

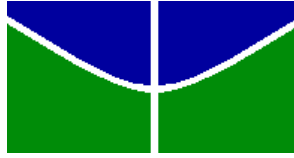
Universidade de Brasília  
Programa de Pós-Graduação em Botânica

**Revisão taxonômica e filogenia molecular de *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt.  
para região neotropical**

**ANA GABRIELA DUARTE SILVA**

**ORIENTADOR: PAULO EDUARDO AGUIAR SARAIVA CÂMARA**

Brasília  
Agosto, 2016



Universidade De Brasília – UnB  
Instituto De Ciências Biológicas  
Departamento De Botânica  
Programa De Pós-Graduação Em Botânica

**Revisão taxonômica e filogenia molecular de *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt.  
para região neotropical**

**Tese de doutorado apresentada à  
Coordenação do Programa de Pós-  
Graduação em Botânica da Universidade de  
Brasília como parte dos requisitos  
necessários para obtenção do título de  
Doutor em Botânica**

**ALUNA**

**ANA GABRIELA DUARTE SILVA**

**ORIENTADOR**

**PAULO EDUARDO AGUIAR SARAIVA CÂMARA**

Brasília  
Agosto, 2016

*“É preciso estudar muito pra saber um pouco”*

*Montesquieu*

## LISTA DE FIGURAS E TABELAS

CAPÍTULO 1	9
<b>Figura 1.</b> Filograma gerado por inferência bayesiana a partir da matriz combinada com os marcadores <i>rps4</i> , 26S e <i>nad5</i> .....	17
<b>Figura 2.</b> Destaque para o clado “core” <i>Callicostella</i> apresentado na Figura 1.....	21
<b>Tabela 1.</b> Sequências produzidas neste estudo .....	31
<b>Tabela 2.</b> Números de acesso do GenBank das sequências utilizadas nas análises ....	32
<b>Tabela 3.</b> Dados dos marcadores individuais e combinados .....	33
CAPÍTULO 2	34
<b>Figura 1.</b> <i>Callicostella apophysata</i> .....	47
<b>Figura 2.</b> Mapa de distribuição de <i>C. apophysata</i> .....	48
<b>Figura 3.</b> <i>Callicostella crenata</i> .....	53
<b>Figura 4.</b> Mapa de distribuição de <i>C. crenata</i> .....	54
<b>Figura 5.</b> <i>Callicostella depressa</i> .....	58
<b>Figura 6.</b> Mapa de distribuição de <i>C. depressa</i> .....	59
<b>Figura 7.</b> <i>Callicostella merkelii</i> .....	63
<b>Figura 8.</b> Mapa de distribuição de <i>C. merkelii</i> .....	64
<b>Figura 9.</b> <i>Callicostella pallida</i> .....	71
<b>Figura 10.</b> Mapa de distribuição de <i>C. pallida</i> .....	72



**Revisão taxônomica e filogenia molecular de *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt. para a região  
neotropical**

Ana Gabriela Duarte Silva

Tese de doutorado apresentada e aprovada pela banca examinadora em 9 de agosto de 2016

Orientador

---

Paulo Eduardo Aguiar Saraiva Câmara (UnB)

Universidade de Brasília

Presidente da banca de defesa

---

Denise Pinheiro da Costa (JBBRJ)

Jardim Botânico do Rio de Janeiro

---

Marcelo Fragomeni Simon (EMBRAPA)

EMBRAPA/CENARGEN

---

Maria das Graças Souza Machado (UnB)

Universidade de Brasília

---

Diego Knop Henriques (UnB)

Universidade de Brasília

---

Cássia Beatriz Munhoz (UnB)

Universidade de Brasília

## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO GERAL</b>	<b>1</b>
1. BRIÓFITAS	3
2. BRYOPHYTA	3
3. IMPORTÂNCIA DOS MUSGOS	4
4. CLASSIFICAÇÃO DOS MUSGOS	4
5. MUSGOS PLEUROCÁRPICOS	5
6. HOOKERIALES M. FLEISCH.	6
7. PILOTRICHACEAE KINDB.	6
8. <i>CALLICOSTELLA</i> (MÜLL. HAL.) MITT. <i>NOM. CONS.</i>	7
9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	8
<b>CAPÍTULO 1</b>	<b>11</b>
<b>RELAÇÕES EVOLUTIVAS EM <i>CALLICOSTELLA</i> (MÜLL. HAL.) MITT. COM ÊNFASE PARA A REGIÃO NEOTROPICAL</b>	<b>11</b>
1. INTRODUÇÃO	13
2. MATERIAL E MÉTODOS	15
3. RESULTADOS	18
4. DISCUSSÃO	24
5. AGRADECIMENTOS	29
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	29
<b>CAPÍTULO 2</b>	<b>36</b>
<b>REVISÃO TAXONÔMICA DE <i>CALLICOSTELLA</i> (MÜLL. HAL.) MITT. PARA A REGIÃO NEOTROPICAL</b>	<b>36</b>
1. INTRODUÇÃO	37
2. MATERIAL E MÉTODOS	40
3. RESULTADOS	41
3.1. CIRCUSCRIÇÃO DO GÊNERO	41
3.2. CARACTERES MORFOLÓGICOS	41
4. TRATAMENTO TAXONÔMICO	43
CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO PARA ESPÉCIES DE <i>CALLICOSTELLA</i> ENCONTRADAS NA REGIÃO NEOTROPICAL	45

<b>5. TIPOS NÃO VISTOS</b>	<b>75</b>
<b>6. NOVAS COMBINAÇÕES PARA ESPÉCIES EXCLUÍDAS DE <i>CALLICOSTELLA</i></b>	<b>77</b>
<b>7. AGRADECIMENTOS</b>	<b>81</b>
<b>8. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>81</b>

**Resumo geral** – A região neotropical é uma ecozona e apresenta alto grau de endemismo. Para a flora essa região abrange desde o sul do México até o extremo sul do Brasil. Das 97 espécies de *Callicostella* aceitas mundialmente 47 ocorrem na região neotropical. O gênero é bastante diverso, com ausência de características exclusivas, dificultando a sua circunscrição dentro de Pilotrichaceae. Além disso, as espécies de *Callicostella* também são muito parecidas morfológicamente o que também dificulta a delimitação de cada uma. O objetivo deste trabalho foi circunscrever o gênero *Callicostella* utilizando uma filogenia molecular como ferramenta. Foi identificado um *core* monofilético na hipótese de história evolutiva, que passou a ser reconhecido como gênero. Dentro do *core* foram identificadas cinco espécies, *C. apophysata*, *C. crenata*, *C. depressa*, *C. merkelii* e *C. pallida*. Para todas as espécies foi realizado o tratamento taxonômico, incluindo descrições, pranchas com fotos, mapas de distribuição e status de conservação baseado nos critérios da IUCN.

**Palavras-chave:** *Callicostella*, Filogenia, Musgos, Pilotrichaceae, Taxonomia

**General abstract** – The Neotropics is an ecozone and has a high degree of endemism. For the flora, this region extends from southern Mexico to southern Brazil. Of the 97 species of *Callicostella* accepted worldwide, 47 occur in the Neotropics. The genus is quite diverse, with no unique features, making it difficult to circumscribe within Pilotrichaceae. Additionally, species of *Callicostella* are also similar morphologically, which also hinders the definition of each. The goal of this study was to circumscribe the *Callicostella* using a molecular phylogeny as a tool. A monophyletic core has been identified in phylogeny, which has been recognized as a genus. Within the core five species were identified, *C. apophysata*, *C. crenata*, *C. depressa*, *merkelii* *C.* and *C. pallida*. For all species was performed taxonomic treatment, including

descriptions, boards with photographs, distribution maps and status conservação based on the IUCN criteria.

**Keywords:** *Callicostella*, Mosses, Phylogeny, Pilotrichaceae, Taxonomy

## Introdução Geral

---

### 1. Briófitas

As briófitas *sensu latu* formam um grupo de plantas terrestres que habitam todos os continentes do mundo, correspondendo, em número de espécies, ao segundo maior grupo de plantas terrestres existentes (Goffinet e Shaw, 2009), atrás somente das angiospermas. Elas formam um clado parafilético (Qiu et al., 2006) e se subdividem em três linhagens: as hepáticas, mais basais e representadas pela divisão Marchantiophyta Stotler & Crand.-Stotl, os musgos, respresentados pela divisão Bryophyta Shimp. e os antóceros, grupo mais derivado e constituinte da divisão Anthocerothophyta Rothm. ex Stotler & Crand.-Stotler (Goffinet e Shaw, 2009).

### 2. Bryophyta

A divisão Bryophyta corresponde a cerca de 13.000 espécies, que formam o grupo mais diverso dentro das briófitas (*sensu lato*) (Goffinet e Shaw, 2009). Apresentam o gametófito composto por um caulídio ereto ou rastejante, no qual se inserem filídios dispostos espiraladamente, e por rizóides pluricelulares (Gradstein et al., 2001).

O esporófito é dividido em pé, região de fixação no gametófito e nutrição do esporófito; seta, a qual promove a elevação da cápsula, e cápsula, onde se dá a produção de esporos (esporângio) (Gradstein et al., 2001). A cápsula é fechada pelo opérculo, que se rompe quando os esporos estão prontos para serem liberados, expondo o peristômio. O peristômio é uma estrutura em anel que circunda a abertura da cápsula e contém “dentes” que se movimentam de acordo com a umidade do ar, expondo os esporos que são gradualmente liberados (Maggil, 1990; Gradstein et al.

2001). A caliptra, derivada do arquegônio, cobre a cápsula e é comumente elevada para o alto com ela, à medida que a seta se eleva.

O ciclo de vida dos indivíduos incluídos na divisão Bryophyta apresenta uma geração gametofítica, dominante, haplóide e independente e uma esporofítica, temporária, diplóide e dependente da primeira (Gradstein et al., 2001). Juntamente com as hepáticas e os antóceros, são as únicas plantas terrestres que apresentam a geração gametofítica dominante, podendo apresentar uma grande diversidade morfológica (Vanderpoorten e Goffinet, 2009).

### **3. Importância dos musgos**

Apesar do tamanho quase insignificante, esse grupo vegetal tem importantes funções ecológicas, tais como: a formação de extensos tapetes os quais contribuem para o controle da erosão e, frequentemente, servem de substrato para o desenvolvimento de outros vegetais (Zartman, 2003) e abrigo a uma grande variedade de invertebrados e microorganismos (Gradstein et al, 2001). Apresentam também um importante papel na ciclagem de nutrientes (Zartman, 2003), retenção e disponibilidade de água (Goffinet e Shaw, 2009), destacando-se como agentes pioneiros na colonização e preparação de novos ambientes, para ocupação de outros grupos de organismos (Glime, 2007).

### **4. Classificação dos musgos**

Os musgos podem ser divididos em acrocárpicos, cladocárpicos ou pleurocápicos, baseado na posição do periquécio (Goffinet e Shaw, 2009), que é a região do gametófito feminino onde ocorre a fecundação e na qual vai se originar o esporófito. Os acrocárpicos tem o periquécio terminalmente no eixo principal, caracterizando o crescimento monopodial. Os cladocárpicos e pleurocárpicos são caracterizados pela

presença do periquécio nos ramos laterais e apresentam crescimento simpodial. Nos cladocárpicos o periquécio se localiza no ápice da ramificação, enquanto nos pleurocárpicos o periquécio se localiza lateralmente no ramo (La Farge-England, 1996).

## **5. Musgos pleurocárpicos**

Os musgos pleurocárpicos correspondem a 50% de todos os musgos (Ignatov e Shcherbakov, 2007) e formam um grupo monofilético, tendo sua monofilia fortemente sustentada por dados moleculares de marcadores do cloroplasto, nuclear e mitocondrial (De Luna et al, 1999; Buck et al. 2005; Newton et al., 2007;).

Os musgos pleurocárpicos surgiram há cerca de 165-131 milhões de anos, no período Cretáceo, juntamente com o aparecimento das florestas de angiospermas no cenozóico primitivo. Isso pode ser explicado pelas novas condições ambientais proporcionadas pelas angiospermas, como o aumento da umidade e a menor incidência de radiação solar, que são essenciais para as briófitas (Newton et al.2007).

O tempo absoluto da diversificação dos musgos pleurocárpicos ainda é uma incógnita, mas já é bem estabelecido que os mesmos representam um clado derivado (Shaw et al., 2003).

A posição filogenética derivada, os ramos muito curtos na base do clado e o baixo nível de diversidade de nucleotídeo distinguindo seus táxons, sugerem que os musgos pleurocárpicos, bastante ricos em espécies, representem uma radiação relativamente recente e rápida dentro das Bryophyta (Shaw et al., 2003).

Os musgos pleurocárpicos estão representados por 3 ordens (Goffinet e Buck, 2004), separadas, principalmente, de acordo com a arquitetura do peristômio: Ptychomniales W. R. Buck, C. J. Cox, A. J. Shaw & Goffinet, Hypnales (M. Fleisch.) W. R. Buck & Vitt e Hookeriales M. Fleisch., sendo essas duas últimas consideradas



as principais linhagens de musgos pleurocárpicos e também ordens irmãs (Buck et al. 2005).

## **6. Hookeriales M. Fleisch.**

A ordem Hookeriales forma um grupo monofilético (Buck et al., 2005) e contém indivíduos caracterizados por conter células laminares geralmente curtas e de parede celular espessa, sem diferenciação de células alares, opérculo rostrado, dentes do exóstoma frequentemente sulcado e caliptra mitrada. Atualmente é organizada em sete famílias, de acordo com Goffinet & Shaw (2009): Hypopterygiaceae Mitt., Saulomataceae W. R. Buck, C. J. Cox, A. J. Shaw & Goffinet, Daltoniaceae Shimp., Schimperobryaceae W. R. Buck, C. J. Cox, A. J. Shaw e Goffinet, Hookeriaceae Shimp., Leucomiaceae Broth. e Pilotrichaceae Kindb., englobando um total de 52 gêneros (Goffinet & Shaw, 2009) e cerca de 750 espécies (Buck e Goffinet, 2000) por todo o mundo.

## **7. Pilotrichaceae Kindb.**

A família Pilotrichaceae também forma um grupo monofilético, apesar do polifiletismo dos seus gêneros (Buck et al., 2005). Foi criada em 1899 por Nils Conrad Kindberg e desde então colocada na ordem Hookeriales. Pilotrichaceae é bem diversa na América Tropical, especialmente em regiões úmidas (Buck et al., 2005; Vaz-Imbassahy e Costa, 2008). De acordo com a classificação de Goffinet & Shaw (2009), a família engloba 21 gêneros que, segundo Crosby et al. (2000), possuem cerca de 420 nomes de espécies, sendo a maior família dentro de Hookeriales.

A família Pilotrichaceae apresenta diversos problemas taxonômicos, principalmente no que diz respeito à delimitação de seus gêneros e espécies, como o grande polifiletismo dentro da família (Buck et al. 2005). Outra dificuldade

encontrada nesse grupo é a grande quantidade de nomes de espécies descritas (420 segundo Crosby et al. 2000), muitas consideradas sinônimas (Vaz-Imbassahy e Costa, 2008). Tais problemas podem ser explicados, em parte, pela grande variedade morfológica dos seus táxons (Vaz-Imbassahy e Costa, 2008) e também na escolha das características que os separam, como a morfologia do esporófito, já que esse é um caráter que apresenta grande plasticidade, sendo bastante vulnerável a pressões ambientais, o que não acontece com o gametófito.

Pilotrichaceae se caracteriza por apresentar ramos primários rastejantes e secundários ascendentes ou eretos, costa dupla geralmente bem desenvolvida, presença de hialoderme no caulídio da maior parte dos gêneros, filídios frequentemente complanados, células variando de isodiamétricas a lineares, lisas ou papilosas, com alares não diferenciadas e caliptra geralmente pilosa (Buck, 1998; Gradstein et al., 2001).

