

Padrões de reprodução vegetativa em espécies de Lejeuneaceae (Marchantiophyta) e seu significado taxonômico e ecológico

CID JOSÉ PASSOS BASTOS^{1,2}

(recebido: 02 de agosto de 2007; aceito: 08 de maio de 2008)

ABSTRACT – (Vegetative reproduction patterns in species of Lejeuneaceae (Marchantiophyta) and its taxonomic and ecological significances). The study of the vegetative reproduction of 33 infrageneric taxa of Lejeuneaceae from the State of Bahia (Brazil) allowed the identification of six basic patterns of the vegetative reproduction process: (a) cladia; (b) leaves fragmentation; (c) regenerates; (d) caducous leaves; (e) gemmae; (f) semi-caducous underleaves. The employment of the vegetative reproduction patterns to evaluate phylogenetic relationships is not recommended, since it is present in various taxa not closely related.

Key words - gemmae, Lejeuneaceae, Marchantiophyta, propagules, vegetative reproduction

RESUMO – (Padrões de reprodução vegetativa em espécies de Lejeuneaceae (Marchantiophyta) e seu significado taxonômico e ecológico). O estudo da reprodução vegetativa de 33 táxons infragenéricos de Lejeuneaceae, ocorrentes no Estado da Bahia (Brasil), permitiu a identificação de seis padrões básicos de processos de reprodução vegetativa: (a) produção de cládios; (b) fragmentação de filídios; (c) produção de regenerantes; (d) filídios caducos; (e) produção de gemas; (f) anfigastros semi-caducos. O emprego do padrão de reprodução vegetativa para avaliar as relações filogenéticas dos táxons não é recomendado, uma vez que está presente em vários táxons não estreitamente relacionados.

Palavras-chave - gemas, Lejeuneaceae, Marchantiophyta, propágulos, reprodução vegetativa

Introdução

A reprodução vegetativa é um fenômeno amplamente distribuído entre as briófitas, sendo que a ocorrência desse processo na fase gametofítica o torna único entre as plantas terrestres.

Vários estudos efetuados em diferentes espécies e épocas trataram da propagação vegetativa em briófitas, podendo-se citar Fulford (1944), Mishler (1988), Schuster (1988), Kimmerer (1991, 1994), Newton & Mishler (1994), Reiner-Drehwald (1994), Reese (1997, 2001a, b), Laaka-Lindberg (1999, 2000), Martin (2001), Roads & Longton (2003), Nordhorn-Richter (2004) e Pfeiffer *et al.* (2006). Dentre esses, Fulford (1994) tratou especificamente de *Ceratolejeunea* Jack & Steph., um membro da família Lejeuneaceae. No Brasil não consta na literatura nenhum estudo sobre processos de reprodução vegetativa em hepáticas folhosas e nem para musgos.

A ocorrência de reprodução vegetativa está amplamente distribuída entre diversos táxons de Lejeuneaceae, os quais nem sempre estreitamente relacionados, e vários autores, incluindo Schuster (1980, 2000) referem os processos de reprodução vegetativa como um critério taxonômico. A não observação de

reprodução vegetativa em um dado táxon, não implica que ela não possa ocorrer, sob determinadas condições ou ambientes. Como são dependentes de água para se reproduzirem sexuadamente, as briófitas para se dispersarem têm que utilizar outros meios que lhes sejam viáveis e favoráveis a uma rápida ocupação do hábitat. E um desses meios é a produção de diásporos vegetativos.

As briófitas, por sua complexidade reprodutiva e morfológica, não produzem mitósporos, como fazem as algas e certos fungos e, dessa forma, a fragmentação do gametófito e a produção de gemas ou propágulos exercem a mesma função, ou seja, dispersão por reprodução vegetativa. Isso lhes faculta ocupar habitats relativamente áridos, ou aqueles em que a disponibilidade de água seja irregular, uma vez que o processo de fecundação necessita de água para ocorrer. Entre as hepáticas, a ocorrência de reprodução vegetativa, seja por gemas ou fragmentação do gametófito, é muito comum, e entre as Lejeuneaceae podem ser observados vários padrões que são repetidos em diversos táxons não relacionados. O objetivo do trabalho é identificar os diversos padrões de reprodução vegetativa que ocorrem entre os membros de Lejeuneaceae, e discutir os aspectos taxonômicos e ecológicos dessa ocorrência.

