



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Morfologia e desenvolvimento de papilas em Pilotrichaceae Kindb.

Ana Gabriela Duarte Silva

Orientador: Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara

Brasília – DF

Junho, 2011

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Morfologia e desenvolvimento de papilas em Pilotrichaceae Kindb.

Ana Gabriela Duarte Silva

Dissertação de mestrado apresentada à Universidade de Brasília (UnB),
como parte dos requisitos para a obtenção
do título de Mestre em Botânica.

Brasília – DF

Junho, 2011

Morfologia e desenvolvimento de papilas em Pilotrichaceae Kindb.

Ana Gabriela Duarte Silva

Dissertação de mestrado aprovada pela banca examinadora em 20 de Julho de 2011.

Prof. Dr. Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara
Universidade de Brasília – UnB
Presidente da Banca de defesa

Dra. Micheline Carvalho-Silva
Universidade de Brasília – UnB

Dra. Denise Pinheiro da Costa
Jardim Botânico do Rio de Janeiro – JBRJ

Prof^ª. Dra. Maria das Graça M. de Sousa
Universidade de Brasília – UnB

Brasília – DF
Junho, 2011

Morfologia e desenvolvimento de papilas em filídios de Pilotrichaceae

Ana Gabriela Duarte Silva¹ & Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara¹

1. Universidade de Brasília, Campus universitário Darcy Ribeiro, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Brasília, DF, Brasil.

Autor para correspondência: Ana Gabriela Duarte Silva

Email: anagabriela_bio@yahoo.com.br

Resumo. A morfologia do esporófito tem sido tradicionalmente utilizada na separação dos táxons entre os musgos pleurocárpicos. Em Pilotrichaceae a morfologia do gametófito ainda apresenta caracteres interessantes e pouco investigados. O objetivo do trabalho foi conhecer a morfologia e o desenvolvimento das papilas na família Pilotrichaceae e avaliar a sua utilidade em inferir a história evolutiva do grupo. Os espécimes foram observados sob microscopia eletrônica de varredura e posteriormente eletromicrografados. Foram encontrados sete formas e dois tipos de desenvolvimento entre as papilas. Os resultados sugerem que as papilas são informativas e são possíveis sinapomorfias para alguns clados.

Abstract. Sporophyte morphology has been traditionally used in pleurocarpous moss taxonomy. In Pilotrichaceae the gametophyte morphology still hold interesting and under investigated characters. We aimed to investigate deeper the morphology and development of leaf papillae in Pilotrichaceae and assess their capacity to infer the family evolutionary history. Specimens were observed under scanning electron microscope. Seven morphological kinds of papillae were identified, as well as two different pathways of development. Results

suggest that papillae morphology and development are phylogenetically informative in Pilotrichaceae.

Palavras chave: Bryophyta, Hookeriales, microscopia eletrônica de varredura, musgos.

A família Pilotrichaceae Kindb. engloba 21 gêneros (Goffinet & Shaw 2009) e cerca de 420 espécies (Crosby et al. 2000) formando a maior família dentro da ordem Hookeriales (Crosby et al. 2000, Goffinet & Shaw 2009). A família apresenta distribuição pantropical, porém sua maior diversidade ocorre no neotrópico, com cerca de 200 espécies e 21 gêneros (Gradstein et al. 2001), dos quais 15 são reconhecidos somente para a região neotropical (Gradstein et al. 2001). Desde a descrição da família, em 1899, diversas classificações foram feitas utilizando principalmente a morfologia do esporófito na separação dos táxons (Brotherus 1925; Crum 1984; Crosby 1974; Buck & Goffinet 2000).

Buck et al. (2005) ao estudarem as relações filogenéticas entre os grupos de musgos pleurocárpicos com base em dados moleculares, utilizando 4 marcadores (dois de cloroplasto, um mitocondrial e um nuclear), demonstraram que a família Pilotrichaceae é monofilética (Fig. 1), porém muitos dos seus gêneros apresentaram-se polifiléticos, como *Brymela* Crosby & B.H. Allen, *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt., *Hypnella* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Lepidopilidium* (Müll. Hal.) Broth., *Lepidopilum* (Brid.) Brid., *Stenodyction* A. Jaeger ex M. Fleisch. e *Trachyxiphium* W.R. Buck. Como os táxons foram identificados corretamente, parte desse polifiletismo pode ser explicado pelo uso de características morfológicas não informativas utilizadas para delimitar os táxons dentro da família e também pela baixa amostragem de alguns gêneros, como *Brymela* com duas espécies amostradas de um total de 12 espécies descritas e *Callicostella* com três espécies amostradas de um total de 97 espécies

descritas. Por outro lado alguns gêneros foram bem amostrados, como *Hypnella* com duas das 4 espécies descritas e *Pilotrichidium*, com todas as suas espécies amostradas. Além disso, muitos clados apresentaram boa resolução, superior a 95% na análise bayesiana (“Bayesian posterior probabilities”), mostrando a confiabilidade da filogenia.

A morfologia do esporófito tem sido tradicionalmente utilizada para separar táxons dentro dos musgos pleurocárpicos (Hedenäs 1996; Buck et al. 2005), porém o esporófito é mais suscetível a alterações ambientais quando comparado com o gametófito, o que pode influenciar a sua morfologia (Hedenäs 2007). A morfologia do gametófito de musgos pleurocárpicos ainda é pouco utilizada na taxonomia e aparentemente é uma fonte promissora de características, como a morfologia dos filídios, estudada por Câmara & Kellogg (2010) em Sematophyllaceae. Além disso, em alguns grupos já estudados, os dados moleculares mostraram melhor correspondência com a morfologia do gametófito (Gardiner et al. 2005; Hedenäs 2007; Câmara & Kellogg 2010).

Papilas e mamilas são ornamentações na superfície das células dos filídios encontrada em muitos grupos de musgos. Segundo Magill (1990) papilas são “protuberâncias microscópicas sólidas associadas com espessamento da parede celular” e mamilas são “protuberâncias associadas com a extensão do lúmen celular, sem espessamento da parede da célula. O formato, a localização, o desenvolvimento e a quantidade por célula são pouco visíveis sob microscopia de luz e em geral podem levar a uma conclusão errada sobre estas estruturas (Robinson 1971; Cano 1997), como as papilas em “forma de C” observadas em *Tortula ruralis* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb., que Robinson (1971), ao investigá-las sob microscopia eletrônica de varredura (MEV) observou que as papilas em “forma de C” não ocorrem e representam como uma distorção causada pela microscopia de luz.