#### **8. *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt. nom. cons.**

*Callicostella* foi descrito por Müller em 1851 como uma seção de *Hookeria* (*Hookeria* sect. *Callicostella*) para abrigar 11 espécies. A partir daí muitas espécies foram inseridas e retiradas do gênero e, atualmente, *Callicostella* compreende 97 espécies aceitas. Sua distribuição, apesar de ser pantropical, apresenta a maior diversidade na região neotropical (ca. 60% do número total de espécies). É encontrada em altitudes que variam de 0 a 2.400m (Gradstein et al. 2001). Em estudos filogenéticos (Buck et al. 2005, Cox et al. 2010), o gênero mostrou-se polifilético, mas apareceu sempre inserido em Pilotrichaceae. Até o momento não foram esclarecidas características morfológicas que definem *Callicostella*, e trabalhos que descrevem o gênero citam uma ampla variedade de características morfológicas que são facilmente confundidas com outros gêneros da família. Assim, o objetivo deste

estudo foi circunscrever o gênero *Callicostella*, utilizando filogenia molecular para clarificar a taxonomia do grupo. Para atingir o objetivo deste trabalho são apresentados os seguintes capítulos:

**Capítulo 1.** Relações evolutivas em *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt. com ênfase para a região neotropical, visando comprovar o monofiletismo de *Callicostella* e clarificar as relações filogenéticas das espécies do gênero.

**Capítulo 2.** Revisão taxonômica de *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt. para a região neotropical. Neste capítulo é apresentado o tratamento taxonômico para o gênero, incluindo chave de identificação, descrições, sinonimizações, mapas de distribuição e status de conservação das espécies segundo os critérios da *International Union for Conservation of Nature* - IUCN.

## 9. Referências Bibliográficas

- Buck, W. R. 1998. Pleurocarpous mosses of the west indies. The New York Botanical Garden, Nova York, EUA.
- Buck, W.R. & Goffinet, B. 2000. Morphology and Classification of Mosses. In: A.J. Shaw & B. Goffinet (eds.). Bryophyte Biology. University Press, Cambridge, Inglaterra.
- Buck, W. R., Cox, C. J., Shaw, J. & Goffinet, B. 2005. Ordinal relationships of pleurocarpous mosses, with special emphasis on the Hookeriales. Systematics and Biodiversity (2): 121-145.
- Crosby, M. R., Magill, R. E., Allen, B., He, S. 2000. A Checklist of the Mosses. Missouri Botanical Garden, St. Louis, EUA.
- De Luna, E., A. E. Newton, A. Withey, D. Gonzalez & B. D. Mishler. 1999 [2000]. The transition to pleurocarpy: a phylogenetic analysis of the main Diplolepidous

- lineages based on *rbcL* sequences and morphology. *The Bryologist*. 102: 634-650.
- Glime, Janice M. 2007. *Bryophyte Ecology. Physiological Ecology*. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. <http://www.bryoecol.mtu.edu>.
- Goffinet, B. & Buck, W. R. 2004. Systematics of the Bryophyta (Mosses): From molecules to a revised classification. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 98: 203-239.
- Goffinet, B. & Shaw, A. J. 2009. *Bryophyte Biology*. 2<sup>nd</sup> 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, EUA.
- Ignatov, M. S. & Shcherbakov, D. E. 2007. Did pleurocarpous mosses originate before Cretaceous?. *The systematics association special volume series* 71: 321-336.
- La Farge-England, C. L. 2009. Growth Form, Branching Pattern, and Perichaetial Position in Mosses: Cladocarpus and Pleurocarpus Redefined. *The Bryologist* 99 (2):170-186.
- Magill, R. E. 1990. *Glossarium polyglottum bryologiae*. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*. 33: 1-50.
- Newton, A. E., Wikstrom, N., Bell, N., Forrest, L. L., Ignatov, M. S. 2007. Dating the Diversification of the Pleurocarpous Mosses. *The systematics association special volume series* 71: 337-366.
- Qiu, Y.-L., Li, B., Wang, Z., Chen, V., Knoop, M., Groth-Malonek, O., Dombrowska, J., Lee, L., Kent, J., Rest, G. F., Estabrook, T. A., Hendry, D. W., Taylor, C. M.

- Testa, M. Ambros, B. Crandall-Stotler, R. J. Duff, M. Stech, W. Frey, D. Quandt e C. C. Davis. 2006. The deepest divergences in land plants inferred from phylogenomic evidence. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 103: 15511-15516.
- Shaw, A. J., Cox, C. J., Goffinet, B., Buck, W. R. & Boles, S. B. 2003. Phylogenetic evidence of a rapid radiation of pleurocarpous mosses (Bryophyta). *Evolution* 57: 2226-2241.
- Vanderpoorten, A. & Goffinet, B. 2009. *Introduction to Bryophytes*. Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Vaz-Imbassay, T. F., Imbassahy, C. A. A. & Costa, D. P. 2008. Sinopse de Pilotrichaceae (Bryophyta) no Brasil. *Rodriguésia* 59 (4): 765-797.
- Zartman, C. E. 2003. Habitat fragmentation impacts on epiphyllous bryophyte communities in central amazonia. *Ecology* 84 (4): 949-954.

## Capítulo 1

---

### RELAÇÕES EVOLUTIVAS EM *CALLICOSTELLA* (MÜLL. HAL.) MITT. COM ÊNFASE PARA A REGIÃO NEOTROPICAL

Ana Gabriela Duarte-Silva<sup>1</sup>, Micheline Carvalho-Silva e Paulo E. A. S. Câmara<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade de Brasília, Depto. de Botânica. Campus Universitário Darcy Ribeiro,  
Asa Norte. Brasília, DF. Brasil 70910-970.

Autor para correspondência (anagabriela\_bio@yahoo.com.br)

**Resumo**—*Callicostella* é um gênero composto por 97 espécies, cuja morfologia era bastante confusa por falta de delimitação de características exclusivas para o gênero, principalmente na região neotropical. O objetivo deste estudo foi esclarecer através de filogenia molecular a posição do gênero dentro da família Pilotrichaceae e apontar possíveis sinapomorfias para *Callicostella*, com ênfase na região neotropical. Foram feitas análises de máxima parcimônia, máxima verossimilhança e inferência bayesiana utilizando os marcadores moleculares *rps4*, 26S e *nad5*. As reconstruções mostraram um *core* monofilético que foi reconhecido como o gênero *Callicostella*, e caracteres morfológicos compartilhados somente dentro do gênero foram esclarecidos: rizóides em feixes, presença de três tipos distintos de filídios, costa dupla e bem marcada, células papilosas, células exoteciais colenquimatosas, opérculo rostrado e caliptra com base franjada. A filogenia apontou cinco clados bem estabelecidos dentro do gênero, com três espécies bem delimitadas para a região neotropical.

**Palavras-chave:** Bryohyta, Filogenia molecular, Musgos, Pilotrichaceae

**Abstract**—*Callicostella* is a genus consisting of 97 species and its morphology was quite confused by a lack of delimitation of exclusive features to the genus especially in the Neotropics. The aim of this study was to clarify, using molecular phylogeny, the genus position within the Pilotrichaceae and point out putative synapomorphies to *Callicostella*, emphasizing the Neotropics. Maximum parsimony, maximum likelihood and bayesian inference analyzes were performed using molecular markers *rps4*, 26S and *nad5*. Reconstructions showed a monophyletic core, which was recognized as the *Callicostella* genus, and morphological characters shared only within the genus were clarified: rhizoids in bundles, three distinct leaves types, double and well marked costae, lamina cells papillose, collenchymatous exothecial cells, rostrate operculum and calyptra lobate at base. The phylogeny pointed six clades well established within the genus with three well-defined species to the Neotropics.

**Keywords:** Bryophyta, Molecular phylogeny, Mosses, Pilotrichaceae

## 1. Introdução

Pilotrichaceae (Bryophyta) é a família com maior número de espécies dentro da ordem Hookeriales, com cerca de 420 espécies (Crosby et al. 2000), e atualmente tem a sua monofilia bem estabelecida por estudos moleculares (Buck et al. 2005; Cox et al. 2010). A família abriga 21 gêneros, dentre eles *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt. (Goffinet e Shaw 2009).

O gênero *Callicostella* foi descrito originalmente por Carl Müller (1851) como uma seção do gênero *Hookeria* e abrigava 11 espécies. Posteriormente foram publicadas muitas novas espécies para o grupo (Willis 1939; Bartram 1951; Crum 1952; Welch 1966) e atualmente *Callicostella* é o maior gênero dentro de Pilotrichaceae, com 97 espécies aceitas (www.tropicos.org - acesso 2016; Crosby et al. 2000).

As espécies de *Callicostella* sempre foram agrupadas e inseridas somente em duas famílias ao longo da história, Hookeriaceae (Fleisher 1908; Brotherus 1909; Brotherus 1925; Miller 1971; Crosby 1974) e Pilotrichaceae (Buck 1987; Buck e Goffinet 2000; Goffinet e Shaw 2009), e ambas se mostraram filogeneticamente próximas em Buck et al. (2005) e Cox et. al (2010). Mesmo com a posição definida dentro de uma mesma família, algumas espécies de Pilotrichaceae já foram inseridas e retiradas de *Callicostella* (Buck et al. 2005; Allen 2010), e essas mudanças sempre foram baseadas em características morfológicas.

Apesar de se encontrar em regiões temperadas, o gênero é predominantemente pantropical, e a sua maior diversidade em espécies ocorre na região neotropical, com cerca de 60 espécies reportadas para a região, das 97 aceitas (Gradstein et al. 2001).

Trabalhos que envolvem *Callicostella* (Buck 1998, Vaz & Costa 2006 e Gradstein et al. 2001) não esclarecem quais características morfológicas são



exclusivas para o gênero e ainda relatam uma variedade de caracteres, como filídios lineares, lanceolados, oblongos ou ovados, células lisas ou papilosas, costa espinhosa ou lisa, células isodiamétricas ou vermiculosas. Outros caracteres morfológicos descritos para o gênero, como a costa bem marcada, margem não bordeada por células diferenciadas e dentes do exostômio sulcado, podem ser facilmente confundidos com as de outros grupos dentro de Pilotrichaceae, como *Diploneuron* E.B. Bartram, que compartilha a costa bem marcada e margem serreada do filídio; *Hookeriopsis* (Besch.) A. Jaeger., pela ausência de hialoderme no caulídio e margem serreada e não bordeada, e *Thamniopsis* (Mitt.) M. Fleisch., devido à semelhança na margem serreada do filídio. Além disso, existe uma grande semelhança morfológica entre quase todas as espécies aceitas.

Estudos moleculares recentes tem esclarecido a sistemática e a taxonomia de muitos grupos de musgos (Buck et al. 2005; Vanderpoorten et al. 2005; Cox et al. 2010; Câmara e Shaw 2013; Carter et al. 2014). No entanto, trabalhos filogenéticos específicos para *Callicostella* nunca foram realizados. Estudos filogenéticos envolvendo *Callicostella* são escassos (Buck et al. 2005; Cox et. al 2010 e Pokorny et al. 2012) e tratam das relações filogenéticas de categorias taxonômicas mais amplas, como Bryophyta e Hookeriales. Logo, o número amostral utilizado é extremamente baixo (máximo de 3 espécies), o que não nos permite fazer inferências a respeito de parentesco para o grupo, necessitando para isso um estudo específico para *Callicostella*.

Os objetivos deste estudo foram: (1) testar a monofilia de *Callicostella*, (2) propor uma hipótese sobre a história evolutiva para o gênero com ênfase nas espécies neotropicais, (3) identificar possíveis sinapomorfias para o gênero e (4) fornecer subsídios para uma revisão taxonômica clássica para *Callicostella*.

## 2. Material e Métodos

**Amostragem.** Para a reconstrução filogenética foram selecionados três marcadores: *ribosomal protein 4 (rps4*, plastidial) (Nadot et al. 1994), *26S ribossomal RNA (26S*, nuclear) (Cox et al. 2004) e *NADH-dehydrogenase subunit 5 (nad5*, mitocondrial) (Beckert et al. 1999), já utilizados anteriormente para a ordem Hookeriales (Buck et al. 2005). Seis espécies do velho mundo (12% das espécies aceitas para a região) foram amostradas. Das 47 espécies reportadas para a região neotropical, foram identificados seis morfotipos (grupos divididos de acordo com semelhanças e diferenças na morfologia), todos os quais foram incluídos na reconstrução, totalizando 22 espécimes de *Callicostella* amostrados (Tabela 1). A espécie tipo do gênero, *Callicostella papillata* (Mont.) Mitt., também foi inserida na amostragem. Sequências disponíveis no GenBank para a família Pilotricaceae também foram utilizadas nas análises (Tabela 2). A escolha do grupo externo foi baseada em (Buck et al. 2005).

**Protocolos moleculares.** O DNA foi extraído de materiais fresco e herborizado utilizando o protocolo mini-CTAB Doyle e Doyle (1987). Para a amplificação das regiões desejadas foi empregada a técnica de reação em cadeia da polimerase (PCR). O mix de amplificação foi feito com 50 $\mu$ L, contendo por amostra 5 $\mu$ L a 5X de Buffer sem Mg, 5 $\mu$ L a 50mM de MgCl<sub>2</sub>, 0,5 $\mu$ L de Taq (Phoneutra), 2 $\mu$ L a 10mg/ml de BSA (Phoneutra.), 4  $\mu$ L a 1mM de dNTP, 2,5  $\mu$ L (1:9) de cada primer (*Forward* e *Reverse*) e 2  $\mu$ L de DNA. O ciclo utilizado para a amplificação dos marcadores *rps4* e 26S foi: 95°C (1min), 50-54°C (1min) e 72°C (1min) por 35 ciclos, sempre precedido por uma desnaturação inicial de 1 minuto a 95°C; alongamento final a 72°C por 7 minutos. Para o marcador mitocondrial houve alteração somente na temperatura de anelamento do *primer*, com variação de temperatura de 55 a 61°C. Quando necessário, a PCR foi

otimizada com uso de betaína ou DMSO. O produto da PCR foi encaminhado para purificação e sequenciamento na Macrogen Inc.

**Edição dos dados e alinhamentos.** Para cada táxon sequenciado foram adquiridas as sequências “forward” e “reverse”. A sequência consenso (contig) foi obtida com o software Codon Code Aligner versão 4.1, e o alinhamento das sequências foi realizado no Clustal X v.2.0 (Larkin et al. 2007). Ajustes manuais foram feitos quando necessários como em Buck et al. (2005), utilizando o software PHYDE<sup>®</sup> v.0.9971 (Müller et. al 2006). Dados de INDEL (inserções e deleções) foram incluídos nas matrizes utilizando o software SeqState (Müller 2005) através do método SIC (simple indel coding), proposto por Simmons & Ochoterena (2000).

**Análises filogenéticas.** Foram feitas análises independentes para cada marcador e também com todos os marcadores combinados (26S+rps4+nad5). Foram empregadas análises de Máxima Parcimônia (MP), Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana (BI).

As análises de MP foram feitas com o software PAUP v.4.09131 (Swofford 2002), por busca heurística e *tree-bisection reconnection* (TBR) *branch swapping*, com 10.000 árvores geradas. Todos os caracteres foram igualmente ponderados.

As análises de ML foram feitas usando o software RaxML 8.0.0 (Stamatakis 2014). A topologia gerada foi visualizada no software FigTree v.1.4.2 (Rambaut 2012).

Inferências bayesianas foram realizadas utilizando o Mr.Bayes v.3.2.6 (Ronquist e Huelsenbeck 2015) através do Cipres Science Gateway. Foram processadas em quatro cadeias Markov Chain Monte Carlo (MCMC), cada uma com 5.000.000 de gerações, amostradas a cada 1.000 gerações e em duas corridas paralelas. A convergência foi estabelecida garantindo que o desvio padrão médio da

frequência de separação (*split frequencies*) foi menor que 0,02. O software Tracer v.1.5 (Rambaut e Drummond 2013) também foi usado para verificar a convergência. Os primeiros 25% das árvores foram descartadas “*burn-in*”. A árvore consenso (majority rule) foi construída a partir das árvores resultantes para estimar as probabilidades posteriores. A visualização da árvore gerada e das probabilidades posteriores foram feitas utilizando o software FigTree versão 1.4.2 (Rambaut 2012).

O suporte para os nós foi obtido através do bootstrap não paramétrico para MP e ML (1.000 replicações) e de probabilidades posteriores para BI. Valores de bootstrap foram considerados baixos quando menores que 75, moderados de 75 a 80, altos quando maior que 80 e máximo quando igual 100. Para probabilidades posteriores foram considerados como baixos valores menores que 0,90, altos acima de 95 e máximo quando igual a 1.

Os modelos de substituição de nucleotídeos utilizados nas análises de ML e IB foram estimados através do software JmodelTest v.2 (Darriba et al. 2012; Guindon e Gascuel 2003) com base no método de “Akaike information criterion” (AIC, Akaike 1973), e os melhores modelos encontrados estão na Tabela 3.