Material e métodos

As estruturas de reprodução vegetativa foram identificadas ao longo dos estudos sobre as Lejeuneaceae ocorrentes no

1 Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica, Laboratório de Taxonomia de Briófitas, Campus de Ondina, 40170-280 Salvador, Bahia, Brasil

2 Autor para correspondência: cjbasto@ufba.br

Estado da Bahia, para o que foram examinados *ca.* 1.444 espécimes distribuídos em 39 gêneros e 120 espécies, procedentes de coletas realizadas em várias localidades e depositados nos Herbários ALCB, CEPEC, HUEFS, SP, NY, G, e J (siglas de acordo com Holmgren *et al.* 1990). A nomenclatura foi adaptada de Gradstein (1994), Gradstein *et al.* (2003) e Schuster (1980).

Resultados

Foram observados processos de reprodução vegetativa em 33 táxons infragenéricos (tabela 1), pertencentes às subfamílias Ptychanthoideae e Lejeuneoideae.

Foram detectados os seguintes padrões de reprodução vegetativa (tabela 1): 1) Fragmentação de ramos através de produção de cládios (figura 1), que são: ramos, em geral reduzidos, que se desprendem facilmente do

caulídio principal. Pode ser identificado pela persistência do colar do ramo tipo-*Lejeunea* após a queda do ramo (figura 2). Os ramos assim dispersos podem regenerar novos gametófitos adultos, aumentando o número de indivíduos na população. 2) Fragmentação de filídios: fragmentos destacados da margem do filídio que originam regenerantes de novos gametófitos. 3) Produção de regenerantes (figuras 5-6): os regenerantes são pequenas plântulas originadas a partir de células da margem ou da lâmina do filídio, seja em filídios persistentes, seja em filídios caducos. 4) Filídios caducos (figuras 3-4): que podem ocorrer em diversos padrões; aqueles que apenas são destacados, os que são destacados e apresentam rizóides na margem (figura 4), os que apresentam gemas e aqueles que apresentam regenerantes (figura 5), tanto na margem quanto na lâmina, e ainda

Tabela 1. Padrões de reprodução vegetativa observados em espécies de Lejeuneaceae encontradas no Estado da Bahia, Brasil.

Table 1. Vegetative reproduction patterns observed in Lejeuneaceae species from Bahia State, Brazil.

Táxons	Padrões
Sub-Família Ptychanoideae	
Tribo Ptychantheae	
<i>Archilejeunea fuscescens</i> (Hampe ex Lehm.) Fulford	Gemas talóides irregulares, na superfície do filídio
<i>Caudalejeunea lehmanniana</i> (Gottsche) A. Evans	Gemas discóides, sem células adesivas
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i> (Nees) Gradst.	Gemas talóides alongadas a irregulares, na superfície do filídio
Sub-Família Lejeuneoideae	
Tribo Lejeuneae	
<i>Aphanolejeunea truncatifolia</i> Horik.	Gemas talóides discóides com células adesivas
<i>Aphanolejeunea paucifolia</i> (Spruce) E. Reiner	Gemas discóides com células adesivas
<i>Ceratolejeunea cornuta</i> (Lindenb.) Steph.	Produção de regenerantes a partir de células laminares Gemas talóides alongadas a irregulares, na margem do filídio
<i>Ceratolejeunea laetefusca</i> (Austin) R.M. Schust.	Filídios caducos sem rizóides marginais
<i>Cheilolejeunea adnata</i> (Kunze) Grolle	Filídios caducos com rizóides marginais
<i>Cheilolejeunea oncophylla</i> (Ångstr.) Grolle & E. Reiner	Fragmentação de ramos (cládios)
<i>Cheilolejeunea rigidula</i> (Mont.) R.M. Schust.	Filídios caducos sem rizóides marginais Produção de regenerantes a partir de células laminares
<i>Cheilolejeunea trifaria</i> (Reinw. <i>et al.</i>) Muzut.	Produção de regenerantes a partir de células laminares
<i>Cololejeunea cardiocarpa</i> (Mont.) A. Evans	Gemas discóides na superfície do filídio, sem células adesivas
<i>Cololejeunea minutissima</i> (Smith) Schiffn. ssp. <i>minutissima</i>	Gemas discóides na superfície do filídio, sem células adesivas
<i>Cololejeunea minutissima</i> (Smith) Schiffn. ssp. <i>myriocarpa</i> (Nees & Mont.) R.M. Schust.	Gemas discóides na superfície do filídio, sem células adesivas
<i>Colura cylindrica</i> Herzog	Gemas discóides na superfície do filídio, sem células adesivas
<i>Cyclolejeunea convexistipa</i> (Lehm. & Lindenb.) A. Evans	Gemas discóides na superfície do filídio, sem células adesivas