Estudos utilizando a morfologia das papilas sob MEV (microscopia eletrônica de varredura) na taxonomia foram realizados em musgos pleurocárpicos somente em

Sematophyllaceae Broth. (Câmara & Kellogg 2010) e em musgos acrocárpicos, nas famílias Pottiaceae (Werner *et al.* 2003), Fissidentaceae (Belin *et al.* 1974) e Polytrichaceae (Ireland 1991) e se revelaram-se importantes na separação dos táxons nesses grupos.

Não se conhece a morfologia e o desenvolvimento das papilas em Pilotrichaceae, porém a ausência ou presença tem sido utilizada para separar táxons em nível de gênero e espécie dentro da família (Crosby *et al.* 1985; Buck 1998; Vaz & Costa 2006).

O objetivo do estudo foi investigar a morfologia e o desenvolvimento das papilas nas células dos filídios em Pilotrichaceae e compará-las com a filogenia proposta por Buck *et al.* (2005), avaliando a sua utilidade para inferir a história evolutiva da família.

MATERIAL E MÉTODOS

Amostragem. Foram utilizadas as mesmas espécies que apresentam papilas (papilosas) amostradas na filogenia da família Pilotrichaceae por Buck *et al.* (2005) (Fig. 2). Como os gêneros papilosos, com exceção de *Callicostella*, são endêmicos do neotrópico foram utilizadas amostras somente dessa região. Também foram estudadas duas espécies de *Cyclodictyon* Mitt., um gênero não papiloso de Pilotrichaceae, também amostrado por Buck *et al.* (2005), escolhido aleatoriamente para obter a confirmação da ausência de tal caráter. Foi incluída no trabalho a espécie *Hypnella pilifera* (Hook. f. & Wilson) A. Jaeger por ser uma espécie comum e muito papilosa, mesmo não amostrada em Buck *et al.* (2005). Foram estudados todos os gêneros papilosos de Pilotrichaceae, totalizando 8 espécies distribuídas nos gêneros *Callicostella* (com 2% das espécies amostradas), *Callicostellopsis* (100% das espécies amostradas), *Hypnella* (75% das espécies amostradas) e *Pilotrichidium* (100% das espécies amostradas). O material estudado é oriundo dos herbários do Jardim Botânico de Nova York (NY), herbário da Universidade de Brasília (UB) e herbário do Instituto de

Botânica de São Paulo (SP). No total foram estudadas 10 espécies e 14 espécimes. Informação dos vouchers estão listados na tabela 1.

Preparação do material. Filídios foram retirados ao longo do ramo secundário, em diferentes estágios de maturação. As amostras foram preparadas de acordo com o protocolo sugerido por Bozzola & Russel (1998). As amostras foram reidratadas em água fervente por 5 minutos e em seguida o material foi desidratado em uma série alcoólica de diferentes concentrações (70%, 85%, 95%, 100%, 100% e 100%), trocando de concentração, no mínimo, a cada duas horas. Em plantas com as paredes celulares mais delgadas foi feita uma desidratação mais lenta (50%, 55%, 60%, 65%, 70%, 75%, 80%, 85%, 90%, 95%, 100%, 100% e 100%). Após a desidratação total o espécime foi seco através da técnica de dessecação ao ponto crítico, usando Deton vacuum LLC CPD – 1 e Balzers 030 CPD, utilizando o dióxido de carbono como fluido de transição. O material foi montado em “stubs” e coberto com uma camada de ouro ou ouro e paládio usando para tal os metalizadores Hummer 6.2 e Balzers 050 SCD e mantidos em um recipiente contendo sílica gel até o momento da observação sob MEV. Os espécimes foram observados e micrografados utilizando JSM – 840 A SM e JSM – 5410 LV, sob 15 kV e “working distance” de 10mm. Para tal, foram utilizados o Laboratório de Microscopia Eletrônica da Universidade de Brasília (DF) e o Pfizer Plant Research Laboratory (The New York Botanical Garden - NY, EUA).

RESULTADOS

Foi observado que quando as células dos filídios colapsam, devido à preparação do material (sem utilizar o método de secagem ao ponto crítico), as papilas continuam proeminentes, sugerindo que as papilas em Pilotrichaceae são sólidas.

Em todas as espécies analisadas o desenvolvimento das papilas ao longo da lâmina do filídio é basípeto, estando as papilas da região apical do filídio em um estágio mais maduro do desenvolvimento quando comparadas com as papilas da região basal. Além disso, todas as amostras apresentaram papilas somente na face abaxial dos filídios.

Os táxons com mais de uma papila por célula (pluripapilosos) observados apresentaram células com o comprimento pelo menos cinco vezes maior que a largura, enquanto os unipapilosos (uma papila por célula) apresentaram células irregularmente isodiamétricas (Tabela 2).

Foram encontrados sete tipos distintos de papilas desenvolvidas nomeadas Papila alongada, Papila piliforme, Papila verruculosa, Papila bífida, Papila estrelada, Papila semicônica e Papila denticulada (Figs. 3B, D e F, 4C e F, 5C e F) e dois tipos diferentes de desenvolvimento já observados por Câmara & Kellogg (2010) (Figs. 3 – 5).

A maioria das papilas apresentou um padrão de desenvolvimento em que não há alteração na sua forma até atingir a maturidade. Foi observado somente crescimento em altura das papilas (Fig. 3 e 5). Esse tipo de desenvolvimento foi observado nas Papilas alongada, piliforme, verruculosa, semicônica e denticulada.

Outro tipo de desenvolvimento (Fig. 4) foi notado nas Papilas bífida e estrelada, as quais sofrem mudanças morfológicas antes de atingirem a maturidade. No estágio inicial as papilas aparecem como protuberâncias simples, cessam seu crescimento e sofrem divisões. Após as divisões elas retomam seu crescimento até alcançarem a maturidade.

Papila alongada. Papilas simples (sem ramificação), alongadas (Fig. 3B), apresentando ápice agudo, mais estreito que a base, medindo $1,5 - 4\mu\text{m}$ de diâmetro na base e altura de $4 - 6\mu\text{m}$. São únicas por célula e sua localização coincide com o centro geométrico do lúmen celular. Observadas na maioria das células do filídio maduro. Quando imaturas, as papilas são

protuberâncias diminutas, com $1 - 2\mu\text{m}$ de diâmetro na base, crescendo sem alteração da forma até atingir a maturidade. Este tipo de papila foi observado em *Callicostellopsis meridensis* (Müll. Hal.) Broth. (Figs. 3A e B).

