ238532.1	JQ690701.1	KX580450.1		DQ238534.1	DQ238533.1
<i>Calymperes palisotii</i>	Streimann 61696		KX580572.1	KX580415.1	AF226791.1	DQ238531.1	DQ238530.1
<b><i>Calymperes rubiginosum</i></b>	<b>Pereira M.R. 706</b>					<b>MK371379</b>	<b>MK371357</b>
<i>Calymperes schmidtii</i>	Streimann 4478	DQ238524.1				DQ238526.1	DQ238525.1
<i>Calymperes tahitense</i>	Arts RE'U 56/36	DQ238520.1			AF226785.1	DQ238522.1	DQ238521.1
<i>Calymperes tenerum</i>	Streimann 64580	DQ238517.1				DQ238519.1	DQ238518.1
<i>Calymperes tuamotuense</i>	Wall 502				AF226793.1	AF226746.1	AF231154.1
<i>Campylopodiella flagellacea</i>	Allen 9172		JQ690718.1	KX580423.1			
<i>Campylopus introflexus</i>	MDP452		AY925205.1	AY908906.1		AY908128.1	KU212890.1
<i>Chorisodontium mittenii</i>	Churchill et al 19750			AY908885.1		AY908107.1	AF435311.1

## Supplementary table 1. Cont.

Species	Voucher	<i>gpd</i>	<i>atpB-rbcL</i>	<i>nad5</i>	<i>rbcL</i>	<i>rps4</i>	<i>trnL</i>
<i>Chorisodontium wallisii</i>	Frahm & Gradstein 300		JQ690704.1	KX580398.1		KX580502.1	KX580503.1
<i>Cladophascum gymnomitrioides</i>	Perold S.M. 2475			AY908871.1		AY908097.1	
<i>Cladopodanthus speciosus</i>	Tan BC, s.n.			AY908912.1		AY908132.1	
<i>Dicranodontium denudatum</i>	Frahm s.n.		AY159901.1	KX580432.1	AB122034.1	KX580507.1	
<i>Dicranoloma billardieri</i>	Schaumann 01-280a		AY864292.1			AF435280.1	AF435317.1
<i>Dicranum flagellare</i>	Allen 7767				EF590521.1	KM502603.1	KM502759.1
<i>Dicranum scoparium</i>	Goffinet 10584			KC662864.1	EF590522.1	KC663279.1	
<i>Drummondia obtusifolia</i>	Goffinet 5586			AY908926.1	AF232697.1	AF223038.1	AF229895.1
<i>Dryptodon decipiens</i>	M.m.t.m. 98132				GU808976.1	EU246855.1	EU246915.1
<i>Eccremidium floridanum</i>	B.H. Allen 7505			AY908872.1		AY908098.1	
<i>Exodictyon incrassatum</i>	Wall 2527	AY135226.1			AF226833.1	AF226776.1	AF231189.1
<i>Exostratum blumei 1</i>	Mishler 7/24/98(3)	AY135228.1			AF226801.1	AF226753.1	AF231161.1
<i>Exostratum blumii 2</i>	Mishler 7/26/98(1)	DQ238514.1				DQ238516.1	DQ238515.1
<i>Fissidens subbasilaris</i>	Goffinet 5263			AY312877.1	AF231304.1	AF223056.1	AF229913.1
<i>Grimmia plagiopodia</i>	Buck, 39823			AY908919.1		AY908144.1	AJ879761.1
<i>Holomitriopsis laevifolia</i>	Leisner 23093			AY908915.1		AY908135.1	
<i>Hypodontium dregei</i>	T. Arts RSA 105/05		JQ690715.1	AY908877.1	AF226804.1	AF226755.1	
<i>Hypodontium pomiforme</i>	Viviers 105		JQ690716.1	KX580443.1	AF226803.1	KX580519.1	
<i>Indusiella thianschanica</i>	Long DG 26986			AY908923.1	GU809017.1	EU246859.1	EU246919.1
<i>Jaffuelobryum wrightii</i>	Zhao 4250				GU809018.1	EU246861.1	EU246921.1
<i>Leucobryum crispum</i>	Buck, 39451			AY908914.1		AY908134.1	
<i>Leucobryum scaberulum</i>	HIRO:148840				AB739652.1	AB740081.1	AB742412.1
<i>Leucoloma humbertii</i>					AF231307.1	AF231284.1	
<i>Leucoloma serrulatum</i>	Sousa 788		KM594581.1		AF231309.1	AF231286.1	

