

INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA - INPA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA – PPG-BOTÂNICA

**Estudo Biosistemático de seis espécies de Calymperaceae (Bryophyta)
na Amazônia Brasileira**

MARTA REGINA SILVA PEREIRA

Manaus, Amazonas

Junho-2009

MARTA REGINA SILVA PEREIRA

**Estudo Biosistemático de seis espécies de Calymperaceae (Bryophyta)
na Amazônia Brasileira.**

ORIENTADOR: Dr. Charles Eugene Zartman

Dissertação apresentada à
Coordenação do Programa de Pós-
Graduação em Botânica do INPA,
como parte dos requisitos para
obtenção do título de Mestre em
Ciências Biológicas, área de
concentração em Botânica.

Manaus, Amazonas
Junho, 2009

Componentes da banca examinadora do projeto

- | | |
|---------------------------|--|
| 1. Antonio Weber | UFAM/ICB- Taxonomia e Biologia Reprodutiva |
| 2. Paulo Câmara | UNB/CPBO- Taxonomia de Criptógamos |
| 3. Kátia Cavalcanti Pôrto | UFPE- Biologia Vegetal |

Componentes da banca avaliadora da aula de qualificação

- | | |
|-------------------------------|--|
| 1. Antonio Carlos Weber | UFAM/ICB- Taxonomia e Biologia Reprodutiva |
| 2. Veridiana Vizoni Scudeller | UFAM/CPBO Taxonomia vegetal |
| 3. Michael J. G. Hopkins | INPA/CPBO Taxonomia Vegetal |

Componentes da banca avaliadora da dissertação e da defesa presencial

- | | |
|-------------------------------|--|
| 1. Antonio Carlos Weber | UFAM/ICB- Taxonomia e Biologia Reprodutiva |
| 2. Veridiana Vizoni Scudeller | UFAM/CPBO Taxonomia vegetal |
| 3. Paulo Câmara | UNB/CPBO- Taxonomia de Criptógamos |

FICHA CATALOGRÁFICA

P436

Pereira, Marta Regina Silva

Estudo biossistemático de seis espécies de Calymperaceae (Bryophyta) na Amazônia brasileira / Marta Regina Silva Pereira.--- Manaus : [s.n.], 2012. vii, 53 f. : il. color.

Dissertação (mestrado) --- INPA, Manaus, 2012

Orientador : Charles Eugene Zartman

Área de concentração : Biodiversidade Vegetal da Amazônia, Reprodução e Crescimentos Vegetais

1. Bryophyta. 2. Calymperaceae - Amazônia. 3. *Syrrhopodon* 4. Fenologia.
I. Título.

CDD 19. ed. 588

Sinopse:

Descrever padrões fenológicos de seis espécies da família Calymperaceae (Bryophyta) numa área da Amazônia central e realizar uma abordagem morfométrica do complexo *Syrrhopodon leprieurii* Mont. (Calymperaceae) a fim de esclarecer a delimitação de espécies nestes táxons;

Palavras-chave: Briófitas, Calymperaceae, Amazônia Central, fenologia, morfometria

Dedico este trabalho a memória do meu pai, Selmar Pereira que mesmo não estando mais presente é lembrado todos os dias de minha vida pelos seus ensinamentos e sua paciência. Também dedico à minha mãe Santa Pereira, pelo amor, confiança e incentivo, sempre!

AGRADECIMENTOS

Obrigada a todos que, de alguma forma contribuíram para este trabalho. Agradeço:

A minha família, maior fonte de apoio, minha mãe Santa, meus irmãos meus sobrinhos.

Aproveito para dizer que apesar da distancia não esqueço de vocês em nenhum momento.

A minha amiga Katinha irmã de alma e amiga para todas as horas.

Ao meu amigo Gaucho Leleu pelas risadas!

Ao meu querido orientador e amigo, mais amigo do que orientador Charles.

As Gurias da secretaria pelo apoio e paciência.

A Vandinha minha amiga briofitinha.

As queridas amigas Dirce, Kaka, Lena companheiras de risadas.

As amiguinhas Ana e Priscila.

Aos amigos que fiz na botânica.

Ao professor Webber pelas correções no meu plano que me ajudaram muito.

A professora Viridiana que também participou da minha qualificação com suas contribuições valorosas.

Ao Mike pela sua gentileza e alegria.

A Gracinha que me recebeu com tanto carinho no INPA.

Aos meus médicos Milton e Nelson, pela paciência e por entenderem minha vontade de viver na Amazônia apesar das dificuldades físicas.

Aos proprietários da Reserva da Cachoeira da Iracema por disponibilizar a área para meus estudos de fenologia.

A todos meus sinceros agradecimentos.

“O importante não é justificar o erro, mas impedir que ele se repita”

Che Guevara

Resumo

A família Calymperaceae é de grande importância ecológica e taxonômica nos Neotrópicos principalmente em florestas de terra-firme e campinaranas na Amazônia, onde se destaca pela alta taxa de endemismo e pela plasticidade morfológica das espécies. O Brasil abriga 82% das espécies da família Calymperaceae que ocorrem nos Neotrópicos, e mais da metade dessas, ocorrem na Amazônia Brasileira. O presente trabalho abordou questões de fenologia e morfometria em seis espécies dos gêneros *Calymperes* e *Syrrhopodon* pertencentes a família Calymperaceae com o intuito de entender os mecanismos que contribuem para a manutenção de espécies irmãs simpátricas e entender se o conceito morfológico de espécie é aplicável no caso das espécies estudadas. O estudo de fenologia foi realizado na Reserva da cachoeira da Iracema entre os meses de outubro de 2010 a setembro de 2011. Dezessete (17) populações de seis espécies de Calymperaceae foram marcadas em campo com placas de alumínio. Estas foram *Calymperes mitrafugax* Florsch., *Syrrhopodon annotinus* Reese & Griffin, *Syrrhopodon fimbriatus* Mitt., *Syrrhopodon helicophyllus* Mitt., *Syrrhopodon leprieurii* Mont. e *Syrrhopodon simmondsii* Steere. Cada espécie foi representada no estudo fenológico por três populações, exceto *S. fimbriatus* para a qual foram encontradas apenas duas populações. A partir de outubro 2010 foram realizadas visitas a campo e cada população foi revisitada mensalmente nos onze meses subsequentes. A partir coletas e observações foram constatadas que as espécies em estudo apresentam alocação de recursos para reprodução sexuada ou assexuada adicionalmente foi observado que há sazonalidade biológica entre três das espécies. Para uma das espécies estudadas *S. mitrafugax* foi encontrado monoicnia como primeiro registro para essa espécie. Estudos morfométricos da espécie *S. leprieurii* e de seus sinônimos foram realizados em paralelo aos estudos de fenologia. Foram medidas 55 amostras (exsicatas) representativas da distribuição geográfica do táxon e seus oito holótipos. De cada amostra foram selecionados, aleatoriamente, três gametófitos e de cada um deles foi montada uma lamina com aproximadamente 20 filídios dos quais três foram selecionadas para as medidas, totalizando nove filídios por amostra. De cada filídio foram medidos nove caracteres morfológicos. Os resultados do estudo sugerem que os holótipos de *S. scaberrimus*, *S. pallidus*, *S. martinii*, *S. cristatus*, *S. iridans*, *S. sylvaticus*, *S. pusillus* representam apenas variação morfológica infra-específica de *S. leprieurii*. *S. recurvulus* é sinônimia de *S. gaudichaudii*. Por fim, análises multivariadas dos caracteres morfológicos quantitativos apenas mostraram variação em duas características relacionadas a distância geográfica da espécie o que pode inferir variação intra específica mas não é suficiente para separar espécies.

Abstract:

The Calymperaceae is primarily distributed throughout tropical regions and consists of seven genera of which four (*Leucophanes* Brid., *Octoblepharum* Hedw., *Syrrhopodon* Schwägr. and *Calymperes* Sw) occur in the Neotropics. The family is recognized by the presence of hyaline cells at the base of the leaves of the gametophytes as well as by the presence of a peristome with 16 segments in the sporophyte. Recent evidence from phylogenetic studies constructed from Asian taxa within the family suggests that the most speciose genera in the family, *Calymperes* and *Syrrhopodon*, are polyphyletic. However, a molecular phylogeny of the Neotropical species has yet to be conducted in order to shed light on the phylogenetic relations among the genera in a global context. The family is of great ecological importance in tropical habitats, such as *terra-firme* and *campinarana* (white sand) forests where central Amazonia represents an area of endemism for the taxon. Brazil harbors 82% of the Neotropical species within the family, of which more than half occur in the Brazilian Amazon. This present study addresses questions regarding phenology and morphology in six taxa within the genera *Calymperes* and *Syrrhopodon* with the objectives to understand mechanisms that contribute to the maintenance of sympatric species and to understand the morphological concepts of a complex of species based on quantitative analyses. This work was conducted between October 2010 and September 2011, and the principal results in the chapter addressing phenological patterns were that resource allocation, or trade-offs, among sexual and asexual reproduction were detected among three of the taxa studied. In the morphometric studies the principal results include a proposal that *S. recurvulus*, which was synonymized by Reese (1996) under *S. leprieurii*, to be reconsidered as a synonym of *S. gaudichaudii* Mitt.

SUMÁRIO

Introdução Geral

Briófitas.....	1
A Família Calymperaceae.....	2
Especiação e manutenção de espécie.....	2

Objetivos

Objetivo geral.....	4
Objetivos específicos.....	4

Capítulo 1 - Variação fenológica entre seis espécies de Calymperaceae (Bryophyta) na Amazônia Central.

Introdução.....	9
Material e métodos.....	11
Análise de dados.....	16
Resultados.....	16
Discussão.....	23
Referências bibliográficas.....	26

Capítulo 2-Uma abordagem morfométrica do complexo *Syrrhopodon leprieurii* (Calymperaceae, Bryophyta).

Introdução.....	31
Material e métodos.....	32
Análises estatísticas.....	32
Resultados.....	39
Discussão.....	40
Referências bibliográficas.....	42

Conclusão geral.....43

Referências Bibliográficas.....44

Anexo 1 Caracteres estudados e respectivas aferições para cada exsicata.....

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Precipitação anual na região da cachoeira da Iracema.....13

Tabela 2- As espécies de *Syrrhopodon* e *Calymperes* na área da Cachoeira da Iracema que incluídas nos estudos fenológicos com considerações sobre as amplitudes ecológicas e seus modos de reprodução.....14

Tabela 3- Estágios de maturação do gametângio e esporófito em musgos.....	15
Tabela 4- Número de anterídios em relação aos arquegônios produzidos,para as seis espécies estudadas em 17 populações nas proximidades.....	17
Tabela 5- Porcentagem de aborto relacionada ao número absoluto de arquegônios.....	18
Tabela 6- Ocorrência de sazonalidade entre as cinco populações de briófitas da Amazônia central.....	21

Capítulo 2

Tabela 1- Espécies de <i>Syrrhopodon</i> da família Calymperaceae do grupo “limbate” como foi designado pelo Reese (1993).....	33
Tabela 2- Lista de holótipos dos sinônimos de <i>S. leprieurii</i> examinados nesse trabalho.....	36
Tabela 3- Caracteres medidos em cada amostra.....	37

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1- Diferentes ambientes presente na Reserva da Cachoeira da Iracema, onde foram realizados os estudos de fenologia.....	11
Figura 2- Área de estudo Reserva da Cachoeira da Iracema.....	12
Figura 3- Espécies de <i>Calymperes</i> e <i>Syrrhopodon</i> - A) <i>C. mitrafugax</i> ; B) <i>S. annotinus</i> ; C) <i>S. fimbriatus</i> ; D) <i>S. helicophyllus</i> ; E) <i>S. leprieurii</i> , F) <i>S. simmondsii</i>	14
Figura 4- Número absoluto de arquegônios de cada espécie estudada relacionada com número de abortos nas 17 populações das seis espécies de Calymperaceae na área de estudo.....	17
Figura 5- Porcentagem de abortos em relação ao número absoluto de arquegônios produzidos por cada gametófito pelas espécies de <i>Calymperes</i> e <i>Syrrhopodon</i> estudadas.....	18
Figura 6- Número de arquegônio por gametófitos relacionados a probabilidade de ocorrência de gemas através de modelos de regressão logística.....	19
Figura 7- Porcentagem de esporófitos e filídios com gemas encontrados nas espécies de <i>Calymperes</i> e <i>Syrrhopodon</i> durante o período de um ano.....	20
Figura 8- Histogramas circulares da receptividade reprodutiva dos arquegônios em cinco espécies de briófitas da Amazônia central.....	22

Capítulo 2

Figura 1- Representação esquemática dos caracteres morfológicos medidos em cada.....	38
Figura 2- Cluster para agrupamento de caracteres morfológicos quantitativos de exsicatas de <i>Syrrhopodon leprieurii</i> x holótipos sinonimizados. (H1 a H9).....	39
Figura 3- Cluster para agrupamento de características morfológicos quantitativos de exsicatas de <i>Syrrhopodon gaudichaudii</i> x holótipos sinonimizados. (H1a H9).....	40

Introdução Geral

Briófitas

As briófitas constituem o segundo maior grupo de plantas terrestres depois das angiospermas (BUCK & GOFFINET 2000). Pertencem a um grupo de três Filos de plantas criptogâmicas (Marchantiophyta, Anthocerotophyta e Bryophyta) consideradas as mais simples do Reino Plantae devido à ausência de sistema vascular e cutícula epidérmica, dentre outros caracteres, de acordo com 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.

As briófitas constituem um grupo ancestral de plantas de variados habitats que se originaram antes do período Devoniano há pelo menos 300 milhões de anos, dispersando-se por meio de esporos ao invés de sementes (GRADSTEIN *et al.* 2001). São plantas pequenas e de estrutura relativamente simples (CASTRO *et al.* 2002) que crescem agrupadas em tufo, 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 (LISBOA 1993). Assim, a despeito de apresentarem ampla distribuição geográfica, ocorrendo em locais secos e expostos às intempéries como regiões semidesérticas, arenosas e litorâneas e em áreas urbanas (MICHEL 2001), são especialmente predominantes e diversificadas nas regiões tropicais e subtropicais (MICHEL 2001).

Apesar do tamanho quase insignificante do corpo de plantas individuais de briófitas, quando comparados a outros grupos, briófitas têm grande importância evolutiva e ecológica. Juntamente com líquens e cianobactérias, são os pioneiros 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 complexos que surgiram na terra proporcionando a transição e conquista do meio terrestre.

A família Calymperaceae

Calymperaceae (C.Mull.) Kindberg (Pottiales) é distribuída principalmente em regiões tropicais e é composta por dez gêneros dos quais quatro (*Leucophanes* Brid., *Octoblepharum* Hedw., *Syrrhopodon* Schwägr. e *Calymperes* Sw.), ocorrem nos neotrópicos (SHAW 2001). O grupo é reconhecido principalmente pela presença de células hialinas (cancelinas) que se desenvolvem na base dos filídios e pela presença de um peristômio de 16 segmentos. FISCHER *et al.* (2007) demonstraram através de uma filogenia construída com espécies asiáticas que o gênero mais especioso da família, *Syrrhopodon* é polifilético. Porém, ainda não foram realizados estudos moleculares das espécies neotropicais para esclarecer as relações filogenéticas no contexto global.