Papila piliforme. Papilas simples (sem ramificação), com aspecto de tricomas (Fig. 3D), medindo na base diâmetro de $2\mu\text{m}$ e altura de $4 - 6\mu\text{m}$. São encontradas cinco papilas por célula em uma única fileira ao longo do comprimento celular. As papilas aparecem como protuberâncias pequenas, ocupando quase toda a largura célula. Observadas na maioria das células do filídio maduro. As papilas imaturas apresentam o mesmo diâmetro das papilas maduras, porém são menores em altura, crescendo sem alterações da sua forma até chegarem à maturidade. Observado em *Hypnella pilifera* (Figs. 3C e D).

Papila verruculosa. Papilas simples (sem ramificação), com aspecto de verrugas (Fig. 3F), medindo na base diâmetro de $1\mu\text{m}$ e altura de aproximadamente $0,8\mu\text{m}$. São encontradas múltiplas por célula (ca. 10), distribuídas irregularmente pelo lúmen celular. As papilas aparecem como protuberâncias diminutas, com o mesmo diâmetro das papilas maduras, porém são menores em altura, crescendo sem alterações da sua forma até a maturidade. A papila verruculosa foi observada nas duas espécies do gênero *Pilotrichidium* Besch. investigadas (*P. antillarum* Besch. e *P. callicostatium* (Müll. Hal.) A. Jaeger). (Figs. 3E e F)

Papila bifida. Papilas ramificadas, com aspecto de “Y” (Fig. 4C), apresentando uma base de $2 - 4\mu\text{m}$ de altura e $1 - 3\mu\text{m}$ de diâmetro, sustentando dois cornos regulares. São encontradas cerca de 5 papilas por célula em uma única fileira ao longo do comprimento celular. Observadas na maioria das células do filídio maduro. Quando imaturas são protuberâncias simples, sofrendo alterações da forma durante o seu desenvolvimento até atingir a maturidade. Este tipo de papila foi observado em *Hypnella diversifolia* (Mitt.) W.H. Welch & H.A. Crum (Figs. 4A – C).

Papila estrelada. Papilas ramificadas, com aspecto estrelado. Apresentam de 3 – 5 cornos irregulares não sustentados por uma base (Fig. 4F). A altura dos cornos varia de 1,5 – 3,5 μm e o diâmetro na base pode variar de 1 – 4 μm . São encontradas de 3 – 5 papilas por célula em uma única fileira ao longo do comprimento celular. Observadas na maioria das células do filídio maduro. Quando imaturas são protuberâncias simples, sofrendo alterações da forma durante o seu desenvolvimento até atingir a maturidade. Este tipo de papila é encontrado em *Hypnella pallescens* (Hook.) A. Jaeger (Figs. 4D – F).

Papila semicônica. Papilas simples (sem ramificação), semelhante ao formato da papila cônica descrita por Câmara e Kellogg (2010) (Fig. 5C) para a família Sematophyllaceae, diferindo na altura (em Sematophyllaceae aparecem maiores). Medem na base diâmetro de 2,5 μm , altura de 2 – 3 μm . São únicas por célula, localizadas no centro do lúmen celular. Observadas na maioria das células do filídio maduro. As papilas imaturas tem diâmetro semelhante às papilas maduras, porém são menores em altura, crescendo sem alterações da sua forma até a maturidade. Observado em *Callicostella pallida* (Hornsch.) Ångström (Figs. 5A – C).

Papila denticulada. Papilas simples (sem ramificações), agudas (Fig. 5F), medindo na base diâmetro e altura de 2,5 μm . São encontradas duas papilas por célula, localizadas na região superior da célula, formando dentes nos filídios. Observadas somente as células marginais da região apical do filídio. Crescem sem alterações da sua forma até a maturidade. Observado em *Callicostella colombica* R.S. Williams e *C. pallida* (Figs. 5D – E).

Quando investigadas sob MEV as espécies de *Cyclodictyon* não apresentaram papilas em nenhum estágio do desenvolvimento, como já observado sob microscopia de luz.

DISCUSSÃO

A presença de papilas somente na face abaxial dos filídios também foi observado em Sematophyllaceae e Fissidentaceae (Câmara & Kellogg 2010; Belin et al. 1974), porém difere nos observados em Pottiaceae, na qual as papilas foram encontradas nas duas faces do filídio (Mishler 1987).

Em Pilotrichaceae quando as paredes celulares se colapsam devido à preparação do material, as papilas continuam proeminentes, sugerindo o uso adequado do termo “papila” para se referir a tais estruturas, o que não acontece em Sematophyllaceae, na qual as papilas são na realidade mamilas (Câmara & Kellogg 2010) de acordo com a definição clássica de Maggil (1990).

As papilas bífida e estrelada apresentaram o estágio de desenvolvimento inicial semelhante, com o mesmo tipo de divisão das papilas logo que elas surgem no filídio, porém apesar da morfologia das papilas maduras apresentarem ramificações elas se distinguem nas duas espécies, apresentando a primeira ramificações regulares, formando dois cornos e a segunda irregulares, formando de 3 a 5 cornos. Esse tipo de desenvolvimento também foi observado em *Syntrichia papillosissima* (Copp.) Loeske (*Tortula papillosissima* (Copp.) Broth.) por Mishler (1987) que também apresenta forma semelhante (ramificada com muitos cornos) da papila estrelada. As papilas em forma de saco (“Baggy papilla”) observadas em *Taxithelium planum* (Brid.) Mitt. por Câmara & Kellogg (2010) apresentam o mesmo tipo de desenvolvimento descrito para as papilas bífida e estrelada, porém a papila em forma de saco não se desenvolve em papilas ramificadas.

A papila piliforme apresenta estágio inicial de desenvolvimento semelhante à *Taxithelium nepalense* (Schwägr.) Broth., com papilas surgindo em uma única fileira de células ao longo do lúmen celular, ocupando quase toda a sua largura (Câmara & Kellogg 2010), porém a forma desenvolvida das papilas são distintas.

De acordo com Buck (1998) a espécie *Callicostella colombica* R.S. Williams apresenta margens regularmente serreadas e ausência de papilas em suas células. As células da lâmina se apresentaram lisas sob MEV, porém, a margem regularmente serreada é formada por duas papilas encontradas no ápice das células marginais do filídio maduro (papila denticulada, Fig. 5F). Esse tipo de papila também foi encontrado em *Callicostella pallida*. Por ser um clado monofilético segundo Buck et al. (2005) as células com duas papilas na margem podem ser consideradas uma sinapomorfia para as duas espécies de *Callicostella* investigadas. Porém *C. pallida* apresentou também outro tipo de papila disposta por todo o lúmen celular, que de acordo com a filogenia proposta por Buck et al. (2005) pode ser considerado uma homoplasia, se caracterizando como uma autapomorfia para a espécie.