Supplementary table 1. Cont.

Species	Voucher	<i>gpd</i>	<i>atpB-rbcL</i>	<i>nad5</i>	<i>rbcL</i>	<i>rps4</i>	<i>trnL</i>
<i>Leucophanes albescens</i>	Wall 6/26/97	AY135222.1			AF226798.1	AF226751.1	AF231158.1
<i>Leucophanes glaucum</i>	Mishler 7/23/98(1)	AY135224.1			AF226799.1	AF226752.1	AF231159.1
<i>Leucophanes octoblepharioides</i>	Fisher 22	DQ238511.1	KX580578.1	KX580462.1		DQ238513.1	DQ238512.1
<i>Leucophanes seychellarum</i>	Briggs 10/95	AY135223.1				AY046974.1	AY047011.1
<i>Microcampylopus khasianus</i>	Schäfer-Verwimp & Verwimp 20891		JQ690708.1	KX580412.1		KX580527.1	AY545564.1
<i>Microcampylopus leucogaster</i>	Lyon M.J. 137A			AY908908.1		AY908136.1	
<i>Mitthyridium constrictum</i>	Wall G122			AY908976.1	AF226778.1	AF226734.1	AF231143.1
<i>Mitthyridium fasciculatum</i>	Mishler 7/23/98		KX580580.1	KX580452.1	AF226780.1	AF226736.1	AF231145.1
<i>Mitthyridium jungquilianum</i>	Wall 1039				AF226779.1	AF226735.1	AF231144.1
<i>Mitthyridium obtusifolium</i>	Wall G113				AF226777.1	AF226733.1	AF231142.1
<i>Mitthyridium undulatum</i>	Wall 2495				AF226832.1	AF226775.1	AF231188.1
<i>Ochrobryum gardneri</i>	Allen 13706		JQ690721.1	AY908916.1		KX580530.1	
<i>Octoblepharum albidum</i>	Wheeler 617		KX580589.1	KX580455.1	AF226795.1	AF226748.1	DQ238510.1
<i>Octoblepharum arthrocomoides</i>	Malay85 Klazenga 2334		KX580591.1				KX580540.1
<i>Octoblepharum pulvinatum</i>	Pereira M.R. 661		KX580600.1	KX580460.1		<b>MK371381</b>	<b>MK371355</b>
<i>Octoblepharum straminum</i>	Pereira M.R. 460					<b>MK371378</b>	<b>MK371358</b>
<i>Orthodicranum montanum</i>	Smulders 10139		LN828217.1	AJ291558.1	FJ572328.1	KM502608.1	KM502769.1
<i>Paraleucobryum enerve</i>	Long DG 16815			AY908883.1	AF226827.1	AY908106.1	AF231184.1
<i>Paraleucobryum longifolium</i>	Stech B891114.1		JQ690706.1	KX580438.1	AF226829.1	KX580555.1	AF231185.1

Supplementary table 1. Cont.