A família Calymperaceae é de grande importância ecológica e taxonômica nos neotrópicos principalmente em florestas de terra-firme e campinaranas na Amazônia (LISBOA 1976, GRADSTEIN *et al.* 2001) sendo destacada pela alta taxa de endemismo nesses habitats (REESE 1993). O Brasil abriga 82% das espécies de Calymperaceae e mais da metade ocorre na Amazônia Brasileira, sendo 20 espécies de *Syrrhopodon*, 15 de *Calymperes*, onze de *Octoblepharum* e uma de *Leocophanes*.

Especiação e manutenção de espécies

Para entender melhor a biologia é preciso entender a evolução, ou seja, a “mudança nos atributos herdáveis, através da substituição dos genótipos numa população ” (RICKLEFS 2003). Grande parte dos estudos sobre diversidade vegetal tem sido realizados utilizando grupos emblemáticos de angiospermas, principalmente aqueles táxons estruturalmente dominantes ou economicamente importantes. Porém outros grupos, que representam uma fração significativa da diversidade vegetal mundial, como as criptógamas (fungos, líquens, briófitas, pteridófitas e algas) vêm sendo abordados desproporcionalmente em estudos ecológicos (PHARO & ZARTMAN 2007) e, no entanto, são organismos que contribuem fundamentalmente na ciclagem de nutrientes, nos ciclos biogeoquímicos e no processo de sucessão de comunidades (SHAW &

GOFFINET 2006). Presentes em quase todos os ecossistemas do mundo ajudam a gerar o protossolo no qual germinarão plantas vasculares mais exigentes, proporcionando abrigo para animais, permitindo que estas suportem condições que de outro modo seriam adversas (STARK 2002).

Os caracteres relacionados com a reprodução têm um significado evolutivo especial, tanto em processos microevolutivos (nível de populações) como macroevolutivos (filogenético). Por exemplo, nas briófitas o estabelecimento de barreiras pré-zigóticas, quer seja por isolamento temporal ou por isolamento espacial, pode determinar o surgimento e manutenção de novas espécies a medida que impulsiona, por restrições às trocas gaméticas, as modificações adaptativas induzidas por condições ambientais (WYATT 1985).

Dessa forma, o estudo da fenologia, que consiste no acompanhamento das séries de eventos de mudanças na forma de um organismo modulados pelo ambiente e no caso das plantas é especificamente vinculado à reprodução, em tempo presente representa uma ferramenta potencialmente útil para explorar possíveis efeitos da presença de barreiras pré-zigóticas como isolamento temporal ou isolamento de habitat no cruzamento entre populações.

Variações e plasticidade morfológicas dentro e entre populações podem ser convertidas em pré-requisito relacionado aos processos de especiação, por isso entender de que maneira fatores espaciais e temporais podem influenciar as populações permanece como uma questão de alta importância. Áreas de endemismo representam focos de reprodução de biodiversidade no passado e podem ser regiões com grande potencial evolutivo para o futuro.

Neste contexto, Calymperaceae representa um táxon modelo para abordar questões micro-evolutivas devido à sua alta riqueza e endemismo na Amazônia central e sua diversidade de estratégias reprodutivas, acompanhada por uma alta plasticidade morfológica na fase gametófitica (REESE 1993; FISHER 2007). Tais características oferecem oportunidades para estudos comparativos, visando um melhor entendimento da biologia destes organismos. Estes estudos são relevantes para Calymperaceae devido ao fato que a família oferece uma oportunidade para investigar mecanismos de isolamento reprodutivo entre espécies endêmicas e filogeneticamente próximas na Amazônia central.

A maioria das espécies de Calymperaceae pertencentes aos dois gêneros de maior ocorrência na Amazônia brasileira *Calymperes* e *Syrrhopodon* são simpátricas e

morfologicamente difíceis de separar. Neste contexto, estes gêneros oferecem oportunidade para testar a utilidade da fenologia e morfometria como ferramentas para delimitação de espécies.

OBJETIVOS

Objetivo geral

Descrever padrões morfológicos e fenológicos de representantes de Calymperaceae (Bryophyta) em uma área da Amazônia central a fim de aprofundar o conhecimento sobre a manutenção e delimitação de espécies neste táxon.

Objetivos específicos

Fenologia

Investigar se existem diferenças temporais entre as fenofases de seis espécies de briófitas Calymperaceae representado por *Calymperes* e *Syrrhopodon* para fins de determinar a ocorrência de barreiras reprodutivas pré-zigóticas.

- 1) caracterizar a expressão de sexo (monoícia, dioícia);
- 2) quantificar a razão sexual;
- 3) investigar a relação entre número de arquegônios e abortos para determinar se existe competição na alocação de recursos;
- 4) verificar se existe balanceamento entre o investimento em reprodução sexuada e assexuada (*tradeoff*) nessas espécies;
- 5) Relação entre proporção de sexo e produção de esporófitos em populações da mesma espécie;
- 6) investigar a receptividade reprodutiva dos arquegônios em cinco populações de briófitas da Amazônia central.

Morfometria

Conceitos morfológicos de diferentes taxonomistas de *Syrrhopodon leprieurii* Mont. podem ser comprovados por análises morfológicas quantitativas?

- 1) Existem diferenças significativas entre os holótipos sinonimizados pelo Reese (1993) como *S.leprieurii* que justificaria a conservação dos taxos como espécies únicas ou a transferência dos mesmos como sinónímias de outras espécies morfológicamente semelhantes?

2) avaliar se as diferenças morfológicas entre as exsicatas estudadas estão relacionadas com a distância geográfica.

Capítulo 1

Pereira, M.R.; Zartman, C.E. 2012. Variação fenológica entre seis espécies de Calymperaceae na Amazônia Central

Variação fenológica entre seis espécies de Calymperaceae (Bryophyta) na Amazônia Central

Pereira, M.R¹; Zartman, C.E².

¹ Instituto Nacional de pesquisa da Amazônia-INPA-Manaus- Amazonas. omartinhabage@gmail.com

² Instituto Nacional de pesquisa da Amazônia-INPA- Manaus- Amazonas chaszartman@gmail.com

Resumo: Um estudo de fenologia com seis espécies dos gêneros *Syrrhopodon* e *Calymperes* foi realizado em uma área da Amazônia central no período de outubro de 2010 a setembro de 2011 com o objetivo de averiguar se existem diferenças temporais entre as fenofases nas populações e investigar a existência de barreiras reprodutivas pré-zigóticas. Foram marcadas com placas de alumínio dezessete populações de seis espécies de Calymperaceae *Calymperes mitrafugax* Florsch., *Syrrhopodon annotinus* Reese & Griffin, *Syrrhopodon fimbriatus* Mitt., *Syrrhopodon helicophyllus* Mitt., *Syrrhopodon leprieurii* Mont. e *Syrrhopodon simmondsii* Steere que ocorrem em simpatria em substratos e habitats diversos. Cada espécie foi representada por três populações, exceto *S. fimbriatus* para a qual foram encontradas apenas duas populações. Foram coletados dez gametófitos de cada população para as observações fenológicas em laboratório. Ao todo foram estudados 2.160 gametófitos dos quais, apenas 12% apresentaram arquegônios e 1% anterídios. Foram observados um total de 3.594 arquegônios e 546 anterídios, Entre os arquegônios 79% estavam abortados já para os anterídios não foi constatado aborto. Quanto à expressão de sexo nas espécies, em *C. mitrafugax* foi constatado, monoiccia, sendo primeiro relato para esta espécie. Na razão de sexo entre indivíduos da mesma espécie apenas *C. mitrafugax* e *S. leprieurii* apresentaram indivíduos masculinos e femininos em mais de uma população para as demais populações destas e das demais espécies foram constatadas apenas indivíduos femininos. Todas as espécies apresentaram reprodução assexuada por gemas, já esporófitos foram encontrados apenas em *C. mitrafugax*, *S. helicophyllus*, *S. leprieurii* e *S. simmondsii*. Em relação ao balanceamento entre reprodução sexuada e assexuada, *C. mitrafugax*, *S. leprieurii* e *S. simmondsii* apresentaram uma declive negativo na relação entre a produção de gemas e arquegônios. Em relação à sobreposição temporal dos eventos de receptividade reprodutiva entre as populações, somente *S. simmondsii* diferiu temporalmente de *S. leprieurii* ($F= 22,574$, $p < 0,001$), *S. annotinus* ($F= 10,554$ $p =0,002$) e *C. mitrafugax* ($F = 35,788$, $p < 0,001$) Para as quatro espécies restantes, há sobreposição de períodos de receptividade, principalmente entre *C. mitrafugax* e *S. helicophyllus* que apresentaram datas muito próximas de maior intensidade de receptividade reprodutiva entre os arquegônios.

Palavras-chave: Calymperaceae, *Syrrhopodon*, fenologia, Amazônia, Bryophyta

Abstract: Understanding phenological patterns in organisms can contribute to increasing our knowledge about how different species may vary in their behavioral patterns over time. Many ecological studies of bryophytes highlight the diverse sexual strategies of the gametophytes as well as their potential in asexual reproduction. The principal objective of this research was to study whether there exists temporal differences in the phenophases of six closely related species of mosses in the Calymperaceae for the purpose of determining whether there exists pre-zygotic reproductive barriers. The phenological studies were carried out in Presidente Figueiredo, 107 km distant from Manaus, from October 2010 to September 2011 where 17 populations of six species in the genera *Syrrhopodon* and *Calymperes* were marked totaling approximately 2,040 gametophytes studies during the course of the year. Only 268 gametophytes revealed archegonia, summing to 3,594 in total, and 22 with antheridia indicating that only 17% of the gametophytes registered archegonia and 4.5% antheridia. I report for the first time monoicy in the species *Calymperes mitrafugax*. In relation to sex ratios only two species, *C. mitrafugax* and *S. leprieurii*, exhibited both male and female gametangia in the same population. All species were observed as reproducing asexually through gema production, and only *C. mitrafugax*, *S.*

simmondsii, *S. leprieurii*, and *S. helicophyllus* were registered with sporophytes. In relation to trade-offs between sexual and asexual reproduction, logistical regressions show that *C. mitrafugax*, *S. leprieurii* and *S. simmondsii* have significant differences in the allocation of resources in their reproductive strategies; in particular all three species show a negative relation between production of gema and archigonia. Finally, only the species *S. simmondsii* differed from *S. leprieuri* ($F= 22.574$, $p < 0.001$), *S. annotinus* ($F= 10.554$ $p =0.002$) and *C. mitrafugax* ($F = 35.788$, $p < 0.001$) in temporal separation in the receptive phenophase of the archegonia suggesting that pre-zygotic reproductive barriers in the form of phenological separation do not play an influential role in the maintenance of species among these sympatric populations. However, further field studies over extended time intervals and greater geographic distances are necessary to accurately evaluate the importance of pre-zygotic barriers in the maintenance of species within this complex.

Key Words: Calymperaceae, *Syrrhopodon*, phenology,, Amazônia, bryophyta

Introdução

O conhecimento dos fenômenos periódicos dos seres e suas relações com o meio ambiente pode ser uma ferramenta útil para o melhor entendimento das variações sofridas pelas espécies vegetais no decorrer dos tempos em larga escala. Especificamente, estudos com fenologia em briófitas podem ser de suma importância para entendermos os processos de especiação, pois se pudermos inferir barreiras pré-zigóticas em espécies simpátricas teremos uma ferramenta importante no que se refere à delimitação de espécies (STARK 1985, 1995, 1997).

Monoícia e dioícia ocorrem largamente dentre as briófitas. No caso da dioícia, além das dificuldades inatas de pareamento entre indivíduos dos dois sexos em uma escala espacial tão pequena quanto a necessária para dispersão de gametas em briófitas, que se dá em poucos centímetros, tem sido observado um frequente predomínio de indivíduos e populações femininas em relação às masculinas (LONGTON & GREENE 1969; LONGTON 1976; LONGTON & SCHUSTER 1983; REESE 1984; OLIVEIRA & PÔRTO 2002), o que presumivelmente limita a ocorrência de reprodução sexuada e, conseqüentemente, a variabilidade genética.

De fato, a formação de esporófito é mais freqüente em espécies monóicas que em dióicas (GEMMELL 1950; LONGTON 1982; OLIVEIRA & PÔRTO 1998). Apesar disso, espécies dióicas, de um modo geral, estão bem distribuídas nos habitats e representam mais da metade das espécies de briófitas no mundo (LONGTON & SCHUSTER 1983). Isto leva alguns autores a sugerir que os benefícios na variação genética resultantes da fecundação cruzada, em longo prazo, conferem vantagens competitivas às espécies dióicas (LAAKA-LINDBERG *et al.* 2000; LONGTON 2006).

A carência de dispersão por propágulos sexuais típica das espécies dióicas é compensada pela produção de diásporos assexuados, tais como gemas e filídios caducos que são importantes na propagação local via clonagem. Ainda, em muitos casos tais propágulos assexuados são pequenos e leves, podendo ser facilmente transportados pelo vento, no entanto, os esporos formados pela reprodução sexuada apresentam grande habilidade para a dispersão em maiores distâncias e na conquista de novos habitats (LONGTON 2006; GLIME 2006, 2007).

A fenologia reprodutiva de briófitas tem sido melhor documentada nas regiões temperadas e boreais do que nas regiões tropicais (LONGTON 1990). Os poucos estudos realizados em áreas tropicais revelam que há sazonalidade na iniciação e na maturação dos

gametângios. Tipicamente, a reprodução sexuada é intensa na estação chuvosa, enquanto que a dispersão dos esporos se concentra na estação seca (EGUNYOMI 1979; ODU 1981, 1982; OLIVEIRA & PORTO 2001; PÔRTO & OLIVEIRA 2002; STARK 2000). A análise de amostras de herbário tem ratificado essas observações (ODU 1982; REESE 1984; OLIVEIRA & PÔRTO 1998).

Calymperaceae (C.Müll.) Kindberg é uma família representada nos neotrópicos por 55 taxons, específicos ou subespecíficos distribuídos em três gêneros, a saber, nove espécies de *Calymperes* Swartz e 30 espécies e variedades de *Syrrhopodon* Schw. e sete espécies de *Octoblepharum* Hedw. A grande diversidade de habitats na qual Calymperaceae ocorre reflete numa grande variedade morfológica e conseqüentemente dificuldade de identificação das espécies, principalmente as pertencentes a *Syrrhopodon*. Tal dificuldade motivou o desenvolvimento do presente estudo, o qual visou colaborar para o melhor entendimento sobre a delimitação de espécies desta família. Basicamente, o estudo visou identificar mecanismos que impedem ou dificultam a troca de genes entre indivíduos através de barreiras pré-zigóticas entre espécies simpátricas filogeneticamente próximas, dentro de um grupo específico de Calymperaceae denominado “complexo limbate” bordas de filídios diferenciadas (REESE, 1993). Assim, o objetivo do presente trabalho de fenologia foi averiguar se existem diferenças temporais entre as fenofases nas populações de seis espécies simpátricas de Calymperaceae para investigar a existência de barreiras reprodutivas pré-zigóticas. Objetivos secundários incluem: 1) caracterizar a expressão de sexo (monoícia, dioícia); 2) quantificar a razão sexual; 3) investigar a relação entre número de arquegônios e abortos para fins de determinar se existe competição na alocação de recursos; 4) verificar se existe balanceamento entre o investimento em reprodução sexuada e assexuada nessas espécies; 5) verificar a relação entre proporção de sexo e produção de esporófitos em populações da mesma espécie, e (6) investigar a receptividade reprodutiva dos arquegônios das seis populações de briófitas da Amazônia Central.