O clado *Hypnella* (Fig. 1) é composto somente pela espécie *Hypnella pallescens* a qual apresentou papilas distintas de todas as outras espécies investigadas. O gênero *Hypnella* é tradicionalmente reconhecido por taxonomistas e tem sido separado facilmente dos outros gêneros devido as suas papilas seriadas observadas sob microscopia de luz. *Hypnella* foi amostrado por duas espécies na filogenia em Buck et al. (2005) e por três espécies sob MEV. Nas três espécies investigadas sob MEV as papilas mostram-se seriadas. *H. diversifolia* apresentou-se em outro clado (Clado *Pilotrichidium*, Fig. 1), caracterizando o gênero como polifilético. As papilas observadas em *Hypnella pallescens* e em *H. diversifolia* apresentaram desenvolvimento semelhante, no entanto a forma adulta mostrou-se diferente, corroborando o polifiletismo do gênero. A espécie *H. pilifera* apresentou papilas distintas no desenvolvimento e na forma das outras espécies do gênero investigadas, apesar de ter apresentado a mesma pluripapilosidade nos filídios, sugerindo que *H. pilifera* não pertença ao mesmo clado das outras espécies do gênero amostradas, o que confirmaria o polifiletismo.

O clado *Pilotrichidium* (Fig. 1) apresentou-se mal resolvido e composto por oito espécies, *Brymela tutezona* Crosby & B.H. Allen, *Trachyxiphium vagum* (Mitt.) W.R. Buck,

Hypnella diversifolia, *Thamniopsis pendula*, *Hemiragis aurea* (Lam. ex Brid.) Kindb., *Thamniopsis cruegeriana* (Müll. Hal.) W.R. Buck, *Pilotrichidium antillarum* e *P. callicostatum*. Porém, as espécies *Pilotrichidium antillarum* e *P. callicostatum* apresentaram-se parafiléticas em um clado bem suportado, caracterizando *Pilotrichidium* como um gênero monofilético. O gênero é composto por espécies com células com o mesmo tipo de papilosidade, diferenciando apenas na localização (*P. antillarum* apresenta papilas somente nas células do extremo ápice do filídio e *P. callicostatum* apresenta papilas por toda a superfície do filídio), sugerindo ser uma sinapomorfia para o gênero, corroborando o monofilatismo mostrado por Buck et al. (2005).

O clado *Callicostelopsis* (Fig. 1) é composto somente por *C. meridensis*. O gênero é monotípico e apresentou papilas distintas de todos os táxons observados. *C. meridensis* está localizado sozinho no clado, tendo como grupo irmão um clado com vários gêneros com células lisas (sem papilas) (Fig. 1). A forma única da papila mostrou-se como uma autapomorfia e suporta a posição filogenética para o gênero, confirmando, portanto a sua circunscrição.

O clado *Trachyxiphium* (Fig. 1) engloba três espécies que apresentam células lisas, *T. guadalupense* (Spreng.) W.R. Buck, *Callicostella diatomophila* (Müll. Hal.) M. Fleisch. e *Diploneuron convivens* E.B. Bartram. Buck et al. (2005) fizeram uma nova combinação e incluíram *Callicostella diatomophila* no gênero *Diploneuron* E.B. Bartram, com base em semelhanças moleculares.

O clado *Callicostella* (Figs. 1 e 2) contém duas espécies que apresentam pelo menos algum tipo de papila em comum, *C. colombica* e *C. pallida*. Como Buck et al.(2005) fizeram uma nova combinação, incluindo *C. diatomophila* em *Diploneuron* o gênero *Callicostella* forma um grupo monofilético bem suportado e dessa forma um clado bem resolvido. Porém por ser um gênero com grande quantidade de espécies é necessário aumentar o número de

táxons amostrados para clarificar a história evolutiva do grupo e obter a confirmação do monofilatismo.

Nos gêneros papilosos que se apresentaram monofiléticos em Buck et al. (2005), *Callicostella* e *Pilotrichidium*, o desenvolvimento e a morfologia das papilas apresentaram-se semelhantes, sugerindo sinapomorfias para os grupos. No gênero polifilético, *Hypnella*, o desenvolvimento e a morfologia das papilas revelaram-se distintos, apontando que as papilas nessas espécies surgiram ao longo da evolução de forma independente, sugerindo, assim, autapomorfias. No gênero *Callicostellopsis* a forma distinta das papilas também o separou de todos os outros clados.

Dessa forma, o presente estudo mostrou que as papilas podem ser informativas na história evolutiva dos gêneros papilosos dentro da família Pilotrichaceae, sugerindo o uso de características não informativas ao delimitar tais táxons, podendo explicar o grande polifiletismo mostrado por Buck et al. (2005).

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos a CAPES, ao Laboratório de Microscopia Eletrônica de Brasília, ao The New York Botanical Garden e a Marcella Thadeo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Belin, J. M., Bizot, M. & Dury, M. N. 1974. Le tissue foliaire chez les Fissidens. Société Botanique de France, Colloque Bryologie 121: 111 – 116.
- Bozzola, J. J. & Russel, L. D. 1998. Electron Microscopy Principles and Techniques for Biologists. 2nd ed. Jones & Bartlett, Sudbury, MA.
- Brotherus, V. F. 1925. Musci (Laubmoose). 2. Hälfte. In: A. Engler (ed.), Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig.