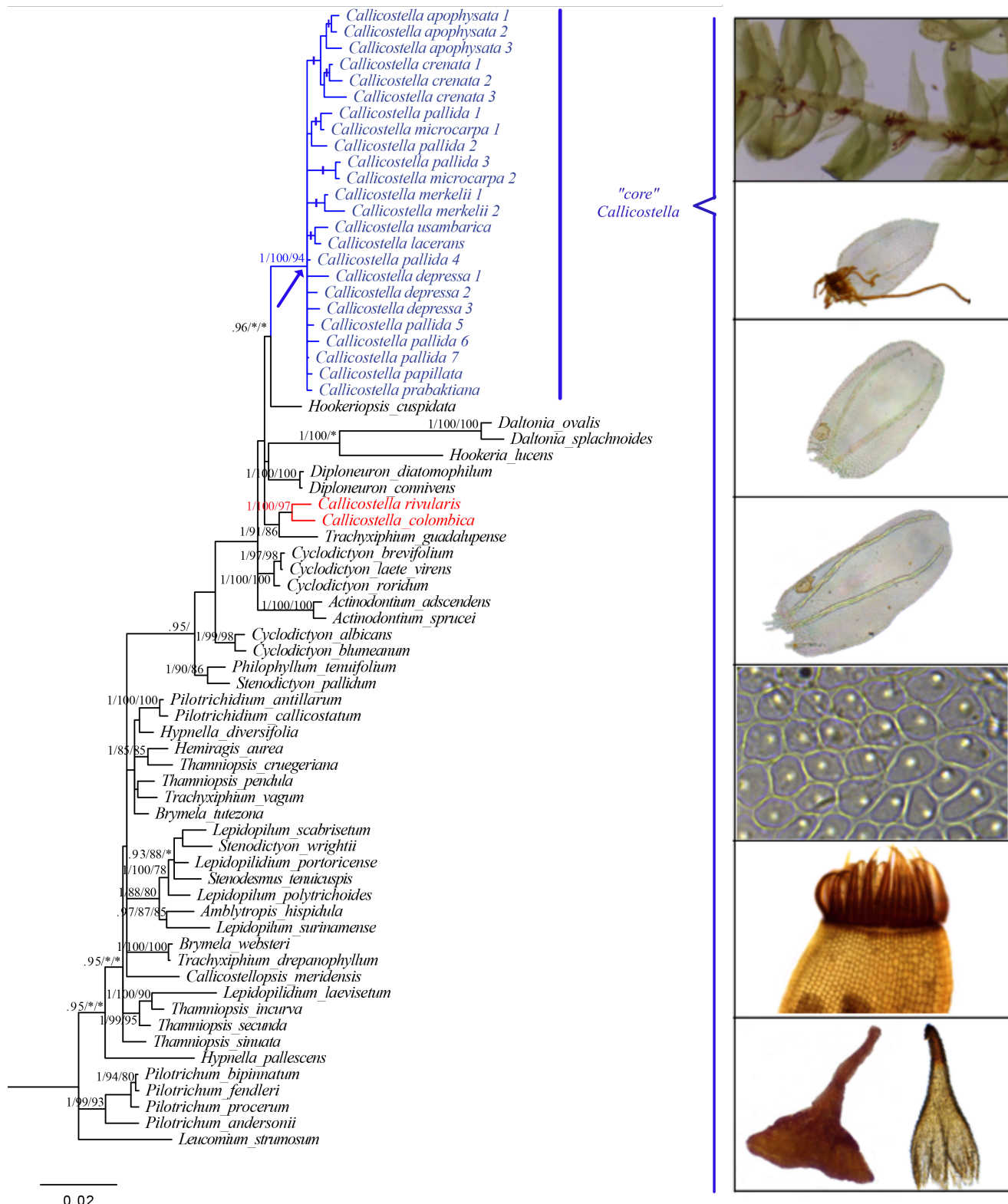
***Shimodaira-Hasegawa teste.*** Teste SH foi realizado para comparar estatisticamente hipóteses alternativas a respeito da monofilia de certos grupos. Árvores de restrição (*constraint trees*) foram desenhadas no Mesquite v. 3.04 (Maddison & Maddison 2015) e o teste foi executado no PAUP\* através de análises de verossimilhança. Os escores das árvores original e de restrição foram comparados usando 1.000 replicações através do método RELL (resampling estimated log likelihood).

***Análises morfológicas.*** Os espécimes foram identificados através de microscópios ótico (Leica DM750) e estereoscópio (Leica EZ4HD) com base no tipo nomenclatural

de cada espécie. As fotos foram tiradas em câmera acoplada (Leica MC170 HD), com o suporte do software LAS v.4.7.1.

### **3. Resultados**

Foram obtidas 45 novas sequências (Tab. 1) e 128 acessos foram retirados do GenBank (Tab. 2) dentre todos os marcadores utilizados. Informações dos marcadores individuais e combinados estão na Tab. 3.



**Figura 1.** Filograma (consenso) gerado por inferência bayesiana a partir da matriz combinada com os marcadores *rps4*, 26S e *nad5*. Valores nos ramos indicam o suporte: PP/BS(MV)/BS(MP). \*Sem suporte. Imagens: Possíveis sinapomorfias para *Callicostella*: rizóides em feixes, 3 tipos distintos de filídios, células papilosas, células exoteciais colenquimatosas, opérculo rostrado e caliptra franjada.

As reconstruções individuais de cada marcador não apontaram conflitos entre as topologias, contudo ramos internos ao gênero não apresentaram resolução em nenhuma das filogenias. A melhor hipótese de história evolutiva foi utilizando os três marcadores moleculares combinados. Assim, toda a discussão neste trabalho será focada na topologia gerada a partir de análises utilizando essa matriz (*rps4+26S+nad5*) (Fig.1).

Todas as análises mostraram o gênero *Callicostella* como polifilético (Fig. 1), no entanto um *core* monofilético para o gênero sempre se estabeleceu, apresentando suporte máximo ou alto para o nó, com valores de probabilidades posteriores (PP) iguais a 1 e bootstrap (BS) iguais a 100 e 99 (MV e MP, respectivamente).

Em todas as análises os ramos de *Callicostella* apareceram muito curtos quando comparados aos outros gêneros de Pilotrichaceae (Figura 1).

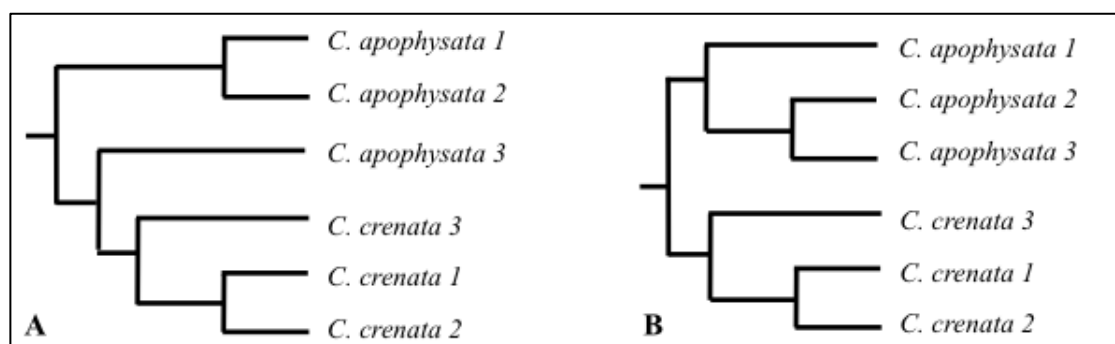
As reconstruções filogenéticas evidenciaram cinco clados dentro do *core* *Callicostella*, contudo a relação entre eles ainda não é clara (Fig. 2).





**Clado I:** Este clado apresentou suporte alto em análises de IB (PP=0.99), moderado em MP (BS=74) e não se estabeleceu em análises de MV. É composto por seis espécimes, três representantes de *Callicostella apophysata*, oriundos do Brasil (1 e 2) e México (3), e três de *C. crenata*, oriundos do Suriname (1), Equador (2) e México (3). Dentro deste clado foram formados ainda dois subclados, A e B. O subclado A compreende dois espécimes de *C. apophysata* (1 e 2) e apresentou suporte máximo em IB (PP=1) e moderado em MV (BS=79). Em análises de MP este subclado não se estabeleceu. O subclado B é formado por dois espécimes de *C. crenata* (1 e 2) e apresentou suporte máximo em IB (PP=1), moderado em MV (BS=78) e alto em MP (BS=87).

O outro espécime de *C. apophysata* (3) não apareceu suportado como grupo irmão das outras *C. apophysata*, o mesmo acontecendo com a *C. crenata* 3 (Fig. 2). Resultados do teste SH evidenciaram que *C. crenata* 3 é grupo irmão de todas as outras *C. crenata* (1 e 2). Para os espécimes de *C. apophysata* o teste mostrou que existe a probabilidade de duas topologias existirem: *C. apophysata* 3 como grupo irmão das três *C. crenata* (Fig. 3A) e todas as *C. apophysata* como grupo irmão de todas as *C. crenata* (Fig. 3B).



**Figura 3. A.** Árvore de restrição do Clado I com  $p > 0,05$  resultante do teste SH.

**B.** Topologia original.

**Clado II.** O segundo clado estabelecido é formado por um representante de *C. pallida* (Hornsch.) Ångström (1), e um representante de *C. microcarpa* (Ångström), ambas coletadas no Brasil, nos estados do Rio de Janeiro e Espírito Santo, respectivamente. Apresentou suporte alto em IB (PP=1) e baixos em análises de MV (BS=67) e de MP (BS=52).

**Clado III.** O terceiro clado é composto por dois espécimes, um representante de *C. microcarpa* (2) e outro de *C. pallida* (3), ambos oriundos do Brasil, estado do Rio de Janeiro. Mostrou suporte alto em todas as análises, com PP=0.99, BS (MV)=98 e BS (MP)=92.

**Clado IV.** Este clado é composto por dois espécimes representantes da espécie *C. merkelii* (Hornsch.) A. Jaeger oriundos do Gabão. Apresentou suporte máximo em análises de BI (PP=1), alto para análises de MV (BS=90) e baixo em MP (BS=63).

**Clado V.** O último clado estabelecido é composto por dois espécimes, um representante de *C. usambarica* (Broth.) Broth. e o outro de *C. lacerans* (Müll. Hal.) A. Jaeger. Ambos são oriundos do velho mundo, Gabão e Vietnã, respectivamente. Mostrou suporte alto em IB (PP=0.96), baixo em MV (BS=65) e moderado em MP (BS=72).

**Outros espécimes.** As amostras *C. depressa* 1 e *C. depressa* 2 se mostraram monofiléticas com suporte alto somente em análises de MP (BS=86). Nas outras análises realizadas estas duas amostras não se estabeleceram juntas.

As outras amostras não tiveram suporte em nenhuma das reconstruções filogenéticas e portanto a topologia mostrou uma politomia abrigando todas elas.

#### 4. Discussão

**Monofilia de *Callicostella*.** O *core* monofilético fortemente suportado em todas análises foi reconhecido neste trabalho como o gênero *Callicostella*. Duas espécies tradicionalmente reconhecidas por pertencer ao gênero *Callicostella* não foram incluídas filogeneticamente no *core* (Fig. 1). A amostra *C. rivularis* é tradicionalmente conhecida como a espécie *Callicostella rivularis* (Mitt.) A. Jaeger, mas características morfológicas, como a aparência da costa mais delicada e das células não isodiamétricas, sugerem que *Callicostella rivularis* (Basiônimo: *Hookeria rivularis* Mitt.) não pertença ao gênero *Callicostella*, mas a outro gênero dentro de Pilotrichaceae, como *Thamniopsis* (Mitt.) M. Fleisch. ou *Trachyxiphium* W.R. Buck., ambos polifíeticos. Allen (2010) a transferiu para o gênero *Thamniopsis*, mas citou em seu trabalho que os gêneros *Thamniopsis* e *Trachyxiphium* são muito similares e que provavelmente seja impossível separá-los. A espécie *C. rivularis* usada neste trabalho se posicionou bem suportada junto com *Trachyxiphium guadalupense* (Spreng.) W.R. Buck, que é a espécie tipo do gênero. Assim, geneticamente, *C. rivularis* se mostrou inserida em *Trachyxiphium* e não em *Thamniopsis* como proposto por Allen (2010). *Callicostella colombica* R. S. Williams possui características morfológicas completamente diferentes de todas as outras *Callicostella* do *core*, tais como costa larga com muitos espinhos, células lisas, grandes e com parede delgada, além de apresentarem somente um tipo de filídio. Allen (2010) fez uma nova combinação e também a transferiu para *Thamniopsis*. Como *C. rivularis*, *C. colombica* se mostrou inserida geneticamente no gênero *Trachyxiphium* e não em *Thamniopsis* como em Allen (2010). Dessa forma as duas espécies com posição incerta dentro de Pilotrichaceae não fazem parte do gênero *Callicostella* e indicam que espécies com ápice agudo, células não papilosas e não isodiamétricas não estão

inseridas em *Callicostella*.

Quando comparados características morfológicas e dados moleculares pode-se observar que todos os táxons amostrados dentro do *core* apresentam rizóides dispostos em feixes, três tipos distintos de filídios, margem denteada, ápice mucronado, cuspidado, ou arredondado, costa dupla, espessa e bem marcada, células isodiamétricas e papilosas, peristômio duplo, opérculo rostrado e caliptra mitrada com base franjada, fazendo-se assim possíveis sinapomorfias para o gênero (Fig. 1).

Observando a hipótese de reconstrução evolutiva, os ramos de *Callicostella* se mostraram bem curtos em todas as reconstruções filogenéticas quando comparados aos dos outros gêneros de Pilotrichaceae (Fig. 1). Tal dado sugere que, como em Hypnales (Shaw et al. 2003), tenha ocorrido uma recente e rápida diversificação do gênero, o que não ocasionou tempo suficiente para o acúmulo de mutações e distinção das espécies. Isso faz com que as espécies sejam geneticamente muito próximas, justificando a politomia mostrada na filogenia, mesmo utilizando três marcadores moleculares, de todas as regiões do DNA.

Como mostrado acima, cinco clados foram formados dentro do gênero *Callicostella* (Fig. 2):

**Clado I.** Este clado apresentou dois subclados, A e B. O subclado A é composto por espécimes de *C. apophysata* que compartilham características morfológicas como o ápice da costa convergente no filídio dorsal juntamente com células papilosas. Nenhum outro espécime amostrado na reconstrução apresenta tal característica, se fazendo, então, duas características informativas para distingui-los. O espécime *C. apophysata* 3 não se estabeleceu como grupo irmão das outras *C. apophysata*, no entanto resultados do teste SH rejeitaram quase todas as topologias alternativas para o clado I, deixando somente duas topologias possíveis como

mostrado na Fig. 3. Apesar das duas topologias estatisticamente serem aceitas, morfologicamente *C. apophysata* 3 se assemelha com o subclado A, com ápice das costas convergentes e células pilosas. Assim, a topologia mostrada na Fig. 3B foi reconhecida neste trabalho como a melhor hipótese para o clado. Além disso, análises com o marcador ITS 2 (dados ainda não publicados) corroboram a hipótese citada de que *C. apophysata* 3 seja grupo irmão das duas outras *C. apophysata* amostradas. Dessa forma, *Callicostella apophysata* pode ser reconhecida como uma espécie.

O subclado B, que é formado por dois espécimes de *C. crenata*, e *C. crenata* 3 compartilham características morfológicas exclusivas: margem espinhosa e bastante irregular dos filídios laterais e dorsais, células levemente romboidais e papilosas, e o filídio ventral similar em todos os aspectos. A monofilia de *C. crenata* não foi suportada nas análises de MV, MP e MV, no entanto resultados de teste SH não rejeitaram a sua monofilia (fig.3A e B). Assim, *Callicostella crenata* pode ser reconhecida como espécie e o conjunto das características referidas se fazem possíveis sinapomorfias.

As espécies *Callicostella apophysata* e *C. crenata*, todas oriundas do novo mundo, compartilham o mesmo clado e dividem características como células papilosas e ápice do filídio cuspidado, enfatizando a posição na filogenia. Além disso, todos os espécimes do clado I apresentam seta rugosa, com exceção de *C. crenata* 3 que apresenta seta lisa, provavelmente uma autapomorfia para o espécime.

