

Sistemas de reprodução em Briófitas: pequenas plantas com grande sucesso reprodutivo

Breeding systems in Bryophytes: small plants of high reproductive success

Lorena TP Silva^{1,3,*}e Ary G Silva^{2,3}

1. Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas. Bolsista FAPES de Doutorado; 2. Professor Titular V, Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ecossistemas, Bolsista FUNADESP de produtividade em Pesquisa; Universidade Vila Velha – UVV. Rua Comissário José Dantas de Melo, Boa Vista, 21. Vila Velha, Espírito Santo, Brasil. CEP 29102-770.

*Autor para correspondência: lory.tereza@hotmail.com.

Resumo Este trabalho é resultado de uma revisão bibliográfica que procurou reunir artigos relativos ao sistema reprodutivo de briófitas, que envolvessem questões ligadas a populações naturais e as suas características reprodutivas. Dentre estas características estão as respostas às variações ambientais que podem ser vistas no tempo de maturação dos esporófitos, presença de reprodução sexuada ou assexuada em hepáticas e musgos, variação na expressão sexual nos diferentes ambientes. Estes fatores que podem ser incluídos dentro do conceito de sistemas reprodutivos podem, de alguma forma, explicar um pouco as razões do sucesso reprodutivo das briófitas, apesar das limitações que a manutenção do gametófito como fase predominante representam no ambiente terrestre.

Palavras-chaves: Briófitas, reprodução, gametófito, esporos, gemas.

Abstrat This paper is the result of a literature review which sought to bring together articles relating to the reproductive system of bryophytes, involving issues related to natural populations and their reproductive characteristics. Among these features are the answers to environmental variations that can be seen on maturation time of sporophytes, presence of sexual or asexual reproduction in liverworts and mosses, variation in sexual expression in different environments. These factors may be included within the concept of breeding systems may somehow explain in part the reasons for the reproductive success of bryophytes, despite the limitations of maintaining the gametophyte as the dominant phase represent the terrestrial environment.

Keywords: Bryophytes, reproduction, gametophyte, spores, gems.

Introdução

A reprodução é uma das mais importantes características dos seres vivos, visto que é através dela que ocorre a reposição dos indivíduos de uma população, com a garantia de manutenção de seu genótipo e viabilidade de sua prole, sendo por meio dela também a recombinação genética que permite aos indivíduos de gerações futuras apresentarem características fenotípicas que podem ou não favorecer a sua maior adaptabilidade às variações ambientais, ou mesmo a presença de mutações silenciosas em seu genótipo garantindo a variabilidade genética (Richards 1997).

As plantas desenvolveram, pelo menos, dois mecanismos distintos de reprodução: assexual e sexual e incluídas nesse grupo de organismos encontram-se as briófitas, que apesar de por anos terem sido tratadas como plantas inferiores, mostram-se como um grupo de grande sucesso reprodutivo, estando presentes até mesmo em ambientes onde as plantas vasculares encontram grandes dificuldades em se desenvolver (Vanderpoorten e Goffinet 2009).

No entanto antes de aprofundar-se nas formas de reprodução das briófitas são necessários alguns esclarecimentos em relação às diferenças marcantes entre essas plantas e os demais grupos vegetais denominados vasculares, que irão influenciar diretamente nos sistemas de reprodução.

Adotamos aqui a definição de que o sistema de reprodução é composto por todos os aspectos da expressão sexual, que de alguma forma interferem na contribuição genética relativa de uma geração de indivíduos de uma espécie para a geração seguinte, incluindo neste conceito então desde as características de órgãos e células responsáveis pela reprodução até os fenômenos que de alguma forma interferem neste processo, como por exemplo, a polinização (Richards 1997), ou como no caso das pteridófitas e briófitas a dispersão dos esporos.

De acordo com a classificação atual o grupo das briófitas é composto por três divisões distintas: Anthocerotophyta (Rezanglia *et al.* 2008), Marchantiophyta (Crandall-Stotler *et al.* 2008) e Bryophyta

(Goffinet *et al.* 2008), formando assim um grupo polifilético e não monofilético como era descrito anteriormente por supostamente terem surgido de um único ancestral comum (Goffinet e Shaw 2009).

