

Fenologia reprodutiva de *Ochrobryum* Mitt. (Leucobryaceae, Bryophyta) no Brasil¹

 [Douglas Santos Oliveira](#)^{2,3}, e  [Denilson Fernandes Peralta](#)²

Como citar: Oliveira, D.S. & Peralta, D.F. 2021. Fenologia reprodutiva de *Ochrobryum* Mitt. (Leucobryaceae, Bryophyta) no Brasil. Hoehnea 48: e642020. <https://doi.org/10.1590/2236-8906-64/2020>

ABSTRACT - (Reproductive phenology of *Ochrobryum* Mitt. (Leucobryaceae, Bryophyta) in Brazil). The moss genus *Ochrobryum* was chosen for this phenological study because of its wide range in the Brazilian territory markedly in Cerrado areas and there, without ecological studies and a significant number of samples in SP Herbarium. We analyzed 302 exsiccatae (totaling 906 individuals - three individuals per exsiccatae), and observed phenological patterns with alternance of the reproductive structures within the seasonal periods of the year. The sexual reproduction in *Ochrobryum* is highly related to the rainy periods and the asexual reproduction present uninterruptedly with an increase in the dry season. Our results demonstrate that *Ochrobryum* has a seasonal alternation of colonization strategies.

Keywords: acrocarpous, bryophytes, phenological acclimatation, reproductive cycle

RESUMO - (Fenologia reprodutiva de *Ochrobryum* Mitt. (Leucobryaceae, Bryophyta) no Brasil). O gênero de musgos *Ochrobryum* foi escolhido para este estudo fenológico porque possui uma ampla distribuição no Brasil, especialmente nas áreas de Cerrado; nunca foi estudado do ponto de vista ecológico e possui número significativo de amostras no Herbário SP. Nós analisamos 302 exsicatas (totalizando 906 indivíduos - três indivíduos por exsicata), e encontramos padrões fenológicos e alternância de estruturas reprodutivas em relação a sazonalidade. A reprodução sexual em *Ochrobryum* está relacionada com os períodos chuvosos e a reprodução assexuada ocorre em todas as épocas do ano com aumento na estação seca. Nossos resultados demonstram que *Ochrobryum* alterna seu potencial de colonização sazonalmente.

Palavras-chave: aclimação fenológica, acrocárpico, briófitas, ciclo reprodutivo

Introdução

O ciclo de vida das plantas é altamente regulado pelas condições ambientais na qual ocorrem, estando fatores abióticos e bióticos atuando como forças seletivas do meio, de forma a impulsionar o surgimento, o crescimento e o desenvolvimento desses organismos (Fenner 1998, Stark 2002, Bergamaschi 2007, Maciel-Silva 2011).

A fenologia reprodutiva tem possibilitado dar respostas aos “porquês” de cada fase no ciclo biológico dos vegetais, ao compreender como esses organismos reagem às condições do meio ambiente e explicar o seu sucesso adaptativo/reprodutivo (Fenner 1998, Laaka-Lindberg 2005, Maciel-Silva 2011, Cerqueira *et al.* 2016).

As modificações naturais do meio ambiente muitas vezes resultam em mudanças no ciclo de vida das espécies, que representam diferentes estágios de crescimento e amadurecimento nas plantas e recebem o nome de fenofases (Stark 2002). Essas caracterizam-se pelo surgimento, modificação ou substituição de órgãos e suas funções no vegetal, tais como: germinação, brotamento, desfolhação, floração e frutificação, tendo delimitado quando cada um desses eventos se inicia e o seu término (Fenner 1998, Stark 2002, Bergamaschi 2007, Maciel-Silva 2011).

Em regiões temperadas e polares, as variações térmicas são caracterizadas por invernos frios e verões quentes, sendo essas oscilações determinantes na fenologia vegetal em cada um desses ecossistemas, e estando os ciclos de crescimento e desenvolvimento vegetal a elas associado (Fenner 1998, Reys *et al.* 2005, Bergamaschi 2007). Nos trópicos, por sua vez, as estações do ano são marcadas por períodos mais chuvosos (verões) e por períodos de maior estiagem (invernos). Assim, é a disponibilidade hídrica no ambiente que favorece ou não o desenvolvimento da maioria das espécies vegetais (Fenner 1998, Reys *et al.* 2005, Bergamaschi 2007, Cerqueira *et al.* 2016).

Se comparado com regiões temperadas e polares, as pesquisas com a ecologia de briófitas nos trópicos ainda são baixas dado a importância desse grupo (Oliveira-e-Silva *et al.* 2002) nas mais diversas áreas de aplicações possíveis, tanto ecológicas, bem como seu uso pelo homem (Peralta 2005, Nabors 2012). Publicações dos estudos em ecologia de briófitas encontram-se espalhadas por catálogos, listas florísticas ou revisões taxonômicas e, a maioria das pesquisas focam quase que exclusivamente em espécies de musgos (Laaka-Lindberg 2005, Peralta 2005, Oliveira & Bastos 2014).

1. Trabalho de Conclusão de Curso do primeiro Autor

2. Instituto de Botânica, Avenida Miguel Stéfano, 3687, 04301902 São Paulo, SP, Brasil

3. Autor para correspondência: dougs1935@gmail.com

Stark (2002) apresenta um resumo histórico sobre os estudos em fenologia de briófitas e relata que foi Arnell em 1875 o primeiro a publicar pesquisas com informações detalhadas sobre observações das etapas temporais da maturação sexual em musgos da Escandinávia. Com base nas observações de Arnell, Arnold Grimme em 1903, estudou diferentes espécies de musgos ocorrentes na Alemanha, detalhando as barreiras de auto fertilização em espécies monoicas e se a dioícia era ocorrente nelas. Os trabalhos de Grimme ainda avançaram, segundo Stark (2002), com a determinação do tempo de maturação sexual de mais de 200 espécies de musgos, comparando-os com os dados de pesquisas fenológicas em briófitas realizadas por Limpricht (entre 1890-1904) na Áustria e Suíça. Os avanços na briologia prosseguem com Lackner em 1939 que descreveu os padrões fenológicos de desenvolvimento do gametófito e do esporófito em 101 espécies de musgos ocorrentes na Alemanha, além de detalhar com o uso de diagramas o desenvolvimento sexual, a fecundação e a liberação dos esporos (Stark 2002).