continua

continuação

Táxons	Padrões
<i>Diplasolejeunea brunea</i> Steph.	Gemas discóides na superfície do filídio, sem células adesivas
<i>Lejeunea cancellata</i> Nees & Mont.	Fragmentação de ramos (cládios)
<i>Lejeunea elliotii</i> Spruce	Fragmentação de filídios
<i>Cyclolejeunea luteola</i> (Spruce) Grolle	Gemas talóides alongadas a irregulares, na margem do filídio
<i>Lejeunea huctumalcensis</i> Lindenb. & Gottsche	Gemas talóides alongadas formadas na margem do filídio
<i>Lejeunea maxonii</i> (A. Evans) X.-L. He	Filídios caducos sem rizóides na margem
	Produção de regenerantes a partir de células da margem
<i>Lejeunea phyllobola</i> Nees & Mont.	Filídios caducos com gemas
	Produção de regenerantes a partir de células da margem
<i>Lejeunea ptosimophylla</i> C. Massal.	Anfigastro semi-caduco
<i>Lejeunea tapajosensis</i> Spruce	Filídios caducos, sem rizóides e sem gemas
	Produção de regenerantes a partir de células da margem
<i>Lepidolejeunea involuta</i> (Gottsche) Grolle	Filídios caducos sem rizóides na margem
<i>Leucolejeunea caducifolia</i> Gradst. & Schäffer-Verwimp	Filídios caducos sem rizóides na margem
<i>Microlejeunea epiphylla</i> Bischl.	Fragmentação de ramos (cládios)
<i>Prionolejeunea galliotii</i> Steph.	Gemas talóides alongadas a irregulares, na margem do filídio
<i>Rectolejeunea berteroana</i> (Gottsche ex Steph.) A. Evans	Filídios caducos com rizóides na margem
<i>Rectolejeunea emarginuliflora</i> (Gottsche ex Steph.) A. Evans	Filídios caducos com gemas talóides alongadas na margem
<i>Rectolejeunea flagelliformis</i> A. Evans	Filídios caducos com forma distinta dos persistentes, com cílios na margem
<i>Schiffneriolejeunea polycarpa</i> (Nees) Grolle	Gemas talóides irregulares na superfície do filídio
<i>Trachylejeunea aneogyna</i> (Spruce) Grolle	Filídios caducos com rizóides na margem