- Buck, W. R. 1998. Pleurocarpous mosses of the west indies. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 82: 1 – 400.
- , Cox, C. J., Shaw, J. & Goffinet, B. 2005. Ordinal relationships of pleurocarpous mosses, with special emphasis on the Hookeriales. *Sistematics and Biodiversity* 2: 121 – 145.
- & Goffinet, B. 2000. Morphology and Classification of Mosses. *In*: A.J. Shaw & B. Goffinet (eds.). *Bryophyte Biology*. University Press, Cambridge. p. 71 – 123.
- Câmara, P. E. A. S. & Kellogg, E. A. 2010. Morphology and development of leaf papillae in Sematophyllaceae. *The Bryologist* 113: 22 – 33.
- Cano, M. J. 1997. Importancia de la microscopia eletronica en los estudios taxonomicos de briofitos. *Boletin de La Sociedad Española de Briologia* 4: 1 – 3.
- Crosby, M. R. 1974. Toward a revised classification of the Hookeriaceae (Musci). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 38: 129 – 141.
- , Magill, R. E. & Allen, B. 1985. A review of the moss genus *Hypnella*. *The Bryologist* 88: 121 – 128.
- , Magill, R. E., Allen, B. & He, S. 2000. *A Checklist of the Mosses*. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Crum, H. 1984. Notes on Tropical American mosses. *The Bryologist* 87: 203 – 216.
- Gardiner, A., M. Ignatov, S. Huttunen & A. Troitsky. 2005. On resurrection of the families Pseudoleskeaceae Schimp. and Pylaisiaceae Schimp. (Musci, Hypnales). *Taxon* 54: 651 – 663.
- Goffinet, B. & Shaw, A. J. 2009. *Bryophyte Biology*. 2nd edition. Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P. & Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the bryophytes of Tropical America. The New York Botanical Garden, Nova York, NY. p. 438 – 456.

- Hedenäs, L. 1996 A cladistic overview of the "Hookeriales". *Lindbergia* 21: 107 – 138.
- 2007. Morphological characters and their use in pleurocarpous moss systematics. The systematics association special volume series 71: 227 – 245.
- Ireland, R. R. 1991. Cuticular papillae of *Atrichum crispum*. *The Bryologist* 94: 73 – 76.
- Magill, R. E. 1990. *Glossarium polyglottum bryologiae*. Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden 33: 1 – 50.
- Mishler, B. D. 1987. Leaf development in *Tortula papillosissima* (Pottiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 45: 48 – 54.
- Robinson, H. 1971. Scanning electron microscope studies on moss leaves and peristomes. *The Bryologist* 74: 473 – 483.
- Vaz, T. F. & Costa, D. P. 2006. Os gêneros *Brymela*, *Callicostella*, *Crossomitrium*, *Cyclodictyon*, *Hookeriopsis*, *Hypnella* e *Trachyxiphium* (Pilotrichaceae, Bryophyta) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Botânica Brasílica* 20: 955 – 973.
- Vaz-Imbassahy, T. F., Imbassahy, C. A. A. & Costa, D. P. 2008. Sinopse de Pilotrichaceae (Bryophyta) no Brasil. *Rodriguesia* 59 (4): 765 – 797.
- Werner, O., Ros, R. M. & González-Mancebo, J. M. 2003. The variability of papillae on the laminal cells of *Barbula indica* (Hook.) Spreng. (Pottiaceae: Musci): a morphological and molecular approach. *Cryptogamie, Bryologie* 24 (4): 367 – 375.

ANEXO1. FIGURAS

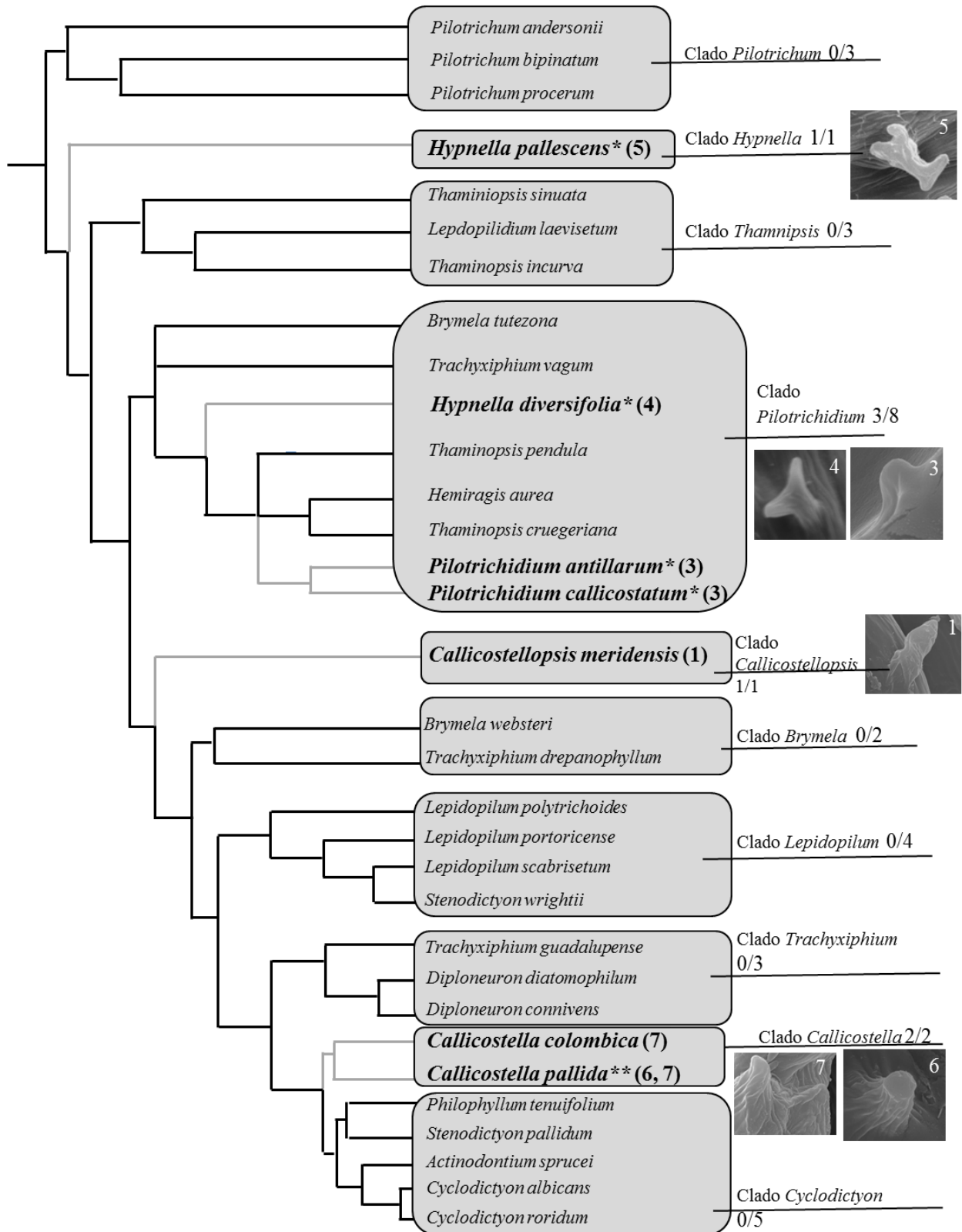


Figura 1. Filogenia adaptada da família Pilotrichaceae por Buck et al.(2005). Clados na cor cinza e táxons em negrito indicam clados papilosos. Números entre parênteses e nas

eletromicrografias fazem referência ao tipo de papila descrito (1. Papila alongada; 3. Papila verruculosa; 4. Papila bífida; 5. Papila estrelada; 6. Papila semicônica e 7. Papila denticulada). Retângulos cinza fazem referência à divisão da filogenia em clados monofilético informais. Números embaixo dos nomes dos clados referem aos táxons papilosos pelo número de táxons amostrados. *Táxon com células da lâmina pluripapilosas. ** Táxon com dois tipos de papilas. Resultados de análise bayesiana (“Bayesian posterior probabilities”) superior a 95%.