A partir do século XX, segundo Stark (2002), os estudos fenológicos com briófitas passaram a se concentrar em pesquisas com uma espécie por trabalho e nesse sentido, Tallis em 1959 estudou *Racomitrium lanuginosum* (Hedw.) Brid. nas Ilhas Britânicas e fornece dados relevantes sobre o crescimento, a expressão sexual e a reprodução relacionando com as estações climáticas. Esse trabalho serviu de modelo para diversos outros que viriam a ser publicados com uma espécie na área da briologia (Stark 2002). Ainda adiante no registro histórico da briologia, em 1960 Greene publicou sua pesquisa: *The maturation cycle, or the stages of development of gametangia and capsules in mosses*, trabalho de referência sobre os estudos fenológicos até hoje (Ayukawa *et al.* 2002, Stark 2002, Laaka-Lindberg 2005). Esse trabalho apresenta uma metodologia que permitiu que diferentes espécies pudessem ser comparadas com base nos padrões fenológicos e, propôs ainda, a representação gráfica de diferentes fenofases para a maturação do gametófito e do esporófito (Stark 2002). Segundo Stark (2002), Greene em coautoria com Longton foram quem aprimoraram os estudos fenológicos em musgos com a publicação dos estudos sobre reprodução em *Polytrichum alpestre* Hoppe (Greene & Longton 1967) e em *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. na Ilha Geórgia do Sul (Longton & Greene 1969). O sistema de Longton e Greene permitiu expandir a pesquisa fenológica para a aplicação de uma abordagem com valores quantitativos e qualitativos ao sistema de classificação das fenofases (Stark 2002, Laaka-Lindberg 2005). A utilização ainda hoje desses trabalhos persiste como um ótimo modelo para a compreensão da fenologia e sobre a ecologia reprodutiva nas briófitas (Stark 2002).

As briófitas correspondem ao segundo maior grupo vegetal, com cerca de 24.000 espécies catalogadas (Peralta 2005), das quais 1.524 espécies ocorrem no Brasil, segundo o último checklist de Costa & Peralta (2015), e esse número corresponde a 38% das briófitas catalogadas para todo o Neotrópico. A Floresta Atlântica é o bioma com o maior número de espécies conhecidas, e esse domínio ecológico apresenta alto potencial em riqueza em número de espécies

e taxas de endemismo (Oliveira & Bastos 2014, Costa & Peralta 2015).

As briófitas ocorrem nos mais diversos habitats e crescem sobre os mais variados substratos, tais como a superfície de rochas nuas em diferentes altitudes e mesmo em diferentes tipos de solos (Peralta 2005). Sendo consideradas um grupo morfológicamente intermediário na evolução das espécies vegetais (Evert & Eichhorn 2014) apresentam-se dessa forma, como um promissor modelo de estudo para que se possa compreender o passado evolutivo das plantas terrestres.

As briófitas *sensu lato*, são plantas criptógamas terrestres (Amorim 2013), sendo o termo briófitas um nome informal, utilizado para designar os grupos de plantas avasculares que ainda não tiveram seu passado evolutivo totalmente elucidado (Nabors 2012). Pesquisas recentes com filogenia apontam para o monofiletismo do grupo, com os antóceros como clado irmão das setafitas (que incluem hepáticas e musgos) (Cole *et al.* 2019, Li *et al.* 2020) e organizadas em três Divisões: Marchantiophyta (as hepáticas), Anthocerotophyta (os antóceros) e Bryophyta (os musgos) (Evert & Eichhorn 2014).

As briófitas são geralmente de pequeno porte e estão suscetíveis às intempéries sazonais do ambiente (Maciel-Silva 2011). Entretanto, capacidades como a poiquiloidria - capacidade das briófitas de absorção e perda de água - a fixação em diferentes substratos, retardo metabólico quando secas e diferentes formas de reprodução assexuada, lhes conferem adaptações ao meio ambiente em que se encontram, tornando-as capazes de contornar a falta de um sistema vascular (Evert & Eichhorn 2014).

As briófitas podem reproduzir-se de forma assexuada por fragmentação, na qual, parte da planta, geralmente do gametófito, gera um novo indivíduo (Nabors 2012, Evert & Eichhorn 2014). Outra forma de reprodução assexuada dá-se por estruturas especializadas para este fim, como por exemplo, os conceptáculos encontrados em hepáticas do gênero *Marchantia* L., ou os bulbilhos encontrados em musgos e hepáticas. Esses corpos reprodutivos contêm gemas multicelulares que se destacam da planta de origem e formam um novo gametófito (Nabors 2012, Evert & Eichhorn 2014). Yano (1992) definiu as gemas em estudo com *Leucobryaceae* em estruturas uni ou pluricelulares de diferentes morfologias para a reprodução assexuada.

A presença de água é fator determinante para que ocorra a reprodução sexuada em briófitas, outra característica singular desse grupo vegetal (Pereira 2009). Os anterozóides são as únicas células flageladas em briófitas e necessitam da água para nadar até a oosfera e fecundá-la.

O gênero *Ochrobryum* descrito em 1869 por W. Mitten (Allen 1992), pertence à família Leucobryaceae, que no Brasil apresenta outros quatro gêneros (Costa 1986/88). Existe a ocorrência de *Ochrobryum* em outros países da América Latina, América Central, oeste da África e sudoeste da Ásia (Allen 1992, Yano 1992). Duas espécies de *Ochrobryum* estão presentes no Brasil, são elas: *Ochrobryum gardneri* (Müll. Hal.) Mitt. e *Ochrobryum subulatum* Hampe.

Os musgos do gênero *Ochrobryum* são acrocárpicos de cor verde-acinzentadas e/ou verde-amarelada, formam tapetes ou pequenos tufos. Esse gênero tende a colonizar troncos de árvores vivas em sua maioria, mas também são encontrados em troncos mortos ou podres em ambientes úmidos (figura 2 a) (Yano 1982, Oliveira & Pôrto 1998). *Ochrobryum* apresenta um esporófito único que o distingue dentro de sua família (Robinson 1990, Allen 1992), no qual a seta curta fica imersa entre os filídios, a cápsula possui o formato de taça, sem dentes do peristômio e possui uma longa caliptra (figura 2 b-i). Suas espécies possuem a condição sexual monoica o que aumenta as chances de fertilização e amplia a possibilidade de dispersão. Entretanto, são comumente encontradas sem o esporófito, mas com a presença de diásporos para a reprodução assexuada (figura 3 f-n). Esses diásporos assexuados se dão na forma de propágulos globosos no ápice dos filídios em *O. gardneri* (figura 3 k), ou no ápice do gametófito em *O. subulatum* (figura 3 f) (Allen 1992, Yano 1992), ou ainda através de “folhas caducas” composta por filídios frágeis e morfológicamente diferenciados em ramos especializados que caem facilmente ao contato mecânico, eles por sua vez, ao cair no solo devem produzir rizóides e brotos originando novos indivíduos (figura 3 o-u).

O estudo de fenologia em briófitas é muito vantajoso de ser realizado em materiais de herbário, pois cada amostra (exsicata) contém por vezes centenas a milhares de indivíduos e, devido a sua poiquiloidria, as estruturas reprodutivas tornam-se visíveis e facilmente analisáveis quando hidratadas (Stark 2002, Maciel-Silva *et al.* 2013). As briófitas são, dessa forma, excelentes modelos para estudos fenológicos, ecológicos e evolutivos, uma vez que elas possuem nichos específicos, apresentam estruturas reprodutivas de fácil observação em amostras, mesmo aquelas depositadas em herbário.

O estudo fenológico das amostras de *Ochrobryum* depositadas no Herbário SP possibilita relacionar as diferentes fenofases reprodutivas das amostras analisadas, correlacionando os estágios de desenvolvimento sexual com o decorrer das estações do ano em que as amostras foram coletadas.