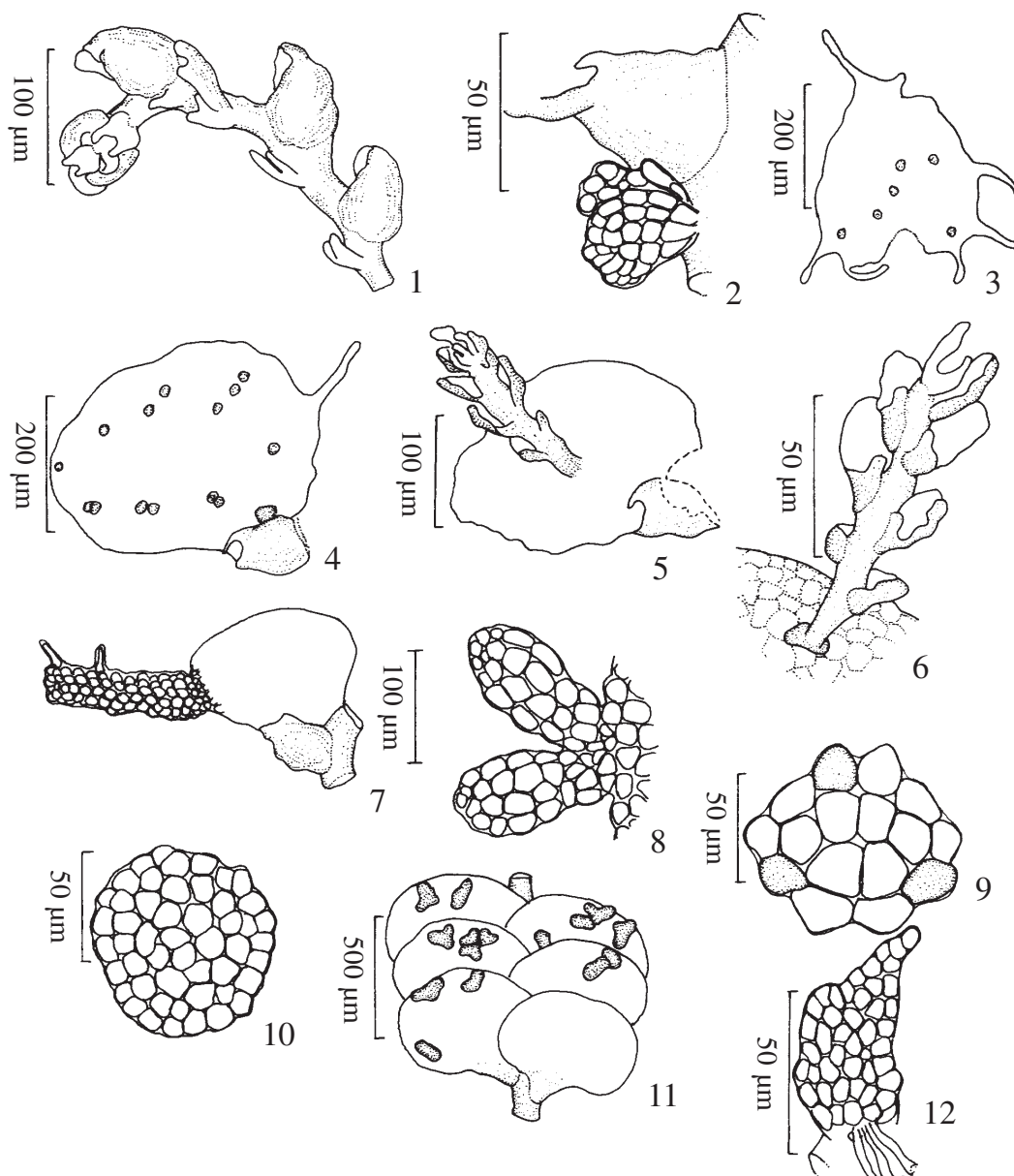
os que têm forma distinta dos filídios persistentes, portando cílios na margem (figura 3). Em todos os casos, os filídios caducos podem regenerar novos gametófitos adultos a partir do desenvolvimento de regenerantes. 5) Produção de gemas (figuras 7-9): as gemas são pequenas estruturas pluricelulares originadas da margem ou da lâmina de filídios, as quais podem ser talóides alongadas (figura 7) ou irregulares (figura 11), ou discóides (figura 9-10). Podem se desenvolver na margem e superfície dos filídios. 6) Anfigastro semi-caduco (figura 12): ocorre em anfigastos bífidos e caracteriza-se pelo desprendimento de metade do anfigastro (um lobo), ficando a outra metade (o outro lobo) presa ao caulídio.

Discussão

O sucesso evolutivo de um ser vivo está relacionado com a sua capacidade de se multiplicar, dispersar, ocupar e se estabelecer em um habitat, desenvolvendo meios eficientes para o aproveitamento dos recursos que esse habitat oferece. Aliado ao processo sexuado, que permite maior variabilidade genética, está o assexuado, que ocorre

de diversos modos e permite uma rápida ocupação do habitat.