Nas grandes divisões de plantas que desenvolveram a lignificação dos elementos condutores do xilema, o ciclo de vida marcado pela alternância de gerações haploide gametofítica e diploide esporofítica. No entanto nas briófitas a geração gametofítica é dominante (Vanderpoorten e Goffinet 2009). Apesar de relativamente pequenos por causa de sua dependência de água para a reprodução sexuada, os gametófitos de briófitas são bem mais elaborados do que os produzidos por qualquer planta terrestre, contendo em si características de reprodução sexuada e assexuada (Rezanglia e Duff 2000). O que difere das demais plantas terrestres em que a reprodução ocorre em órgãos especializados constituintes de um esporófito permanente, como no caso das angiospermas, cujas flores contêm como parte de sua estrutura o gametófito feminino e masculino.

O gametófito das briófitas é fotossintetizante e ocorre normalmente na cor verde, variando em diversos tons, podendo ser também avermelhado, amarelado, castanho e até preto e pode apresentar dois padrões básicos de morfologia, folhoso ou taloso (Glime 2007).

O gametófito folhoso ocorre tanto em musgos quanto em hepáticas. É constituído por filídios que são como “folhas primitivas”, formados por uma lâmina, geralmente uniestratosa, com ou sem uma costa multiestratosa, podendo esta ser única ou bifurcada. Ao redor do androécio ou ginoécio existem filídios ou anfigastos modificados, normalmente maiores, chamados filídios periqueciais (♀) ou filídios perigoniais (♂) que, em conjunto, formam o perianto, nas hepáticas, ou periquecio, nos musgos, que são estruturas de origem foliar que protegem os arquegônios e anterídios (Bordin e Yano 2009).

O gametófito taloso ocorre em antóceros e hepáticas. Nas hepáticas é formado por um *talo* ligeiramente achatado, não diferenciado em caulídio e filídios, em geral ramificado dicotomicamente ou algumas vezes pinado, apresenta uma ou várias camadas de células, pode ou não ter costa (Luizi-Ponzo *et al.* 2006). Os anterídios são produzidos na superfície do talo, cercados por um involúcro ou nus, ou em câmaras anteridiais especiais no interior do talo. Os arquegônios estão na superfície ou no interior do talo geralmente cercados por involúcros. Já em antóceros o gametófito é aplanado, com ou sem costa espessada, formando rosetas de coloração verde, com pouca diferenciação interna, em geral apresenta várias camadas de células de espessura. Os anterídios são esféricos, pedunculados e produzidos em cavidades dorsais do talo, ocorrendo em poucos ou solitários. Os arquegônios estão imersos na superfície dorsal e seus pescoços emergem um pouco além da superfície (Glime 2007).

O esporófito ocorre em todos os grupos de briófitas é geralmente efêmero e dependente do gametófito, desenvolvendo-se sobre ele, o que os mantém ligados é uma estrutura denominada pé, cujos tecidos estão intimamente relacionados aos do gametófito e realizam

a transferência de nutrientes ao esporófito, visto que o mesmo só apresenta atividade fotossintetizante quando é bem jovem. Ligado a esse pé está a seta, uma porção alongada do esporófito, nas hepáticas ela é hialina e cresce após a diferenciação da cápsula. Nos musgos ela é fotossintetizante, resistente e se alonga antes da diferenciação da cápsula. A cápsula é a porção final do esporófito, produtora de esporos. Ocorre em antóceros, hepáticas e musgos, porém com estruturas diferentes em cada um dos grupos (Luizi-Ponzo *et al.* 2006).

Nos antóceros a cápsula é alongada, representando quase todo o esporófito, possui crescimento indeterminado devido à presença de um tecido meristemático na sua base e abre-se por fendas longitudinais à medida que vai crescendo. Já nas hepáticas, a cápsula ocorre sobre a seta, apresentando formato arredondado e abrindo-se por valvas e contém esporos e elatérios no seu interior. Nos musgos, a cápsula possui uma estrutura mais complexa formada por: urna, peristômio, ânulo e opérculo. A urna é a região produtora de esporos e as demais estruturas são responsáveis pela abertura da cápsula e liberação dos esporos. Sobre a cápsula é encontrada a caliptra, que é uma estrutura de proteção, existente também nas hepáticas, porém bem desenvolvida e bem visível apenas nos musgos (Glime 2007).