Dessa forma, o objetivo do presente trabalho foi estudar a fenologia reprodutiva do gênero *Ochrobryum*, relacionando o sistema reprodutivo da planta em resposta às condições do ambiente, cujo marco temporal são as estações do ano brasileiro.

Material e métodos

Três indivíduos de cada uma das 302 exsicatas depositadas no Herbário SP, totalizando 906 indivíduos foram analisados em estereomicroscópio, e quando necessário, com o auxílio de microscópio óptico.

A separação dos indivíduos e depois de filídios para a visualização de gametângios foi feita com pinças, após a hidratação dos indivíduos.

As fenofases observadas foram classificadas de acordo com a metodologia proposta de Stark (2002) que apresenta cinco índices para o gametângio (inicial até abortivo) e nove para o esporófito (iniciação do embrião até abortivo).

G1-G4: gametângios sexuais masculinos e femininos; S1-S8: fases de desenvolvimento do esporófito; incluindo GEM - presença de gemas. As observações foram anotadas na própria exsicata, e inseridas no programa Brahm's de gerenciamento de coleções e sintetizadas na tabela 1. A análise da ocorrência das fenofases foi realizada por meio de gráficos, acompanhando os meses do ano utilizando o Planilhas Google para a consolidação dos dados.

Resultados e Discussão

Para este estudo, analisamos amostras de todos os meses do ano e abrangendo a distribuição do gênero *Ochrobryum* Mitt. coletados em 19 Estados brasileiros mais o Distrito Federal. O gênero *Ochrobryum* tem seus estágios de amadurecimento reprodutivo altamente influenciado por condições ambientais e a produção de esporófitos é bi-anual.

Ochrobryum tem uma dupla via reprodutiva (sexuada e assexuada) maximizando sua colonização geográfica de maneira ininterrupta na presença das chuvas (sexuada) e nos períodos de estiagens (assexuada). Esse comportamento, pode possibilitar para a planta variação genética por cruzamento dos gametas entre diferentes indivíduos da população e também aumento populacional por propagação vegetativa frente à condições ambientais mais desfavoráveis.

A reprodução assexuada ocorreu de forma ininterrupta pela produção de gemas (figura 3 f-n), com uma maior ocorrência nas estações secas, na qual a dependência por água para uma reprodução sexuada fica altamente prejudicada. Uma leve diminuição observada nas exsicatas com gemas dá-se justamente entre os meses de novembro a janeiro, que coincide com o aumento de esporófitos no período chuvoso. Em estudo com *Calymperes palisotii* Schwägr. na Nigéria, observou-se a dispersão vegetativa das gemas ocorrendo associada a presença de água das chuvas (Egunyoni & Olarinmoye 1983), o que pode indicar, como observado no presente estudo, o menor número de gemas em *Ochrobryum* justamente nesses períodos de maior umidade. Entretanto, cerca de 48% do total das amostras analisadas continham gemas.

Seguindo os períodos estacionais brasileiro (estações chuvosas intercaladas com estações secas), a pluviosidade influencia em *Ochrobryum* o investimento no amadurecimento dos seus gametângios. O efeito da sazonalidade sobre o desenvolvimento dos gametângios com maior aumento de sua produção quanto maior for a umidade encontrada no ambiente, foi reportada em estudos com *Sematophyllum subpinnatum* (Brid.) E. Britton e *Octoblepharum albidum* Hedw. para diferentes regiões do Brasil (Oliveira & Pôrto 2001, Maciel-Silva *et al.* 2013).

Dividindo o ano em quadrimestres teremos o investimento em reprodução sexuada da seguinte maneira: 1º quadrimestre, auge das chuvas de verão, maior presença de esporófitos maduros S6 e S8 (figura 1a); 2º quadrimestre, meses secos (outono/inverno) menor produção de esporófitos maduros S8, desenvolvimento dos gametângios G2 e G3 (figura 1 b-c); 3º quadrimestre, fim da estação seca, início das chuvas; gametângios maduros G4 (figura 1 b-c),

início do desenvolvimento de esporófitos S2 e S3 (figura 1 a) e novamente esporófitos maduros S6 e S8.

Ochrobryum apresenta plantas delicadas e de pequeno porte, variando de 3-20 mm de altura (Allen 1992), o que dificulta a visualização de estruturas reprodutivas no gametófito, principalmente nos seus estágios iniciais de desenvolvimento. Não foi observada a fase G1, provavelmente por essa fase ser morfológicamente a menor das etapas e o processo de secagem, natural no ambiente desse gênero, forçar um interrompimento do desenvolvimento dos gametângios. Entretanto, percebe-se que as fases finais de amadurecimento dos gametângios já estão presentes. Isso fica mais evidente quando observamos que a fase G4, tanto para os anterídios bem como para os arquegônios (figura 1 b-c), que foram as mais frequentemente encontradas, sugerindo que as fases de desenvolvimento dos gametângios sexuais, mesmo em épocas de estiagem, terminam o seu amadurecimento próximo ao período chuvoso, no qual as estruturas estão mais aptas à fecundação. Esse mesmo padrão é mencionado em estudo com onze espécies de briófitas (sete spp. de musgos e quatro spp. de hepáticas) na Mata Atlântica, em que gametângios masculinos maduros são percebidos ao final da estação seca e ocorrência de fecundação no início das chuvas (Maciel-Silva *et al.* 2013).

A produção de estruturas sexuadas observada em *Ochrobryum* segue padrão 1 e 3 descrito por Stark (2002) onde para a formação dos gametângios temos: 1. Anterídios iniciando desenvolvimento no outono/inverno e atingindo a maturação na primavera/verão, permanecendo por meses; 3. Fertilização normalmente no verão, permanecendo por semanas ou meses. Estudos com *Octoblepharum albidum* e *Fabronia ciliaris* var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck no nordeste brasileiro encontraram padrão semelhante no desenvolvimento das fenofases dos gametângios conforme a umidade presente no ambiente (Pôrto & Oliveira 2002, Maciel-Silva *et al.* 2013, Nunes *et al.* 2015).

A presença de arquegônios é alta em comparação aos anterídios, característica essa (de mais estruturas femininas) presente em plantas dioicas é amplamente citado na literatura (Oliveira & Pôrto 2005, Pereira 2009, Rydgren *et al.* 2010, Haig 2016); e podemos indicar a probabilidade de que esse gênero, mesmo sendo monoico, obtenha maior desempenho reprodutivo de forma assexuada na prevalência de estruturas femininas. As espécies dioicas tendem a abortar maior número de esporófitos quando comparadas as espécies monoicas (Callaghan *et al.* 1978, Longton 1988, Stark *et al.* 2000). Em briófitas monoicas, o aborto de esporófitos é influenciado pelas características bióticas (maturação diferenciada de arquegônio e anterídio) e abióticas (disponibilidade de nutrientes, congelamento, etc) (Hancock & Brassard 1974).