Materiais e métodos

Caracterização da área

A área de estudo esta localizada na Reserva Ecológica da cachoeira da Iracema coordenadas (01° 13' S e 60° 03' 34' W) no Município de Presidente Figueiredo, Amazonas, localizado a 107 km ao norte de Manaus com acesso pela BR 174 (Figura 2). A reserva ecológica é particular e os proprietários mantêm aproximadamente três quilômetros de trilhas que oferecem acesso a uma diversidade de habitats tais como florestas de terra-firme, campinarana, paredões rochosos úmidos, grutas, áreas ripárias e cachoeiras, (Figura1).



Figura 1. Diferentes ambientes presente na Reserva da Cachoeira da Iracema, onde foram realizados os estudos de fenologia A) Floresta de terra firme B) Campinarana C) Cachoeiras D) Áreas ripárias E,F) Paredões rochosos. Fotos. M. Pereira e C. Zartman

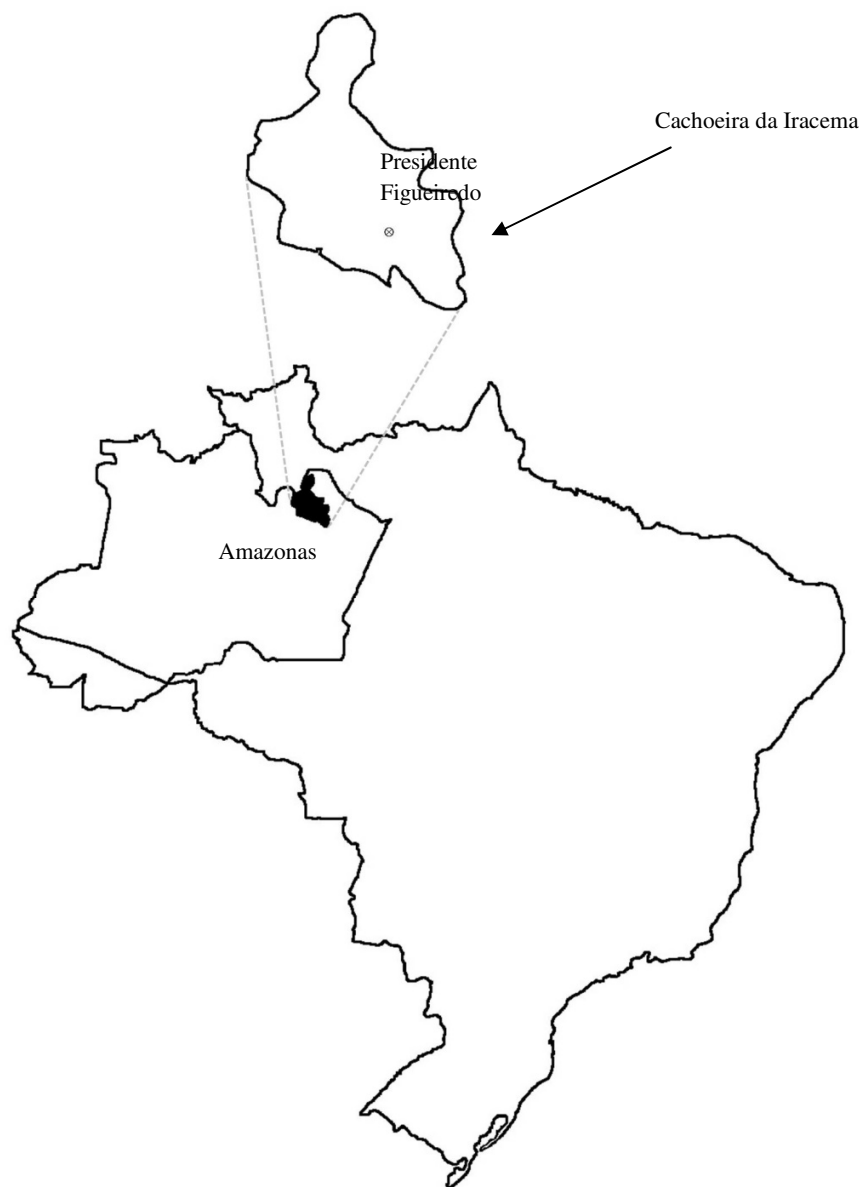


Figura 2. Área de estudo Reserva da Cachoeira da Iracema.

Na área da Reserva da cachoeira da Iracema a variação pluviométrica é bastante elevada (Tabela 1).

Tabela 1. Precipitação anual na região da cachoeira da Iracema.

Mês	Chuva acumulada mensal /mm
out/10	110
nov/10	140
dez/10	290
jan/11	220
fev/11	490
mar/11	390
abr/11	510
mai/11	220
jun/11	110
jul/11	25
ago/11	60
set/11	50

Coleta e Identificação

Foram marcadas com placas de alumínio 17 populações de seis espécies de Calymperaceae, *Calymperes mitrafugax* Florsch., *Syrrhopodon annotinus* Reese & Griffin, *Syrrhopodon fimbriatus* Mitt., *Syrrhopodon helicophyllus* Mitt., *Syrrhopodon leprieurii* Mont., *Syrrhopodon simmondsii* Steere que ocorrem em substratos e habitats diversos (Tabela 2, Figura 3) na área de estudo. Cada espécie foi representada por três populações, exceto *S. fimbriatus* para as quais encontramos apenas duas populações. A partir de outubro 2010 foram realizadas visitas mensais e cada população foi revisitada mensalmente nos onze meses subsequentes.

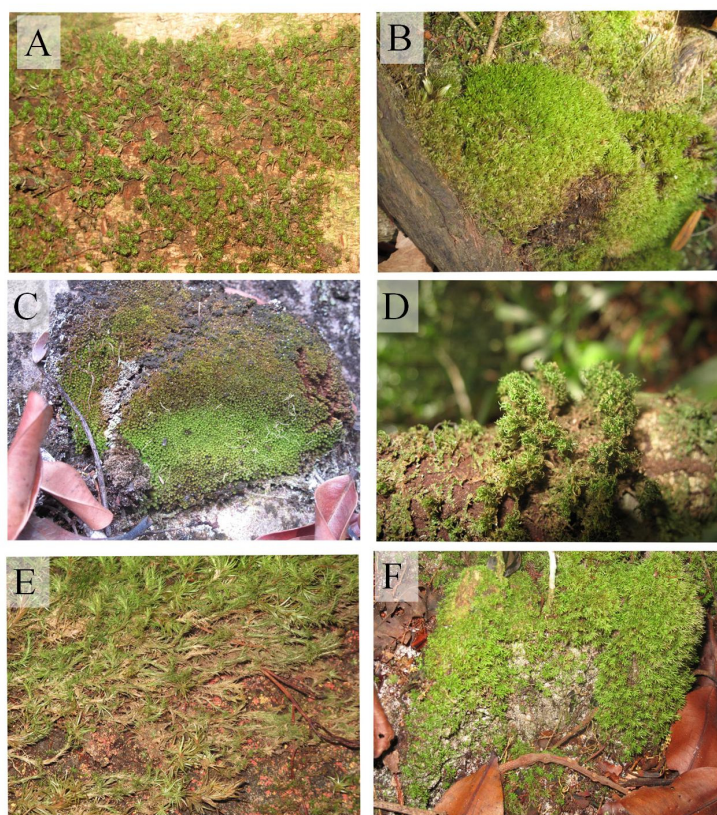


Figura 3. Espécies de *Calymperes* e *Syrrhopodon* - A) *C. mitrafugax*; B) *S. annotinus*; C) *S. fimbriatus*; D) *S. helicophyllus*; E) *S. leprieurii*, F) *S. simmondsii*. Fotos. M.Pereira e C. Zartman

Tabela 2. Espécies de *Syrrhopodon* e *Calymperes* na área da Cachoeira da Iracema incluídas no estudo fenológico com considerações sobre as amplitudes ecológicas e seus modos de reprodução.

Espécie	Substrato/Hábitat	Modo Reprodutivo	Estratégia
<i>Syrrhopodon annotinus</i>	Terrícola/ripário	Dióico	Sexuada/Assexuada
<i>S. helicophyllus</i>	Epífita/campinarana	Dióico	Sexuada/Assexuada
<i>S. simmondsii</i>	Terrícola/campinarana	Dióico	Sexuada/Assexuada
<i>S. leprieurii</i>	Saxícola/terra-firme	Dióico	Sexuada/Assexuada
<i>S. fimbriatus</i>	Saxícola/ripário	Dióico	Sexuada/Assexuada
<i>Calymperes mitrafugax</i>	Epífita/terra-firme	Dióico	Sexuada/Assexuada

Durante cada visita mensal foram coletadas amostras aleatórias de dez (10) gametófitos de cada uma das 17 populações marcadas seguindo protocolo de Bowker *et al.* (2000). As amostras foram transportadas para o Laboratório de Briófitas para que as 14 fenofases caracterizando as etapas no desenvolvimento do gametângio (anterídio e arquegônio) e do esporófito fossem avaliadas conforme o sistema de classificação estabelecido por Greene (1960) e posteriormente modificado por Stark (2003) (Tabela 3).

Tabela 3. Estágios de maturação do gametângio e esporófito em musgos.

Fenofase	Índice	Evento marcando o início da fase
Gametângio		
Iniciais	1	Gametângio visível (400x)
Imaturo	2	Gametângio atinge ½ comprimento
Maduro	3	Células apicais rompidas, gametângio verde
Deiscente	4	Gametângio marrom com ápice rompido
Aborto	A	Gametângio marrom com ápices inteiros
Esporófito		
Embrião Inicial	1	Presença de zigoto.
Embrião tardio	2	Embrião atinge ½ comprimento
Crescimento da seta	3	Formação da caliptra
Cápsula pré- meiótica	4	Ápice do esporófito começa a inflar
Cápsula meiótica	5	Cápsula atinge tamanho máximo
Cápsula pós-meiótica	6	Teca marrom; opérculo intacto
Deoperculação	7	Opérculo solta-se da teca; cápsula >1/2
Cápsula vazia	8	Cápsula <1/2 conteúdo
Abortos	A	Ápice do esporófito torna-se marrom.

Análises de dados

Análise estatística circular

Para estimar a sazonalidade e intensidade da receptividade reprodutiva dos arquegônios (GREENE 1960; STARK 2003) entre as populações de briófitas Calymperaceae utilizamos a estatística circular conforme descrita por Zar (1999) seguindo os seguintes procedimentos: 1) somamos a frequência dos indivíduos de cada população que estava com arquegônios em fenofases 3 (a fase considerada do momento de receptividade reprodutiva do arquegônio) em cada mês; 2) convertemos os meses em ângulos, sendo 0° = janeiro, sucessivamente até 330° = dezembro, em intervalos de 30° ; 3) calculamos o ângulo médio, o desvio padrão angular e comprimento do vetor r e, 4) testamos a significância do ângulo através do teste de Rayleigh (z) para a distribuição circular. As fenofases que apresentaram ângulos médios significativos ($p < 0,05$) foram convertidas em data média, ou seja, data do dia do ano que correspondeu ao grau de maior intensidade da fenofase durante o ano. Adicionalmente, para testar se os eventos fenológicos significativamente sazonais ocorrem dentro do mesmo período de sazonalidade aplicamos o teste *a posteriori* de Watson-Williams (F) (ZAR 1999; MORELLATO *et al.* 2000). Regressão logística foi utilizada para testar a existência de competição na alocação de recursos entre reprodução sexuada e assexuada nas seis espécies.

Resultados

Foram estudados 2.160 gametófitos dos quais, apenas 12% apresentaram arquegônios e 1% anterídios. Foram observados um total de 3.594 arquegônios e 546 anterídios, Entre os arquegônios 79% estavam abortados já para os anterídios não foi constatado aborto.

Expressão de sexo (monoícia, dioícia) Foi verificada monoícia em *Calymperes mitrafugax* pela primeira vez, dos 360 gametófitos estudados 76 apresentaram gametângios e 22 apresentaram anterídio e arquegônio no mesmo gametófito em inflorescências separadas. Para todas as demais, *S. lepieurii*, *S. helicophyllus*, *S. annotinus*, *S. simmondsii* e *S. fimbriatus*, dioícia foi ratificada.

Razão sexual As espécies *S. annotinus*, *S. fimbriatus* e *S. helicophyllus* não apresentaram expressão sexual masculina durante o estudo (Tabela 4). *Syrrhopodon lepieurii* apresentou indivíduos masculinos em duas populações e *S. simmondsii*, em apenas uma (Tabela 4 e Figura 3).

Tabela 4. Número de arquegônios em relação aos anterídios produzidos, para as seis espécies estudadas em 17 populações nas proximidades da Cachoeira da Iracema, Presidente Figueiredo-AM.

Espécie	Gametófitos	Número absoluto de arquegônios	Número absoluto de anterídios	Relação arquegônio/anterídio
<i>C. mitrafugax</i>	360	961	484	2: 1
<i>S. annotinus</i>	360	399	0	399:0
<i>S. fimbriatus</i>	240	254	0	254:0
<i>S. helicophyllus</i>	210	380	0	380:0
<i>S. leprieurii</i>	360	726	52	14:1
<i>S. simmondsii</i>	310	877	10	88:1

Relação entre número de arquegônios e abortos Foi verificada uma correlação positiva entre o número de arquegônios e abortos por gametófito feminino para um total de 225 periquécios analisados ($y=0,02X+0,66$ $p<0,001$ $r^2 = 0,21$) (Figura 4 , Figura 5 e Tabela 5).