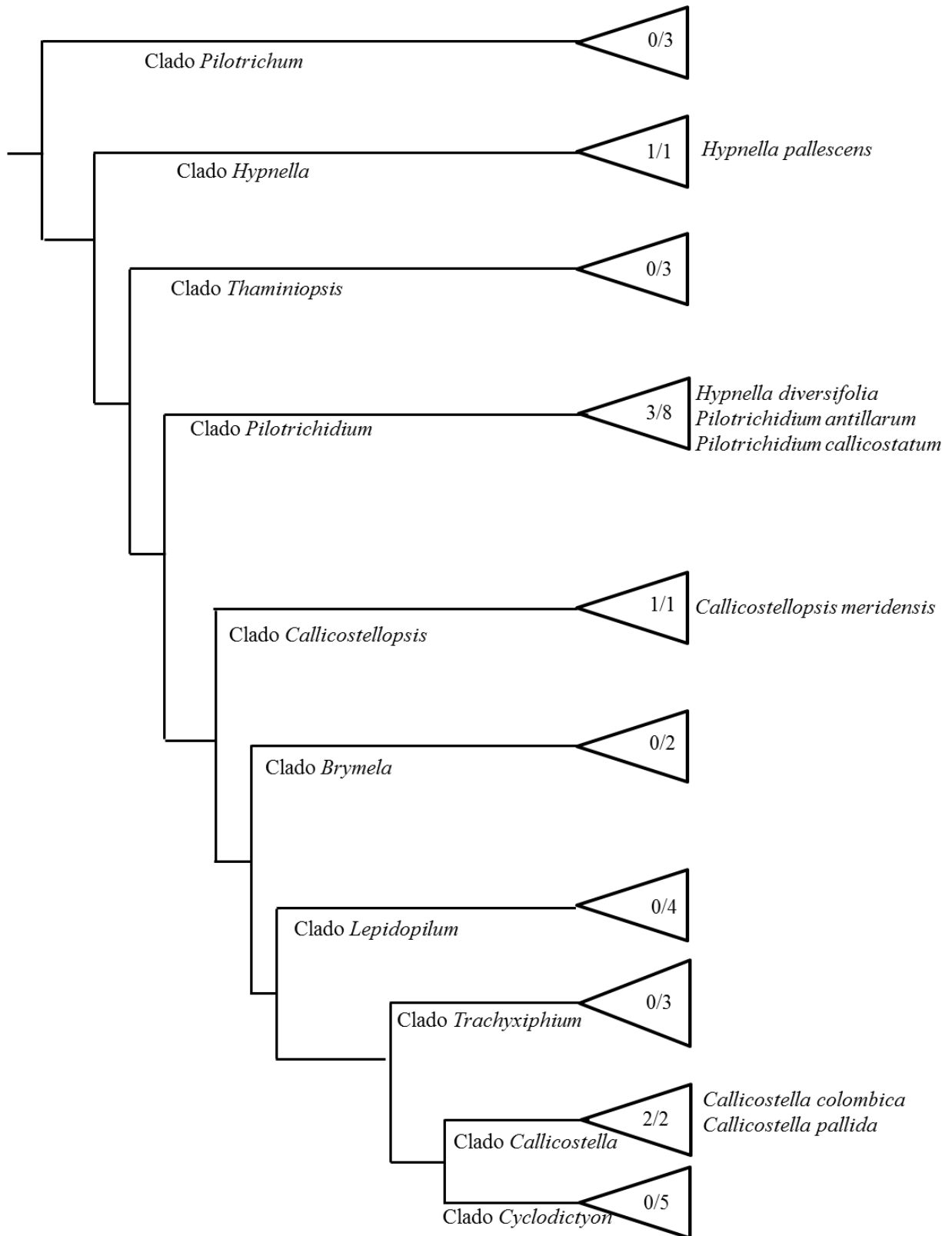


Figura 2. Filogenia adaptada da família Pilotrichaceae por Buck et al.(2005) dividida em 10 grandes clados monofiléticos. Números dentro dos triângulos representam quantidade de

espécies papilosas por número de espécies localizadas neste clado. Nomes em baixo dos clados representam nomes informais dados aos clados. Nomes ao lado dos triângulos representam os nomes das espécies papilosas encontradas no clado.