Os gametângios sexuais femininos com uma produção quase constante no decorrer dos meses é comumente mencionado para os estudos com briófitas que apresentam prevalência de reprodução assexuada (figura 3 f-u) (Oliveira & Pôrto 2005, Pereira 2009). E mesmo em estudo com espécies monoicas na floresta de Restinga no Estado de São Paulo, foi reportada a prevalência de gametângios

femininos nas espécies analisadas (Maciel-Silva *et al.* 2013). Estratégias que ampliam a fertilização cruzada na Mata Atlântica, com briófitas que demonstraram a presença de ramos com apenas um sexo, foram percebidas também em Maciel-Silva & Válio (2011).

A produção de arquegônios foi mais percebida entre os meses de fevereiro a julho (figura 1 c), apresentando uma leve queda na presença de estruturas femininas nos meses de novembro a janeiro, precedendo assim, a fase de amadurecimento dos anterídios. A partir dessa fase, com o fim da estiagem e próximo ao início das estações chuvosas observa-se um aumento na produção de esporófitos.

Pesquisas com briófitas tropicais apontam para essa condição de maior fecundação em estações chuvosas como as realizadas com *Calymperes mitrafugax* Florsch., *Syrrhopodon annotinus* Reese & Griffin, *S. fimbriatus* Mitt., *S. helicophyllus* Mitt., *S. leprieurii* Mont., *S. simmondsii* Steere. e *Sematophyllum subpinnatum*, nas regiões Norte e Nordeste do Brasil (Oliveira & Pôrto 2001, Pereira 2009, Maciel-Silva 2011).

Estruturas sexuais masculinas maduras foram observadas entre os meses de fevereiro a junho (com exceção do mês de abril), tendo o pico de anterídios ocorrido em março, que se caracteriza ainda por um clima úmido e chuvoso (figura 3 c-d). O maior número de esporófitos S6 também foi observado nessa época. Uma maior umidade presente no ambiente favorece a fecundação, tendo em vista que a água possibilita que o anterozóide alcance a oosfera (Pôrto & Oliveira 2002, Pereira 2009).

Essa alternância no amadurecimento dos gametângios sexuais já foi observada em estudos com musgos dioicos, como *Atrichum rhystophyllum* (Müll.Hal.), em Paris e *Pogonatum inflexumi* (Lindb.) Sande Lac., no Japão; *Polytrichum* Hedw. e *Psilopilum* Brid., na Antártica; *Polytrichum alpestre* Hoppe, nos Estados Unidos; *Dicranum majus* Turner, na Noruega; *Fabronia ciliaris* (Brid.) Brid. var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck., no Brasil; *Archidium ohioense* Schimp. ex Müll. Hal. & *Trachycarpidium tisserantii* Dixon & P. de la Varde, na Nigéria (Makinde & Odu 1994, Ayukawa *et al.* 2002, Stark 2002, Nunes *et al.* 2015).

Ayukawa *et al.* (2002) observou em trabalho com fenologia reprodutiva de *Polytrichum ohioense* Renauld & Cardot, no Japão, que anterídios são mais tolerantes e resistentes ao clima, o que pode indicar também a não necessidade de produção contínua para esses, diferente dos arquegônios que, segundo o autor, tendem a ter seu amadurecimento atrasado por fatores climáticos. Em pesquisa realizada com *Lophozia silvicola* H.Buch, na Finlândia, Laaka-Lindberg (2005) menciona que estudos têm sustentado como as estruturas masculinas exigem um maior investimento energético da planta.

A produção de anterídios sem a garantia que ocorra a fecundação é um desperdício de recursos (Haig 2016), em oposição ao percebido na produção de arquegônios, o que leva a supor um padrão de economia energética em épocas de estiagens na produção de anterídios. Em estudos com *Octoblepharum albidum* no Nordeste do Brasil verificou-se maior proporção de ramos masculinos quando