**Clados II e III.** Os clados II e III, compostos por representantes de *C. pallida* (1) e *C. microcarpa* (1), compartilham todas as características morfológicas, sendo as mais informativas as papilas bem evidentes sob microscopia ótica, ocupando grande parte do centro do lúmen celular e a terminação das costas paralela. Morfologicamente essas duas espécies aparentam ser sinônimas, com diferença

apenas no tamanho celular, que em *C. microcarpa* são menores. O clado III apresentou a mesma topologia do clado II, com *C. pallida* (3) e *C. microcarpa* (2) como um grupo monofilético. A posição dessas duas espécies nos mesmos cladogramas é uma evidência a mais do que a morfológica de que tais espécies possam ser de fato sinônimas.

**Clado IV.** Este clado, composto por dois representantes de *C. merkelii*, ambos oriundos do velho mundo, não apresentam papilas foliares ou as apresentam em algumas células do ápice do filídio, de difícil visualização sob microscopia ótica (MO). O fato dessa espécie ter se estabelecido dentro de *Callicostella* sugere que a espécie *C. merkelii* tenha perdido suas papilas ao longo da evolução, já que ela apresenta todas as outras características morfológicas do gênero *Callicostella*. A presença de células lisas se faz uma autapomorfia para a espécie. Apesar dos espécimes amostrados na reconstrução se originarem do velho mundo, esta espécie também é reportada para o novo mundo.

**Clado V.** O último clado estabelecido dentro do gênero compõe amostras do velho mundo representado pelas espécies *C. usambarica* e *C. lacerans*, que dividem o mesmo formato de filídio ventral, além da margem serreada e irregular e costas paralelas. O padrão das células levemente mais compridas do que largas e papilosas também são encontradas nas duas espécies. Essas espécies são morfológicamente semelhantes, cabendo uma sinonimização. *Callicostella usambarica* e *C. lacerans* são parecidas morfológicamente a *C. crenata* do novo mundo, e dividem características: aspecto geral do filídio, formato da costa, células papilosas e margem dos filídios serreadas. Contudo tais espécies não se agruparam na filogenia, apontando que geneticamente sejam linhagens distintas.

**Outros espécimes.** Amostras de *C. depressa* não se mostraram monofiléticas

em análises de MV e IB, no entanto em análises de MP *C. depressa* 1 e *C. depressa* 2 formaram um clado bem resolvido. Elas compartilham a presença de muitos espinhos no ápice das costas, juntamente com *C. depressa* 3, característica exclusiva desta espécie.

Outros espécimes de *C. pallida* foram inseridas na amostragem, mas não se apresentaram em nenhum clado bem resolvido. No entanto, com o aumento de características a serem comparadas (aumento do número de marcadores moleculares), elas ainda podem se estabelecer juntas, corroborando com a morfologia. Testes SH não podem ser realizados para esta espécie pois são infinitas as combinações de árvores de restrição possíveis de acordo com a topologia original.

Pode-se concluir com este estudo que: (1) os três marcadores moleculares utilizados separadamente se mostraram eficientes somente para definir a monofilia de *Callicostella*, no entanto para grupos internos ao gênero somente matrizes combinadas mostraram alguns clados resolvidos; (2) em todos os clados estabelecidos nas filogenias os espécimes relacionados dentro de *Callicostella* são sempre da mesma localidade (novo ou velho mundo), não havendo agrupamento entre plantas do velho e novo mundo; (3) as reconstruções mostraram um *core* monofilético que passou a ser reconhecido como o gênero *Callicostella*, gerando subsídios para uma revisão taxonômica clássica para o grupo; (4) de acordo com a filogenia podemos reconhecer pelo menos três espécies para o gênero no nível neotropical, *C. apophysata*, *C. crenata* e *C. merkelii*, que, apesar de não ter sido amostrada para a região neotropical, mostrou-se bem resolvida e é reportada para a região; (5) as espécies *C. depressa* e *C. pallida* não se mostraram bem resolvidas, no entanto a morfologia por si só foi utilizada para defini-las.

## 5. Agradecimentos

Os autores agradecem os curadores dos herbários visitados, ao William R. Buck e Alejandra Vasco pela assistência dispensada durante a execução do trabalho no NYBG. A primeira autora agradece a coordenação de aperfeiçoamento de pessoal de nível superior (CAPES) pela bolsa concedida.

## 6. Referências Bibliográficas

- Allen, B. H. 2010. Moss flora of Central America. Part 3. Anomodontaceae–Symphyodontaceae. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*. 117: 432–675.
- Beckert, S., Steinhauser, S., Muhle, H. e Knoop, V. 1999. A molecular phylogeny of bryophytes based on nucleotide sequences of the mitochondrial nad5 gene. *Plant Systematics and Evolution* 218: 179–192.
- Brotherus, V. F. 1909. Hookeriaceae in A. Engler e K. Prantl. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig. 918–964.
- Brotherus, V. F. 1925. Musci (Laubmoose). 2. Hälfte. In A. Engler, *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig.
- Buck, W. R. 1987. Taxonomic and Nomenclatural Rearrangement in the Hookeriales with Notes on West Indian Taxa. *Brittonia* 39: 210–224.
- Buck, W. R. . 1998 . Pleurocarpous mosses of the West Indies. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 82 . New York : New York Botanical Garden.
- Buck, W. R. e Goffinet, B. 2000. Morphology and Classification of Mosses. In: A.J. Shaw e B. Goffinet (eds.), Pp. 71–123. *Bryophyte Biology*. University Press, Cambridge.
- Buck, W. R., Cox, C. J., Shaw, J. e Goffinet, B. 2005. Ordinal relationships of



- pleurocarpous mosses, with special emphasis on the Hookeriales. *Sistematics and Biodiversity* 2: 121–145.
- Câmara, P. E. A. S e Shaw J. 2013. A Molecular Phylogeny of the Moss Genus *Taxithelium* (Pylaisiadelphaceae) Based on Plastid, Mitochondrial and Nuclear Markers. *Systematic Botany* 38(4): 861–868.
- Carter, B. E., Nosratinia, S. e Shevock J. R. 2014. A revisitation of species circumscriptions and evolutionary relationships in *Scouleria* (Scouleriaceae). *Systematic Botany* 39(1): 4–9.
- Cox, C. J., Goffinet, B., Shaw, J. e Boles, S. B. 2004. Phylogenetic relationships among the mosses based on heterogeneous bayesian analysis of multiple genes from multiple genomic compartments. *Systematic Botany* 29(2): 234–250.
- Cox, C. J., Goffinet, B., Wickett, N. J., Boles, S. B. e Shaw, J. 2010. Moss diversity: A molecular phylogenetic analysis of genera. *Phytotaxa* 9: 175–195.
- Crosby, M. R. 1974. Toward a revised classification of the Hookeriaceae (Musci). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 38: 129–141.
- Crosby, M. R., Magill, R. E., Allen, B., He, S. 2000. A Checklist of the Mosses. Missouri Botanical Garden, St. Louis.
- Darriba D., Taboada, G. L, Doallo, R. e Posada, D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8): 772.
- Doyle, J. J. Doyle, J. L. 1987. A rapid isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11–15.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32(5): 1792–1797.
- Fleischer, M. 1908. *Die Musci der Flora Von Buitenzorg*. 3: 949.
- Goffinet, B. e Shaw, A. J. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the

- Bryophyta. Bryophyte Biology, Second Edition. Pp. 55–138. Cambridge: Cambridge University Press..
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P. e Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 86: 438–456.
- Guindon, S. and Gascuel, O. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood". *Systematic Biology* 52: 696–704.
- Larkin, M. A., Blackshields, G., Brown, N. P., Chenna, R., McGettigan, P. A., McWilliam, H., Valentin, F., Wallace, I. M., Wilm, A., Lopez, R., Thompson, J. D., Gibson, T. J. e Higgins, D. G. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947–2948.
- Maddison, W. P. e Maddison, D. R. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Versão 3.04. <http://mesquiteproject.wikispaces.com>.
- Miller, H. A. 1971. An overview of the Hookeriales. *Phytologia* 21: 243–252.
- Müller, K. F. 2005. SeqState-primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4: 65–69.
- Müller, K., Quandt, D., Müller, J., Neinhuis, C. 2006. PhyDE®: Phylogenetic Data Editor. [www.phyde.de](http://www.phyde.de).
- Nadot S., Bajon, R. e Lejeune, B. 1994. The chloroplast gene *rps4* as a tool for the study of Poaceae phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 191: 27–38
- Rambaut, A. 2012. FigTree, versão 1.4.0. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A., Suchard, M. e Drummond, A. J. 2013. Tracer, versão 1.4.1 <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/tracer/>.
- Ronquist, F. e J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572–1574.
- Simmons, M. P. e Ochoterena, H. 2000. Gaps as characters in sequence-based

- phylogenetic analyses. *Systematic Biology*, 49:349–381.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30 (9): 1312–1313.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Versão 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Vanderpoorten, A., M. S. Ignatov, S. Huttunen e B. Goffinet. 2005. A molecular and morphological recircumscription of *Brachytheciastrum* (Brachytheciaceae, Bryopsida). *Taxon* 54: 369–376.
- 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 botanica brasílica* 20(4): 955-973.
- Williams, R. S. 1925. Some Undescribed Mosses from Colombia. *The Bryologist* 28 (4): 59–64.

**Tabela 1.** Sequências produzidas no estudo. Informação do Voucher: Coletor, n° coletor, herbário. (\*) Sequências obtidas. (-) Sequências sem sucesso na amplificação.

<b>Amostra</b>	<b>Informação do voucher</b>	<b>Local de Coleta</b>	<b>rps<sup>4</sup></b>	<b>26S</b>	<b>matS</b>
<i>C. apophysata 1</i>	Faria, 2327 (UB)	Brasil	*	-	-
<i>C. apophysata 2</i>	Delgadoillo, 7063a (MO)	México	*	*	-
<i>C. apophysata 3</i>	Buck, 26838 (NY)	Brasil	*	*	*
<i>C. brevipes</i>	SiHe e Nguyen, 42466 (MO)	Vietnã	*	*	*
<i>C. crenata 1</i>	Ilen, 20807 (MO)	Suriname	*	*	-
<i>C. crenata 2</i>	Campes, 6341b (NY)	México	*	-	-
<i>C. crenata 3</i>	Buck, 39449 (NY)	Ecuador	*	*	*
<i>C. depressa 1</i>	Buck, 53147 (NY)	Antilhas	-	*	*
<i>C. depressa 2</i>	Prince, 897 (MO)	Porto Rico	-	-	*
<i>C. depressa 3</i>	Soares e Oliveira, 118 (UB)	Brasil	*	*	*
<i>C. lacerans</i>	Allen, 30971 (MO)	Vietnã	*	*	*
<i>C. merkehi 1</i>	Allen, 30883A (MO)	Gabão	*	*	-
<i>C. merkehi 2</i>	Allen, 31127 (MO)	Gabão	*	*	*
<i>C. microcarpa 1</i>	Santos, Costa e Vaz-Imbassany, 266 (RB)	Brasil	*	-	-
<i>C. microcarpa 2</i>	Ronaldo, 812 (UB)	Brasil	*	*	*
<i>C. pallida 1</i>	Santos e Costa, 363 (RB)	Brasil	*	-	-
<i>C. pallida 2</i>	Santos e Costa, 379 (RB)	Brasil	*	-	-
<i>C. pallida 3</i>	Ellis e Walseley, DAM565 (UB)	Sabah	*	-	-
<i>C. pallida 4</i>	Sanjens, 3011 (MO)	Bolívia	*	-	*
<i>C. pallida 5</i>	Majestyk, 4315 (NY)	Peru	*	*	*
<i>C. rivularis</i>	Bernard, 1326 (NY)	Guadaloupe	*	*	*
<i>C. usambarica</i>	Allen, 30968 (MO)	Gabão	*	-	-

**Tabela 2.** Números de acesso do GenBank das sequências utilizadas nas análises. (-) Ausência de sequência no Genbank. *rps4*, 26S e *nad5*: marcadores moleculares.

Espécie	<i>rps4</i>	26S	<i>nad5</i>
<i>Actinodontium adscendens</i>	HQ443813.1	-	HQ443782.1
<i>Actinodontium sprucei</i>	AY306855.1	-	AY452317.1
<i>Amblytropis hispidula</i>	AY908609.1	-	AY908452.1
<i>Brymela tutezona</i>	AY449662.1	-	AY908454.1
<i>Brymela websteri</i>	AY306868.1	-	AY452324.1
<i>Callicostella colombica</i>	AY449663.1	-	-
<i>Callicostella diatomophila</i>	AY306870.1	-	AY452326.1
<i>Callicostella pallida</i>	AY306872.1	-	AY452328.1
<i>Callicostella papillata</i>	HQ443816.1	HQ443891.1	HQ443784.1
<i>Callicostella prabaktiana</i>	HQ443817.1	HQ443892.1	HQ443785.1
<i>Callicostellopsis meridensis</i>	AY306871.1	-	AY452327.1
<i>Cyclodictyon albicans</i>	AY306892.1	-	AY452342.1
<i>Cyclodictyon blumeanum</i>	HQ443822.1	-	HQ443790.1
<i>Cyclodictyon brevifolium</i>	HQ443823.1	-	HQ443791.1
<i>Cyclodictyon laete-virens</i>	HQ443824.1	HQ443901.1	HQ443792.1
<i>Cyclodictyon roridum</i>	AY306893.1	-	AY452343.1
<i>Daltonia ovalis</i>	HQ443829.1	HQ443906.1	HQ443796.1
<i>Daltonia splachnoides</i>	HQ443830.1	HQ443907.1	HQ443797.1
<i>Daltonia himalayensis</i>	-	-	-
<i>Diploneuron connivens</i>	AY306899.1	-	AY908457.1
<i>Hemiragis aurea</i>	AY306922.1	-	AY452361.1
<i>Hookeria lucens</i>	AJ269689.1	AY330439.1	-
<i>Hookeriopsis cuspidata</i>	AY908608.1	HM751240.1	AY908456.1
<i>Hypnella diversifolia</i>	AY306931.1	-	AY452364.1
<i>Hypnella pallescens</i>	AY306932.1	-	AY452365.1
<i>Hypnum cupressiforme</i>	AJ269690.1	HQ443922.1	AY908444.1
<i>Lepidopilidium laevisetum</i>	AY306937.1	-	-
<i>Lepidopilidium portoricense</i>	AY306939.1	-	AY452369.1
<i>Lepidopilum polytrichoides</i>	AY306938.1	-	AY452368.1
<i>Lepidopilum scabrisetum</i>	AF143066.1	-	AY452370.1
<i>Leucomium steerei</i>	-	-	AY452372.1
<i>Lepidopilum surinamense</i>	AF143067.1	HQ443923.1	-
<i>Leucomium strumosum</i>	AF143068.1	-	-
<i>Philophyllum tenuifolium</i>	AY306973.1	-	AY452376.1
<i>Pilotrichidium antillarum</i>	AY306975.1	-	AY452377.1
<i>Pilotrichidium callicostatium</i>	AY306977.1	-	AY908455.1

**Continuação da Tabela 2.**

Espécie	<i>rps4</i>	26S	<i>nad5</i>
<i>Pilotrichum andersonii</i>	AY306974.1	-	-
<i>Pilotrichum bipinnatum</i>	AY306976.1	-	AY452378.1
<i>Pilotrichum fendleri</i>	AF143069.1	-	-
<i>Pilotrichum procerum</i>	AY306978.1	HQ443929.1	AY452379.1
<i>Stenodesmus tenuiscuspis</i>	AY908610.1	HM751241.1	AY908453.1
<i>Stenodictyon pallidum</i>	AY306997.1	-	HQ443810.1
<i>Stenodictyon wrightii</i>	AY306998.1	-	AY452386.1
<i>Thamniopsis cruegeriana</i>	AY307002.1	-	AY452390.1
<i>Thamniopsis incurva</i>	AY449668.1	-	AY452391.1
<i>Thamniopsis pendula</i>	AY307003.1	-	AY452392.1
<i>Thamniopsis secunda</i>	HQ443846.1	HQ443932.1	HQ443811.1
<i>Thamniopsis sinuata</i>	AY307004.1	-	AY452393.1
<i>Trachyxiphium drepanophyllum</i>	AY307005.1	-	AY452394.1
<i>Trachyxiphium guadalupense</i>	HQ443848.1	-	-
<i>Trachyxiphium vagum</i>	AY307006.1	-	AY452395.1

**Tabela 3.** Dados dos marcadores individuais e combinados. CI: índice de consistência RI: Índice de retenção. HI: Índice de homoplasia.