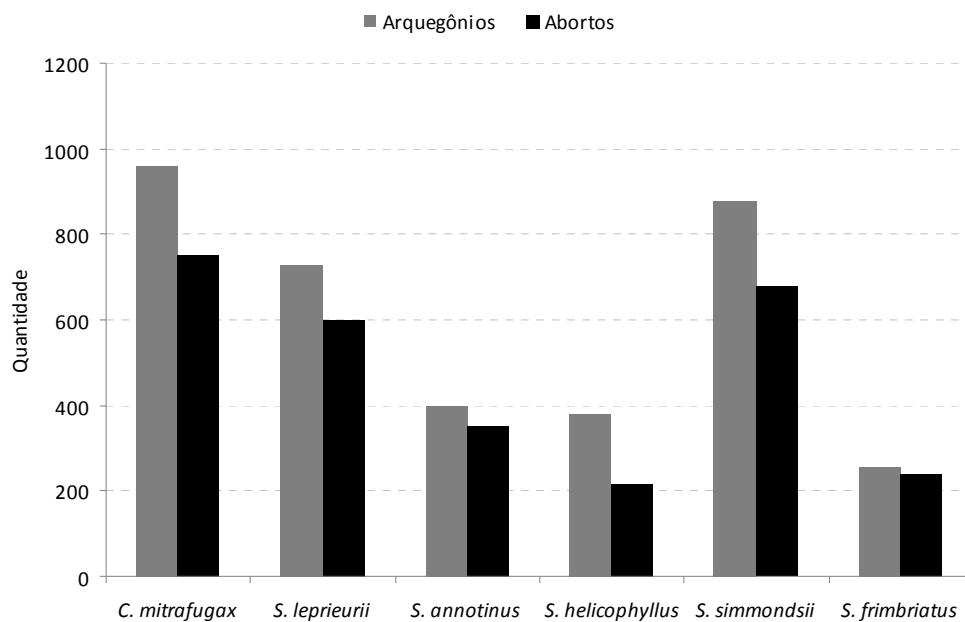


Figura 4. Número absoluto de arquegônios de cada espécie estudada relacionada ao número de abortos nas 17 populações das seis espécies de Calymperaceae na área de estudo.

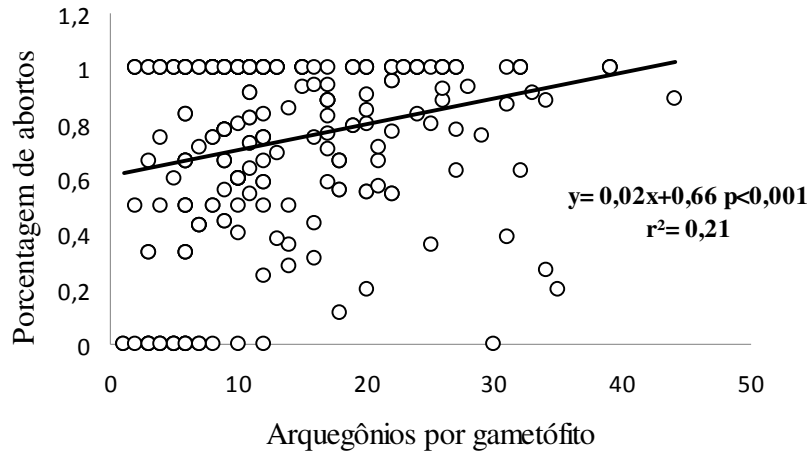


Figura 5. Porcentagem de abortos em relação ao número absoluto de arquegônios produzidos por cada gametófito pelas espécies de *Calymperes* e *Syrrhopodon* estudadas.

Tabela 5. Porcentagem de aborto relacionada ao número absoluto de arquegônios.

Espécie	Arquegônios	Abortos	(%)
<i>C. mitrafugax</i>	961	750	78
<i>S. annotinus</i>	399	354	82
<i>S. fimbriatus</i>	254	239	88
<i>S. helicophyllus</i>	380	217	57
<i>S. leprieurii</i>	726	599	77
<i>S. simmondsii</i>	877	676	94

Balanceamento entre o investimento em reprodução sexuada e assexuada

Regressões logísticas mostraram que a relação entre reprodução sexuada e assexuada em três espécies apresentaram uma declive significativamente negativo na relação entre a produção de gemas e arquegônios para três das espécies estudadas (*C. mitrafugax* $Z = -3,473$, $p < 0,001$, *S. leprieurii* $Z = -5,102$, $p < 0,001$, *S. simmondsii* $Z = -5,956$, $p < 0,001$). Além disso a intensidade do balanceamento dos recursos variou substancialmente entre as três espécies sugerindo variação inter-específica nas estratégias de alocação de recursos entre reprodução sexuada e assexuada (Figura 6). As outras espécies analisadas não apresentaram quantidade de arquegônios e gemas

significativos para que se pudesse fazer uma análise da relação entre reprodução sexuada e assexuada.

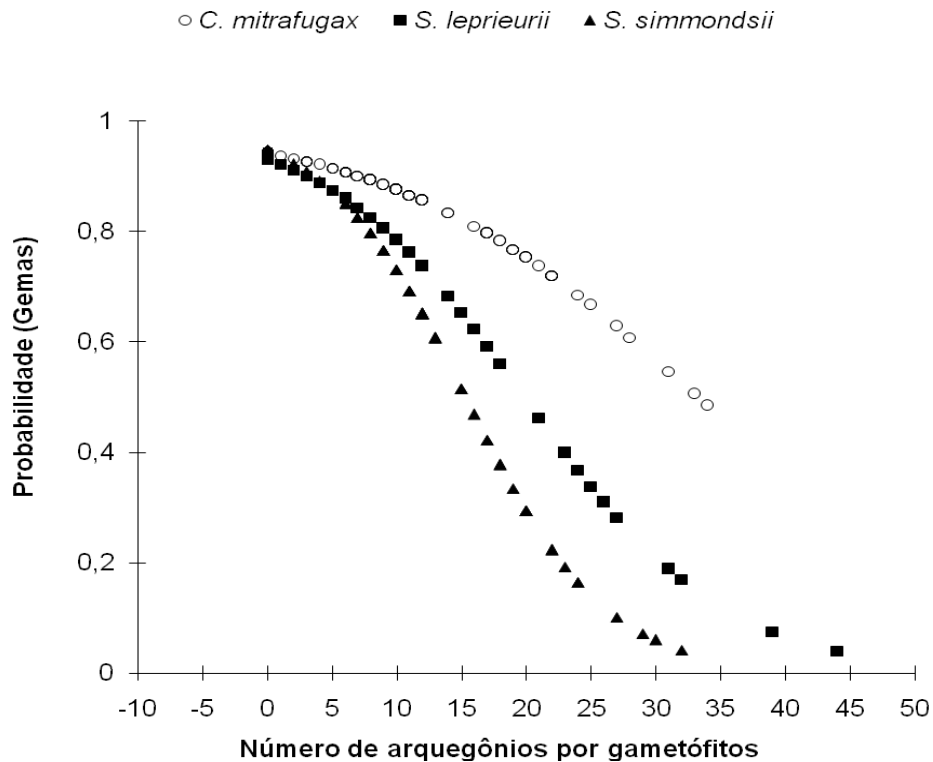


Figura 6: Número de arquegônio por gametófitos relacionados a probabilidade de ocorrência de gemas através de modelos de regressão logística.

Relação entre proporção de sexo e produção de esporófitos

Todas as espécies estudadas apresentaram reprodução assexuada por gemas. Contudo, esporófitos foram registrados apenas em *C. mitrafugax*, *S. helicophyllus*, *S. leprieurii* e *S. simmondsii* (Figura 7). Foram encontrados arquegônios em cinco das seis espécies estudadas, mas apenas quatro *C. mitrafugax*, *S. helicophyllus*, *S. leprieurii* e *S. simmondsii*, produziram esporófitos (Tabela 6). Em *S. annotinus* e *S. fimbriatus* não foram encontrados esporófitos em nenhuma fase de maturação durante o intervalo do estudo.

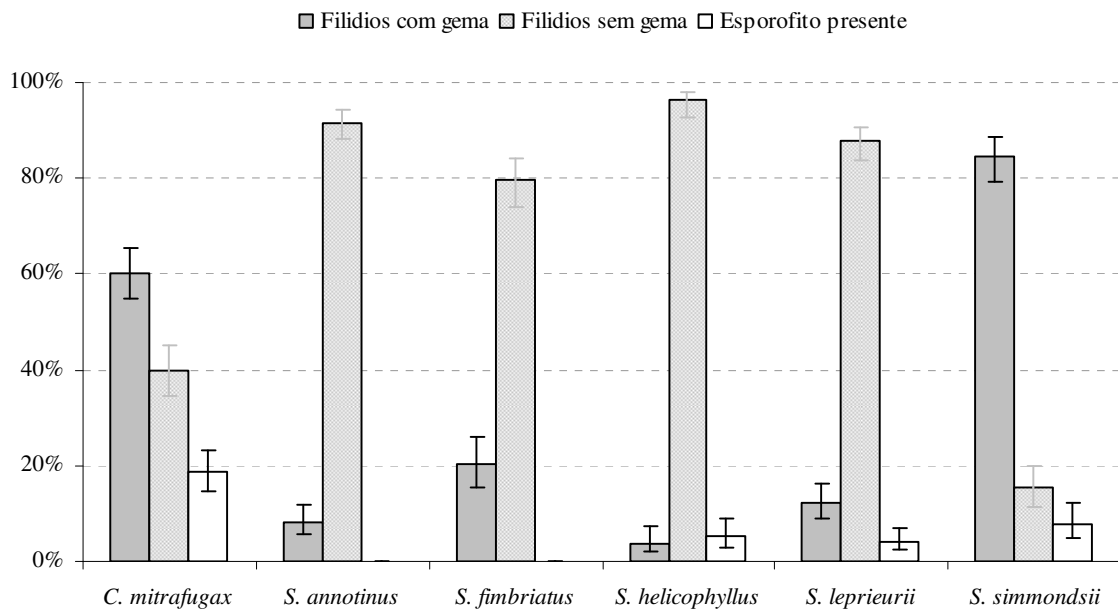


Figura 7: Porcentagem de esporófitos e filídios com gemas encontrados nas espécies de *Calymperes* e *Syrrhopodon* durante o período de um ano.

Receptividade reprodutiva dos arquegônios das seis espécies de briófitas

Das seis espécies estudadas apenas cinco apresentaram condições para realizar as análises circulares, a sexta espécie não apresentou a fenofase de interesse para sazonalidade biológica. Dessas cinco amostradas, três apresentaram sazonalidade significativa na receptividade reprodutiva dos arquegônios, *S. simmondsii*, *C. mitrafugax* e *S. helicophyllus* em diferentes meses do ano (Tabela 6, Figura 8). Destas, apenas *S. helicophyllus* foi evidentemente sazonal ocorrendo apenas durante um mês do ano (Figura 8E). *S. leprieurii* e *S. annotinus* apresentaram quatro meses com arquegônios receptivos em meses alternados e com pouca intensidade (Figura 8 B, C), dessa forma foram considerados não sazonais (Tabela 6).

Tabela 6. Ocorrência de sazonalidade entre as cinco populações de briófitas da Amazônia central.

Variável	<i>S. simmondsii</i>	<i>S. leprieurii</i>	<i>S. annotinus</i>	<i>C. mitrafugax</i>	<i>S. helicophyllus</i>
Número de observações	31	30	11	35	29
Vetor médio (μ)	277.003°	142.493°	164.036°	123.538°	120°
Data	Out.-4	*	*	maio-03	Abril -30
Comprimento do vetor médio (r)	0.304	0.255	0.379	0.376	1
Variância circular	0.696	0.745	0.621	0.624	0
Desvio padrão circular	88.48°	94.701°	79.797°	80.093°	0
Rayleigh Teste (p)	0.046	0.142	0.209	0.006	< 0.001

* não sazonal, sem data média estimada

Em relação à sobreposição temporal dos eventos de receptividade reprodutiva entre as populações, somente *S. simmondsii* diferiu temporalmente de *S. leprieurii* ($F=22.574, p < 0.001$), *S. annotinus* ($F= 10.554 p = 0.002$) e *C. mitrafugax* ($F = 35.788, p < 0.001$). Dessa forma, para as quatro espécies restantes, há uma grande sobreposição de períodos de receptividade, principalmente entre *C. mitrafugax* e *S. helicophyllus* que apresentaram datas muito próximas de maior intensidade de receptividade reprodutiva entre os arquegônios (Tabela 5). Entre os meses de abril e maio, todas as populações apresentaram indivíduos com arquegônios reprodutivos receptivos (Figura 8)

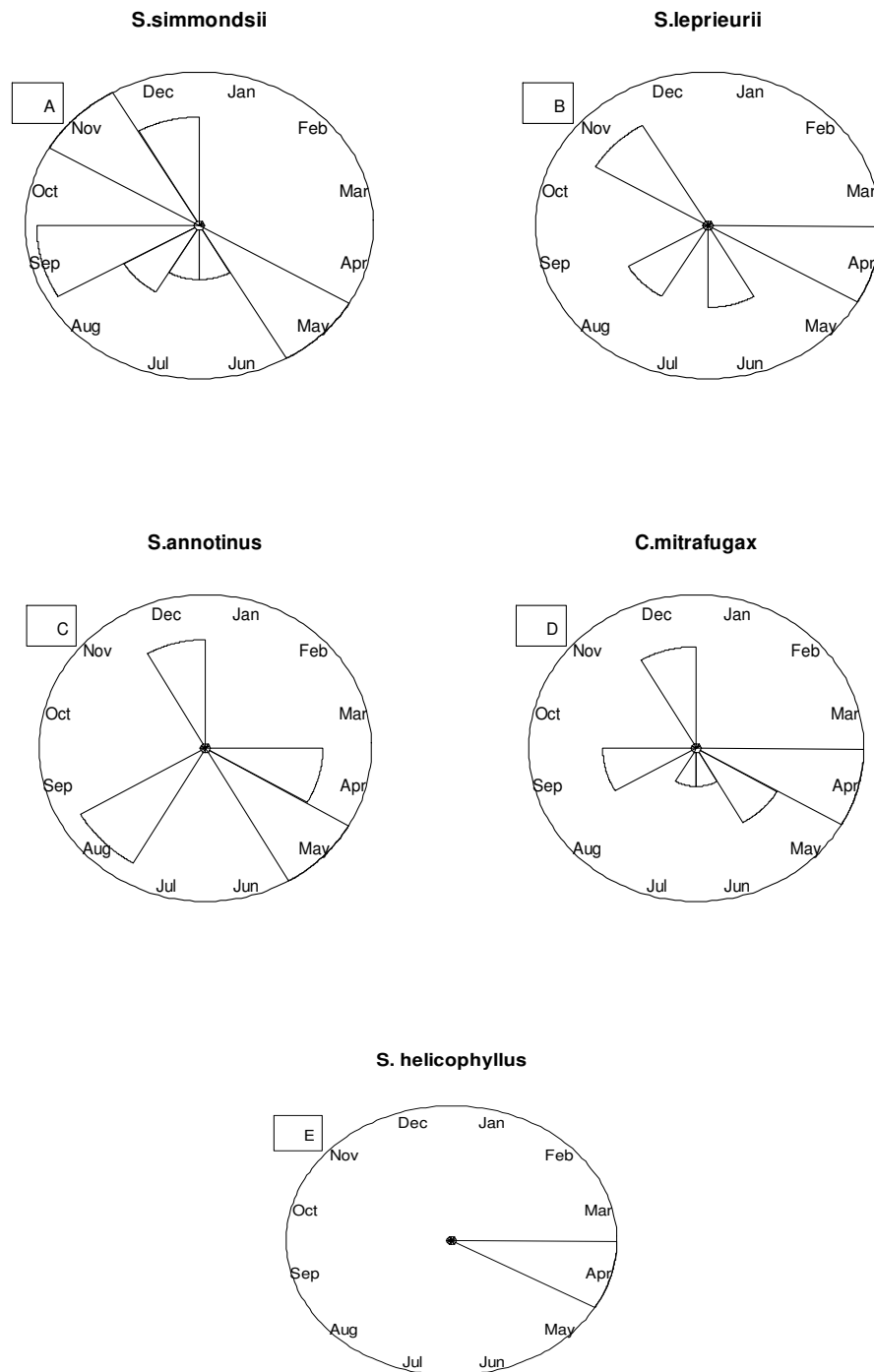


Figura 8: Histogramas circulares da receptividade reprodutiva dos arquegônios das cinco espécies de briófitas da Amazônia central.