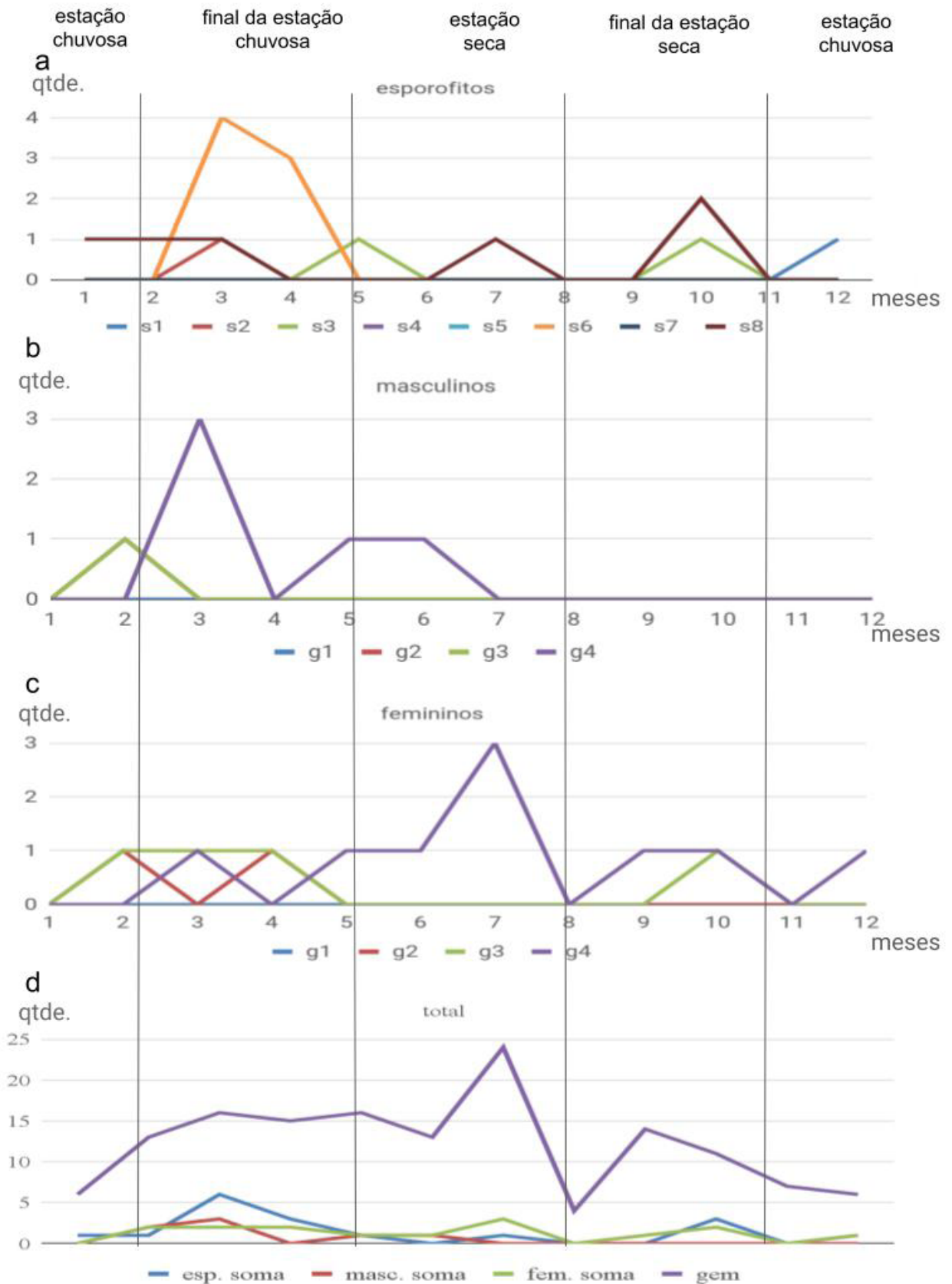


Figura 1. Número de estruturas reprodutivas observadas em *Ochrobryum* Mitt. pelos meses do ano. a. distribuição dos estágios de desenvolvimento do esporófito. b. Número de estruturas sexuais masculinas no gametófito no decorrer dos meses. c. Número de estruturas sexuais femininas no gametófito no decorrer dos meses. d. Número total de estruturas sexuais masculinas e femininas, a presença de gemas assexuadas e distribuição dos estágios de maturação dos esporófitos no decorrer dos meses.

Figure 1. Number of reproductive structures observed in *Ochrobryum* Mitt. by months. a. Distribution of the developmental stages of the sporophyte. b. Number of male sexual structures in the gametophyte over the months. c. Number of female sexual structures in the gametophyte throughout the months. d. Total number of male and female sexual structures, asexual gemmae and distribution of sporophyte developmental stages throughout the months.



Figura 2. Fases reprodutivas sexuadas observadas em *Ochrobryum* Mitt. a. Plantas de *Ochrobryum* crescendo sobre tronco morto. b-c. Esporófitos na fase S6. d. Esporófito fase S8 e gemas (gm.). e. Esporófito S8, cápsula (cp.) e esporos (es.). f. Detalhe de opérculo (op.). g. Detalhe da caliptra (ca.). h. Detalhe do esporófito (sp.) com opérculo fechado em fase S6. i. Detalhe cápsula vazia (cp.)

Figure 2. Reproductive phases observed in *Ochrobryum* Mitt. a. Plants of *Ochrobryum* growing on dead trunks. b-c. Sporophytes in phase S6. d. Sporophyte in phase S8 and gemmae (gm.). e. Sporophyte S8, capsule (cp.) and spore (es.). f. Detail of the operculum (op.). g. Detail of calyptra (ca.). h. Detail of sporophyte (sp.) with the operculum closed in phase S6. i. Detail empty capsule (cp.).

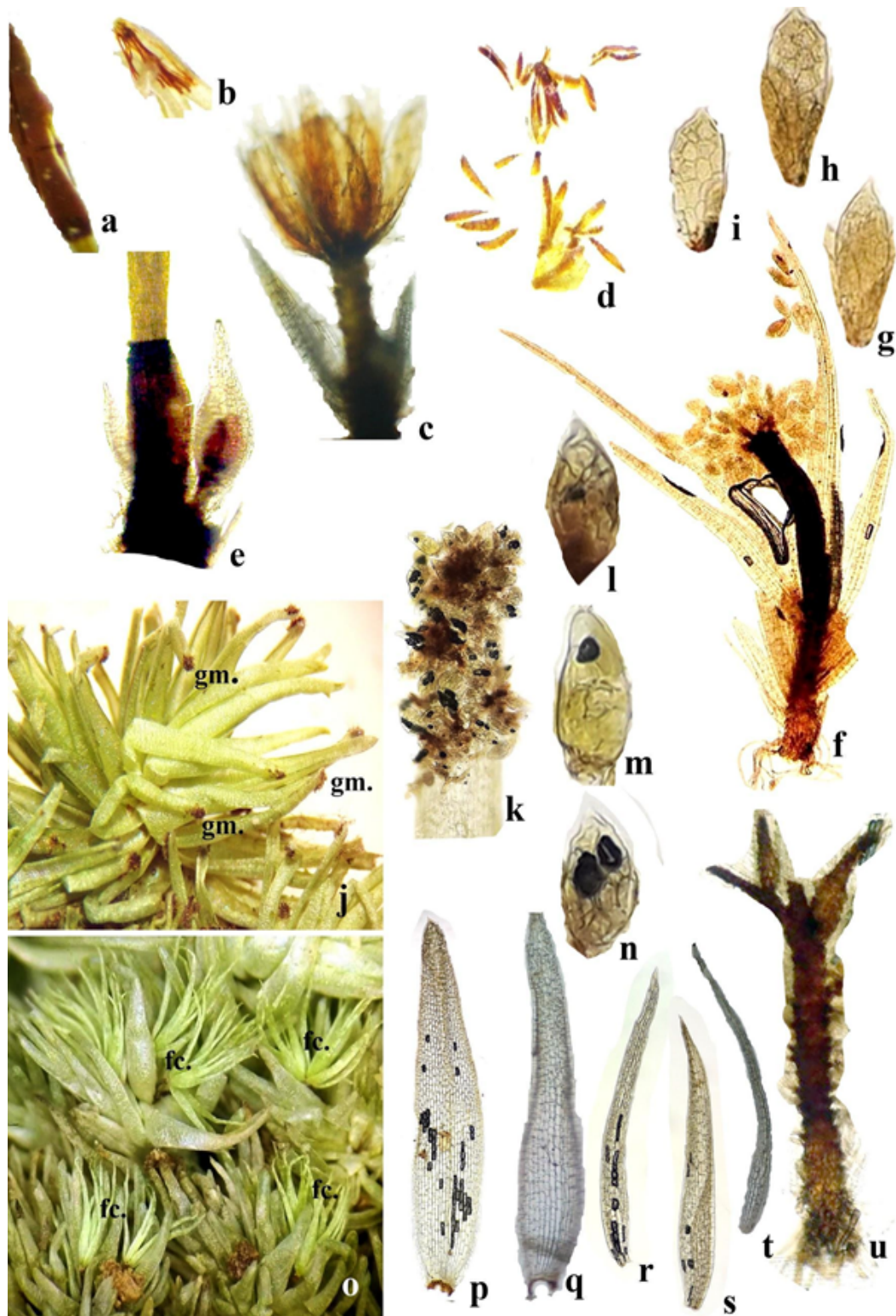


Figura 3. Fases reprodutivas sexuais e assexuais observadas em *Ochrobryum* Mitt. a. Detalhe de esporófito em fase S1. b. Arquegônios em fase G4. c. Anterídios em G4 aderidos no perigônio. d. Anterídios soltos na fase G4. e. Anterídio em G2 fase. f. *Ochrobryum subulatum* com gemas no ápice do gametófito. g-i. Detalhe das gemas de *O. subulatum*. j. *O. gardneri* com gemas (gm.) no ápice dos filídios. k. Detalhe de ápice do filídio com gemas. l-n. Detalhe das gemas de *O. gardneri*. o. Ramos modificados com folhas caducas (fc.) em *O. gardneri*. p-q. Detalhe dos filídios vegetativos. r-t. Detalhe dos filídios caducos. u. Estrutura nua sem as folhas caducas.