Os processos de multiplicação ou propagação vegetativa têm sido referidos como de significado adaptativo a condições específicas do meio ambiente, onde o custo energético do processo sexuado é alto e, portanto, desvantajoso. Schuster (1988) discutindo o significado adaptativo da propagação vegetativa em conexão com as condições climáticas, refere que a frequência e a diversidade de propagação vegetativa são mais reduzidas nos trópicos que nas regiões árticas e alpinas. É realmente plausível que condições de maior intensidade luminosa e baixa disponibilidade de água favoreçam mais a tendência de propagação vegetativa do que o processo sexuado, uma vez que esse último está na dependência direta de água. Também em ambientes instáveis ou em áreas sujeitas a forte interferência antrópica, tais como áreas urbanas e industriais, o processo de reprodução vegetativa está mais bem distribuído. Assim, os processos de reprodução vegetativa funcionariam como um “sistema de segurança” (Laaka-Lindberg 2000) para a produção de novos indivíduos, considerando as dificuldades para



Figuras 1-12. Estruturas de reprodução vegetativa observadas em espécies de Lejeuneaceae. 1. Ramo caduco (cládio), de *Lejeunea cancellata* Nees & Mont. 2. Colar basal do ramo caduco do tipo-*Lejeunea*, de *L. cancellata*. 3. Filídio caduco anômalo com cílios e rizóides na margem, de *Rectolejeunea flagelliformis*. 4. Filídio caduco normal, com rizóides na margem (vista ventral), de *Rectolejeunea berteriana*. 5. Filídio caduco com regenerante (vista ventral), de *Lejeunea* sp. 6. Regenerante de *Ceratolejeunea cornuta*. 7. Filídio com gema talóide alongada, de *Cyclolejeunea luteola*. 8. Gemas talóides marginais, de *Lejeunea huctumalcensis*. 9. Gema discóide com células adesivas de *Aphanolejeunea truncatifolia*. 10. Gema discóide sem células adesivas, de *Caudalejeunea lehmanniana*. 11. Gemas irregulares sobre a superfície dorsal dos filídios em *Archilejeunea fuscescens*. 12. Anfigastro semi-caduco de *Lejeunea ptosimophylla*.

Figures 1-12. Vegetative reproduction structures observed in Lejeuneaceae species. 1. Caducous branch (cladium) from *Lejeunea cancellata* Nees & Mont. 2. Basal collar of the *Lejeunea*-type branch from *L. cancellata*. 3. Anomalous caducous leaf with marginal cilia and rhizoids, from *Rectolejeunea flagelliformis*. 4. Normal caducous leaf with marginal rhizoid from *Rectolejeunea berteriana*. 5. Caducous leaf with regenerate (ventral view) from *Lejeunea* sp. 6. Regenerate from *Ceratolejeunea cornuta*. 7. Leaf with elongated thalloid gemmae, from *Cyclolejeunea luteola*. 8. Marginal thalloid gemmae from *Lejeunea huctumalcensis*. 9. Discoid gemma with adhesive cells from *Aphanolejeunea truncatifolia*. 10. Discoid gemma without adhesive cells from *Caudalejeunea lehmanniana*. 11. Irregular thalloid gemmae on the leaf surface from *Archilejeunea fuscescens*. 12. Semi-caducous underleaf from *Lejeunea ptosimophylla*.

que ocorra o processo sexuado. No entanto, observa-se ampla ocorrência de processos de reprodução vegetativa em floresta ombrófilas, no sub-bosque, em que as condições de umidade e luminosidade são mais estáveis.