	<i>rps4</i>	26S	<i>nad5</i>	<i>rps4+nad5+26S</i>
Táxons incluídos	69	25	56	70
Comprimento da matriz	777	1111	1634	3522
Comprimento da árvore	701	203	410	1455
Caracteres variáveis	274	135	275	732
Caracteres informativos na MP	160	143	143	412
N° de árvores	10000	10000	10000	10000
CI	0.484	0.724	0.710	0.570
RI	0.586	0.692	0.782	0.629
HI	0,516	0,276	0,290	0,430
Modelo de evolução	GTR+G	GTR+G	HKY+G	GTR+I +G

REVISÃO TAXONÔMICA DE *CALLICOSTELLA* (MÜLL. HAL.) MITT. PARA A REGIÃO  
NEOTROPICAL

Ana Gabriela Duarte Silva<sup>1</sup> & Paulo Eduardo A. S. Câmara<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Universidade de Brasília, Depto de Botânica. Campus Universitário Darcy Ribeiro, Asa  
Norte. Brasília,  
DF. Brasil 70910-970.

<sup>1</sup>Autor para correspondência (anagabriela\_bio@yahoo.com.br)

**Resumo**—*Callicostella* é um gênero bastante frequente na região neotropical, no entanto, em razão da grande quantidade de espécies aceitas anteriormente e a semelhança morfológica encontrada era difícil fazer a distinção entre elas. O presente estudo teve como objetivo realizar revisão taxonômica clássica para a região neotropical, buscando esclarecer as espécies que de fato existem nela. Foram reconhecidas cinco espécies e realizada chave de identificação para elas. Foi feita descrição, notas nomenclaturais, mapas de distribuição, ilustrações e status de conservação para cada uma das espécies. Quando necessário, foram feitas tipificações.

**Abstract**—*Callicostella* is a very common genus in the Neotropics, but its large number of species previously accepted made it difficult to separate them. This study aimed at carrying out a revision for the Neotropics of *Callicostella*, seeking to clarify the species that actually exist in it. We recognized five species and carried out identification key for the genus and description, and nomenclatural notes, distribution maps and illustrations for each species. When necessary typifications were made.

## 1. Introdução

Pilotrichaceae é composta por 21 gêneros (Goffinet & Shaw 2009) e 450 espécies em nível mundial (Crosby et al. 2000). A família apresenta distribuição tropical, com algumas ocorrências na região temperada, mas a maior diversidade em número de espécies ocorre no neotrópico (Gradstein et al. 2001). É reconhecida pela costa dupla bem marcada atingindo mais da metade do filídio. Atualmente, o gênero *Callicostella* (Müll. Hal.) Mitt. está inserido em Pilotrichaceae e é o maior gênero em número de espécies dentro da família, compreendendo 97 espécies (Crosby et al. 2000), das quais 66 são consideradas pouco estudadas do ponto de vista taxonômico (Crosby et al. 2000).

*Callicostella* também apresenta distribuição tropical, com algumas ocorrências na região temperada (México e EUA), mas a maior diversidade em número de espécies ocorre no neotrópico – ca. 60% do número total de espécies – (Gradstein et al. 2001). Gradstein et al. (2001) sugerem ca. 60 nomes para o neotrópico, mas ressaltam que o número de espécies não deve passar de 30, apontando a necessidade de se fazer uma revisão para o gênero. O gênero é encontrado principalmente nas florestas montanas, em altitudes de até 2.400m, em todos os tipos de substrato, normalmente associados a cursos d'água (Gradstein et al. 2001).

*Callicostella* foi descrito por Müller (1851) como uma seção do gênero *Hookeria* (*Hookeria* sect. *Callicostella* Müll. Hal.) na família Hookeriaceae, acomodando 11 espécies. Mitten (1859) elevou a seção a gênero, passando todas as espécies de *Hookeria* sect. *Callicostella* para o novo gênero *Callicostella*. Jaeger & Sauerbeck (1879) adotaram tribo como grupo hierarquicamente acima de família, classificando todas as famílias de Hookeriales como tribos. Dessa forma, Hookeriaceae passou a ser classificada como tribo, e seus gêneros foram divididos em



3 famílias, Mniadelphae, Lepidopileae e Hookerieae, na qual ficou inserido o gênero *Callicostella*.

De 1859 a 1925, muitas espécies foram transferidas para o gênero, principalmente provenientes de *Hookeria*, porém *Callicostella* se manteve em Hookeriaceae, baseado em características da ornamentação da caliptra e dos segmentos do peristômio (Fleisher 1908; Brotherus 1909; Brotherus 1925).

Brotherus (1925) apresentou nova proposta de classificação para os musgos e, a partir de então, diversos gêneros previamente incluídos em Pilotrichaceae mudaram nas classificações entre diferentes famílias, como Daltoniaceae, Hookeriaceae, Leucomiaceae e Sematophyllaceae.

Desde então, a posição destes gêneros tem sido discutida por vários autores (Miller 1971; Crosby 1974; Buck 1987; Buck & Goffinet 2000; Goffinet & Shaw 2009). Entretanto, a posição do gênero *Callicostella* sempre esteve associada a duas famílias: Hookeriaceae e Pilotrichaceae.

Por cerca de 50 anos, foi aceita a classificação Fleisher-Brotherus (Fleisher 1908; Brotherus 1909; Brotherus 1925), na qual *Callicostella* estava englobada em Hookeriaceae, com 88 espécies reconhecidas em todo o mundo (Crosby 1974).

Miller (1971) tentou clarificar as relações filogenéticas entre os táxons de Hookeriales, apontando dentre as características morfológicas do esporófito e gametófito o que acreditava ser primitivo ou derivado. Desta forma, propôs uma possível filogenia para as diversas famílias e gêneros da ordem, na qual o gênero *Callicostella* foi mantido em Hookeriaceae. Crosby (1974) também classificou e relacionou os gêneros dentro de Hookeriaceae baseado em aspectos morfológicos, porém enfatizou características do esporófito, contrastando com Miller (1971), que

priorizou características do gametófito; no entanto, *Callicostella* continuou inserido em Hookeriaceae.

Crosby (1975), ao estudar a descrição original do gênero *Schizomitrium* Schimp. juntamente com materiais de três espécies citadas para ele, lectotipificou o gênero *Schizomitrium* adotando a espécie *S. martianum* (Hornsch.) Crosby como a espécie tipo. Porém, *S. martianum* já havia sido sinonimizada em *Callicostella* como *Callicostella martiana* (Hornsch.) A. Jaeger, o que os fizeram automaticamente gêneros sinônimos. Devido ao princípio da prioridade, *Schizomitrium* passou a ser o nome válido e foi mantido em Hookeriaceae.

Koponen & Isoviita (1984) propuseram conservar o nome *Callicostella* em detrimento de *Schizomitrium* por ser o nome mais conhecido e, desta maneira, *Callicostella* passou a ser o nome aceito para o gênero (*nomina conservanda*).

Na classificação mais recente para as briófitas, Goffinet & Shaw (2009), com base em dados moleculares (Buck et al. 2005; Cox et al. 2000), mantiveram *Callicostella* em Pilotrichaceae. Desde então, essa é a família que engloba o gênero *Callicostella*.

Estudos moleculares foram realizados pelos autores deste trabalho (Duarte-Silva et. al. *in prep.* – Cap. 1) englobando vários morfotipos de *Callicostella*. O gênero foi bem estabelecido dentro de Pilotrichaceae e apresentou um *core* monofilético, o qual foi reconhecido como gênero. O gênero é caracterizado por apresentar ramos rasteiros e irregularmente ramificados, com rizóides dispostos em feixes ao longo do caulídio. Também exibe diferenças morfológicas entre os três tipos de filídios – laterais, dorsais e ventrais – e costa dupla bem marcada atingindo mais da metade do filídio. As células dos filídios laterais e dorsais são isodiamétricas ou levemente mais longas do que largas e papilosas, podendo apresentar papilas somente

na região apical do filídio; os segmentos do exóstoma tem estrias transversais, são sulcados, endóstoma com membrana basal alta e segmentos quilhados e perfurados, fracamente papiloso.

O objetivo deste estudo foi propor revisão taxonômica clássica para o gênero *Callicostella* ocorrente na região neotropical.

## **2. Material e métodos**

Inicialmente foi elaborada lista com todas as espécies de *Callicostella* citadas para a região neotropical. A identificação das espécies foi feita utilizando o conceito morfológico de espécie.

Foram estudados 1.800 espécimes de *Callicostella* presente nos herbários ALCB, BM, CESJ, H, JE, M, MO, NY, PC, RB, SP, UB e US. Foram examinados 82 tipos de *Callicostella*, dentre holótipos, isótipos, lectótipo e sítipos, independente da região de ocorrência.

O material foi analisado sob microscopia de luz (MO) e, para isso, as amostras foram umedecidas em água destilada e montadas em solução de Hoyer (Anderson 1954). Todas as medidas foram feitas em material montado e sob MO.

Os termos utilizados nas descrições foram baseados no *Glossarium Polyglottum Bryologiae* (Magill 1990), e as abreviações dos nomes dos autores foram baseadas em Brummitt and Powell (1992).

### 3. Resultados

#### 3.1. Circunscrição do Gênero

Estudo molecular (Duarte-Silva et al. *in prep.*) sugere que o gênero possa ter sofrido diversificação recente, assim como *Hypnales* (Shaw et al. 2003), e que, em razão disso, as espécies de *Callicostella* sejam muito semelhantes morfológicamente. Estudos morfológicos dos tipos nomenclaturais e das amostras analisadas apontaram que 10% das espécies aceitas no começo deste trabalho são reconhecidas para a região neotropical: *Callicostella apophysata* (Hampe) A. Jaeger, *Callicostella crenata* (Mitt.) A. Jaeger, *Callicostella depressa* (Hedw.) A. Jaeger, *Callicostella merkelii* (Hornsch.) A. Jaeger e *Callicostella pallida* (Hornsch.) Ångström, que diferem entre si principalmente por características das costas e das células.

Das 47 espécies inicialmente reportadas para a região neotropical, 19 foram excluídas de *Callicostella* por não apresentarem as características morfológicas observadas para o gênero. As outras 27 espécies foram sinonimizadas.

#### 3.2. Caracteres morfológicos

**Planta:** A planta pode variar sua coloração, mas, quando fresca, é verde amarelada. É sempre rastejante, com ramificação simples e irregular. Todas as fileiras dos filídios encontram-se no mesmo plano. A quantidade de fileiras de filídios laterais pode variar de uma a duas, de acordo com a espécie.

**Rizóides:** Marrom avermelhado, sempre dispostos em feixes por todo o caulídio e com maior ocorrência e mais denso no caulídio primário.

**Filídios:** Quando secos, os filídios laterais e dorsais são contorcidos. Existem sempre três tipos distintos de filídios – ventral, dorsal e lateral –, os quais variam no tamanho e na morfologia. A fileira de filídios ventrais é aquela em contato com o

solo, e estes são sempre mais delicados, hialinos, ovados ou lanceolados, com ápice agudo e costa mais fina. Os filídios dorsais são diferenciados dos laterais quanto à forma do ápice e também ao tamanho, sendo os dorsais levemente menores. Os filídios dorsais e laterais apresentam na maioria das vezes a mesma forma, oblongos, obovados, ovados ou oblongo-ovados. O ápice dos filídios laterais e dorsais pode variar entre arredondado, cuspidado, mucronado ou retuso e, dentro da mesma espécie, pode ocorrer mais de um tipo. A margem serreada ou serrulada, raramente inteira, é formada por papilas bífidas (Duarte-Silva et al. 2013). A costa é dupla em todos os filídios. Nos filídios laterais e dorsais, ela é bem marcada, podendo ser estreita (metade da largura da célula do filídio) ou espessa (três vezes a largura da célula do filídio); sua forma pode variar de acordo com a espécie, bem como a presença ou não de espinhos. Apesar de a costa ser sempre dupla, em algumas plantas foram encontradas também filídios com três costas, embora seja fato incomum e não observado em todos os espécimes. Filídios periqueciais podem ser de dois tipos na mesma espécie: os mais externos ao periquécio sempre bem mais longos, semelhantes ao filídio dorsal; e os mais internos, mais curtos e com formato semelhante aos filídios ventrais.

*Células dos filídios:* Os filídios dorsais e laterais compartilham o mesmo padrão celular, células apicais isodiamétricas ou levemente romboidais e papilosas, e as basais retangulares, podendo ser lisas ou papilosas. Os filídios ventrais apresentam todas as células alongadas, vermiculosas ou romboidais e, na maioria das vezes, não apresentam papilas. Filídios periqueciais podem ter células semelhantes às dos filídios dorsais ou ventrais, dependendo da posição no periquécio: os mais externos se assemelham às células dos dorsais; e os mais internos, às células dos filídios ventrais.

**Esporófito:** Apresenta seta alaranjada, lisa ou rugosa e alongada, fazendo com que a cápsula seja sempre exserta. A cápsula é horizontal a subpendente, cilíndrica e bem característica pelo pescoço muito marcado. As células exoteciais são colenquimatosas e subquadrangulares. O opérculo é rostrado, e o peristômio é duplo com segmentos do exóstoma com estrias transversais e sulcados por todo o comprimento e papilosos somente no ápice; o endóstoma apresenta membrana basal alta e segmentos quilhados e perfurados, fracamente papiloso. A caliptra é amarelada e apresenta franjas na base.

**Esporos:** Sob microscopia de luz, os esporos são amarelados, esféricos e fracamente papilosos.

#### **4. Tratamento taxonômico**

CALLICOSTELLA (Müll. Hal.) Mitt., J. Proc. Linn. Soc., Bot., Suppl. 2: 136. 1859.  
*Nom. cons. Hookeria* sect. *Callicostella* Müll. Hal., Syn. Musc. Frond. 2(7/8): 216.  
1851. *Hookeria* subgen. *Callicostella* (Müll. Hal.) Hampe, Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 21: 392. 1871. Lectótipo: *Hookeria papillata* Mont., London J. Bot. 3: 632.  
1844. Designado por Crosby (1975).

*Schizomitrium* Schimp., Bryol. Eur. 5: 59. 1851 (fasc. 46–47).

O nome *Callicostella* é a combinação do prefixo grego *Calli* = bonito com o radical do latim *Costa* = nervura e o sufixo do latim *ella* = diminutivo.

Planta verde amarelada; rastejante, complanada, irregularmente ramificada, com ramificação simples. Seção transversal do caulídio sem hialoderme. Paráfilas ausentes. Rizóides amarronzados, dispostos em feixes ao longo da região abaxial do caulídio primário; lisos, irregularmente ramificados. Filídios dispostos em três fileiras

– ventral, lateral e dorsal – e distintos entre si; ventral 0,7-1mm de comprimento, hialinos, delgados, lanceolados, com ápice agudo e costa delicada; lateral 0,8-1,4mm de comprimento, dorsal contorcidos quando secos, 0,6-1,2mm de comprimento, oblongos, obovados ou oblongo-ovados, ápice arredondado, cuspidado, mucronado ou retuso; margem não diferenciada, serrulada ou serreada. Costa dupla, bem marcada, estreita (meia fileira de célula do filídio) a espessa (três fileiras de células do filídio), atingindo o terço superior do filídio; divergente na base, convergente ou paralela no ápice; com espinhos ou lisa. Células do filídios ventrais retangulares, lineares ou rombodais, papilosas ou lisas; células apicais do filídios laterais e dorsais isodiamétricas ou rombodais, unipapilosas; medianas maiores do que as apicais, isodiamétricas subquadradas ou retangulares, papilosas ou lisas; basais retangulares, papilosas ou lisas; células marginais dos três filídios com papilas denticuladas; parede celular delgada; células alares não diferenciadas. Seta 0,9-1,5cm de comprimento, alongada, laranja, lisa ou rugosa. Cápsula exserta, horizontal, simétrica, piriforme, com pescoço bem marcado. Células exoteciais colenquimatosas, subquadrangulares. Opérculo rostrado, ânulo não diferenciado. Peristômio duplo; dentes do exóstoma triangular, com estrias transversais, sulcados e papilosos no ápice, com trabéculas na região posterior; dentes do endóstoma tão compridos quanto os do exóstoma, com membrana basal alta e segmentos quilhados e perfurados, fracamente papiloso. Caliptra mitrada com base franjada. Esporos 8-12  $\mu\text{m}$ , amarelados, esféricos e fracamente papilosos

***Distribuição e Habitat:*** As espécies de *Callicostella* são encontradas em altitudes de 0-2600m e em quase todos os continentes, excluindo-se a Antártica. No velho mundo, elas são restritas apenas à região tropical e, no novo mundo, a sua maior diversidade em número de espécies ocorre na região neotropical, mas o gênero

também é encontrado na América do Norte (México e EUA). São encontradas em rochas, raízes e troncos de árvores; raramente estão em solo. Formam tapetes e normalmente estão em mistura com outras espécies de musgos, as quais formam tapetes ou tufo densos como Dicranaceae, Hypnaceae, Sematophyllaceae e Thiuidiaceae. Todos os espécimes analisados eram de lugares sombreados, muito úmidos e perto de córregos.