Figure 3. Sexual and asexual reproductive phases observed in *Ochrobryum* Mitt. a. Detail of sporophyte in phase S1. b. Archegonium in phase G4. c. G4 anteridium adhered to the perigonium. d. Anteridium in G4 phase. e. Anteridium in G2 phase. f. *Ochrobryum subulatum* with gemmae at the apex of the gametophyte. g-i. Detail of the gemmae of *O. subulatum*. j. *O. gardneri* with gemmae (gm.) at the apex of the leaves. k. Detail of the leaf apex with gemmae. l-n. Detail of the gemmae of *O. gardneri*. o. Modified branches with caducous leaves (fc.) in *O. gardneri*. p-q. Detail of the vegetative leaf. r-t. Detail of caducous leaves. u. Deciduous structure without leaves.

Tabela 1. Ocorrência das estruturas reprodutivas observadas em *Ochrobryum* Mitt. e o mês em que foram coletadas. S1-S8: Esporófito fases de desenvolvimento. G1-G4: fases de desenvolvimento dos gametângios sexuais (masculinos e femininos). GEM: presença de gemas.

Table 1. Occurrence of reproductive structures observed in *Ochrobryum* Mitt. by month. S1-S8: Sporophyte developmental stages. G1-G4: Developmental stages of sex organs (male and female). GEM: presence of gemmae.

Mês / Esporófito	Masculino									Feminino					Gemas					
	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	∑ Esp.	G1	G2	G3	G4	∑ Masc	G1	G2	G3	G4	∑ Fem	GEM
1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6
2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0	1	1	0	2	13
3	0	1	0	0	0	4	0	1	6	0	0	0	3	3	0	0	1	1	2	16
4	0	0	0	0	0	3	0	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	15
5	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	16
6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	13
7	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	24
8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	14
10	0	0	1	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	11
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
12	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	6

características abióticas como umidade e luminosidade foram mais constantes (Maciel-Silva *et al.* 2013).

Em relação ao desenvolvimento do esporófito, as fases iniciais de S1 a S5 e S7 foram pouco registradas nas excisatas analisadas. As fases mais frequentes foram S6, relacionada aos meses de verão (entre março e abril) com o opérculo fechado e onde está ocorrendo a maturação dos esporos (figura 2 h); e S8, relacionada com os meses secos (de maio a agosto) que precedem a estação úmida, com o opérculo aberto e relacionado com a dispersão dos esporos (figura 1 a).

Com base no observado em *Ochrobryum* para a maturação do esporófito temos os padrões 2, 3 e 6 descritos por Stark (2002), nos quais: 2. Fertilização no verão; desenvolvimento do embrião no inverno; maturação na primavera/verão; período de dispersão longo, invernos severos inibem o crescimento esporófito durante o inverno/primavera. Exemplos desse padrão incluem *Polytrichum commune* Hedw. na Suécia (Callaghan *et al.* 1978), *Pohlia* Hedw. em na Inglaterra (Clark & Greene 1970), *Polytrichum alpestre* Hoppe no Inglaterra (Miles *et al.* 1989) e *Forsstroemia* Lindb. no oeste do EUA (Stark 1985); 3. Fertilização no verão (primavera), desenvolvimento contínuo até a meiose/pós meiose durante o inverno; dispersão de esporos de inverno até a primavera. Exemplos incluem espécies de *Ptychomitrium* Fűrnr no Japão (Deguchi & Takeda 1986) *Aulacopilum* Wilson, *Fabronia* Raddi, e *Entodon* Müll.Hal. no Japão (Deguchi & Hidaka 1987) e *Entodon cladorrhizans* (Hedw.) Müll. Hal. no oeste dos EUA (Stark 1983); 6. Sem um padrão discernível, com fenofases intercaladas ao longo do ano, como foi observado em *Sematophyllum* Mitt., no Japão e em

Sematophyllum Mitt., no Brasil (embora o desenvolvimento de esporófitos no Brasil seja mais observável durante a estação chuvosa) (Oliveira & Pôrto 2001). A liberação dos esporos nas estações secas já foi relatada em trabalhos com *Octoblepharum albidum* tanto na Nigéria bem como com a mesma espécie no Brasil e também reportada com o musgo pleurocárpico *Fabronia ciliaris* var. *polycarpa* na Caatinga brasileira (Oliveira & Pôrto 2001, Pôrto & Oliveira 2002, Pereira 2009, Nunes *et al.* 2015).

Esse gênero segue o padrão compatível com a flora briofítica tropical, na qual, em períodos chuvosos percebe-se o aumento da reprodução sexuada. Cerqueira *et al.* (2016) descreve que para as briófitas tropicais a ausência de uma estação tipicamente fria e seca é o que condiciona a expressão sexual em algumas espécies da brioflora.

Ochrobryum sendo acrocárpica (figura 2 b-d) também demonstra padrão semelhante ao observado em espécies dioicas, que como já mencionado, plantas com a prevalência de estruturas femininas tendem ter maior sucesso para realizar reprodução assexuada. Haig (2016) observou que na persistência da reprodução assexuada, espécies monóicas tendem a produzir apenas um sexo de seus gametângios e que estruturas femininas parecem demandar menor necessidade de recursos para produção de gametas. Resultados semelhantes foram obtidos em estudos com populações de *Hyophila involuta* (Hook.) Jaeg. e *Barbula agraria* Hedw. no Nordeste do Brasil (Oliveira & Pôrto 2005). Na revisão do gênero *Leucobryum* Hampe, Yamaguchi (1993) observou na Ásia a prevalência de plantas femininas, na qual a maioria das espécies também se dispersam de forma assexuada. O contrário também foi observado em estudos com *Octoblepharum albidum*, em

que, na prevalência de gametângios masculinos, maiores são as taxas de reprodução via sexuada (Maciel-Silva *et al.* 2013).

Nesse sentido, com dominância da reprodução assexuada, e para uma eficiência melhor na sua propagação, explica-se a prevalência de estruturas femininas. Não surpreende, assim, que esse gênero demonstra alta capacidade de se estabelecer no Cerrado brasileiro, bioma que se caracteriza por seus invernos secos e baixos índices de pluviosidade durante o ano. Esse ambiente pode ser altamente limitante para a maioria das espécies de briófitas, mas nele o *Ochrobryum* demonstra estar bem adaptado.

Robinson (1990) escreveu que a propagação vegetativa observada em *Leucobryaceae* é um fator que retira a dependência de condições ambientais mais favoráveis como a umidade para o estabelecimento de suas espécies; ficando a reprodução sexuada reduzida a um papel mais pontual de segregação e recombinação genética. Em *Ochrobryum*, continua o autor, percebe-se o extremo da especiação para uma menor dependência de propagação pela vida sexuada, com a ausência de peristômio, seta e cápsulas reduzidas e a prevalência dos diásporos assexuados.