Existe na literatura certa diferença de conceito entre o que seria reprodução assexuada e reprodução vegetativa. Segundo alguns autores (Laaka-Lindberg 2000), o termo reprodução assexuada deveria ser reservado ao processo de formação de gemas a partir de células-mãe da gema, que funcionariam como equivalentes aos zigotos, enquanto que os processos de fragmentação e formação de ramos seriam meramente considerados como crescimento vegetativo. No entanto, algumas considerações podem ser feitas. Crescimento está relacionado à incorporação e ao aumento de matéria orgânica (massa), por um indivíduo em um dado intervalo de tempo, o que resultaria em um aumento proporcional do corpo desse indivíduo. Reprodução vegetativa, seja qual for o meio, representa o aumento do número de indivíduos, e não o de sua massa corpórea. Poder-se-ia argumentar que, no caso das briófitas que têm estrutura clonal agrupada em colônias, esses conceitos estariam quase que superpostos, pois o aumento do número de indivíduos resultaria no aumento equivalente do tamanho da colônia. Mesmo assim, cada indivíduo da colônia representa uma individualidade, não necessariamente um clone, pois não há certeza de que todos os indivíduos sejam derivados de um mesmo meiospóro. O modo como esses indivíduos se propagam, seja por formação de gemas seja por fragmentação, representa a formação de novos indivíduos, e não o aumento de massa corpórea de cada um individualmente. Assim, o termo “crescimento vegetativo” não parece ser adequado. Talvez fosse mais correto se aplicar o termo “fragmentação” para os processos de formação de cládios e filídios caducos, enquanto o termo “reprodução assexuada” unicamente para a formação de gemas e de regenerantes. Mas, de modo geral, considera-se a reprodução vegetativa *s.l.* (ou assexuada) dividida em dois tipos básicos (Pfeiffer *et al.* 2006): (a) reprodução vegetativa *s.s.*, aquela que ocorre através de formação de gemas, propágulos ou plântulas; (b) reprodução clonal, aquela que ocorre por fragmentação de ramos (cládios) ou de partes da planta (do filídio, por exemplo).

Longton & Schuster (1983) reportaram seis processos básicos de reprodução vegetativa: (a) formação de múltiplos gametófitos a partir de protonemas; (b) deterioração de partes velhas do gametófito com separação das partes mais jovens; (c) desenvolvimento de múltiplos gametófitos a partir de estolões; (d) desenvolvimento de gametófitos a partir de rizóides; (e) regeneração a partir de regenerantes; (f) produção de

propágulos especializados. Glime (2007), entretanto, analisa dois processos gerais, além de analisar o modo de dispersão: fragmentação (de filídios e ramos) e produção de diásporos vegetativos (gemas, ápices decíduos, ramos caducos, ramos flageliformes, bulbilhos e gemas rizoidais).

Glime (2007) chama a atenção para os conceitos de propágulos e gemas; propágulos seriam definidos como estruturas que apresentam célula apical, a qual pode originar diretamente um filídio ou um gametófito, sem ocorrência do estágio protonemal, enquanto que gemas seriam definidas como estruturas sem célula apical e que sempre iniciam o desenvolvimento de novos gametófitos a partir de protonemas. Esses conceitos, no entanto, não serão aqui adotados, uma vez que, às vezes, propágulos podem formar protonemas, como afirma a própria Glime (2007). Propágulos, aqui, serão tomados no seu sentido amplo, como unidades de dispersão oriundas de um processo assexuado.

Os processos de reprodução vegetativa (*s.l.*) estão amplamente distribuídos entre os membros de Lejeuneaceae, mesmo naquelas espécies que estão com esporófito formado, significando uma estratégia que permite tanto a variabilidade genética através do fluxo gênico à custa da reprodução sexuada, quanto a rápida colonização e ocupação do habitat pelo processo de propagação vegetativa.

Pela análise da tabela 1, verifica-se que o padrão mais comum de reprodução vegetativa foi filídios caducos, que ocorreu 11 vezes, seguido de formação de gemas discóides (nove vezes) e de gemas talóides alongadas ou irregulares (sete vezes). Foram observados filídios caducos em *Cheilolejeunea rigidula*, para a qual ainda não tinham sido referidos. Em *Rectolejeunea flagelliformis*, os filídios caducos são morfológicamente diferentes dos persistentes, em geral portando rizóides ou dentes pluricelulares na margem. A presença de rizóides em filídios pode ocorrer mesmo naqueles persistentes, como observado em *Cheilolejeunea adnata*, em geral os mais velhos, prestes a serem destacados, fato também comum em alguns musgos.