**Comentários:** *Callicostella* pode ser confundida com *Pilotrichidium* Besch. No entanto, *Callicostella* apresenta células papilosas, enquanto *Pilotrichidium* pluripapilosas. Além disso, o tipo de papilas dos dois gêneros são distintos: *Callicostella* tem papilas semicônicas e *Pilotrichidium* verruculosa (Câmara & Kellogg 2010; Duarte-Silva et al. 2013).

### **Chave de identificação para espécies de *Callicostella* encontradas na Região**

#### **Neotropical**

1. Células dos filídios lisas sob MO ou papilosas somente nas células apicais -----  
----- *C. merkelii*
1. Células dos filídios, com papilas evidentes sob MO na maioria das células do filídio ----- 2
2. Plantas com ápices das costas convergentes ----- *C. apophysata*
2. Plantas com apices das costas paralelos ----- 3
3. Costa lisa ou com espinhos da região mediana até o ápice da costa -----  
----- *C. pallida*
3. Costa com espinhos concentrados no ápice da costa ----- 4



4. Costa com 4 ou mais espinhos concentrados no ápice das duas costas -----  
----- *C. depressa*

4. Costa com até 3 espinhos concentrados no ápice de uma das costas -----  
----- *C. crenata*

1. CALLICOSTELLA APOPHYSATA (Hampe) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76 352 (Gen. Sp. Musc. 2: 256). 1877. *Hookeria apophysata* Hampe, Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. Kjøbenhavn ser. 3, 6: 164. 1874. Tipo: [Brasil, Rio de Janeiro] *Glaziou 7199*. (Holótipo: BM!).

*Hookeria circinata* Broth., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 26 Afd. 3(7): 35. 1900. *Callicostella circinata* (Broth.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. *Schizomitrium circinatum* (Broth.) W.R. Buck, Candollea 40: 206. 1985. Tipo: Paraguay, San Bernardino, *Lindman 646*. (Holótipo: H!) . *Syn. nov.*

*Callicostella hondurensis* H.A. Crum, Bryologist 55: 283. f. 6–8. 1952. *Schizomitrium hondurense* (H.A. Crum) H.A. Crum, Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: [Honduras] El Zamorano, Morazin, *Paul J. Shank s.n.* (Holótipo: JROH; Isótipo: NY!). *Syn. nov.*

*Callicostella juruensis* Broth., Hedwigia 45: 280. 1906. Tipo: [Brasil] Amazonas, Rio Juruá, *Ule 2294*. (Holótipo: H!). *Syn. nov.*

*Hookeria submicrocarpa* Geh. & Hampe, Flora 64: 413. 1881. *Callicostella submicrocarpa* (Geh. & Hampe) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. Tipo:

[Brasil] Iporanga, *Puiggari* 70. (Holótipo: B, provavelmente destruído; BM!). *Syn nov.*

Planta de tamanho pequeno, rastejante, ramificação simples, 0,4-0,5mm de comprimento e uma fileira de filídios laterais. Filídios levemente contorcidos quando secos, laterais e dorsais distintos no tamanho; filídios laterais 0,9-1,3mm de comprimento, oblongos, mucronados; filídios dorsais 0,5-1,3mm de comprimento, mucronado, obtuso ou retuso, cuspidado; filídios ventrais 0,45-1,65mm de comprimento, oblongo, ápice agudo, hialino. Costa dupla dos filídios laterais e dorsais com ápices convergentes, espinhosa ou lisa; costa dos filídios ventrais mais delicadas, paralelas, lisas. Células dos filídios laterais e dorsais isodiamétricas, papilosas, 10-12,5 $\mu$ m; células dos filídios ventrais papilosas, retangulares ou romboidais, 17,5-20x10 $\mu$ m de comprimento. Seta longa, 0,9cm, levemente rugosa.

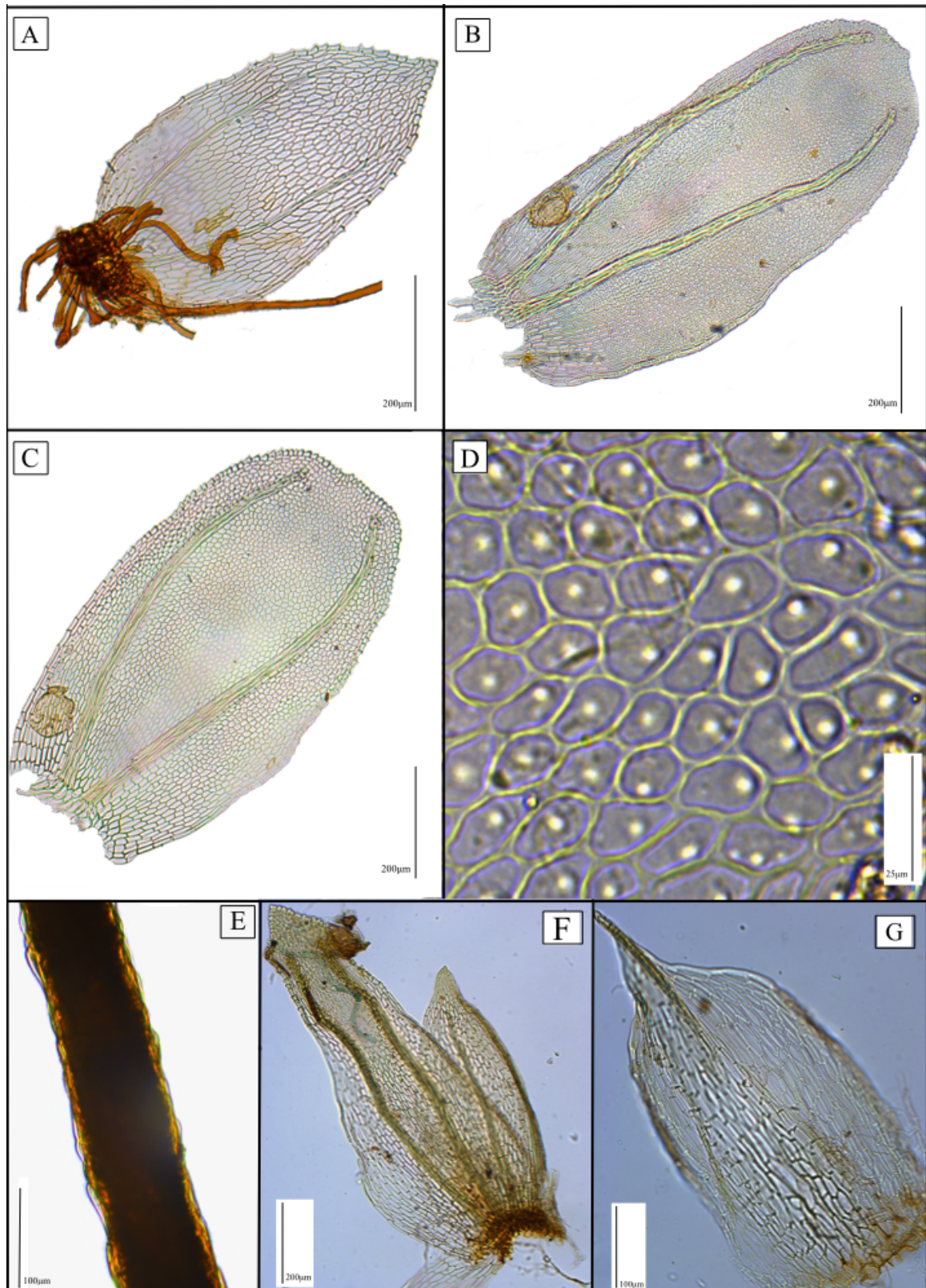
**Comentários:** *C. apophysata* se distingue de todas as outras espécies de *Callicostella* pela presença de costa convergente na região apical juntamente com células papilosas. Nem todos os filídios apresentam a costa convergente bem marcada, assim, é preciso avaliar mais de um filídio para a identificação correta da espécie. Esta espécie era considerada endêmica do Brasil, no entanto, ao sinonimizá-la com *C. circinata*, ela passou a ser reportada também para o Paraguai.

**Notas nomenclaturais:** O material original de *Hookeria submicrocarpa* Geh. & Hampe provavelmente foi destruído no herbário de Berlim, onde estava depositado o material de Geheeb (1842-1909). Materiais do Hampe (1795-1880) estão no BM.

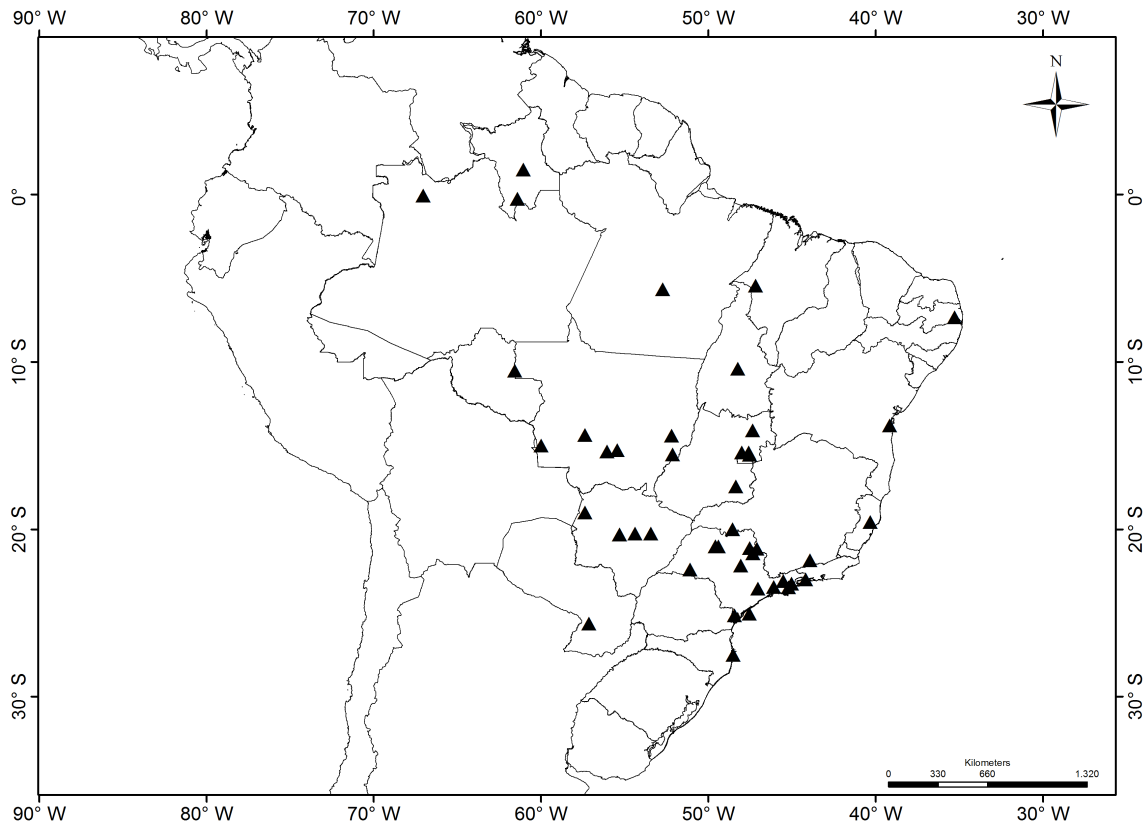
Ambos podem ser holótipos; no entanto, neste trabalho o material do B foi considerado como holótipo por ser o herbário do primeiro autor.

**Distribuição e Habitat:** *Callicostella apophysata* ocorre em matas ciliares, em lugares muito úmidos e sombreados, em vários tipos de substratos, tronco vivo e raízes de árvore, solo, barranco e rochas, com maior ocorrência em substratos próximos aos cursos d'água. Ocorre no Brasil e no Paraguai e é endêmica da região neotropical.

De acordo com os critérios da IUCN a espécie *C. apophysata* não está ameaçada e apresenta status pouco preocupante (categoria LC).



**Figura 1.** *Callicostella apophysata*: A. Filídio ventral. B. Filídio lateral. C. Filídio dorsal. D. Células apicais dos filídios dorsais. E. Seta. F-G. Filídio periqueciais.



**Figura 2.** Mapa de distribuição de *C. apophysata*.

**Espécimes representativos examinados:** BRASIL, AMAZONAS, São Gabriel da Cachoeira, *Yano 1828* (SP), Humaitá, *Schäfer-Verwimp 9726* (SP). BAHIA, Igrapiúna, *Ballejos 381* (ALCB); DISTRITO FEDERAL, Brasília, *Coelho 200* (UB); ESPÍRITO SANTO, Santa Teresa, *Sousa et al. 772* (UB); GOIÁS, Alto Paraíso de Goiás, *Peralta 12149* (SP) Caldas Novas, *Yano 960* (SP), *Irwin et al. 32132* (UB); MARANHÃO, Governador Edison Lobão, *Varão s. n.* (SP); MATO GROSSO, Água Boa, *Silva 6* (SP), Barra do Garça, *Vital 1541* (SP), Campinápolis, *Silva 5* (SP), Campo Grande, *Yano 25261* (SP), Chapada dos Guimarães, *Lourenço 22* (SP), Corumbá, *Yano 21041* (SP), Cuiabá, *Sonoda 12* (SP), Nova Xavantina, *Genevro 117* (SP), Ribas do Rio Pardo, *Yano 1326*, Tangará da Serra, *Pinheiro et al 637* (UB), Vila Bela da Santíssima Trindade, *Windisch 1809* (SP), *Soares et al. 1691* (UB); MATO GROSSO DO SUL, Dois irmãos do Buriti, *Silva 81* (UB); MINAS GERAIS, Frutal, *Pietrobon 2526* (SP), Olaria,

*Yano 33418* (SP); PARÁ, *Pietrobon 9194* (SP); PARANÁ, Antonia, *Peralta 13041* (SP); PERNAMBUCO, São Vicente Férrer, *Pietrobon 4550* (SP), *Gardner 85* (JE); RIO DE JANEIRO, Angra dos Reis, *Yano 23815* (SP); RONDÔNIA, Ji-Paraná, *Vital 14381* (MO, SP); RORAIMA, Caracarái, *Griffin 606* (SP), Rorainópolis *Carvalho-Silva e Soares 1055* (UB); SANTA CATARINA, Ilha de Santa Catarina, *Yano 2514* (SP); SÃO PAULO, Brotas, *Vital 230* (SP), Cananéia, *Peralta 1320* (SP), Cássia dos Coqueiros, *Martinez s. n.* (SP), Ilha bela, *Yano 5164* (SP), José Bonifácio, *Silva 140* (MO, SP), Jujuitiba, *Colletes 140* (SP), Mogi das Cruzes, *Bordin 1235* (SP), Paranapiacaba, *Yano 3163* (SP), Pereira Barreto, *Peralta 303* (SP), Porto Nacional, *Elisario, s. n.* (SP), Ribeirão preto, *Lopes s. n.* (SP), Santa Rita do Passa Quatro, *Peralta 8593*, São José dos Campos, *Vital 1300* (SP), Ubatuba, *Visnadi 1820* (SP), Zacarias, *Nonato 146* (SP); TOCANTINS, *Eliasaro s. n.* (SP). **PARAGUAI**, PARAGUARI, Parque nacional Ybycuí, *Buck 11881* (NY); CENTRAL, Areguá, *Eugenia Bordas 82* (NY).

2. *CALLICOSTELLA CRENATA* (Mitt.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 354 (Gen. Sp. Musc. 2: 258). 1877. *Hookeria crenata* Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 351. 1869. Tipo: Cuba, *Wright 92* (Lectótipo NY!, Designado aqui; (Sintipo: *Guilding s. n.* NY?)

*Hookeria belangeriana* Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 3: 233. 1876. *Callicostella belangeriana* (Besch.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 353 (Gen. Sp. Musc. 2: 257). 1877. *Schizomitrium belangerianum* (Besch.) W.R. Buck, Brittonia 39: 221. 1987. Tipo: Martinique. *Belanger 498*. (Holótipo: BM; Isótipo: NY!).

*Hookeria bernoullii* Hampe, Bull. Herb. Boissier Bull. Herb. Boissier 5: 207. 1897.

*Callicostella bernoullii* (Hampe) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907.