Ainda em relação aos diásporos assexuados, observou-se a presença de folhas caducas em muitos indivíduos. Essas estruturas especializadas (figura 3 o-u) não foram objeto de estudo neste trabalho, mas supomos estarem também atreladas a uma estratégia eficiente de propagação. Uma abundante ocorrência de folhas decíduas foi também relatada por Robinson (1965) para com a espécie *Ochrobryum propaguliferum* Dixon. A presença dessas estruturas são comuns, segundo Robinson (1990), em muitas espécies da família *Leucobryaceae* podendo ser transportadas por pássaros e outros animais arbóreos, conferindo certa vantagem para as espécies epífitas.

Logo, mesmo não aumentando a variabilidade genética, a reprodução assexuada garante às briófitas sua propagação e a manutenção de suas populações (Cerqueira *et al.* 2016), ainda mais nas estações secas quando as chances de reprodução se tornam limitadas pela via sexuada; além de que, a produção de gametas sexuais demanda investimento energético pela planta (Nunes *et al.* 2015), o que em limitações ambientais se torna mais impraticável (Evert & Eichhorn 2014). Pesquisas realizadas na Nigéria com *Octoblepharum albidum* demonstraram como novos indivíduos cresceram mais rapidamente por gemas assexuadas em comparação com indivíduos oriundos de esporos (Yano 1992). Ainda nesse sentido, Maciel-Silva *et al.* (2013) comentaram como no ambiente a viabilidade de esporos é inferior às observadas em diásporos assexuados como as gemas por exemplo, tendo nessas últimas devido seu tamanho maior, uma maior quantidade de reserva nutritiva.

Egunyoni (1982) comentou como as espécies de *Bryum argenteum* Hedw. e *B. bicolor* Dicks. não produzem esporófitos nos dois primeiros anos de seu ciclo, propagando-se por meio de gemas.

Ao comparar as briófitas presentes na Savana africana e no Cerrado brasileiro, *Ochrobryum* não foi encontrado na primeira localidade, mas sua ausência possivelmente deu-se por falta de coletas, uma vez que, existe registro da espécie

no oeste africano. Ainda sim, 23 famílias foram semelhantes a ambas as regiões (Egunyoni & Vital 1984).

Comumente de hábito corticícola, *Ochrobryum* parece seguir o padrão descrito para a brioflora da Nigéria por Egunyoni (1984), na qual 15% das espécies apresentam dispersão por reprodução assexuada e isso demonstrou ser uma vantagem de colonização naquele país (Makinde & Odu 1994). E possivelmente deve ser também no Brasil.

Agradecimentos

À Dra. Regina Yuri Hashimoto Miura, Professora Titular de Botânica da Universidade Paulista - UNIP, pela co-orientação neste trabalho, com valiosa visão para aprimoramento do texto, bem como por levantar questionamentos oportunos para melhor compreensão do tema. À Mestra Marcela Inácio-Silva, por compartilhar seus conhecimentos na melhoria da redação do texto, com dicas para a proposta de artigo científico. E ao meu grande amigo Rubens Mendonça Júnior, por seu precioso conhecimento da língua portuguesa e emprestá-lo na leitura deste trabalho, apontando possíveis erros e falta de clareza na redação.

Conflito de interesses

Não existe conflito de interesses.

Contribuição dos Autores

Douglas Santos Oliveira: Redação do manuscrito e fundamentação teórica para a interpretação dos resultados e da discussão; Contribuição na coleta e análise dos dados.

Denilson Fernandes Peralta: Concepção no design do manuscrito; Substancial contribuição na metodologia e na interpretação dos dados; Revisão crítica da redação e contribuição intelectual.

Literatura citada

- Allen, B. 1992. A Revision of *Ochrobryum* (Leucobryaceae). Contributions of the University of Michigan Herbarium 18: 113-130.
- Amorim, E.T. 2013. Estudo florístico e ecológico das briófitas da Serra Negra (Minas Gerais) e sua relação com outras áreas do sudeste do Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora.
- Ayukawa, E., Imura, S., Kudoh, S. & Kanda, H. 2002. Reproductive phenology of subalpine moss, *Polytrichum ohioense* Ren. et Card. Polar Bioscience 15: 88-96.
- Bergamaschi, H. 2007. O clima como fator determinante da fenologia das plantas. In: Rego, C.M., Negrelle, R.R.B. & Morellato, L.P.C. Fenologia: ferramenta para conservação, melhoramento e manejo de recursos vegetais arbóreos. Embrapa Florestas, Colombo, pp. 291-310.
- Callaghan, T.V., Collins, N.J. & Callaghan, C.H. 1978. Photosynthesis, growth and reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. Strategies of growth and population