Gemas discóides foram mais frequentes nos táxons neotênicos (subfamília Cololejeuneoideae, *sensu* Schuster 1980). As gemas, geralmente, são dispersas a pouca distância da planta que lhe deu origem, aumentando o número de indivíduos na população, favorecendo o crescimento da assembléia e ocupando maior extensão do substrato. Algumas gemas, no entanto, como aquelas produzidas por espécies de *Aphanolejeunea*, *Colura*, *Cololejeunea* e *Diplasiolejeunea*, podem ser dispersas por distâncias mais longas através do vento, ou presas a

algum pequeno invertebrado e, assim, ocuparem outros habitats, propiciando a proliferação de indivíduos geneticamente idênticos (clones). Esses indivíduos podem entrar em contato com outros de diferentes populações, favorecendo o fluxo gênico entre populações espacialmente afastadas (Schuster 1980). Esse fato pode ser um dos motivos para o grande número de táxons com ampla distribuição, não só no paleotrópico e neotrópico, como também em outras regiões biogeográficas.

Fragmentação de ramos (formação de cládios) e de filídios foram os padrões menos comuns, enquanto que a produção de regenerantes foi relativamente comum, tendo ocorrido cinco vezes. Os regenerantes tanto podem ser formados nos filídios caducos quanto nos persistentes.

Observa-se, também, que algumas espécies apresentaram mais de um padrão de reprodução vegetativa, como *Ceratolejeunea cornuta* (regenerantes e gemas), *Cheilolejeunea rigidula* (filídios caducos e regenerantes), *Lejeunea maxonii* (filídios caducos e regenerantes), *Lejeunea phyllobola* (filídios caducos e regenerantes) e *Lejeunea tapajosensis* (filídios caducos e regenerantes).

A ocorrência abundante de processos de reprodução vegetativa em Lejeuneaceae, principalmente por filídios caducos, com ou sem regenerantes, é um fato que pode explicar a sua capacidade de colonizar diversos substratos e sua ampla distribuição, bem como o seu predomínio em florestas tropicais úmidas, frente às outras famílias de hepáticas. Essa estratégia reprodutiva permite formar, de um modo mais rápido e com baixo custo energético, maior número de gametófitos e, conseqüentemente, explorar melhor os recursos do ambiente, além de propiciar maior poder dispersivo, ampliando a área de distribuição do táxon, sem o custo energético do processo sexuado. Nos táxons neotênicos da Tribo Lejeuneae esse processo é bem característico, com abundante formação de gemas discóides que são formadas em determinadas regiões da lâmina ou margem do lobo dos filídios, mesmo em gametófitos com esporófito desenvolvido. A abundante formação de gemas nesse grupo pode ser uma resposta à alta instabilidade do substrato que comumente colonizam (folhas vivas), e esse fato também explica a ocorrência de neotenia, verificada pelo padrão pendular (em zig-zag) de segmentação do merófito, padrão este observado nos estádios iniciais da formação de ramos (Schuster 1980, Gradstein *et al.* 2006).

Tem sido muito comum o uso dos processos de reprodução vegetativa como critério taxonômico para separação de espécies ou mesmo na circunscrição de gêneros. Nos gêneros *Radula* e *Lejeunea*, por exemplo, a reprodução vegetativa por filídios caducos é usada

como critério para separar grupos de espécies. Na circunscrição de *Rectolejeunea* a reprodução vegetativa por filídios caducos foi um forte critério utilizado tanto por Evans (1906) quanto por Schuster (1980, 2000).

Os processos de reprodução vegetativa por serem bastante comuns e ocorrerem em diversos táxons não estreitamente relacionados, não são úteis para se estabelecerem relações filogenéticas e o seu uso como critério taxonômico diagnóstico deve ser feito com cautela, embora seja uma importante característica de certas espécies. Também não é adequado afirmar-se que em um determinado táxon esses processos não ocorram, apesar de não terem sido observados.

Agradecimentos – O autor é especialmente grato aos curadores dos Herbários CEPEC, HUEFS, SP, NY, G, a Silvana Vilas Bôas-Bastos, pela confecção das ilustrações, e aos revisores por suas sugestões.