Discussão

Há inúmeros trabalhos sobre fenologia para briófitas, mas na região Amazônica esses trabalhos ainda são escassos (OLIVEIRA & PORTO 2001). Nosso estudo mostra-se pioneiro por abordar aspectos básicos do ciclo de vida de seis espécies de dois gêneros, *Calymperes* e *Syrrhopodon*, abundantes na flora não vascular dos neotrópicos e de difícil identificação com problemas na delimitação interespecífica (REESE 1993).

As seis espécies estudadas estão descritas em literatura como dióicas (REESE 1993), no entanto, no presente estudo *C. mitrafugax* foi encontrada produzindo perigônios e periquécios no mesmo gametófito, em inflorescências separadas, o que caracteriza monoícia. Para as demais cinco espécies dioícia foi confirmada. O fato de *C. mitrafugax* ser monóica pode explicar o equilíbrio entre a produção de gametângios e esporófitos pois geralmente há maior frequência de esporófitos em espécies monóicas fato já conhecido (LONGTON & SCHUSTER, 1983, LONGTON, 1990)

Razão sexual intraespecífica

Calymperes mitrafugax apresentou mais próximo ao equilíbrio entre a razão sexual anterídio arquegônio do que todas as outras espécies. Outros estudos também registram resultados semelhantes. Por exemplo, (OLIVEIRA & PORTO 2002) afirmaram que em espécies monóicas a disparidade pré-zigótica anterídio arquegônio quando presente não parece ser tão alta. PAOLILLO (1979), também afirma que em espécies monoicas o investimento com arquegônios não é muito diferente que o investimento com anterídios, para as outras quatro espécies estudadas *S. leprieurii* apresentou relação muito semelhante aos estudos realizados por Bowker *et al.* (2000) com *Syntrichia caninervis* (Pottiaceae) onde foi encontrado uma proporção de 14♀: 1♂. Para as outras espécies estudadas *S. simmondsii*, *S. helicophyllus*, *S. annotinus* e *S. fimbriatus* não foi encontrado nenhum anterídio durante todo período de coleta e análises. STARK (2000, 2003) relata que em briófitas dióicas o mais barato em relação aos recursos pode ser a produção de arquegônios, plantas do sexo masculino gastam mais recursos na produção de anterídios isso pode explicar a grande quantidade de indivíduos femininos acompanhada pela sua alta taxa de abortos e o baixo índice de indivíduos masculinos nessas populações das seis espécies estudadas com exceção de *C. mitrafugax*. No entanto (STARK *et al* 2001) afirmam que existe também parcial se não total compensação de sexos pelo maior número de unidades

reprodutivas (anterídios) em machos do que em fêmeas, o que também não corrobora com nosso estudo. Durante o período de um ano, em três das seis espécies estudadas não foi constatada presença de gametófitos com anterídios o que caracterizaria indivíduo masculino já que morfologicamente não podemos diferenciar gametófito masculino de feminino nessas espécies.

Competição na alocação de recursos

Foram constatados alto número de abortos entre os gametófitos com presença de arquegônio, o que pode estar relacionado ao custo pós-zigótico para fêmeas (LAAKA-LINDBERG 2001). Observou-se uma tendência à reprodução assexuada por gemas na maioria das populações. Embora não promova a variabilidade gênética, propagação assexuada assegura a manutenção da espécie em escala local. Foi observada também uma relação negativa entre o número de gemas (propágulos assexuados) e o número de arquegônios em cada gametófito em *C. mitrafugax*, *S. leprieurii* e *S. simmondsii*. Essa relação antagonista entre presença de gemas e órgãos sexuais foi também encontrada em outros estudos de briófitas (STARK 2002 & LAAKA-LINDBERG 2001) e pode estar atrelada a condições ambientais extremas como períodos de seca e áreas seguidamente alagadas. Em nosso estudo, tais condições só podem ser atribuídas à espécie *S. simmondsii* que habita áreas ripárias que sofrem inundações e permanecem submersas por vários meses.

Encontramos sazonalidade fenológica em três das cinco espécies estudadas *S. simmondsii*, *C. annotinus* e *S. helicophyllus*. A reprodução sexuada em briófitas de regiões tropicais usualmente apresenta sazonalidade, concentrando-se basicamente nos meses da estação chuvosa (EGUNYOMI 1979; ODU 1982; MOYÁ 1992). *Syrrhopodon helicophyllus*, que se apresentou evidentemente sazonal com arquegônios em fase receptiva apenas no mês de abril, um dos meses de maior intensidade chuvosa para região as espécies de *S. leprieurii* e *S. annotinus* apresentaram quatro meses com arquegônios receptivos em meses alternados e com pouca intensidade, dessa forma foram considerados não sazonais.

Em relação à sobreposição temporal dos eventos de receptividade reprodutiva entre as populações, somente *S. simmondsii* diferiu temporalmente de *S. leprieurii*. Dessa forma, para as quatro espécies restantes, há uma grande sobreposição de períodos de receptividade, principalmente entre *C. mitrafugax* e *S. helicophyllus* que apresentaram datas muito próximas de

maior intensidade de receptividade reprodutiva entre os arquegônios. Entre os meses de abril e maio, todas as populações apresentaram indivíduos com arquegônios reprodutivos receptivos, estes resultados encontrados durante o estudo podem significar que manutenção dessas espécies em ambientes simpátricos podem ter contribuídos aos fatores pós-zigóticos não avaliados no presente estudo, pois isolamento reprodutivo é uma condição necessária à especiação bem como para a manutenção do estatuto de espécie (MAYR 1992).

Sendo assim outros estudos fenológicos com tempo maior de duração para verificar a variabilidade temporal se fazem necessários para essa família assim como para briófitas em geral, onde os estudos da biologia reprodutiva são escassos (OLIVEIRA & PORTO 2001), para a região amazônica esse estudo pode ser considerada o primeiro.

Bibliografia Citada

- Bowker, M. A.; Stark, L. R.; Mcletchie, D. N.; Mishler, B. D. 2000. Sex expression, skewed sex ration, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia carlinervis* (Pottiaceae): American of Botany 87(4): 517-526.
- Egunyomi, A. 1979. Autecology of *Octoblepharum albidum* Hedw. in Western Nigeria II. Phenology and water relations. *Nova Hedwigia* 31: 377-387.
- Gemmell, A.R. 1950. Studies in thee The influence of sexual mechanism on varietal production and distribution of British musci. *New Phytologist* 49: 64-71.
- Glime, J. 2006/2007. *Bryophyte Ecology*. /www.bryoecol.mtu.edu/
- Laaka-Lindberg, S.; Hedderson, T.A. & Longton, R.E. 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia* 25: 78-84.
- Longton, R.E & Greene, S.W. 1969. Relationship between sex distribution and sporophyte production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Annals of Botany* 33: 107-126.
- Longton, R.E & Schuster, R.M. 1983. Reproductive biology. Pp. 386-462. In: R.M. Schuster (Ed.). *New Manual of Bryology*. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory.
- Longton, R.E. 1976. Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 41: 205-223.
- Longton, R.E. 1982. Reproduction and rarity in British mosses. *Biological Conservation* 59: 107-126.
- Longton, R.E. 1990. sexual reproduction in bryophytes in relation to physical features of the environment. p. 139-166. in: r.n. chopra & s.c. bhatla (eds.). *bryophyte development; physiology and biochemistry*. Boca Ranton: CRC Press.
- Longton, R.E. 2006. Reproduction ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction? *Lindbergia* 31: 16-23.
- Mayr, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany* 79(2): 222-238.
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C. Takahashi, A. Bencke, C.C. Romera E. C. & Zipparro, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A comparative study. *Biotropica* 32:811-823.

- Odu, E.A. 1981. Reproductive phenology of some tropical African mosses. *Cryptogamie Bryologie Lichénologie* 2: 91-99.
- Odu, E.A. 1982. Phenology of West tropical African mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52: 283-285.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 1998. Reprodução sexuada em musgos acrocápicos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 12: 385-392.
- Oliveira, M. S. & Porto, K. C. 2001. Reproductive phenology of the moss *Sematophyllum subpinnatum* in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil, *Journal of Bryology* QA01) 23: 17-21
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 2005. Sporophyte production and population structure of two species of Pottiaceae in an Atlantic Forest remnant in Pernambuco, Brazil. *Cryptogamie, Bryologie* 26: 239-247.
- Paolillo, D.J.,JR. 1979. On the lipids of the sperm masses of three mosses. *Bryologist* 82: 93-96.
- Pharo, E. & C.E. Zartman. 2007. Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation* 135: 315-325.
- Pôrto, K.C. & Oliveira, S.M. 2002. Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland forest of North-eastern Brazil. *Journal of Bryology* 24: 291-294.
- Reese, W. D. 1993. Calymperaceae. *Flora Neotropica*, v. 58, p. 1-102,
- Reese, W.D. 1984. Reproductivity, fertility and range of *Syrrhopodon texanus* Sull. (Musci: Calymperaceae), a North American endemic. *Bryologist* 87: 217-222.
- Stark, L. R. 1985. Phenology and Species Concepts; a case study. *The Bryologist* 88: 190-198.
- Stark, L. R. 2002. Phenology and its Repercussions on the Reproductive Ecology of Mosses. *The Bryologist* 105(2). p. 204-218

Capítulo 2

Pereira, M.R.; Zartman, C.E. 2012. Uma abordagem morfométrica do complexo *Syrrhopodon leprieurii* (Calymperaceae, Bryophyta).

Uma abordagem morfométrica do complexo *Syrrhopodon leprieurii* (Calymperaceae, bryophyta)

Pereira, M.R¹; Zartman, C.E².

¹ Instituto Nacional de pesquisa da Amazônia-INPA-Manaus- Amazonas. omartinhabage@gmail.com

² Instituto Nacional de pesquisa da Amazônia-INPA- Manaus- Amazonas. chaszartman@gmail.com

Resumo: O gênero *Syrrhopodon* que pertencente a família Calymperaceae tem espécies com grande variações morfológicas intraespecíficas que fornecem oportunidades para testar conceito morfológico de várias autores com o auxílio de análises quantitativas. Nesse estudo investigamos a relação entre variação morfológica e distância geográfica com a espécie *S. leprieurii*. O objetivo principal desse estudo foi averiguar se conceitos morfológicos de diferentes taxonomistas da espécie *Syrrhopodon leprieurii* Mont. (*sensu* Reese 1993) podem ser comprovados por análises morfológicas quantitativas. Foi realizada medidas de oito caracteres de nove dos dez holótipos das espécies sinônimas de *S. leprieurii* por Reese (1993), 37 exsiccatas de *S. leprieurii*, e nove exsiccatas de *S. gaudichaudii*: o taxon morfológicamente semelhante de alguns sinônimas de *S. leprieurii*. Como resultados relevantes foram encontrados; 1) Os holótipos de *S. scaberrimus*, *S. pallidus*, *S. martinii*, *S. cristatus*, *S. iridans*, *S. sylvaticus*, *S. pusillus* representam apenas variação morfológica intra específica de *S. leprieurii* confirmando o conceito Reese (1996) 2) *S. recurvulus* representa uma sinônimo de *S. gaudichaudii* pelos abordagens qualitativas, mas análises quantitativas não apoiam esta conclusão, 3) Análises de Teste Mantel dos caracteres morfológicos quantitativos revelam apenas variação em duas características relacionadas a distância geográfica da espécie e suas sinônimas.

Palavras-chaves: *Syrrhopodon leprieurii*, nomenclatura, análises morfométricas, distância geográfica;

Abstract: The genus *Syrrhopodon* belongs to the Calymperaceae (Bryophyta) and was considered by William Reese to be particularly problematic due to the fact that there are many species within the genus which present a great amount of infra-specific morphological plasticity. In this chapter I address this morphological variation within one species, *S. leprieurii* Mont., using quantitative analyses of eight morphological traits across its entire range in attempt to delimit the taxon using the morphological species concept. I compare the variation in *S. leprieurii* with that of a closely related species, *S. gaudichaudii* Mont. in order to address the following question: 1) Do the holotypes synonymized by Reese as *S. leprieurii* represent the natural variation found in this species throughout its range? The morphological characters from the gametophytic form of the ten holotypes of *S. leprieurii* along with 37 exsiccatas of the species were measured and subjected to multivariate analyses and Mantel tests and resulted in three principal findings: 1) The holotypes synonymized by Reese (1996) as *S. leprieurii*, *S. scaberrimus*, *S. pallidus*, *S. martinii*, *S. cristatus*, *S. iridans*, *S. sylvaticus*, *S. pusillus*, are representative of the substantial natural variation found throughout the *S. leprieurii* complex; 2) *S. recurvulus* was erroneously placed as a synonym of *S. leprieurii* and should actually be recognized as a synonym of *S. gaudichaudii*; and 3) Morphological variation in *S. leprieurii* is not entirely explained by proximity as demonstrated by the fact that only two of the eight characters analyzed showed a significantly negative relationship with geographic distance

Key Words: *Syrrhopodon leprieurii*, Naming, morphometric analysis, geographic distance;