- dynamics of tundra plants 4. *Oikos* 31: 73-88.
- Cerqueira, G.R., Ilkiu-Borges, A.L. & Ferreira, L.V.** 2016. Seasonality of reproduction of epiphytic bryophytes in flooded forests from the Caxiuanã National Forest, eastern Amazon. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 88: 90-910.
- Clarke, G.C.S. & Greene, S.W.** 1970. Reproductive performance of two species of *Pohlia* at widely separated stations. *Transactions of the British Bryological Society* 6: 114-128.
- Cole, T.H.C., Hilger, H.H., Goffinet, B.** 2019. Bryophyte Phylogeny and Poster (BPP) PeerJ Preprints 7:e27571 <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27571>
- Costa, D.P.** 1986/88. *Leucobryaceae* do Parque Nacional da Tijuca, no Estado do Rio de Janeiro (Brasil). *Rodriguésia* 64/66: 41-48.
- Costa, D.P. & Peralta, D.F.** 2015. Bryophytes diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1-9.
- Deguchi, H. & Takeda, Y.** 1986. Reproductive phenology of four species of *Ptychomitrium*. *Proceedings of the Bryological Society of Japan* 4: 73-78.
- Deguchi, H. & Hidaka, H.** 1987. Reproductive phenology of seven Japanese species of mosses. *Proceedings of the Bryological Society of Japan* 4: 123-127.
- Egunyomi, A.** 1982. Dispersal mechanisms of *Bryum coronatum* in Nigeria. *LINDBERGIA* 8: 89-92.
- Egunyomi, A.** 1984. A survey of asexual reproductive diaspore in the nigerian moss flora. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. 56: 115-121.
- Egunyomi, A. & Olanimoye, S.A.** 1983. Studies on the distribution and vegetative reproduction of *Calymperes palisotii* Schwaegr. *Nova Hedwigia* 487-499.
- Egunyomi, A. & Vital, D.M.** 1984. Comparative studies on the bryofloras of the nigerian savanna and the brazilian cerrado. *Revista brasileira de Botânica*. 2: 129-136.
- Evert, R.F. & Eichhorn, S.E.** 2014. Briófitas. In: Raven, P. *Biologia vegetal*, Guanabara Koogan, 8ª ed. Rio de Janeiro, pp. 366-390.
- Fenner, M.** 1998. The phenology of growth and reproduction in plants. *PPEES*. 1: 78-91.
- Haig, D.** 2016. Living together and living apart: the sexual lives of bryophytes. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B: Biological Sciences*.
- Hancock, J.A. & Brassard, G.R.** 1974. Phenology, sporophyte production, and life history of *Buxbaumia aphylla* in Newfoundland, Canada. *The Bryologist* 77: 501-513.
- Laaka-Lindberg, S.** 2005. Reproductive phenology in the leafy hepatic *Lophozia silvicola* Buch in southern Finland. *Journal of Bryology* 27: 253-259.
- Li, F-W., Nishiyama, T., Walter, M., Frangedakis, E., Keller, J., Li, Z., Pozo, N.F., Barker, M.S., Bennett, T., Blázquez, M.A., Cheng, S., Cuming, A.C., Vries, J., Vries, S., Delaux, P.M., Diop, I.S., Harrison, C.J., Hauser, D., García, J.H., Kirbis, A., Meeks, J.C., Monte, I., Mutte, S.K., Neubauer, A., Quandt, D., Robison, T., Shimamura, M., Rensing, S.A., Villareal, J.C., Weijers, D., Wicke, S., Wong, G.K-S., Sakakibara, K., & Szövényi, P.** 2020. *Anthoceros* genome illuminate the origin of land plants and the unique biology of hornworts. *Nature Plants*. 6: 259-272.
- Longton, R.E.** 1988. *The Biology of Polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Longton, R.E., & Greene, A.** 1967. The growth and reproduction of *Polytrichum alpestre* Hoppe in south Georgia. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B* 252: 295-322.
- Longton, R.E. & Greene, A.** 1969. The growth and reproductive cycle of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. *Annals of Botany (Lond)* 33: 83-105.
- Maciel-Silva, A.S.** 2011. Estratégias reprodutivas de briófitas em dois habitats distintos da floresta atlântica do Parque Estadual da Serra do Mar. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Maciel-Silva, A.S. & Válio, I.F.M.** 2011. Reproductive phenology of bryophytes in tropical rain forests: the sexes never sleep. *The Bryologist* 114: 708-719.
- Maciel-Silva, A.S., Alves, C.M.C., Costa, D.P. Gaspar, E.P., Conceição, F.P., Silva, F.C.L., Válio, I.F.M., Pôrto, K.C., Santos, N.D.S., Knupp, R.O., & Feitosa, S.S.** 2013. Estratégias reprodutivas de briófitas tropicais: estudos de caso com musgos e hepáticas ocorrentes no Brasil. In: *Anais 64º Congresso Nacional de Botânica, XXXIII Encontro Regional de Botânicos MG, BA e ES*. pp. 80-88.
- Maciel-Silva, A.S., Coelho, M.L.P., & Pôrto, K.C.** 2013. Reproductive traits in the tropical moss *Octoblepharum albidum* Hedw. differ between rainforest and coastal sites. *Journal of Bryology* 35: 206-215.
- Makinde, A.M., Odu, E.A.** 1994. Phenological studies of selected savanna mosses of south-western Nigeria. *Expertia* 50: 616-619.
- Miles, C.J., Odu E.A. & Longton, R.E.** 1989. Phenological studies on British mosses. *Journal of Bryology* 15: 607-621.
- Nabors, M.W.** 2012. *Introdução à Botânica*. Roca - Brasil 1ª ed., Rio de Janeiro, pp. 443-459.
- Nunes, E.M.B, Campelo, M.J.A. & Maciel-Silva, A.M.** 2015. Reprodução sexuada de *Fabronia ciliaris* (Brid.) var. *polycarpa* (Hook.) W.R. Buck (Fabroniaceae, Bryophyta) na Caatinga: um estudo de caso no Boqueirão da Onça, Bahia, Brasil. *Pesquisas Botânica* 67: 287-301.
- Oliveira, H.C. & Bastos, C.J.P.** 2014. Briófitas epífitas de fragmentos de Floresta Atlântica da Reserva Ecológica Michelin, Estado da Bahia, Brasil. *Hoehnea* 41: 631-646.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C.** 1998. Reprodução sexuada em musgos acrocárpicos do estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 12: 385-392.
- Oliveira, S.M. & Pôrto, K.C.** 2001. Reproductive phenology of the moss *Sematophyllum subpinnatum* in a tropical lowland forest of northeastern Brazil. *Journal of Bryology* 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.
- Oliveira-e-Silva, M.I. N., Milanez, A.I. & Yano, O.** 2002. Aspectos ecológicos de briófitas em áreas preservadas de mata atlântica, Rio de Janeiro, Brasil. *Tropical Bryology* 22: 77-102.
- Peralta, D.F.** 2005. Musgos (Bryophyta) do Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), Brasil. Dissertação de Mestrado, Instituto de Botânica, São Paulo.
- Pereira, M.R.S.** 2009. Estudo bio-sistemático de seis espécies de Calymperaceae (Bryophyta) na Amazônia Brasileira. Dissertação de Mestrado. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA. Manaus. Disponível em http://bdtd.inpa.gov.br/bitstream/tede/1576/2/Disserta%C3%A7%C3%A3o_%20Marta%20Regina%20Silva%20Pereira.pdf (acesso em 25-04-2017).
- 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.
- Reys, P., Galetti, M., Morellato, L.P.C. & Sabino, J.** 2005. Fenologia Reprodutiva e Disponibilidade de Frutos de Espécies Arbóreas em Mata Ciliar no Rio Formoso, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotropica* 5: <http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/abstract?short-communication+bn01205022005> (acesso em 23-04-2017).
- Robinson, H.** 1965. Notes on Leucobryaceae in Central America. *The Bryologist* 68: 89-93.
- Robinson, H.** 1990. A functional evolution of the Leucobryaceae. *Tropical Bryology* 2: 223-237.
- Rydgren, K., Halvorsen, R., Cronberg, N.** 2010. Infrequent sporophyte production maintains a female-biased sex ratio in the unisexual clonal moss *Hylocomium splendens*. *Journal of Ecology* 98: 1224-1231.
- Stark, L.R.** 1983. Reproductive biology of *Entodon cladorrhizans* (Bryopsida, Entodontaceae). I. Reproductive cycle and frequency of fertilization. *Systematic Botany* 8: 381-388.
- Stark, L.R.** 1985. Phenology and species concepts: a case of study. *The Bryologist* 88: 190-198.
- Stark, L.R., Mishler, B.D. & Meletchie, D.N.** 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.
- Stark, L.R.** 2002. Phenology and its repercussions on the reproductive ecology of mosses. *The Bryologist* 105: 204-218.
- Yamaguchi, T.** 1993. A revision of the genus *Leucobryum* (Musci) in Asia. *The Journal of the Hattori Botanical Laboratory*. 73: 1-123.
- Yano, O.** 1982. Distribuição geográfica de Leucobryaceae (Bryopsida) na Amazônia. *Acta Amazonica* 12: 307-321.
- Yano, O.** 1992. Leucobryaceae (Bryopsida) do Brasil. SP, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Recebido: 08.06.2020

Aceito: 01.12.2020

Editor Associado: Anna Luiza Ilkiu-Borges