Referências bibliográficas

- EVANS, A. 1906. Hepaticae of Puerto Rico. IV. *Cheilolejeunea*, *Rectolejeunea*, *Cystolejeunea* and *Pycnolejeunea*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 31:183-226.
- FULFORD, M. 1944. Sporeling and vegetative reproduction in the genus *Ceratolejeunea*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 71:638-654.
- GLIME, J.M. 2007. Bryophyte Ecology. Vol. 1. Physiological Ecology. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryoecol.mtu.edu> (acesso em 26/10/2007).
- GRADSTEIN, S.R. 1994. Lejeuneaceae: Ptychanthoideae, Brachiolejeuneae. Flora Neotropica, Monograph 62: 1-216.
- GRADSTEIN, S.R. & D.P. COSTA. 2003. Liverworts and hornworts of Brazil. Memoirs of the New York Botanical Garden 87:1-301.
- GRADSTEIN, S.R., WILSON, R., ILKIU-BORGES, A.L. & HEINRICH, J. 2006. Phylogenetic relationships and neotenic evolution of *Metzgeriopsis* (Lejeuneaceae) based on chloroplast DNA sequences and morphology. Botanical Journal of the Linnean Society 151:293-308.
- HOLMGREN, P.K., HOLMGREN, N.H. & BARNETT, L.C. 1990. Index herbariorum, part I. The Herbaria of the world. New York Botanical Garden, New York.
- KIMMERER, R.W. 1991. Reproduction ecology of *Tetraphis pellucidus* II. Differential success of sexual and asexual propagules. The Bryologist 94:248-288.
- KIMMERER, R.W. 1994. Ecological consequences of sexual versus asexual reproductions in *Dicranum flagellare* and *Tetraphis pellucidus*. The Bryologist 97:20-25.
- LAAGA-LINDBERG, S. 1999. Asexual reproduction in a population of a leafy hepatic species *Lophozia silvicola* Buch in central Norway. Plant Ecology 141:137-144.

- LAAKA-LINDBERG, S. 2000. Substrate preference and reproduction in *Lophozia silvicola* (Hepaticopsida) in Southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 37:85-93.
- LONGTON, R.E. & SCHUSTER, R.M. 1983. Reproductive Biology. In *New Manual of Bryology* (R.M. Schuster, ed.). Hattori Botanical Laboratory, Nichinan, p.386-462.
- MARTIN, V. 2001. Gemmae on leaves and other observations regarding *Bryum flaccidus* Brid. *Evansia* 18:31-39.
- MISHLER, B. 1988. Reproduction ecology of Bryophytes. In *The reproductive ecology: patterns and strategies* (J. Lovet & L.L. Doust, eds.). Oxford University Press, Oxford, p.285-305.
- NEWTON, A.E. & MISHLER, B.D. 1994. The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76:127-145.
- NORDHORN-RICHTER, G. 2004. Bryophytes with asexual reproduction – their ability to succeed in an industrial area. *Oecologia* 54:391-400.
- PFEIFFER, T., FRITZ, S., STECH, M. & FREY, W. 2006. Vegetative reproduction and clonal diversity in *Rhytidium rugosum* (Rhytidiaceae, Bryopisda) inferred by morpho-anatomical and molecular analyses. *Journal of Plant Research* 119:125-135.
- REINER-DREHWALD, M.E. 1994. Sobre *Microlejeunea globosa* (Spruce) Steph. y la fragmentación del tallo, un tipo de reproducción asexual poco conocido en hepáticas. *Candollea* 49:225-232.
- REESE, W.D. 1997. Asexual reproduction in Calymperaceae (Musci), with special reference to functional morphology. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 82:227-244.
- REESE, W.D. 2001a. The gemmae of the Calymperaceae. *The Bryologist* 104:282-289.
- REESE, W.D. 2001b. Gemmipars in the Calymperaceae. *The Bryologist* 104:299-302.
- ROADS, E. & LONGTON, R.E. 2003. Reproductive biology and population studies in two annual shuttle mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 93:305-318.
- SCHUSTER, R.M. 1980. *Hepaticae and Anthocerotae of North America east Handredht Meridian*. Columbia University Press, New York.
- SCHUSTER, R.M. 1988. Ecology, reproductive biology and dispersal of Hepaticae in the tropics. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 64:237-269.
- SCHUSTER, R.M. 2000. Studies on Lejeuneaceae II. *Rectolejeunea* Evs. emend. Schust. (Lejeuneoideae). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 89:113-150.