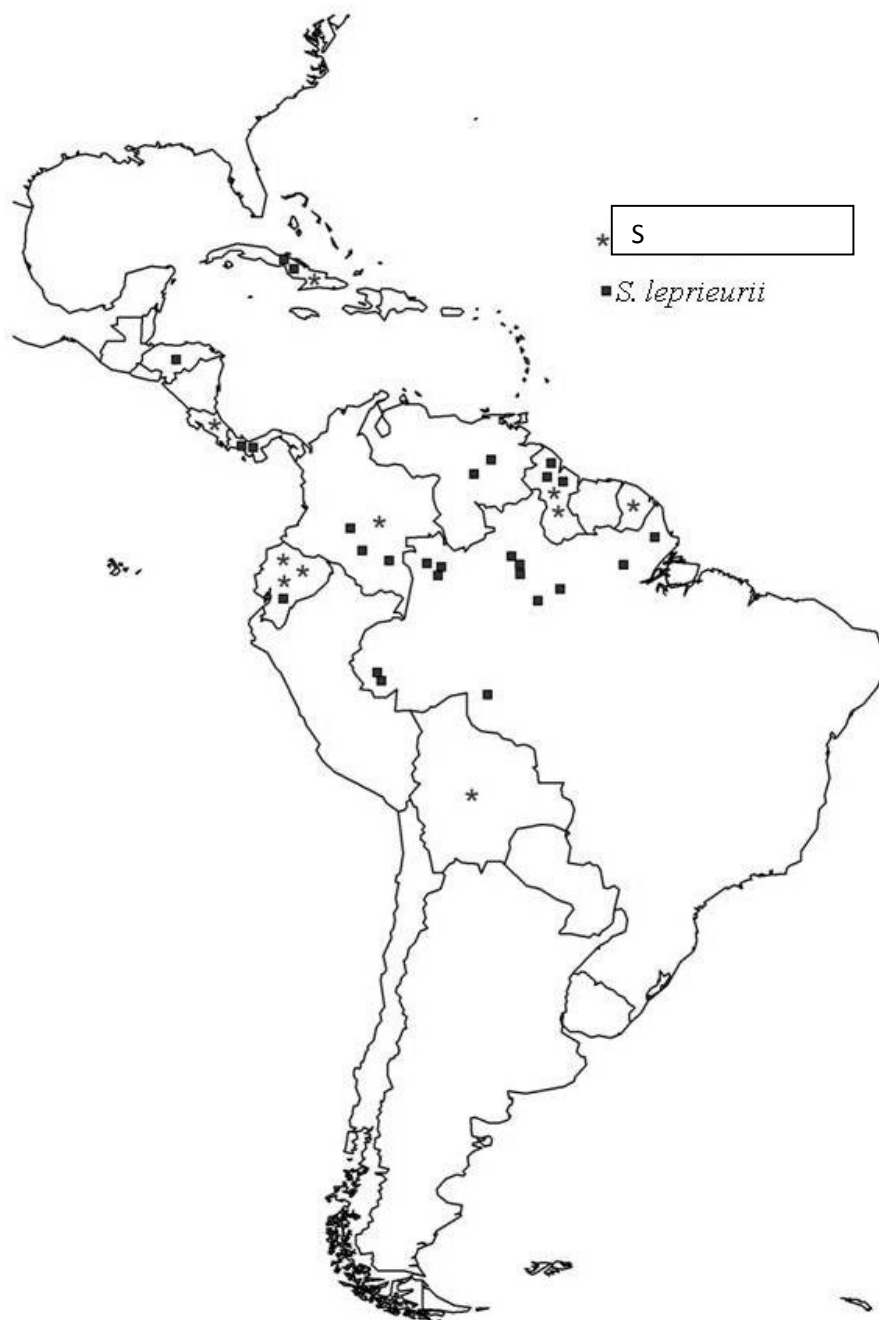
Introdução

Calymperaceae (C.Müll.) Kindberg (Pottiales) é distribuída principalmente em regiões tropicais e é composta por dez gêneros dos quais quatro (*Leucophanes* Brid., *Octoblepharum* Hedw., *Syrrhopodon* Schwägr. e *Calymperes* Sw.), ocorrem nos Neotrópicos (SHAW 2001). O grupo é reconhecido principalmente pela presença de células hialinas (cancelinas) que se desenvolvem na base dos filídios e pela presença de um peristômio de 16 segmentos. Fischer *et al.* (2007) demonstraram através de uma filogenia construída com espécies asiáticas que os gêneros mais especiosos da família, *Calymperes* e *Syrrhopodon* são polifiléticos. Porém, ainda não foram realizados estudos moleculares das espécies neotropicais para esclarecer as relações filogenéticas no contexto global.

É uma família de grande importância ecológica (Sensíveis a alteração de habitat, responsáveis pelo intemperismo biológico e químico, fixação de nitrogênio, captação de CO₂, entre outras) e taxonômica nos Neotrópicos principalmente em florestas de terra-firme e campinaranas na Amazônia (LISBOA 1976; GRADSTEIN *et al.* 2001) sendo destacada pela alta taxa de endemismo nesses habitats (REESE, 1993). O Brasil abriga 82% das espécies de Calymperaceae e mais da metade ocorre na Amazônia Brasileira, sendo 20 espécies de *Syrrhopodon*, 15 de *Calymperes*, sete de *Octoblepharum* e uma de *Leocophanes*.

Syrrhopodon Schwägr.

Recentes trabalhos sobre *Syrrhopodon* baseado em cuidadosas observações das características morfológicas e seus padrões de variação, Reese (1987) propôs que ao invés de 270 espécies de *Syrrhopodon* enumeradas no índice muscorum, pode se considerar 81 taxas considerando específicos e variedades. Também considera oito subgêneros para *Syrrhopodon*. Considerado por Reese como sendo um gênero especialmente problemático taxonomicamente (REESE & MOHAMED 1985) No entanto a maioria dos estudos com Calymperaceae tem sido relacionadas a seus gêneros associados (LIN & RESSE 1989; MOHAMED & RESSE 1985; RESSE & BUCK 1991; RESSE E ZANDER 1987) poucos trabalhos tem sido feitos para resolver os problemas taxonômicos de *Syrrhopodon* e suas variações morfológicas relacionadas a ampla distribuição geográfica .



Ocorrência: Colombia, Suriname, Brasil, Peru, Bolívia, Venezuela, Equador, Costa Rica, Honduras, Panama, Nicaragua, French Guiana, Guatemala, El Salvador, Guyana, Belize, Jamaica.

Ao longo dos últimos dois séculos o estudo dos musgos nos trópicos tem sido caracterizada por sucessivas ondas de coletas com intensivas e subseqüentes descrições de novas espécies por uma série de colecionadores e briólogos (FISHER 2007). A taxonomia derivada desta atividade foi, conseqüentemente, um complicado acréscimo de descrições de novas espécies geograficamente especializadas. Briólogos subseqüentes tentaram remediar essa proliferação de nomes de espécies através da ampla sinonimização (por exemplo, REESE & MOHAMED 1985).

Essa variação na morfologia de musgos em relação às características ambientais dos seus habitats também tem sido de grande interesse para briologistas, tendo havido um grande esforço para classificação de suas formas (GIMMINGHAM & BIRSE 1957), neste contexto taxa de musgos tropicais, como o Genero *Syrrhodon* (Pottiales, Calymperaceae), de grande ocorrência e alta variação morfológica nas regiões tropicais, oferecem uma excelente oportunidade para avaliar através de métodos quantitativos como o conceito morfológico varia entre autores e entre regiões geográficas dos Neotropicos. (REESE & MOHAMED, 1985). Reese (1987), com base em cuidadosas observações das características morfológicas e seus padrões de variação, propôs que em vez das 270 espécies de *Syrrhodon* enumerados no Índice Muscorum, na verdade existem cerca de 81 taxa no gênero.

No entanto poucos trabalhos tem sido feitos para investigar variação intra específica em taxa de briófitas amplamente distribuídas nos Neotrópicos como o caso de Calymperaceae. Esse estudo trata do conceito morfológico de espécie utilizando a principio especificamente uma espécie *Syrrhodon leprieurii* Mont caracterizada por uma ampla distribuição nos Neotrópicos e grande variação morfológica que dificulta sua identificação Essa espécie que faz parte do grupo de espécies limbados, ou seja, com a região da lamina do filídio bordada por células distintas alongadas e espessadas, apresenta algumas variações morfológicas, mas de modo geral pode ser reconhecida pelos filídios recurvados ciliados nos ombros, células superiores da lâmina fortemente mamilo-espíhosas ventralmente, lâmina tubular afinada para o ápice espíhoso. Segundo Reese (1978), a ornamentação da superfície das células dorsais é muito variável. Em um mesmo filídio encontram-se células com uma única grande papila-espíhosa e outras com papilas pequenas e inconspícuas. As papilas podem ser bifurcadas. Outra variação morfológica ocorre nos cílios sobre os ombros, que em alguns espécimes podem estar reduzidos a dentículos,

no caso da forma **recurvulus**. As margens também podem ser fortemente ou pouco dentadas. Todas estas variações resultaram na existência de muitos sinônimos. Reese (1993) sinonimizou 10 holótipos descritos por outros taxonomistas de várias regiões dos Neotrópicos, como Equador, Costa Rica, Cuba e norte da América do Sul, com *S. leprieurii*. Durante o andamento do trabalho foram adicionadas amostras de *Syrrhopodon. gaudichaudii* Mont., para que pudéssemos ter um grupo externo com características muito semelhantes a alguns de nossos tipos sinonimizados e com isso dar maior suporte as análises quantitativas. Essa variedade morfológica objetivou esse trabalho a fim de determinar, através de análises multivariáveis, se os holótipos reconhecidos pelo Reese (1993) como sinônimas de *S. leprieurii* realmente representam este taxon ou se representam variedades geográficas que merecem ser conservados com entidades taxonômicas distintas.

Especificamente testamos os conceitos morfológicos de diferentes taxonomistas em relação o complexo *S. leprieurii* (*sensu* REESE 1993) através de duas perguntas: 1) existem diferenças significativas entre os holótipos sinonimizados pelo Reese (1993) como *S. leprieurii* que justificaria a conservação dos taxons como espécies únicas ou a transferência dos mesmos como sinônimas de outras espécies morfológicamente semelhantes? e 2) As diferenças morfológicas reconhecidas são relacionadas com distancia geográfica?

Material and Methods

Os espécimes estudadas de *S. leprieurii* são endêmicas dos Neotrópicos, America Central, Jamaica, Cuba e norte da America do sul e as de *S. gaudichaudii* estão distribuídas no sudeste dos Estados unidos (Florida), norte da Argentina, Havaí, África.

As características morfológicas foram inicialmente escolhidos baseados em observações do material coletado e pesquisas da literatura pertinente priorizando as características consideradas fundamentais para identificação desta espécie (REESE 1993), das espécies de *S. leprieurii* Mont. e *S. gaudichaudii* Mont. Foram medidas 55 amostras (exsicatas) representativas dos táxons em estudo incluindo os holótipos das espécies sinonimizadas por Reese (1993) (Tabela1), provenientes dos herbários do Instituto Nacional de Pesquisa da Amazônia (INPA), e *United States National Herbarium* (US) e *New York Botanical Gardens* (NY) . A escolha destas espécies para as análises está sustentada pelo trabalho de (REESE 1993) que agrupou estas duas espécies, *S. gaudichaudii* e *S. leprieurii*, baseado em características morfológicas sendo

principalmente a presença de células hialinas e cílios nas bordas dos filídios. De cada amostra foram selecionados, aleatoriamente, três gametófitos e de cada um deles seguindo os métodos de SHAW *et al.* (2003) uma lamina com aproximadamente 20 filídios foi preparada dos quais três foram selecionadas para as medidas totalizando nove filídios por amostra. As amostras foram selecionadas utilizando o critério de maior variação geográfica. De cada filídio foram medidos oito caracteres morfológicos resultando no total de 3.960 medidas.

Os caracteres medidos em cada filídio (Tabela 2) foram aqueles considerados por Reese (1993) de importância taxonômica para o grupo: como: largura da lâmina apical, largura da lâmina basal, comprimento apical (dos ombros até o ápice), comprimento basal (dos ombros até a base), comprimento total, verificar a presença e tamanho de cílios nas margens dos ombros e na margem da porção apical do filídio, medir tamanho das papilas adaxial e abaxial e descrever a forma do ápice, totalizando nove caracteres (Tabela 2, Figura 1). As medidas foram realizadas com auxílio de lupa e microscópio óptico, disponível no Núcleo de Pesquisas em Briologia do INPA. As medidas dos filídios foram feitas em objetiva de 4x, para cílios, dentes e papilas das células a objetiva utilizada foi a de 40x. As medidas foram realizadas com a utilização da lente ocular com micrometro. Os dados obtidos das medidas foram compilados em uma tabela de Excel.

Não foram avaliadas características do esporófito uma vez que este estava ausente na maior parte das amostras, não sendo possível, portanto, a utilização de caracteres esporófitos neste estudo.

Tabela 1. Espécies de *Syrrhopodon* da família Calymperaceae do grupo “limbate” como foi designado pelo Reese (1993)

Gênero espécie	Informações da espécime	Localidade
<i>Syrrhopodon leprieurii</i> Mont.	O.Yano 173	Reserva floresta Duck Km 26 Amazonas. 2° 55'S., 59° 58'O.
<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck 2357	Rio Marié Amazonas. 0° 53'N., 66° 51'W.
<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck 2464	Serra Curicuriari Amazonas. 0° 19'S., 66° 5°O.
<i>S. leprieurii</i>	Prance 12646	Rio Moa ,cachoeira grande e Serra da Moa Acre. 7° 43'S., 72° 43'O.

Tabela 1(cont.). Espécies de *Syrrophodon* da família Calymperaceae do grupo “limbate” como foi designado pelo Reese (1993)

<i>S. leprieurii</i>	Zartman 9042	Guiana 6° 2'N., 58° 34'O.
<i>S. leprieurii.</i>	Pereira 64	Cachoeira da Iracema Amazonas. 1° 13'S., 60° 3'W.
<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck 2840	Rio Uatumã Amazonas. 2° 34'S., 58° 8'O.
<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck 1851	Roraima Km 328 0° 22'S., 52° 40'O.
<i>S. leprieurii</i>	Prance 12646	Rio Moa Cruzeiro do Sul Acre. 7° 43'S., 72° 43'O.
<i>S. leprieurii</i>	Reese 13640	Rondônia 11°S., 64° W.
<i>S. leprieurii.</i>	NY 18225	Guiana Francesa. 3° 44'N., 53° 12'O
<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck & Brewer 15609	Venezuela. 7° 43'N., 65°, 18'O.
<i>S. leprieurii</i>	Steere 9373	Equador. 1° 12'S., 78° 25'O.
<i>S. leprieurii</i>	Sipman 27153	Venezuela. 7° 43'N., 65., 18'O.
<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck 44149	Costa Rica. 9° 56'N., 84° 02'O.
<i>S. leprieurii</i>	SPC 18225	Colômbia. 3° 17'N., 73° 33'O.
<i>S. leprieurii</i>	Steere 7774	Colômbia. 3° 17'N., 73° 33'O.
<i>S. leprieurii</i>	Clement 17	Cuba. 22° 11'N., 79° 37'O.
<i>S. leprieurii</i>	Spruce 10	Rio Uaupes Amazonas. 0° 22'N., 68° 26'O.
<i>S. leprieurii</i>	Schults #12546	Rio Apaporis Colômbia. 0° 22'N., 68° 26'O.
<i>S. leprieurii</i>	Hahn 5282 ^a	Rio mazaruni Guiana .5° 54'S., 59° 05'O.
<i>S. leprieurii</i>	J.S.de la Cruz 2405	Rio mazaruni Guiana. 5° 54'S., 59° 05'O.