Após conhecer um pouco mais sobre a morfologia das briófitas e as diferenças apresentadas por esse grupo em relação às demais plantas que povoam a terra atualmente, pode ser passada a impressão de que este seria um grupo desfavorecido, visto que muitas das suas características são extremamente restritivas, tanto em relação ao porte quanto a sua distribuição nos ambientes, uma vez que não possuem um sistema vascular lignificado, apresentam grande dependência de água limitando sua distribuição e dificultando sua reprodução nos ambientes mais secos, no entanto o que pode ser visto na prática é que essas pequenas plantas parecem estar em todo lugar, o que é um indicio de que apesar de suas características aparentemente tão restritivas elas conseguem se estabelecer e se reproduzir muito bem nos variados ambientes.

Tendo em vista esse paradoxo em relação às briófitas, vamos nesse artigo descrever alguns das características reprodutivas encontradas em representantes desse grupo, que irão auxiliar no conhecimento das estratégias utilizadas pelas briófitas em sua reprodução nos variados ambientes.

Sistemas de reprodução e sua abordagem em populações de Musgo

Os primeiros estudos envolvendo briófitas e reprodução tinham como foco o comportamento reprodutivo em musgos envolvendo desde os processo de maturação dos gametângios, passando pela fecundação e surgimento dos esporófitos até a dispersão dos esporos sem fazer associações as condições ambientais (Greene 1960, Forman 1965, Longton 1979, Zehr 1979, Raffaelli e Gianneri 1978, Mishler 1988). Seguindo essa mesma linha está o estudo de Lloret e Pérez (1984), que relaciona esses aspectos reprodutivos com as condições ambientais com o objetivo de explicar qual a

estratégia reprodutiva de maior ou menor êxito nos ambientes em estudo, ele utiliza quatro espécies de musgos: *Polytrichum formosum* Hedw., *Bartramia pomorrensis* Hedw., *Hedwigia ciliata* (Hedw.) P. Beauv. e *Grimmia laevigata* (Brid.) Brid.

As espécies encontradas no estudo de Lloret e Pérez (1984) ao serem comparadas com outras espécies de musgos presentes na Europa (Grenne 1960, Longton e Grenne 1969, Clarke e Grenne 1970, Rafaelli e Giannerini 1978), demonstram um padrão semelhante para os fenômenos reprodutivos estudados: O desenvolvimento dos gametângios ocorreu no outono e inverno, a fecundação teve lugar na primavera e verão, o esporófito apresentou um lento crescimento no verão na maioria das espécies. Já os processos meióticos passando pelo outono inverno e primavera, levando de três a cinco meses para a maturação dos esporos, seguida de sua dispersão na primavera e verão. Apesar desse padrão não poder ser generalizado para as espécies de ambientes em que não há presença de estações climáticas bem definidas, ele indica que assim como em espécies de plantas vasculares existe uma periodicidade nos processos de reprodução mesmo que a fase dominante não seja o esporófito.

Em estudos mais recentes em que a relação entre o tempo, os eventos de crescimento e reprodução no ciclo de vida de uma espécie já passam a ser descrito dentro do campo da fenologia (Glime 2007). Pode ser notado que as observações apresentam como foco os diferentes aspectos reprodutivos das briófitas em variados ambientes. Entre eles pode ser citado o estudo de Maciel-Silva e Valio (2011), realizado em florestas tropicais no Brasil, que mostram um aspecto interessante sobre o comportamento reprodutivo em relação a umidade do ambiente. Nas briófitas ocorrentes nesse ambiente, o padrão de expressão sexual constante ao longo do tempo é caracterizado como oportunista, sendo as temperaturas relativamente altas e a disponibilidade de água constante fatores favoráveis à produção contínua de órgãos sexuais. Este padrão oportunista já havia antes sido observado e mostra-se contrastante como observado em ambientes de clima temperado que é geralmente anual, caracterizado por uma estação de crescimento, onde novas estruturas reprodutivas são produzidas, após meses de cobertura de neve e temperaturas médias iguais ou abaixo de zero (Moyá 1992, Makinde e Odu 1994, Oliveira e Pôrto 1998, Une 2000, Pôrto e Oliveira 2002, Ayukawa *et al.* 2002, Laaka-Lindberg 2005).