*Schizomitrium bernoullii* (Hampe) F.D. Bowers, Phytologia 56: 492. 1985. Tipo: [Guatemala] Mazatenango, *Bernoullii* 70. (Holótipo: BM!; Isótipo: NY!). *Syn. nov.*

*Hookeria chionophylla* Müll. Hal., Flora 69: 282. 1886. *Callicostella chionophylla*

(Müll. Hal.) Broth. Nat. Pflanzenfam I(3): 937. 1907. *Schizomitrium chionophyllum*

(Müll. Hal.) Ochyra, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 28: 381. 1982. Tipo: [Brasil] Bom

Sucesso, *Adolf Moller sn.* (Holótipo: B Provavelmente perdido; Isótipo: BM!). *Syn. nov.*

*Callicostella jungermannioides* Herzog, Arq. Bot. Estado São Paulo 1(2): 79. 1924.

Tipo: [Brasil] Piauí, *Luetzelburg* 235. (Holótipo: JE!). *Syn. nov.*

*Hookeria hahniana* Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 3: 234. 1876. *Callicostella*

*hahniana* (Besch.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76:

353 (Gen. Sp. Musc. 2: 257). 1877. *Schizomitrium hahnianum* (Besch.) H.A. Crum,

Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: Guadalupe, *L'Herminier* s. n. . (Lectótipo: BM!,

designado aqui; Síntipo: Martinique. *Hahn* 712 NY!).

*Hookeria herminieri* Schimp., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 3: 233. 1876; *Callicostella*

*herminieri* (Schimp.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–

76: 353 (Gen. Sp. Musc. 2: 257). 1877. Tipo: Guadalupe, *L'Herminier sn.* (Holótipo:

BM!, Isótipo: NY!).

*Hookeria mosenii* Broth., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 21 Afd. 3(3): 40. 1895. *Callicostella mosenii* (Broth.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. Tipo: [Brasil] São Paulo, Santos, *Mosén 86*. (Holótipo: H!; Isótipo: BM!). *Syn nov.*

Planta de tamanho pequeno, rastejante, ramificação simples, 0,3-0,5cm de comprimento e duas fileiras de filídios laterais. Filídios contorcidos quando secos, laterais, dorsais e ventrais distintos; filídios laterais 1-1,2mm de comprimento, oblongo, ápice cuspidado ou obtuso; filídios dorsais 0,7-1,1mm de comprimento, oblongo-obovado, ápice obtuso; filídios ventrais 0,7-1,3mm de comprimento, lanceolados, ápice acuminado, hialino. Costa dupla dos filídios laterais e dorsais com ápices paralelos, espinhosa ou lisa, com acúmulo de espinhos (não mais que três) na região apical de uma das costa; costa dos filídios ventrais mais delicadas, lisa. Células dos filídios laterais e dorsais romboidais, papilosas, com papilas deslocadas para o ápice celular, 12,5-15x7,5-10 $\mu$ m; células dos filídios ventrais vermiculosas, lisas, prorulosas, ou romboidais, 22-27x5-10 $\mu$ m. Seta longa, 1cm, lisa ou fracamente rugosa.

**Comentários:** *Callicostella crenata* se mostrou muito comum para a região neotropical, e é bem caracterizada pela margem dos filídios serreada irregularmente, formada por dentes inflados. Essa espécie é bastante similar morfológicamente a *C. usambarica*, que é reportada somente para o velho mundo. Contudo, estudos moleculares mostraram que geneticamente são linhagens diferentes e, assim, elas não foram tratadas como a mesma espécie neste trabalho.

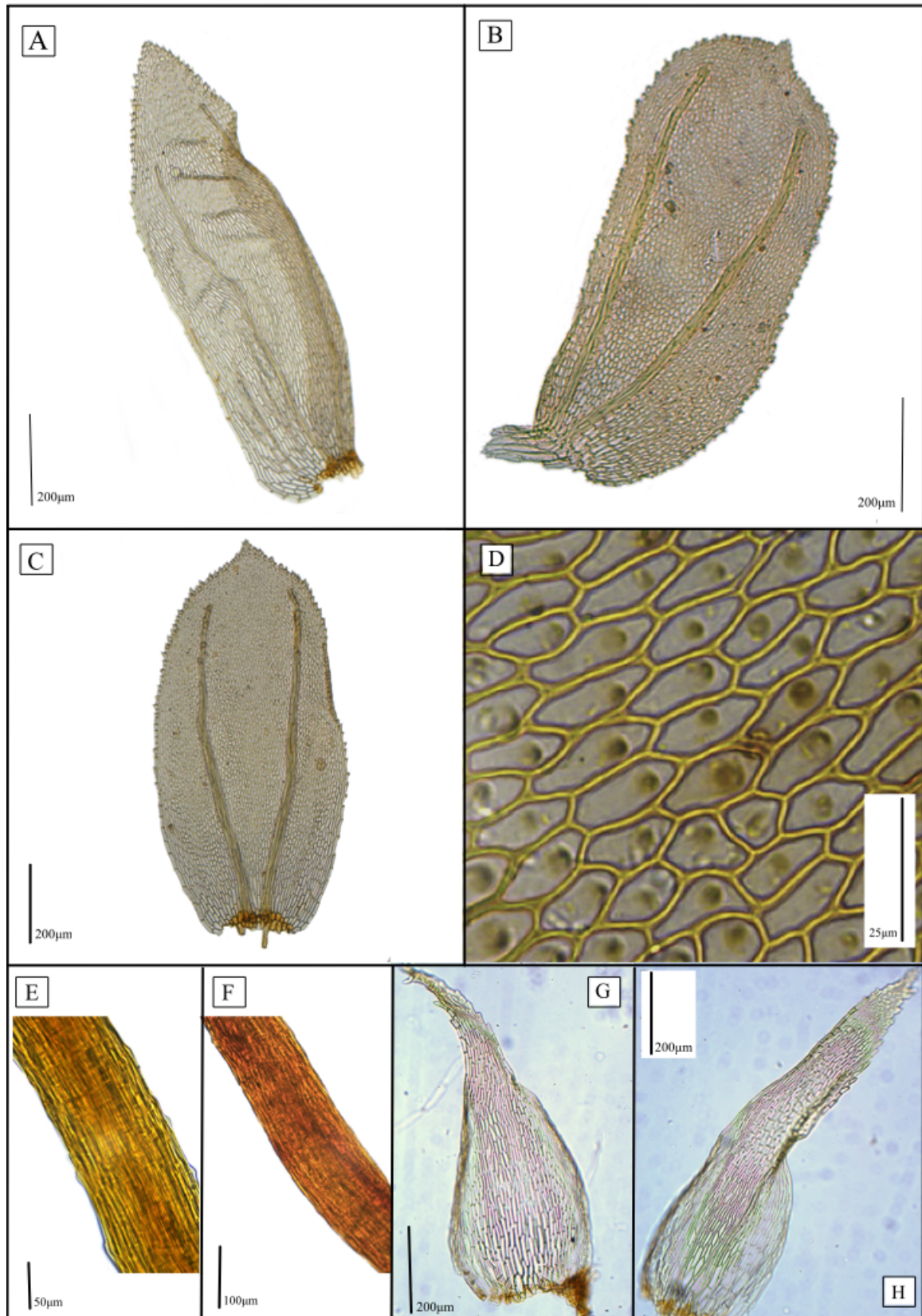


**Notas nomenclaturais:** O nome *Callicostella belangeriana* (Besch.) A. Jaeger era o tradicionalmente conhecido para a espécie. No entanto, ao sinonimizá-lo com *Callicostella crenata* (Mitt.) A. Jaeger, este, por ser o nome mais antigo, prevaleceu. *Callicostella crenata* apresentava dois sítipos e o material *Cuba, Wright 92* foi designado como lectótipo por ser o único encontrado e por estar em boas condições; além disso, está no NY, que é o herbário no qual estão depositados os materiais originais de Mitten. *Hookeria hahniana* também apresentava sítipos. O seu lectótipo foi escolhido em NY por estar em boas condições e por não ter sido encontrado material original dessa espécie no BM, local onde está o material de Emile Bescherelle.

**Distribuição e Habitat:** *Callicostella crenata* é encontrada em floresta úmida, em rochas e troncos vivos, mas sua maior ocorrência é em troncos podres ao longo de rios. A altitude pode variar de 100m a 700m. Essa espécie era reportada somente para Porto Rico e uma pequena parte das Antilhas. Acreditava-se que ela era restrita a essas regiões, pois a maioria das *C. crenata* nos herbários estavam identificadas como *C. depressa*. Assim, com esse estudo de revisão ela se mostrou espécie bem comum também no Brasil.

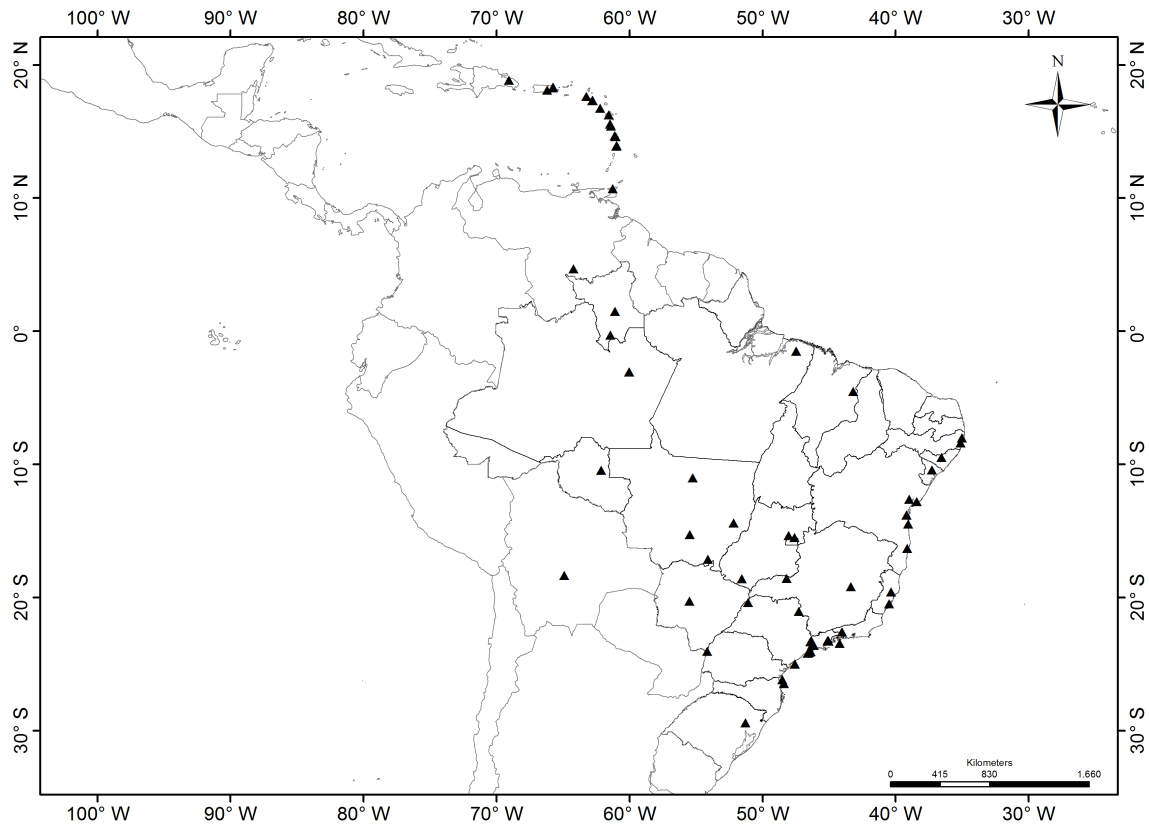
Ocorre nas Antilhas, Bolívia, Brasil, Cuba, Equador e Venezuela. Endêmica da região neotropical.

De acordo com os critérios da IUCN, a espécie *C. crenata* não está ameaçada e apresenta status pouco preocupante (categoria LC).



**Figura 3.** *Callicostella crenata*: A. Filídio ventral. B. Filídio lateral. C. Filídio dorsal.

D. Células apicais dos filídios dorsais. E-F. Setas. G-H. Filídios periqueciais.



**Figura 4.** Mapa de distribuição de *C. crenata*.

**Espécimes representativos examinados:** BRASIL, ALAGOAS, São Miguel dos Campos, *Vital 1957* (SP); AMAZONAS, Manaus, *Griffin 83* (SP); BAHIA, Boa nova, *Azevedo 543* (SP), Ilhéus, *Vital 20141* (SP); DISTRITO FEDERAL, Brasília, Soares e *Salmito 857* (UB). ESPÍRITO SANTO, Iconha, *Vital 372* (SP), Santa Teresa, *Rossino 77* (SP); GOIÁS, Aporé, *Silva 62* (SP); MARANHÃO, Caxias, *Conceição s. n.* (SP); MATO GROSSO, Chapada dos Guimarães, *Yano 27533* (SP), Itaúba, *Dias 579* (SP), Itiquira, *Rodrigues 712* (SP), Nova Xavantina, *Bastos 4* (SP); MINAS GERAIS, Santana do Riacho, *Pirani 5545* (SP), Uberlândia, *Ranal 448* (SP); PARÁ, São Domingos do Capim, *Lopes 240* (SP), São Geraldo do Araguaia, *Souza 50* (SP); PARANÁ, Guaíra, *Yano 4003* (SP); PERNAMBUCO, Buíque, *Pietrobon 4631* (SP) Rio Formoso, *Yano 9093* (SP), São Lourenço da Mata, *Yano 11265* (SP); RIO DE JANEIRO, Angra dos Reis, *Vital 945* (SP), Mangaratiba, *Oliveira-e-Silva 590* (SP); RIO GRANDE DO SUL,

Montenegro, *Sehnem* 2988 (SP); RONDÔNIA, Ouro preto do Oeste, *Vital* 14112 (SP); RORAIMA, Caracarái, *Griffin* 662 (SP); SANTA CATARINA, Joinville, *Peralta* 12674 (SP), Penha, *Yano* 2413 (SP); SÃO PAULO, Altinópolis, *Bordin* 964 (SP), Cananéia, *Yano* 725 (SP), Cubatão, *Vital* 13819 (SP), Guarujá, *Vital* 4731 (SP), Guarulhos, *Kirizawa s. n.* (SP), Itanhaném, *Visnadi* 613 (SP), Mongaguá, *Yano* 18948 (SP), Pereira Barreto, *Peralta* 307 (SP), Peruíbe, *Vital* 1572 (SP), São Luiz do Paratinga, *Peralta* 14330 (SP), São Paulo, *Yano* 17898 (SP), Ubatuba, *Visnadi* 4011 (SP); SERGIPE, Itabaiana, *Yano* 16568 (SP). CUBA, sem localidade, *Wright* 92 (JE). **DOMINICA**, sem localidade, *Robbinson s.n.* (NY). **EQUADOR**, ESMERALDAS, *Holm-Nielsen* 25509 (SP). **GUADALUPE**, sem localidade, *Pere Duss* 1059 (NY). **ILHAS VIRGENS (EUA)**, SAINT THOMAS, *Reese* 14208 (NY). **MARTINIQUE**, Fort-de-France, *Slack* 110 (NY); **PORTO RICO**, LUQUILLO, *Marshall e Crosby* 4650 (MO). **SABA (PAÍSES BAIXOS)**, *Buck* 51470A (NY). **SÃO CRISTÓVÃO E NEVIS**, SÃO CRISTÓVÃO, *Britton e Cowell* 633 (NY). **ST. LUCIA**, CASTRIES, *Simons* 254 (NY). **TRINIDAD E TOBAGO**, TRINIDAD, *Broadway* 9272 (MO). **VENEZUELA**, BOLÍVAR, *Buck e Brewer* 15619 (NY).

3. *CALLICOSTELLA DEPRESSA* (Hedw.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 352 (Gen. Sp. Musc. 2: 256). 1877. *Leskea depressa* Hedw. Sp. Musc. Frond. 215. 1801. Tipo: Jamaica. *O. Swartz s.n.* (holótipo: G, Isótipo: BM!).

*Hookeria cruceana* Duby, Mém. Soc. Phys. Genève 19: 302. pl. 4: f. 2. 1868. *Callicostella cruceana* (Duby) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges.

1875–76: 353 (Gen. Sp. Musc. 2: 257). 1877. Tipo: [Mexico] Vera-Cruz, *D. Sumichrast sn.* (Holótipo: G; Isótipo: NY!).