Species	Voucher	<i>gpd</i>	<i>atpB-rbcL</i>	<i>nad5</i>	<i>rbcL</i>	<i>rps4</i>	<i>trnL</i>
<i>Pilopogon africanus</i>	Frahm 8079 Breedlove D.E. 66830		JQ690723.1	KX580433.1		KX580556.1	
<i>Pilopogon gracilis</i>				AY908907.1		AY908137.1	
<i>Racomitrium barbuloides</i>	Cao & Liu CB152				GU809003.1	GU809025.1	
<i>Saelania glaucescens</i>	Hedderson, TA, 8339			AY908924.1		AY908148.1	
<i>Schistomitrium brevi apiculatum</i>	Koponen T., 35844			AY908913.1		AY908133.1	
<i>Schistomitrium robustum</i>	Mishler 11/14/1998				AF226825.1	AF226768.1	AF231182.1
<i>Sclerodontium pallidum</i>	Streimann H 61222			AY908890.1		AF435300.1	AF435347.1
<i>Scouleria aquatica</i>	Hedderson 5811			AY312887.1	AF226822.1	AF023780.1	AF231179.1
<i>Syrrhopodon albovaginatus</i>	Wall 3098	AY135234.1				AY046971.1	AY047008.1
<i>Syrrhopodon annotinus</i>	Pereira M.R. 697					<b>MK371377</b>	<b>MK371359</b>
<i>Syrrhopodon apertus</i>	Wall 1628	AF400980.1				AY046973.1	AY047010.1
<i>Syrrhopodon armatus</i>	Streimann 64094	AF400982.1				AY046968.1	AY047005.1
<i>Syrrhopodon banksii</i>	Wall G116	AY135232.1			AF226784.1	AY750982.1	AF231148.1
<i>Syrrhopodon simmondsii</i>	Pereira M.R. 665					<b>MK371376</b>	<b>MK371360</b>
<i>Syrrhopodon simmondsii</i>	Pereira M.R. 655					This study	This study
<i>Syrrhopodon ciliatus</i>	Wall 2935	AY135235.1				AY046972.1	AY047009.1
<i>Syrrhopodon confertus</i>	Mishler 7/23/98(1)	AY135225.1			AF226787.1	AF226743.1	AF231151.1
<i>Syrrhopodon croceus</i>	Streimann 64497	AF400979.1				DQ238508.1	AY047007.1
<i>Syrrhopodon cryptocarpus</i>	Pereira M.R. 713					<b>MK371375</b>	<b>MK371361</b>
<i>Syrrhopodon cryptocarpus</i>	Pereira M.R. 670					<b>MK371374</b>	
<i>Syrrhopodon fimbriatulus</i>	Mishler 8/29/98	AF400981.1			AF226786.1	AF226742.1	AF231150.1
<i>Syrrhopodon fimbriatus</i>	Pereira M.R. 659					<b>MK371373</b>	<b>MK371362</b>
<i>Syrrhopodon gardneri</i>	Magill & Pócs 11079		JQ690703.1	KX580411.1	AF226781.1	AF226737.1	KX580561.1
<i>Syrrhopodon graminicola</i>	Sierra A.M. 2353					<b>MK371372</b>	<b>MK371363</b>
<i>Syrrhopodon hornsuschuchii</i>	Pereira M.R. 714					<b>MK371371</b>	<b>MK371364</b>

<i>Syrrhopodon incompletus</i>	Allen 15419	DQ238507.1	KX580573.1	KX580448.1	AF226824.1	AF226767.1	AF231181.1
--------------------------------	-------------	------------	------------	------------	------------	------------	------------