Outra característica interessante é relacionada à produção do gametângio masculino que, possivelmente, apresenta maior gasto energético do que a de um gametângio feminino. Dessa forma, o desenvolvimento do gametângio masculino demora mais tempo do que o feminino, sendo também mais suscetível ao aborto. No entanto ambos os gametângios completam o seu desenvolvimento num período menor que um ano e o tempo de fertilização é dependente do período chuvoso e a dispersão de esporos ocorre nos meses mais secos (Maciel-Silva e Valio 2011), sendo este comportamento reprodutivo também descrito para espécies de florestas tropicais africanas (Fotoba 1998).

Ainda dentro desta mesma questão de desenvolvimento de

gametângios, há estudos que deixam claro que esse processo está diretamente relacionado às condições ambientais. Como pode ser exemplificado no trabalho de realizado em regiões desérticas da América, os resultados sobre a espécie *Syntrichia caninervis* Mitt. indicam que a diminuição da disponibilidade de água em altitudes mais baixas age de forma inibitória sobre a expressão sexuada, promovendo um aumento na densidade de indivíduos femininos, reduzindo assim a reprodução sexuada. Esses dados são consistentes com a hipótese de que a raridade de indivíduos masculinos pode ser causada, em parte, pela tolerância à dessecação diferencial entre os sexos, com masculinos menos capazes de tolerar ciclos repetidos de hidratação e dessecação, devido à sua maior necessidade energética para a expressão sexual (Stark *et al.* 2000, Benassi *et al.* 2011). Resultados semelhantes foram obtidos para a espécie *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not. no território da Rússia, sendo encontrado um número superior de plantas femininas, em relação às masculinas e plantas estéreis (Teleganova e Ignatov 2007, Teleganova 2008).

Além de aspectos da reprodução sexuada em musgos, há também estudos relacionados às formas de reprodução assexuada, tendo em vista que todos os aspectos reprodutivos, de uma forma geral, se encontram nos gametófitos, que são a forma dominante. Esses mecanismos, muitas vezes, consistem em processos de fragmentação ou propagação vegetativa de rizóides e a formação de gemas resistentes ao ambiente. Ambos os processos são responsáveis pela geração de clones e isso pode auxiliar seu estabelecimento e manutenção em ambientes pouco propícios a reprodução sexuada, o que permite as briófitas manter suas populações em ambientes aparentemente inóspitos a outras espécies vegetais.

De uma forma geral, na dinâmica populacional, algumas espécies podem se reproduzir de forma assexuada facultativa, sendo muitas vezes essa taxa de reprodução assexuada responsável pela demanda necessária ao recrutamento de novos indivíduos sendo a reprodução sexuada relativamente rara (Widén *et al.* 1994, McFadden 1997). Desse modo a reprodução assexuada ou clonal para muitas espécies vegetais é citada como a menos dispendiosa energeticamente e que em ambientes desfavorável costuma ser a mais utilizada. Entre as briófitas, essa forma de reprodução é constantemente utilizada (Correns 1899, Longton e Schuster 1983, During 1990, Newton e Mishler 1994, Heinken e Zippel 2004)

Entre os musgos que realizam essa forma de reprodução está *Polytrichum formosum* Hedw., no qual a reprodução assexuada é mais frequente através da dispersão de fragmentos do gametófito não é muito importante, contudo, a reprodução assexuada numa escala muito localizada através do crescimento vegetativo das genetas é muito extensa, na forma de ramificação do gametófito via crescimento clonal de rizomas (Velde *et al.* 2001). No entanto em algumas espécies como *Sphagnum rubellum* Wils, *Pleurochaete squarrosa* (Brid.) Lindb., *Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp. e *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb, apresentam expressiva participação da reprodução clonal, porém prevalecendo a forma

comum sem a formação de genetas (Shaw e Srodon 1995, Okland 1995, Croberg 2002, Pfeiffer 2006, Grundimann 2008).