Tabela 1(cont.). Espécies de *Syrrhodon* da família Calymperaceae do grupo “limbate” como foi designado pelo Reese (1993)

<i>S. leprieurii</i>	W. R. Buck 2589	Cucuí são Gabriel da Cachoeira- Amazonas. 1° 11'N., 66° 50'O
<i>S. leprieurii</i>	Bruce 5516	Panama. 8° 22'N., 81° 11'O.
<i>S. leprieurii</i>	Bruce 13477	Honduras. 14° 44'N., 87° 08'O.
<i>Syrrhodon gaudichaudii</i> Mont.	W. R. Buck 8511	Cuba. 22° 11'N., 79° 37'O.
<i>S. gaudichaudii</i>	G. D 29	Costa Rica. 9° 56'N., 84° 02'O.
<i>S. gaudichaudii</i>	W. R. Buck 9150	Republica Dominicana. 18° 54'N., 70° 31'O
<i>S. gaudichaudii</i>	W. R. Buck 7991	Republica Dominicana. 18° 54'N., 70° 31'O
<i>S. gaudichaudii</i>	C. Wright s.n.	Cuba. 22° 11'N., 79° 37'O.
<i>S. gaudichaudii</i>	Fr. León 8296	Cuba. 22° 11'N., 79° 37'O.
<i>S. gaudichaudii</i>	SPC +LAP 21245	Bolivia. 16° 57'S., 64° 20'O.
<i>S. gaudichaudii</i>	W. R. Buck 12056	Paraguai. 22° 7'S., 59° 50'O
<i>S. gaudichaudii</i>	W. R. Buck 26501	Brasil/Minas. 18° 43'S., 44° 29'O

Tabela 2. Lista de tipos dos sinônimos de *S. leprieurii* examinados nesse trabalho.

Tipo	Informações do Tipo	Localidade
<i>Syrrhodon scaberrimus</i> Müller	J. J. Quelch 1292 isotype	Guiana
<i>Syrrhodon pallidus</i> Mitt.	Spruce 11 tipo	Montanã de Canelos-Ecuador
<i>Syrrhodon martinii</i> Herzog	T.C.J. Herzog s.n. Isótipo	Bolivia Cerro de Santiago
<i>Syrrhodon cristatus</i> Bartram	Standley & Valerio 49947a Isótipo	Costa Rica
<i>Syrrhodon leprieurii</i> Mont.	J. P. F. C. Montagne s.n. Isotipo	Guiana Francesa
<i>Syrrhodon iridans</i> Mitt.	B. C. Seeman s.n. tipo	Ecuador

Tabela 2. (cont.) Lista de tipos dos sinônimos de *S. leprieurii* examinados nesse trabalho.

<i>Syrrhopodon sylvaticus</i> Mitt	J. Weir s.n Tipo	Montanã de Canelos- Equador
<i>Syrrhopodon pusillus</i> Mitt.	J. Weir 153	Colombia. Andes Bogotensis, Montafia de Sogamoz
<i>Syrrhopodon recurvulus</i> Mitt.	C. Wright s.n. tipo	Cuba

Tabela 3. Caracteres medidos em cada amostra.

Filídio (geral)	a-	FILcob(OB) - Comprimento dos ombros até base(μm 4x)
	b-	FILloa(OA) - Comprimento dos ombros até ápice (μm 4x)
	c-	FILlb - Largura da base (μm 4x)
	d-	FILla - Largura da região mediana da lâmina acima dos ombros (μm 4x)
Cílios dos ombros	e-	CILco - Comprimento (μm 40x)
Dentes ápice do filídio	f-	DAco – comprimento (μm 40x)
Dentes laterais da região acima dos ombros do filídio	g-	DLco – Comprimento (μm 40x)
Papilas das células ápicais da lâmina	h-	PCco - Comprimento (μm 40x)

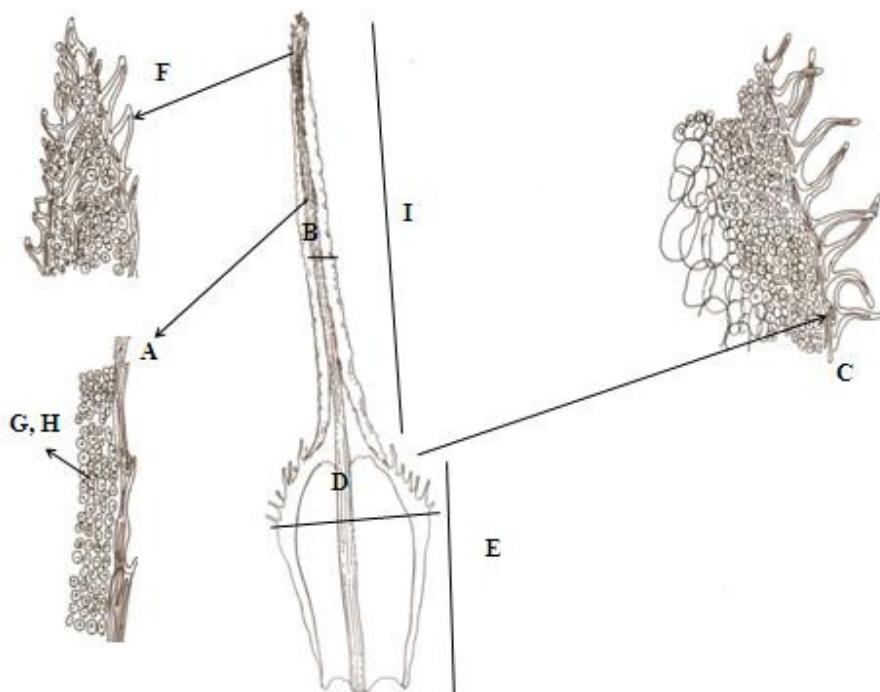


Figura 1- Representação esquemática dos caracteres morfológicos medidos em cada amostra (As letras das legendas correspondem aos caracteres listados na tabela 3).

Análises estatísticas

A análise de Cluster foi utilizada para agrupar as exsiccatas utilizando oito caracteres morfológicos através do método X.dist.hclust (*"single") (KINDT & COE, 2005) para agrupar as variáveis de acordo com a similaridade entre estas. Para analisar as relações entre variação morfológica e distância geográfica foi utilizado o teste de Mantel (MANTEL, 1967), teste estatístico de correlação entre duas matrizes: distância geográfica e variação morfológica.

Resultados

Diferenças significativas entre os Tipos sinonimizados por Reese (1993)

Baseado nas análises de agrupamento dos caracteres quantitativos (Figura 2) é possível inferir que os holótipos de *S. scaberrimus*, *S. pallidus*, *S. martinii*, *S. cristatus*, *S. iridans*, *S. sylvaticus*, *S. pusillus*, sinonimizados por Resse, possuem variações morfológicas que anteriormente deram a esses sinônimos caráter de espécie, essas variações que ocorrem dentro do complexo *S. leprieurii* como foi designado por Reese se mostram ainda mais persistentes no (*S. recurvulus*) isolando-o das espécies de *S. leprieurii* estudadas assim como dos demais tipos levando em consideração o agrupamento por caracteres morfológicos quantitativos.

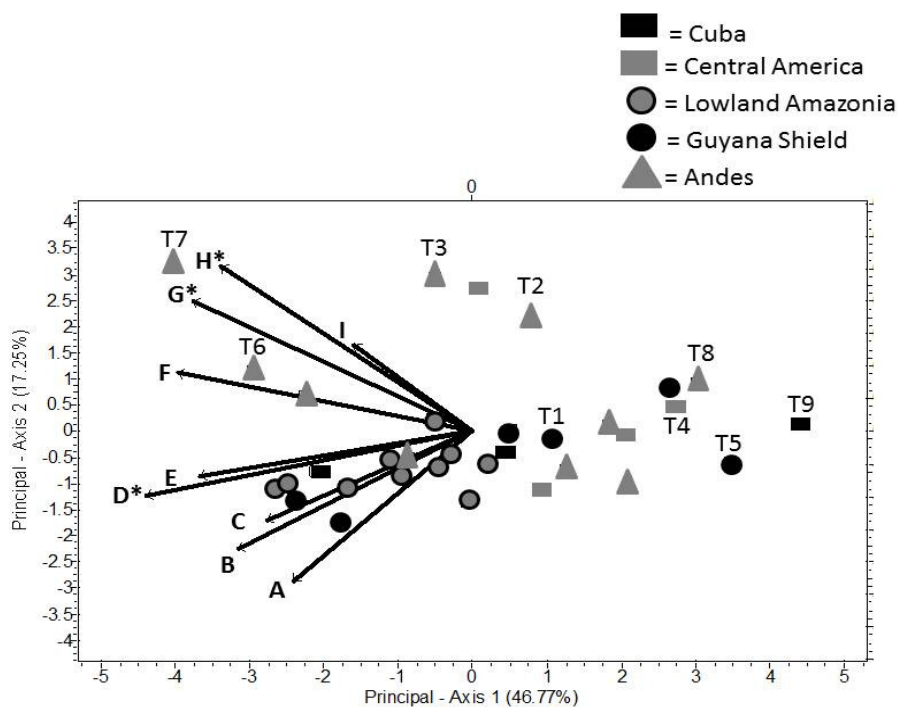


Figure 3. Principal Components Analysis (PCA) of nine morphological characters measured from nine type specimens and 22 exciattas of *S. leprieurii* from across its natural range. A= Length of teeth at middle lamina; B= Width at middle lamina; C= Teeth along shoulders; D= Width at leaf base; E= Length form shoulder to base; F= Length of Apical teeth; G= Length of papilla adaxial; H= Length of papilla abaxial; I = Leaf length from shoulders to apex.

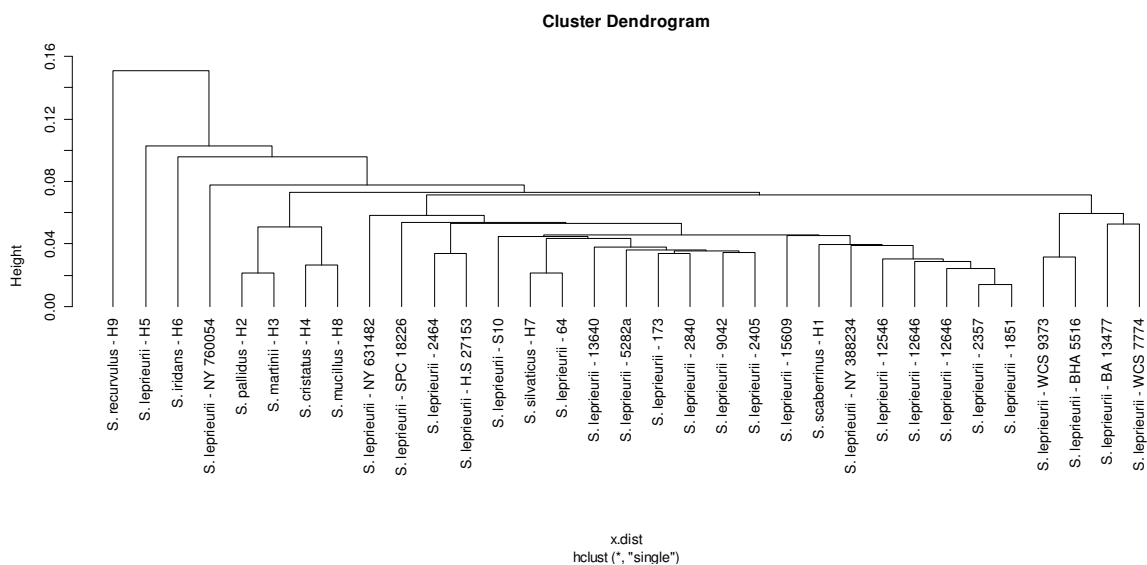


Figura 2- Cluster para agrupamento de caracteres morfológicos quantitativos de exsicatas de *Syrrhopodon lepreurii* x holótipos sinonimizados. (H1 a H9).

Análises qualitativas da amostra do holótipo de *S.recurvulus* comparada as exsicatas de *S.lepreurii* e *S. gaudichaudii* não deixam duvidas deque *S.recurvulus* deveria ser sinonimizado como *S.gaudichaudii* , também análises quantitativas dos caracteres (Tabela 3, Figura 1) analisados colaboram com a idéia deque *S. recurvulus* deve ser sinonimizado como *S. gaudichaudii* (Figura 2, Figura 3) ,.

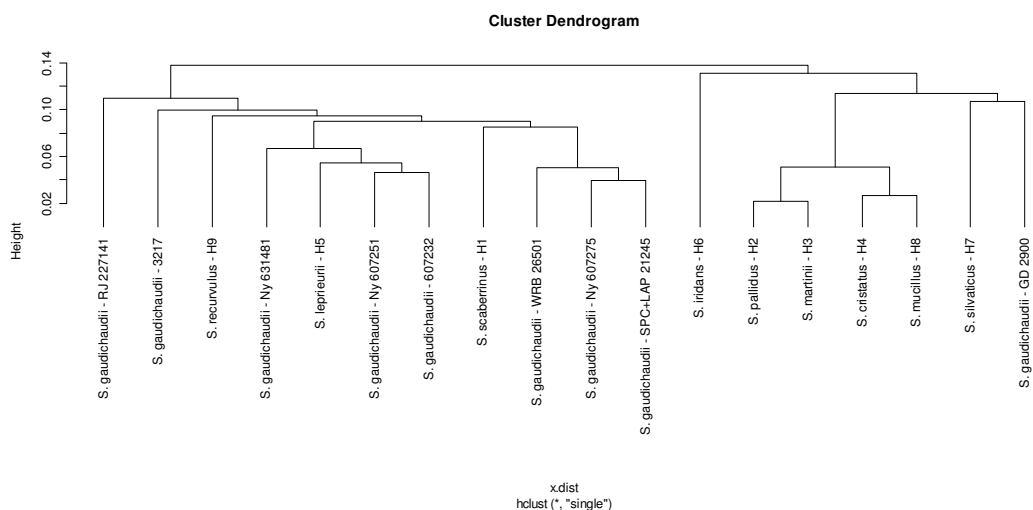


Figura 3- Cluster para agrupamento de caracteres morfológicos quantitativos de exsicatas de *Syrrhopodon gaudichaudii* x holótipos sinonimizados. (H1 a H9).

Diferenças morfológicas entre as exsicatas de *S. lepreurii* X distancia geográfica.

Análise com todas as características reunidas Monte-Carlo test Observation: -0.02197481
Call: mantel.rtest(m1 = coleta.dists, m2 = morfometria.dists, nrepet = 999) Based on 999 replicates Simulated p-value: 0.715 não mostraram influência da distância nas diferenças morfológicas já teste realizado com as oito características separadamente mostraram que para os Caracteres 5, 8a e 8b que representam largura da base do filídio e tamanho das papilas das células apicais abaxial e adaxial da lâmina, têm influência da distância nas diferenças (Simulated p -value $\leq 0,03$). p/ Caractere 5 (Simulated p -value = 0,03; $r = 0,08015977$) , p/ Caractere 8a (Simulated p -value = 0,001; $r = 0,1679514$), p/ Caractere 8b (Simulated p -value = 0,003; $r = 0,1781109$)

Discussão

A utilização de análises morfométricas quantitativas para auxiliar na identificação de espécies principalmente as difíceis de separar, ou como complemento para estudos de filogenia tem se tornado cada vez mais utilizado (SHAW 2003; LUNA & VALESCO 2008; CANO, WERNER & GUERRA 2005), nesse complexo *S. leprieurii* as diferenças morfológicas entre os holótipos sinonimizados por Reese e as amostras de *S. leprieurii* examinadas apresentam variações intra específicas qualitativas que parecem ter um componente geográfico. Esses caracteres não se mostraram representativas entre espécies o que colabora com a idéia de Reese que *S. scaberrimus*, *S. pallidus*, *S. martinii*, *S. cristatus*, *S. iridans*, *S. sylvaticus*, *S. pusillus*, realmente deveriam ter sido sinonimizados por *S. leprieurii*.