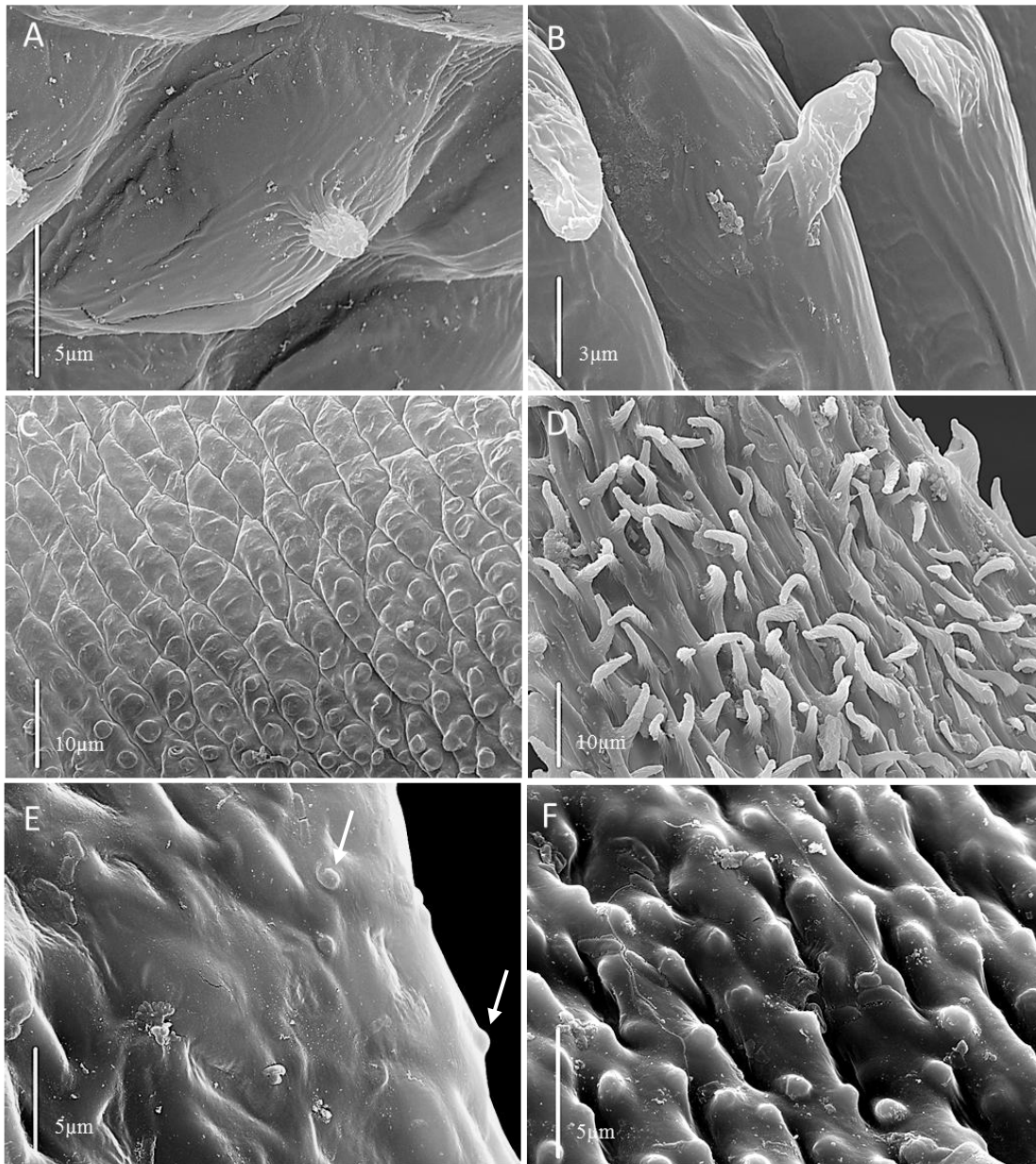


Figura 3. A – B. *Papila alongada*. A. Papila imatura B. Papila madura. C – D. *Papila piliforme*. C. Papila imatura D. Papila madura. E – F. *Papila verruculosa*. E. Papila imatura (setas) F. Papila madura.

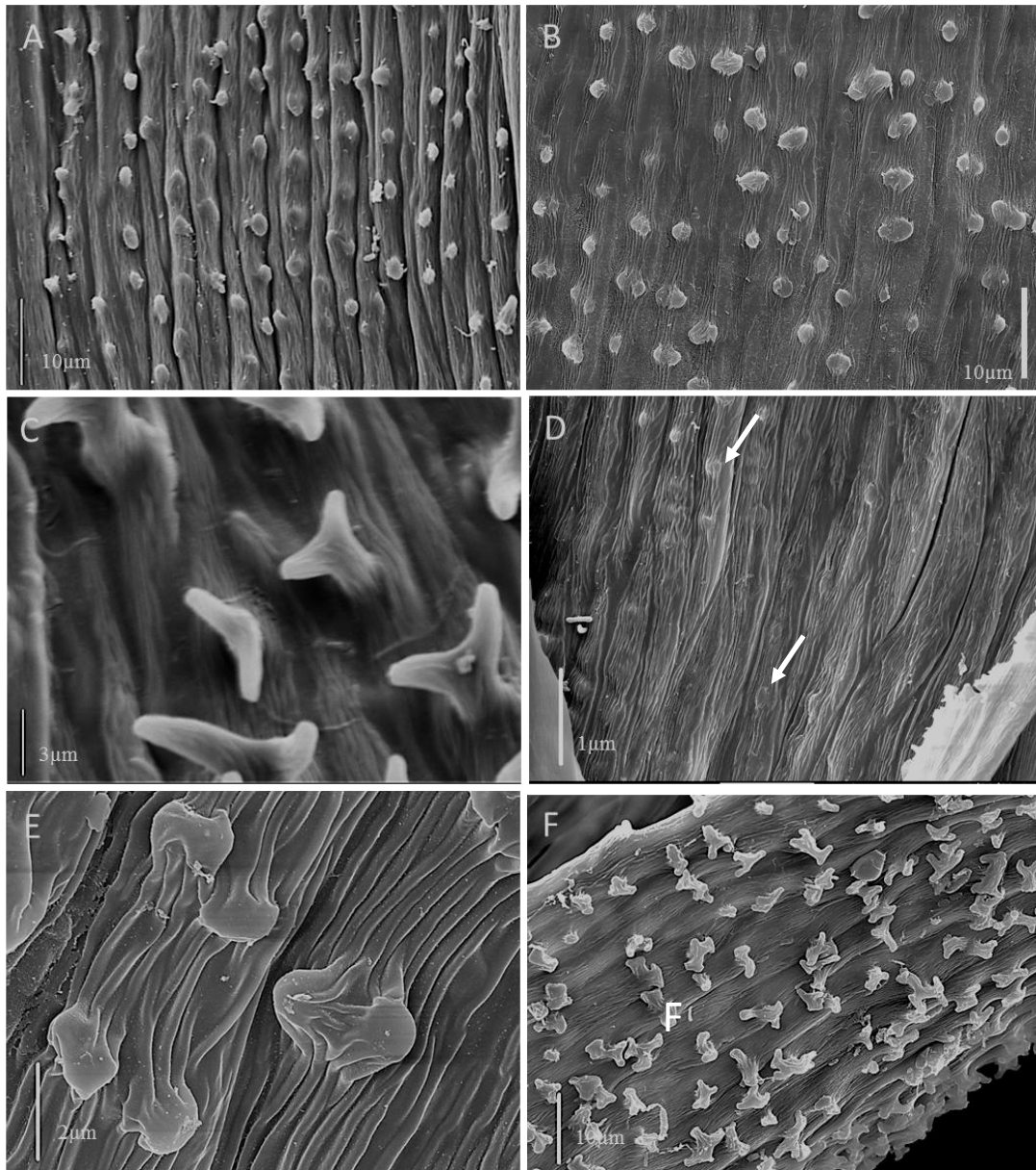


Figura 4. A – C. *Papila bífida*. A. Papila imatura B. Papila em divisão. C Papila madura. D – F. *Papila estrelada*. D. Papila imatura (setas) E. Papila em divisão. F. Papila madura.