A formação de gemas resistentes é também uma forma bem comum de reprodução assexuada utilizada pelas briófitas, como por exemplo, *Calymperes palisotii* Shwaegr, um musgo muito comum em ambientes urbanos, que possuem no ápice de alguns de seus filídios um prolongamento da costa onde varias gemas ficam organizadas, de forma semelhante a uma escova, essas gemas são alongadas e possuem de 4 a 8 células (Eguny e Olarinmoye, 1983, Sharp *et al.* 1994)

Outras espécies como *Platydictya jungermanioides*, *Philonotis turneriana* Mitt, *Bryum hemisphaericarpum* Mull. Hal. também possuem estruturas que inicialmente acreditavam ser gemas, no entanto eram pequenas estruturas formando pequenos tufo nas axilas dos filídios, ligados ao caulídio por um pequena haste, são muito semelhantes aos filídios, apenas em menor tamanho em geral estão em grandes quantidades e apresentam facilidade em se dispersarem (Singh 1929, Crum 1983). Algumas vezes esse processo de propagação reprodutiva também pode ser mediado por pequenos fragmentos de filídios, denominados regenerantes, ou mesmo um filídios inteiro no qual pode ocorrer a formação de rizoides como em *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Ångstr. (Plitt 1909). De uma forma geral tanto a formação de gemas ou mesmo a fragmentação geram estruturas que podem ser facilmente liberadas no ambientes pela ação do vento, ou mesmo pela ação mecânica de animais que por ventura utilizem a o substrato em que se encontrar em busca de recursos alimentares ou abrigo, ou mesmo ser carregadas por vetores como no caso das formigas (*Lasius platyborax* Seifert, 1991) pode assumir o papel de um vetor passivo para dispersar gemas como propágulos assexuados de *Aulaconnium androgynum* (Hedw.) Schwägr. (Rudolphi 2009).

Sistemas de reprodução e sua abordagem em populações de Hepáticas

Quando nos referimos às hepáticas em sua reprodução sexual, pode se dizer que seus ciclos e as respostas de suas características sexuais em relação ao fatores ambientais seguem padrões semelhante aos dos musgo, sendo respeitadas as variações morfológicas e estruturais de seus gametófitos, sem no entanto se delongar muito nestes aspectos, uma vez que vimos as possíveis respostas ao estudar os musgos.

Nas hepáticas em contraste com os musgos a maioria dos estudos referem-se a reprodução assexuada, que para este grupo tem um peso maior e portanto muitos estudos focam exatamente essa particular preferência das hepáticas pela reprodução assexuada, que é algo usual em muitas espécies, gêneros e até mesmo famílias (Evans 1902, Fulford 1941, 1942 e 1944, Schuster 1988, Duckett e Rezanglia 1993, Reiner-Drehwald 1994, Laaka-Lindberg 1999 e 2000).

No Brasil a literatura possui apenas um estudo sobre processos de reprodução vegetativa em hepáticas folhosas, e é justamente por ele começaremos, visto que o mesmo tem por foco os padrões de reprodução vegetativa na família Lejeuneace, que se mostra como

a família mais expressiva entre as hepáticas (Bastos 2008). Neste estudo foram identificação de seis padrões básicos de processos de reprodução vegetativa: (a) Fragmentação de ramos através de produção decládios, (b) fragmentação de filídios, (c) produção de regenerantes, que são pequenas plântulas originadas a partir de células da margem ou da lâmina do filídio, (d) filídios caducos, (e) produção de gemas, (f) anfigastros semicaducos. No entanto ele deixa claro que 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, como veremos a seguir que essas formas de reprodução não são aplicáveis apenas as espécies da família Lejeuneaceae.

Tendo como base os padrões vistos em Lejeuneace podemos citar outras espécies com ampla utilização da reprodução vegetativa como por exemplo *Cbiloscyphus perpusillus* (Hook f. & Tayl) Engel, que se utiliza da liberação de filídios caducos e da produção de gemas como uma estratégia reprodutiva em ambientes que não favorecem a sua reprodução sexual, mantendo assim a suas populações (Engel 1993). Outra espécie em que há presença de filídios caducos é *Plagiochila pluma* Steph., no entanto seus filídios são descritos como parcialmente caducos e de uma forma irregular, visto que não são tão frágeis e são pouco numerosos (Piippo 1992). Já em algumas espécies de *Frullania* pode ser observada a formação de gemas em vários estágios de desenvolvimento na região marginal dos lobos dos filídios, com as novas plântulas surgindo ainda no filídio preso ao caulídeo da planta original (Lorenz 1912).