A espécie *S. recurvulus* distingue-se das outras e de *S. leprieurii* principalmente no conceito morfológico de espécie relacionado a análises qualitativas que aproximam *S. recurvulus* de *S. gaudichaudii*, incluído posteriormente nesse estudo As análises quantitativas dão suporte para as premissas qualitativas até mesmo o especialista da família Reese se confundiu ao sinonimizar *S. recurvulus* como *S. gaudichaudii* por essa razão este trabalho sugere que *S. recurvulus* seja sinonimizado por *S. gaudichaudii*.

Os caracteres avaliados relacionando diferenças morfológicas com distância geográfica se analisados juntos não se mostraram representativos, mas se analisados separados dois caracteres que são eles largura da base do filídio e papilas das células apicais da lâmina tanto abaxial como adaxial mostraram influência da distância nas diferenças morfológicas isso pode causar modificações intra específica mas não é suficiente para causar mudanças entre espécies.

Este estudo revelou que a maioria dos caracteres morfológicos utilizados para delimitação de taxa são muito variável e em alguns casos, incapaz de distinguir taxa tradicionalmente reconhecido. E por outro lado algumas características morfológicas podem ser usadas para delimitação de táxons. Košmar & Kolár (2009) abordaram em seu recente trabalho as questões morfológicas em relação a relevância do caractere para a classificação, pois os caracteres importantes para distinguir espécies são aqueles que não variam muito, pois esses nos oferecem padrões de formas já os caracteres com ampla variação não são bons indicadores de diferenças entre espécies, este estudo serviu para identificar os caracteres que realmente são significativos dentro deste táxon.

Estudos com esse grupo *Syrrhopodon* ainda precisam ser aprofundados principalmente no que diz respeito a filogenia ((REESE 1993; FISHER 2007).para que se possa propor uma classificação utilizando as análises morfométricas aliadas a análises genéticas, pois estudos morfológicos são sempre pré requisitos para as análises genéticas.

Conclusão

Nossos estudos sustentam corroborando com o trabalho de Resse (1993) que sinonimiza *S. scaberrimus*, *S. pallidus*, *S. martinii*, *S. cristatus*, *S. iridans*, *S. sylvaticus*, *S. pusillus*, como *S. leprieuri* considerando as variações que ocorrem nos caracteres normais para este táxon, sustentando ainda que essas variações são importantes intra específica mas não são suficientes para estabelecer diferenças entre espécies.

Concluimos nesse estudo *S. recurvulus* deverá ser sinonimizado por *S. gaudichaudii*.

Destacamos também que apenas três caracteres dos nove avaliados não variam constantemente intra espécies e que apresentam variação significativa relacionados a distância geográfica.

Esses estudos preliminares com essas espécies de *Syrrhopodon* são fundamentais para futuros estudos genéticos dentro desse táxon, pois o conhecimento da variação morfológica é um pré requisito fundamental para outros estudos.

Acknowledgments

This search was conducted with support from the National Institute of Amazon Research (INPA). With funding from CAPS. The authors thank the Herbaria INPA, U.S. and NY.

Bibliografia Citada

- Cano, M.J., Werner, O. & Gerra, J. 2005. A morphometric and molecular study in *Tortula subulata* complex (Pottiaceae, Bryophyta). *Botanical Journal of Linnean Society* 149: 333–350.
- 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.
- Gimingham CH & Birse EM (1957). Ecological studies on growth forms in bryophytes. I. Correlations between growth form and habitat. *J Ecol* 45: 533-545.
- Guo, S., Tan, B.C. & Virtanen, V. 2006. Taxonomic and morphometric comments on *Macromitrium blumei*, *M. zollingeri* and *M. annamense* (Orthotrichaceae, Bryophyta). *Nova Hedwigia* 82(3-4): 467–482.
- Kindt, R. & Coe, R. (2005) *Tree diversity analysis: A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: World Agroforestry Centre, 196p.
- Košmar, J.; Kolár, F. 2009. A taxonomic study of selected European taxa of the *Tortula muralis* (Pottiaceae musci). Complex: Variation in morphology and ploidy level. *Preslia* 81: 399-421.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, v.27, p.209–220.
- Reese, W. D. 1993. Calymperaceae. *Flora Neotropica*, v. 58, p. 1-102,
- Reese. W.D.. 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.

Reese, W. D. 1978. The genus *Syrhopodon* in the Americas II. The limbate species. *The Bryologist* 81:189-225.

Shaw, A. J., Werner, O. and Ros, M. R. 2003. Intercontinental Mediterranean Disjunct Mosses: morphological and Molecular Patterns. *American Journal of Botany* 90(4): 540-550.

Shepherd, G.J. 1996. *Fitopac 1: manual do usuário*. Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.

Conclusão geral

Esse estudo contribuiu para um melhor entendimento das relações de fenologia entre espécies simpátricas morfológicamente semelhante de difícil separação taxonômica, as relações de sazonalidade biológica e barreiras pré zigóticas discutidas nesse trabalho podem ser de grande importância para avaliar a manutenção das espécies nessas condições ecológicas.

Tendo em vista que esse trabalho não conseguiu comprovar a manutenção de espécie através de barreiras pré-zigóticas podemos inferir que ou existam barreiras pós-zigóticas ou a carência de anterídios, obriga essas espécies a se reproduzirem assexuadamente o que assegura a manutenção das espécies na forma de clonagem.

Os estudos morfométricos do complexo *S. leprieurii* também trouxeram acréscimo para o conhecimento taxonômico de briófitas, pois avaliar questões como caracteres qualitativos x quantitativos para determinar uma espécie não parece ser tão simples haja vista que as análises de caráter numérico podem não corroborar com as análises qualitativas utilizadas pela maioria dos taxonomistas, esse estudo também propõe que *S. recurvulus* anteriormente sinonimizado por Resse como *S. leprieurii*, seja sinonimizado como *S. gaudichaudii*.

É fundamental que se desenvolvam mais estudos relacionados principalmente ao estudo de fenologia de briófitas na Amazônia, para isso é preciso um intenso investimento financeiro para atrair mais estudantes para essa região.

Referencias bibliográficas

- Brent, D. Mishler. 1985, The Morphological, Developmental, and Phylogenetic Basis of Species Concepts in Bryophytes . Department of Botany, Duke University, Durham NC 27706
The Bryologist 88(3), pp. 207-214.
- Cano, M.J., Werner, O. & Gerra, J. 2005. A morphometric and molecular study in *Tortula subulata* complex (Pottiaceae, Bryophyta). Botanical Journal of Linnean Society 149: 333–350.
- 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. v.16, n. 1, p. 61-76.
- During, H. J. 1979. Life strategies of Bryophytes: a preliminary review. - Lindbergia 5: 2-18. A
- Egunyomi, A. 1979. Autecology of *Octoblepharum albidum* Hedw. in Western Nigeria II. Phenology and water relations. *Nova Hedwigia* 31: 377-387.
- 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.
- Gemmell, A.R. 1950. Studies in thee The influence of sexual mechanism on varietal production and distribution of British musci. *New Phytologist* 49: 64-71.
- Gimingham CH & Birse EM (1957). Ecological studies on growth forms in bryophytes. I. Correlations between growth form and habitat. *J Ecol* 45: 533-545.
- Glime, J. 2006/2007. *Bryophyte Ecology*. /www.bryoecol.mtu.edu/
- Gradstein, S. R. & Pócs, T. Bryophytes. Pp 311-325, in: Lieth, H. & M. J. A. Werger
- Gradstein, S. R.; Churchill, S. P. & Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the Bryophytes of Tropical America. Memoirs of the New York Botanical Garden. New York, v. 86, 577p.
- Guo, S., Tan, B.C. & Virtanen, V. 2006. Taxonomic and morphometric comments on *Macromitrium blumei*, *M. zollingeri* and *M. annamense* (Orthotrichaceae, Bryophyta). *Nova Hedwigia* 82(3-4): 467–482.
- Kindt, R. & Coe, R. (2005) Tree diversity analysis: A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi: World Agroforestry Centre, 196p.

- Košmar, J.; Kolár, F. 2009. A taxonomic study of selected European taxa of the *Tortula muralis* (Pottiaceae musci). Complex: Variation in morphology and ploidy level. *Preslia* 81: 399-421.
- Laaka-Lindberg, S.; Hedderson, T.A. & Longton, R.E. 2000. Rarity and reproductive characters in the British hepatic flora. *Lindbergia* 25: 78-84.
- Lisboa, R. C. L. 1976. Estudos sobre a vegetação das Campinas Amazônicas. V. Briocologia de uma Campina Amazônica. *Acta Amazonica*. Belém, v. 6, n. 2, p. 171-191.
- Lisboa, R. C. L. 1993. Musgos Acrocárpicos do Estado de Rondônia. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Adolpho Ducke. 272 p.
- Longton, R.E & Greene, S.W. 1969. Relationship between sex distribution and sporophyte production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Annals of Botany* 33: 107-126.
- Longton, R.E & Greene, S.W. 1969. Relationship between sex distribution and sporophyte production in *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Annals of Botany* 33: 107-126.
- Longton, R.E & Schuster, R.M. 1983. Reproductive biology. Pp. 386-462. In: R.M. Schuster (Ed.). *New Manual of Bryology*. Nichinan: The Hattori Botanical Laboratory.
- Longton, R.E. 1976. Reproductive biology and evolutionary potential in bryophytes. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 41: 205-223.
- Longton, R.E. 1982. Reproduction and rarity in British mosses. *Biological Conservation* 59: 107-126.
- Longton, R.E. 1990. sexual reproduction in bryophytes in relation to physical features of the environment. p. 139-166. in: r.n. chopra & s.c. bhatla (eds.). *bryophyte development; physiology and biochemistry*. Boca Ranton: CRC Press.
- Longton, R.E. 2006. Reproduction ecology of bryophytes: what does it tell us about the significance of sexual reproduction? *Lindbergia* 31: 16-23.
- Mantel, N. (1967) The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research*, v.27, p.209–220.
- Mayden, R. L. 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement of the specie problem. In: *The Units of Biodiversity Species in Practice*. (eds M.F. Claridge, H .A.
- Mayr, E. 1992. A local flora and the biological species concept. *American Journal of Botany* 79(2): 222-238.

- Michel, E. de L. 2001. Hepáticas Epifíticas Sobre o Pinheiro Brasileiro no Rio Grande do Sul. Porto Alegre: Ed. Universidade UFRGS, 191 p.
- Mishler, B. (1999). Getting rid of species? In R. Wilson (Ed.), *Species: New interdisciplinary essays* (pp. 307–315). Cambridge, MA: MIT Press.
- Mishler, B. D. 1985, The Morphological, and Phylogenetic Basis of Species Concepts in Bryophytes. *The Bryologist* 88 (3), p. 209-214
- Morellato, L.P.C., Talora, D.C. Takahashi, A. Bencke, C.C. Romera E. C. & Zipparro, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- Morphological and Molecular Patterns. *American Journal of Botany* 90(4): 540-550.
- Moya , M. T. 1992. Phenological observations and sex ratios in *Marchantia chenopoda* L. (Hepaticae: Marchantiaceae). *Tropical Bryology* 6: 161–168
- Odu, E.A. 1982. Phenology of West tropical African mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 52: 283-285.
- Odu, E.A. 1981. Reproductive phenology of some tropical African mosses. *Cryptogamie Bryologie Lichénologie* 2: 91-99.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 1998. Reprodução sexuada em musgos acrocápicos do Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 12: 385-392.
- Oliveira, M. S. & Porto, K. C. 2001. Reproductive phenology of the moss *Sematophyllum subpinnatum* in a tropical lowland forest of north-eastern Brazil, *Journal of Bryology* 114(1): 17-21
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C. 2005. Sporophyte production and population structure of two species of Pottiaceae in an Atlantic Forest remnant in Pernambuco, Brazil. *Cryptogamie, Bryologie* 26: 239-247.
- Paolillo, D.J.,JR. 1979. On the lipids of the sperm masses of three mosses. *Bryologist* 82: 93-96.
- Pharo, E. & C.E. Zartman. 2007. Bryophytes in a changing landscape: The hierarchical effects of habitat fragmentation on ecological and evolutionary processes. *Biological Conservation* 135: 315-325.
- Pôrto, K.C. & Oliveira, S.M. 2002. Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland forest of North-eastern Brazil. *Journal of Bryology* 115: 291-294.

- Resse ,W.D. 1993. Calymperaceae. Flora Neotropica, v. 58, p. 1-102,
- Resse ,W.D.1984. Reproductivity, fertility and range of *Syrrhopodon texanus* Sull. (Musci: Calymperaceae), a North American endemic. *Bryologist* 87: 217-222.
- Richard B. Primack & Efraim R.;2001. Biologia da Conservação, v. 1, pg. 1-327,
- Richards, P. W. 1932. Ecology. *In*: Verdoorn, Fr (ed.), Manual of bryology. Asher, Amsterdam, pp. 367-395.
- Ricklefs, R. E. A Economia da natureza. 5. ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara.
- Schofield, W.B. 1985. Introduction to Bryology. New York: Macmillan Publishing Company.
- Shaw, A. J. & Goffiney, B. 2000. (Eds) Bryophyte Biology. Cambridge: University Press Cambridge, 476 p.
- Shaw, A. J., Werner. O. And Ros. M. R. 2003. Intercontinental Mediterranean Disjunct Mosses.
- Sharp, A. J.; Crum, H. & Eckel, P. M. 1994. The moss flora of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 69(1-2): 1-1113.
- Shepherd, G.J. 1996. Fitopac 1: manual do usuário. Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Stark, L. R. 1985. Phenology and Species Concepts; a case study. *The Bryologist* 88: 190-198.
- Stark, L. R. 2002. Phenology and its Repercussions on the Reproductive Ecology of Mosses. *The Bryologist* 105(2). p. 204-218.
- Stark, L.R. & D. N. Mcletchie & B. D. Mishler. 2001. Sex expression and sex dimorphism in sporophytic populations of the desert moss *Syntrichia caninervis*. *Plant Ecology* 157: 183–196.
- Stark, L.R. & D. N. Mcletchie & B. D. Mishler. 2000. The cost of realized sexual reproduction: assessing patterns of reproductive allocation and sporophyte abortion in a desert moss. *American Journal of Botany* 87: 1599–1608.
- Welch, W.H. 1948. Mosses and their uses. *Proceedings Indiana Academy of Science* 58: 31-46.
- Universidade Estadual de Campinas - Unicamp - Ministério do Meio Ambiente. 2003. 60p.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ (EUA). 662 pp.