Species	Voucher	<i>gpd</i>	<i>atpB-rbcL</i>	<i>nad5</i>	<i>rbcL</i>	<i>rps4</i>	<i>trnL</i>
<i>Syrrhopodon involutus</i>	Wall 3219					DQ238505.1	DQ238506.1
<i>yrhopodon japonicus</i>	Mishler 11/15/98	DQ238503.1			LC027625.1	DQ238504.1	
<i>Syrrhopodon leprieurii</i>	Pereira M.R. 671					<b>MK371370</b>	<b>MK371365</b>
<i>Syrrhopodon loreus</i>	Tagney RT01B	AF400977.1				AY046965.1	AY047002.1
<i>Syrrhopodon mahensis</i>	Bird 3/95	AF400978.1				AY046966.1	AY047003.1
<i>Syrrhopodon mauritanus</i>	Fisher M31	DQ238501.1				DQ238502.1	
<i>Syrrhopodon muelleri</i>	Streimann 64404	AY135230.1				AY046976.1	AY047013.1
<i>Syrrhopodon parasiticus</i>	Wheeler 849					DQ238500.1	DQ238499.1
<i>Syrrhopodon perarmatus</i>	Streimann 62600	AY135229.1				AY046967.1	
<i>Syrrhopodon prolifer</i>	Fisher 76	AY135233.1	KX580574.1	KX580454.1		AY046975.1	AY047012.1
<i>Syrrhopodon prolifer</i> var. <i>Scaber</i>	Pereira M.R. 489					<b>MK371369</b>	<b>MK371366</b>
<i>Syrrhopodon simmondsii</i>	Pereira M.R. 698					<b>MK371368</b>	<b>MK371367</b>
<i>Syrrhopodon simmondsii</i>	Pereira M.R. 698					This study	This study
<i>Syrrhopodon texanus</i>	Zartman 1375			AY908876.1		AY908153.1	
<i>Syrrhopodon tortilis</i>	Allen 11768				AF226782.1	AF226738.1	AF231147.1
<i>Syrrhopodon trachyphyllus</i>	Streimann 64418	AY135231.1				AY046969.1	AY047006.1
<i>Syrrhopodon tristichus</i>	Tagney RT06B	DQ238496.1				DQ238498.1	DQ238497.1
<i>Timmiella anomala</i>	Weber 1978			AY908958.1	AB853079.1	AB853088.1	KX446934.1
<i>Wardia hygrometrica</i>	Hedderson, TA 11709			AY908880.1	AJ275170.1	AF023782.1	AF023720.1



## ARTIGOS PUBLICADOS DURANTE O DESENVOLVIMENTO DA TESE

- 
1. SIERRA, ADRIEL M.; VANDERPOORTEN, ALAIN; GRADSTEIN, S. ROBBERT; **PEREIRA, MARTA R.**; BASTOS, CID JOSÉ PASSOS; ZARTMAN, CHARLES E. Bryophytes of Jaú National Park (Amazonas, Brazil): Estimating species detectability and richness in a lowland Amazonian megareserve. *BRYOLOGIST.* , v.121, p.571 - 588, 2018.
  2. CAMARA, C. A. G.; VASCONCELOS, G. J. N.; ZARTMAN, C. E.; **Pereira M. R.** First record of chemical composition of essential oils of *Piper bellidifolium*, *Piper durilignum*, *Piper acutilimbum* and *Piper consanguineum* from the Amazon forest in Brazil'. *ACTA AMAZONICA.* , v.40, p.330 - 337, 2018.
  3. DA SILVA, ANNA KELLY N. C.; DAMBROS, CRISTIAN DE S.; **PEREIRA, MARTA R.**; ZARTMAN, CHARLES E. Is phenotypic variation reflected in habitat connectivity? A morphometric comparison of two moss species from insular and continuous habitats of the Amazon Basin. *BRYOPHYTE DIVERSITY AND EVOLUTION.*, v.39, p.102 -, 2017.
  4. **PEREIRA, M. R.**; DAMBROS, C. S.; ZARTMAN, C. E. Prezygotic resource-allocation dynamics and reproductive trade-offs in Calymperaceae (Bryophyta). *American Journal of Botany.* , v.103, p.1 - , 2016.
  5. SIERRA, A. M.; ZARTMAN, C. E.; **PEREIRA, M. R.** 'New records for the bryophyte flora of the Brazilian Amazon.'. *RODRIGUÉSIA (IMPRESSO)*, 2018. “**Article in press**”