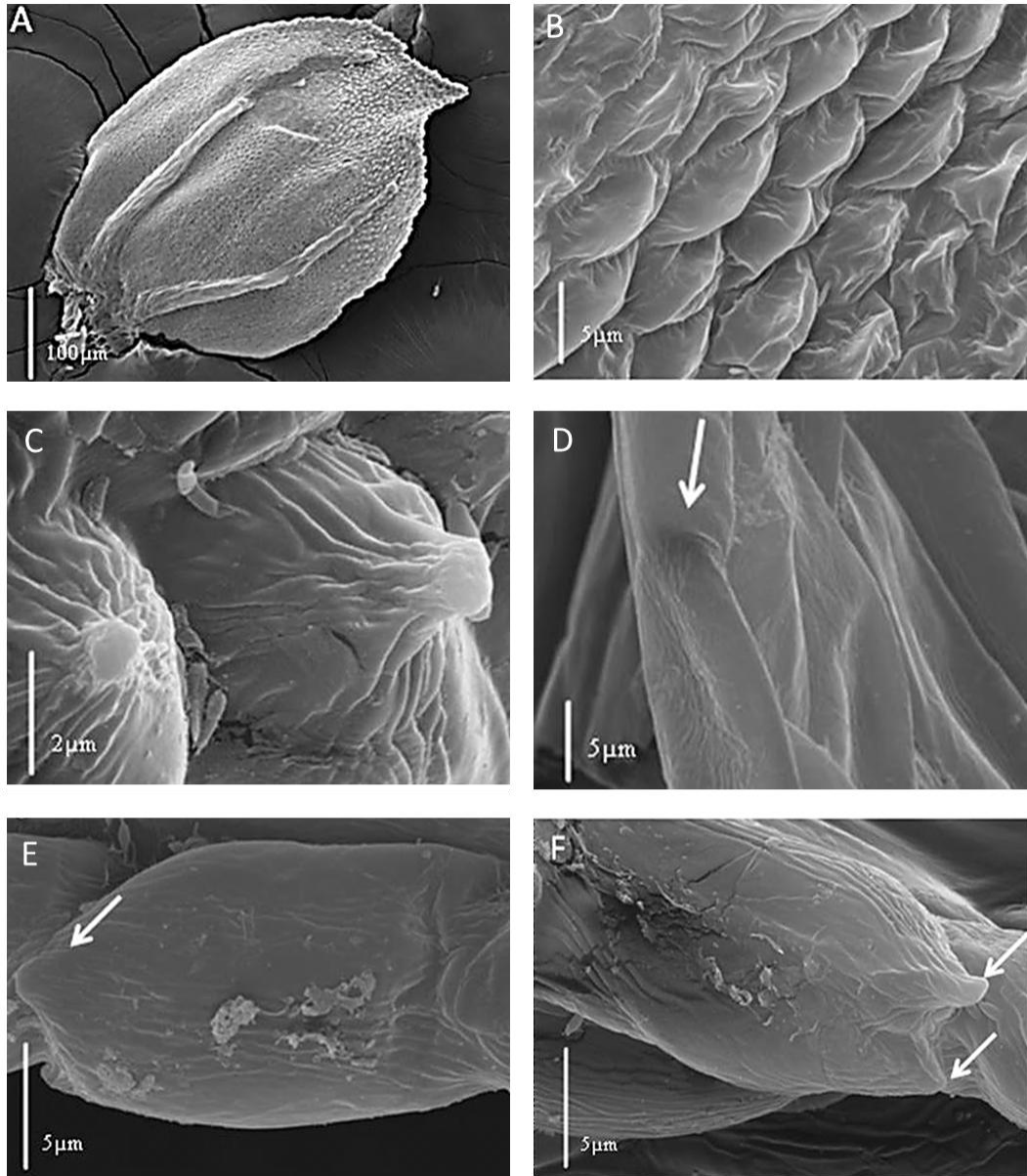


Figura 5. A – C. *Papila semicônica*. A. Filídio jovem B. Células jovens sem papilas C. Papila madura. D – F *Papila denticulada*. D. Filídio jovem sem papila (seta apontando a ausência de papila) E. Papila imatura (seta) F. Papila madura (seta).

ANEXO2. TABELAS

Tabela 1. Informação do voucher

Espécies	Coletor Número e Herbário	Local
<i>Callicostella diatomophila</i>	Underwood & Earle 1190 (NY)	Cuba
<i>Callicostella pallida</i>	Soares 544 (UB)	Brasil
<i>Callicostella pallida</i>	Allen 25421 (NY)	Suriname
<i>Callicostellopsis meridensis</i>	Griffin & López PV-89 (NY)	Venezuela
<i>Cyclodictyon albicans</i>	Folsom 4336 (NY)	Panamá
<i>Cyclodictyon roridum</i>	Croat 49416 (NY)	Equador
<i>Hypnella pallescens</i>	Reese 14544 (NY)	Porto Rico
<i>Hypnella pilifera</i>	Vital & Buck 19997 (NY)	Brasil
<i>Hypnella diversifolia</i>	Steere 27673 (NY)	Equador
<i>Hypnella diversifolia</i>	Churchill et al.18335 (SP)	Colômbia
<i>Hypnella diversifolia</i>	Crosby 5914 (SP)	Costa Rica
<i>Hypnella diversifolia</i>	Churchill et al. 14981 (SP)	Colômbia
<i>Pilotrichidium antillarum</i>	Duss 1045 (NY)	Guadalupe
<i>Pilotrichidium callicostatium</i>	Ramos et al. 1447 (NY)	Colômbia

Tabela 2. Medidas das células em dos diferentes tipos de papilas observados. Os valores encontrados para comprimento (C) e para a largura (L) são resultados da média de 25 medidas feitas na mesma região de filídios maduros.

Papilas	Comprimento μm	Largura μm	C:L μm
Alongada	23,9	10,5	2,3
Bífida	45,5	5,0	9,1
Piliforme	25,5	5,0	5,1
Verruculosa	7,0	7,0	1,0
Semicônica	13,3	13,3	1,0
Denticulada	14,9	6,7	2,2
Estrelada	64,0	5,0	12,8