Apesar da classificação citada para as formas de reprodução assexuada terem sido utilizadas apenas para hepáticas folhosas, isso não quer dizer que não poderiam ser aplicada as hepáticas talosas, visto que elas também utilizam a reprodução assexuada. Um exemplo disso seria a espécie *Ricciocarpus natans* (L.) Corda, que apesar de ser uma espécie talosa apresenta um aspecto tetralobular e seus lóbulos passampor divisões gerando uma estrutura octolobular, que são denominados lóbulos regenerantes, que ao se separar da planta original irão gerar um novo indivíduos (Ferreira 1990). Outra espécie a ser citada é *Marchantia polymorpha* L. que se reproduz assexuadamente por meio de gemas que surgem após os primeiros anos de estabelecimento, o que indica que pode ser um mecanismo utilizado como uma forma inicial de colonização sendo depois mantida a reprodução sexual (Unb 1984).

Apesar de muitos estudos relacionados à reprodução e alguns aspectos reprodutivos em briófitas, poucos são direcionados ao Brasil, o que deixa uma lacuna em relação a estudos que apresentam grande importância para preservação das espécies, em especial em regiões de Florestas Tropicais, seja na Amazônia ou na região de Mata atlântica, que são regiões comum conjunto de características que favorece ao desenvolvimento dessas espécies e portanto apresentam uma grande diversidade ainda inexplorada em relação a aspectos reprodutivos, sendo esse um fator crucial para desenvolvimento e manutenção de populações, logo neste estudo fica clara a necessidade de novos trabalhos direcionados a essas regiões no Brasil, como uma

forma de possibilitar e fundamentar a criação de medidas que podem contribuir com a preservação dessas espécies.

Referências

- Ayukawa E, Imura S, Kudoh S, Kanda H (2002) Reproductive phenology of subalpine moss, *Polytrichum obioense*. *Ren. et Card. Polar Bioscience* 11: 88–96.
- Bastos CJP (2008) Padrões de reprodução vegetativa em espécies de Lejeuneaceae (Marchantiophyta) e seu significado taxonômico e ecológico. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 309-315.
- Benassi M, Stark LR, Brinda JC, Nicholas D (2011) Plant size, sex expression and sexual reproduction along an elevation gradient in a desert moss. *The Bryologist* 114: 277-288.
- Clarke CGS, Grenne SW (1970) Reproductive performance of two species of *Poblia* at widely separated station. *Transactions of the British Bryology Society* 6: 114-128.
- Bordin J, Yano O (2009) **Briófitas**. Pós-graduação em biodiversidade vegetal e meio ambiente. São Paulo, Instituto de Botânica-São Paulo.
- Correns C (1899) Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoosedurch Brutorgane und Stecklinge. *Bryophyt Bibliographic* 7:1-472
- Crandall-Stotler B, Stotler RE, Long DG (2008) Morphology and classification of the Marchantiophyta. In: B. Goffinet, A. J. Shaw (ed). **Bryophyte Biology**. 2 ed. Cambridge, Cambridge University Press.
- Cronberg N (2002) Colonization dynamics of the clonal moss *Hylocomium splendens* on islands in a Baltic land uplift area: reproduction, genet distribution and genetic variation. *Journal of Ecology* 90: 925-935.
- Crum H (1983) Vegetative reproduction in *Platydictya*. *The Michigan Botanist* 23: 21-22.
- Duckett JG, Rezanglia K.S (1983) The reproductive biology of the liverwort *Blasia pusilla* L. *Journal of Bryology* 17: 541-552.
- During HJ (1990) Clonal growth patterns among bryophytes. In: van Groenendael J, Kron H (ed) **Clonal growth in plants: regulation and function**. The Hague, SPB Academic Publishing, pp 153–176.
- Egunyome A, Olarinmoye SO (1983) Studies on distribution and vegetative reproduction of *Calymperes palisotii* Shwagr. *Nova Hedwigia* 38: 487-499.
- Engel JJ (1993) Studies on Geocalycaceae (Hepaticae). IX. *Chiloscyphus perpusillus* (Hook f. & Tayl) Engel: A study in novel asexual reproductive strategies. *Nova Hedwigia* 56: 241-246.
- Evans AW (1902) Hepaticae of Puerto Rico – I. The species of *Leptolejeunea* including an account of their vegetative reproduction. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 29: 496-510.
- Ferreira AN (2009) Nota sobre la morfología y reproducción asexual em *Ricciocarpos natans* (L.) Corda (Marchantiales, Hepaticae) *Lilloa* 37: 51-54.
- Forman RTT (1965) A System for studying moss phenology. *The Bryologist* 68: 289-300.
- Fotoba PO (1998) Reproductive phenology of tree selected Tropical African mosses in South Nigeria. *Nigeria Journal of Botany* 11: 25-33.
- Fulford M (1941) Studies on American Hepaticae – III - vegetative reproduction in *Bryopteris fruticulosa*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 68: 636-639.
- Fulford M (1942) Sporeling and vegetative reproductive structures em *Archilejeunea*. *The Bryologist* 45:173-175.
- Fulford M (1944) Sporeling and vegetative reproduction in the genus *Cerato lejeunea*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 71: 638-654.
- Glime JM (2007) **Bryophyte Ecology**. v1. Physiological Ecology, Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Acessado em 20 of setembro de 2013 (<http://www.bryoecol.mtu.edu/>).
- Goffinet B, Buck WR, Shaw JA (2008) Morphology, anatomy and classification of the Bryophyte. In: Goffinet B, Shaw AJ (ed) **Bryophyte Biology**. 2 ed. Cambridge, Cambridge eUniversity Press, pp. p.55-138.
- Goffinet B, Shaw AJ (2009) **Bryophyte Biology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Greene SW (1960). The maturation cycle. or the stages of development of Gametangia and Capsules in Mosses. *Transactions of the British Bryology Society* 3: 736-745
- Grundmann M, Ansell SW, Russell SJ, Koch MA†, Vogel JC (2008) Hotspots of diversity in a clonal world — the Mediterranean moss *Pleurochaete squarrosa* in Central Europe. *Molecular Ecology* 17:825–838.
- Heinken T, Zippel E (2004) Natural re-colonization of experimental gaps by terricolous bryophytes in Central European pine forests. *Nova Hedwigia* 79:329–351
- Laaka-Lindenberg S (1999) Asexual reproduction in a population of a leafy hepatic species *Lophozia silvicola* Buch in central Norway. *Plant Ecology* 141:137-144.
- Laaka-Lindenberg S (2000) Substrate preference and reproduction in *Lophozia silvicola* (Hepaticopsida) in Southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 37: 85-93.
- Laaka-Lindenberg S (2005) Reproductive phenology in the leafy hepatic *Lophozia silvicola* Buch in southern Finland. *Journal of Bryology* 27: 253–259.
- Lloret FR, Pérez R (1984) Estudio del ciclo reproductivo de algunas especies de musgos. *Anales de Biología* 2: 319-326
- Longton E (1979). Studies on Growth, reproduction and population ecology in relation to microclimate in the bipolar moss *Polytrichum alpestre*. *The Bryologist*. 82: 325-367.
- Longton E, Greene SW (1969). The growth and reproductive cycle of *Pleurozium sclercherii*. *Annals of Botany* 33: 83-105.
- Longton RE, Schuster RM (1983) Reproductive biology. In: Schuster RM (ed) **New Manual of Bryology**. Nichinan, Hattori Botanical Laboratory, pp 386–462.
- Lorenz A (1912) Vegetative reproduction in the New England Frullaniae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 39: 279-284.
- Luizi-Ponzo AP, Bastos CJP, Costa DP, Pôrto KC, Câmara PEAS, Lisboa RCL, Vilas Boas-Bastos S (2006) **Glossarium polyglotum bryologiae**: versão brasileira do Glossário briológico. Juiz de Fora, Editora da Universidade Federal de Juiz de Fora.
- Maciel-Silva AS, Válio IFM (2011) Reproductive phenology of bryophytes in tropical rain forests: the sexes never sleep. *The Bryologist* 114: 708-719.
- McFadden CS (1997) Contribution of sexual and asexual reproduction to population structure in the clonal soft coral, *Alcyonium rudyi*. *Evolution* 51: 112-126.
- Makinde AM, Odu EA (1994) Phenological studies of selected savanna mosses of south-western Nigeria. *Experientia* 50: 616–619.
- Mishler B (1988) Reproduction ecology of Bryophytes. In: Lovet J, Doust LL (ed) **The Reproductive Ecology**: patterns and strategies. Oxford, Oxford University Press, pp.285-305.
- Newton AE, Mishler BD (1994) The evolutionary significance of asexual reproduction in mosses. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 76:127-145.

- Moyá MT (1992) Phenological observations and sex ratios in *Marchantia chenopoda* L. (Hepaticae: Marchantiaceae). **Tropical Bryology** 6: 161-168.
- Oklund RH (1995) Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian Boreal Spruce Forests. I. demography. **The Journal of Ecology** 83: 697-712.
- Oliveira SM e Pôrto KC (1998) Reprodução sexuada em musgos acrocárpicos do estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 12: 385-392.
- Pfeiffer T, Fritz S, Stech M, Frey W (2006) Vegetative reproduction and clonal diversity in *Rhytidium rugosum* (Rhytidiaceae, Bryopsida) inferred by morpho-anatomical and molecular analyses. **Journal of Plant Research** 119: 125-135.
- Piippo S (1992) On the asexual reproduction of *Plagiochila pluma* Steph. **Tropical Bryology** 5: 7-10.
- Plitt CC (1909) Asexual Reproduction of *Leucobryum glaucum*. **The Bryologist** 12: 79-81
- Pôrto KC, Oliveira SM (2002) Reproductive phenology of *Octoblepharum albidum* (Bryopsida, Leucobryaceae) in a tropical lowland Forest of northeastern Brazil. **Journal of Bryology** 24: 291-294.
- Raffaelli M, Giannerini P (1978). Gametangial and sporophyte development in some moss species. **Webbia** 32: 355-368.
- Reiner-Drehwald ME (1994) Sobre *Microlejeunea globosa* (Spruce) Steph. y la fragmentación del tallo, un tipo de reproducción asexual poco conocido em hepáticas. **Candollea** 49: 225-232.
- Renzaglia KS., Duff RJ, Nickrent DL, Garbary DJ (2000) Vegetative and reproductive innovations of early land plants: implications for a unified phylogeny. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**. 355: 769-793.
- Renzaglia KS, Villarreal JC, Duff RJ (2008) New insights into morphology, anatomy, and systematic of hornworts. In: Goffinet B, Shaw AJ (ed) **Bryophyte Biology**: 2 ed. Cambridge, Cambridge University Press.
- Richards AJ (1997) **Plant breeding systems**. 2 ed. London, George Allen & Unwin.
- Rudolphi J (2009) Ant-mediated dispersal of asexual moss propagules. **The Bryologist** 112: 73-79.
- Sharp AJ, Crum H, Eckel PM (1994) The moss flora of Mexico. **Memoires of the New York Botanical Garden** 69: 1-1113.
- Shaw AJ, Srodon M (1995) Clonal diversity in *Sphagnum rubellum* Wils. **The Bryologist** 98: 261-264.
- Singh TCN (1929) Notes on vegetative reproduction in two mosses from Mussoore. **New Phytologist** 29: 355-360.
- Schuster RM (1988) Ecology, reproductive biology and dispersal of Hepaticae in the tropics. **Journal of the Hattori Botanical Laboratory** 64: 237-269.
- Stark LR, Mishler BD, Mclethie DN (2000) The cost of relaxed sexual reproduction assessing patterns of reproductive allocation and sporophyte abortion in a Desert Moss. **American Journal of Botany** 87: 1599-1608.
- Teleganova VV, Ignatov MS (2007) On the reproductive biology of *Ptilium crista-crastensis* (Pylaisiaceae-Bryophyta). **Arctoa** 16: 89-98.
- Teleganova VV (2008) Mosses of Calunga province (Middle European Russian) and their reproductive features. **Arctoa** 17: 169-184.
- Unb K (1984) A field observation on the reproductive mode in *Marchantia*. L. **Hikobia** 9: 15-18.
- Une K (2000) Phenological study of *Bryum capillare* Hedw. (Bryophytes). **Japanese Journal of Biological Education** 41: 42-49.
- Vanderpoorten A, Goffinet B (2009) **Introduction to Bryophytes**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Velde MV, During HJ, Zandel IV, Bijlsma (2001) The reproductive biology of *Polytrichum formosum*: clonal structure and paternity revealed by microsatellites. **Molecular Ecology** 10: 2423-2434.
- Widén B, Cronberg N, Widén M (1994) Genotypic diversity, molecular markers, and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. **Folia Geobotanica and Phytotaxonomica** 29: 245-263.
- Zher D.R. (1979). Phenology of Selected Bryophytes in Southern Illinois. **The Bryologist** 82: 29-36.