*Callicostella heteromorpha* Cardot, Rev. Bryol. 36: 49. 1909. Tipo: República democrática do Congo, *M. Laurent 1904* (Holótipo: PC; Isótipo: NY!). *Syn. nov.*

Planta de tamanho mediano, rastejante, ramificação simples, 1-2cm de comprimento e duas fileiras de filídios laterais. Filídios contorcidos quando secos, laterais, dorsais e ventrais distintos; filídios laterais 1-1,3mm de comprimento, oblongo-lanceolado, cuspidado; filídios dorsais 0,9-1,2mm de comprimento, oblongo-lanceolado, cuspidado; filídios ventrais 0,8-1mm de comprimento, lanceolado, ápice acuminado, hialino. Costa dupla dos filídios laterais e dorsais com ápices paralelos, espinhosa do meio pra cima, com um acúmulo de espinhos ( $\geq 4$ ) na região apical das duas costas; costa dos filídios ventrais mais delicadas, podendo apresentar espinhos ou não. Células dos filídios laterais e dorsais isodiamétricas, papilosas, 10-12,5 $\mu$ m, algumas vezes levemente mais compridas do que largas; células dos filídios ventrais papilosas, retangulares ou romboidais, 125-250 $\mu$ m de comprimento. Filídios periqueciais semelhantes. Seta longa, 1,5cm, rugosa.

**Comentários:** A espécie é facilmente reconhecida pelo acúmulo de espinhos no extremo ápice da costa, sendo possível a identificação, na maioria das vezes, com o uso apenas do microscópio estereoscópio, sem necessitar de microscópio óptico. Apesar de ser fácil o seu reconhecimento, ela é muito confundida com *Callicostella crenata*, pois esta pode apresentar no extremo ápice de uma das costas um aglomerado de três espinhos. O ápice de *C. depressa* é sempre cuspidado, e o

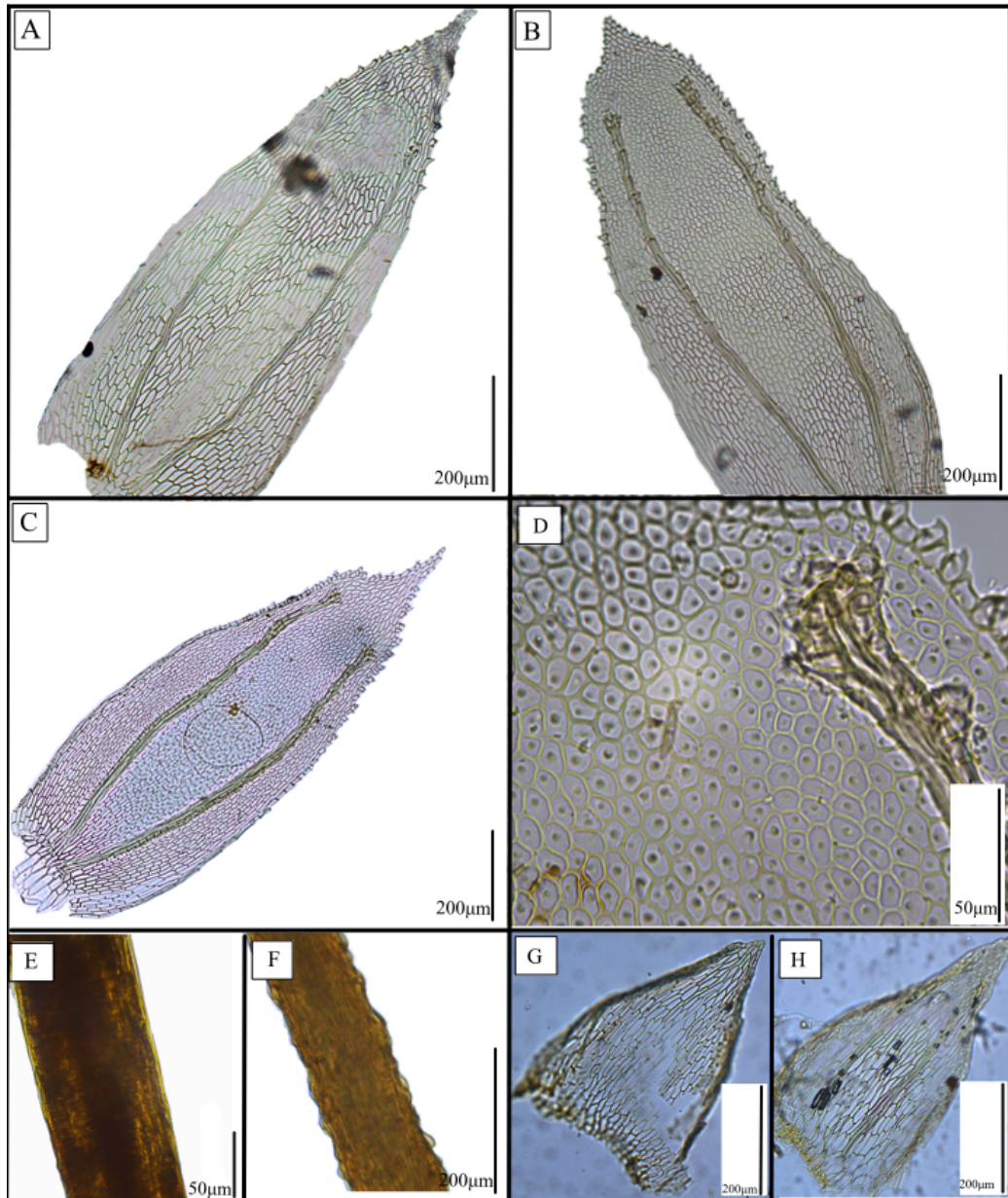
tamanho da cúspide pode variar de planta para planta, mas nos filídios dorsais ela é sempre maior quando comparada aos laterais.

**Notas nomenclaturais:** Em NY, foi encontrada uma exsicata com todas características do tipo de *C. depressa*; no entanto, não havia material botânico dentro do envelope. *Hookeria berteriana* Müll. Hal., *Callicostella depressula* A. Jaeger e *Hookeria longipedunculata* Müll. Hal. sempre foram tratadas como sinônimas de *C. depressa*, mas, como o material tipo não foi encontrado até o momento, elas não foram tratadas como tal.

**Distribuição e Habitat:** *Callicostella depressa* ocorre em floresta úmida, em lugares sombreados ou parcialmente sombreados, em rocha, solo, tronco podre e tronco vivo, sempre na beira de rio. A altitude pode variar do nível do mar a 900m, com maior ocorrência a 450-500m. Todo o material do Brasil identificado como *C. depressa* era *C. crenata*, com exceção de *Soares e Oliveira 118* (UB), que passou a ser a única ocorrência da espécie para o Brasil. O material do Brasil apresenta a costa com menos espinhos na região apical; no entanto, compartilha todas as outras características morfológicas da espécie, que é também reportada para as Antilhas, a América Central e o sul do México.

De acordo com os critérios da IUCN (B2, bii), a espécie *C. depressa* na região neotropical é considerada em perigo no Brasil (categoria EN), com uma localidade de coleta no Distrito Federal. Nas outras localidades de ocorrência no neotrópico, ela não está ameaçada e apresenta status pouco preocupante (categoria LC).





**Figura 5.** *Callicostella depressa*: A. Filídio ventral. B. Filídio lateral. C. Filídio dorsal. D. Células apicais dos filídios dorsais. E-F. Setas. G-H. Filídios periqueciais.



**Figura 6.** Mapa de distribuição de *C. depressa*.

**Espécimes representativos examinados:** **ANTILHAS HOLANDESAS**, SABA, *Buck 50654* (NY). **BRASIL**, DISTRITO FEDERAL, Brasília, *Soares e Oliveira 118* (UB); **COSTA RICA**, LIMÓN, Limón, *Steere 160* (NY). **CUBA**, ILHA DA JUVENTUDE, Santa Barbara, *Britton et al. 14769* (NY); PINAR DEL RIO, *Morton 4345* (NY), Las Tunas, *Britton et al. 15730* (NY); ORIENTE, Guantanamo, *Pocs & Reyes 9064* (NY), Loma del Gato, *Hioram 12803* (NY), Sierra Maestra, *Webster 933* (NY), Santiago de Cuba, *sem coletor 5242* (NY); Sancti Spiritus, *Hén e Roca 8246* (NY). **HAITI**, Grand'Anse Valley, *Bartlett 17573* (NY), Morne La Hotte, *Holdridge 3086* (NY). **HONDURAS**, CAYO, San Augustin, *Mains 4056* (NY). **JAMAICA**, ST. THOMAS, *Crosby 3296* (MO); ST. ANN, *Crosby 2899* (MO); Portland, *Welch 17549B* (NY); ST. MARY, Castleton Gardens, *Griffin 318* (NY), TRELAWNY, Cockpit, *Buck, 5895* (NY). **MÉXICO**, Oaxaca, Sierra Juarez, *Richards e Sharp 3504* (NY). **PORTO**



**RICO**, Puerto Rico Senatorial district III, *Prince 897* (MO); Utuado, Cowell, 1038 (NY); Mayaguez, *Loubengayer, sn.* (NY); Luquillo, *Steere 5437* (NY); Naguabo, *Britton et al. 2115* (NY). **REPÚBLICA DOMINICANA**, *Smith 10407* (MO); SAMANÁ, *Zanoni e Mejía, 17669* (NY); EL SEIBO, *Smith 10398A* (NY); Pedernales, *Reese 15064* (NY); Monseñor Nouel, *Allard 17834* (NY); LA VEGA, *Allard 18332* (NY); MACORIS, Santo Domingo, *Rose 4501* (NY).

4. *CALLICOSTELLA MERKELII* (Hornsch.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 351 (Gen. Sp. Musc. 2: 255). 1877. *Hookeria merkelii* Hornsch., Fl. Bras. 1(2): 62. pl. 3: f. 1. 1840. *Schizomitrium merkelii* (Hornsch.) J. Florsch., Fl. Suriname 6(1): 322. 1986. Tipo: *Merkel sn.* (Holótipo: B, provavelmente destruído).

*Callicostella paludicola* Broth., Hedwigia 45: 280. 1906. Tipo: [Brasil] Estado de Amazonas; Rio juruá, *Ule 1974*. (Holótipo: H; Isótipo: NY!).

*Hookeria torrentium* Broth., Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 26 Afd. 3(7): 34. 1900. *Callicostella torrentium* (Broth.) Broth., I(3): 937. 1907. *Schizomitrium torrentium* (Broth.) W.R. Buck, Candollea 40: 206. 1985. Tipo: Paraguay, San Bernardino, *Lindman 338*. (Holótipo: H!; Isótipos: BM!, NY!). *Syn. nov.*

*Callicostella vatteri* E.B. Bartram, Bryologist 49: 118. 1946. *Schizomitrium vatteri* (E.B. Bartram) H.A. Crum, Bryologist 87: 209. 1984. –Tipo: [Venezuela] Dept. Zacapa, *Steyermark 29473*. (Holótipo: US; Isótipo: NY!).

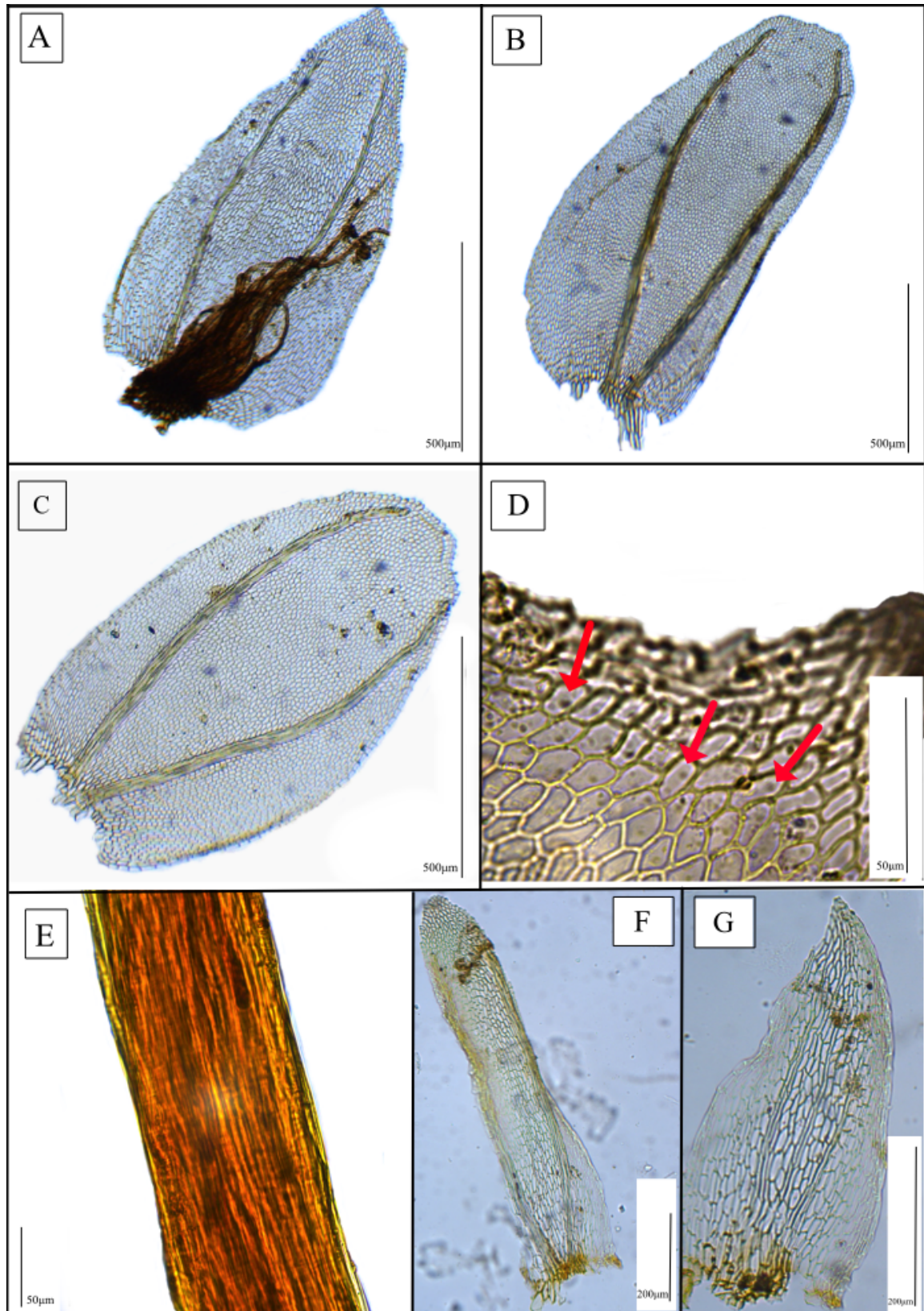
Planta de tamanho mediano, rastejante, ramificação simples, 0,4-0,8cm de comprimento e duas fileiras de filídios laterais. Filídios contorcidos quando secos, laterais, dorsais e ventrais distintos; filídios laterais 0,8-1,7mm de comprimento, oblongos, mucronados; filídios dorsais 0,7-1,3mm de comprimento, oblongos, cuspidados; filídios ventrais 1-1,5mm de comprimento, oblongos, ápice acuminado, hialino. Costa dupla dos filídios laterais e dorsais com ápices paralelos ou convergentes, lisa; costa dos filídios ventrais delicadas, lisa. Células dos filídios laterais e dorsais isodiamétricas a rombodais, lisas, podendo apresentar papilas em algumas células do ápice, 10-12,5x20-22,5 $\mu$ m; células dos filídios ventrais lisas, romboidais, 125-250 $\mu$ m de comprimento. Seta longa, 1,1-1,3cm, lisa.

**Comentários:** A espécie pode ter costas convergentes semelhantes a *C. apophysata* ou paralelas como nas outras espécies de *Callicostella*, mas é facilmente distinguida das outras espécies por apresentar a costa mais delicada e lisa. Além disso, apresenta células dos filídios lisas sob MO ou papilas somente nas células apicais dos filídios.

**Notas nomenclaturais:** O tipo de *C. merkelii* não foi encontrado. A maioria dos tipos do Hornschuch (1793-1850) foi destruído em Berlim (Sayre 1977). Já foi procurado sem sucesso nos herbários citados. Como a descrição e as ilustrações na obra original são bem claras, a espécie foi tratada como válida e foi a partir delas que foram feitos os trabalhos taxonômicos para a espécie. O holótipo de *Callicostella paludicola* Broth. deveria estar em H; no entanto, todo o material do Brotherus depositado lá foi enviado para estudo e não constava dentre as exsiccatas recebidas o material original desta espécie.

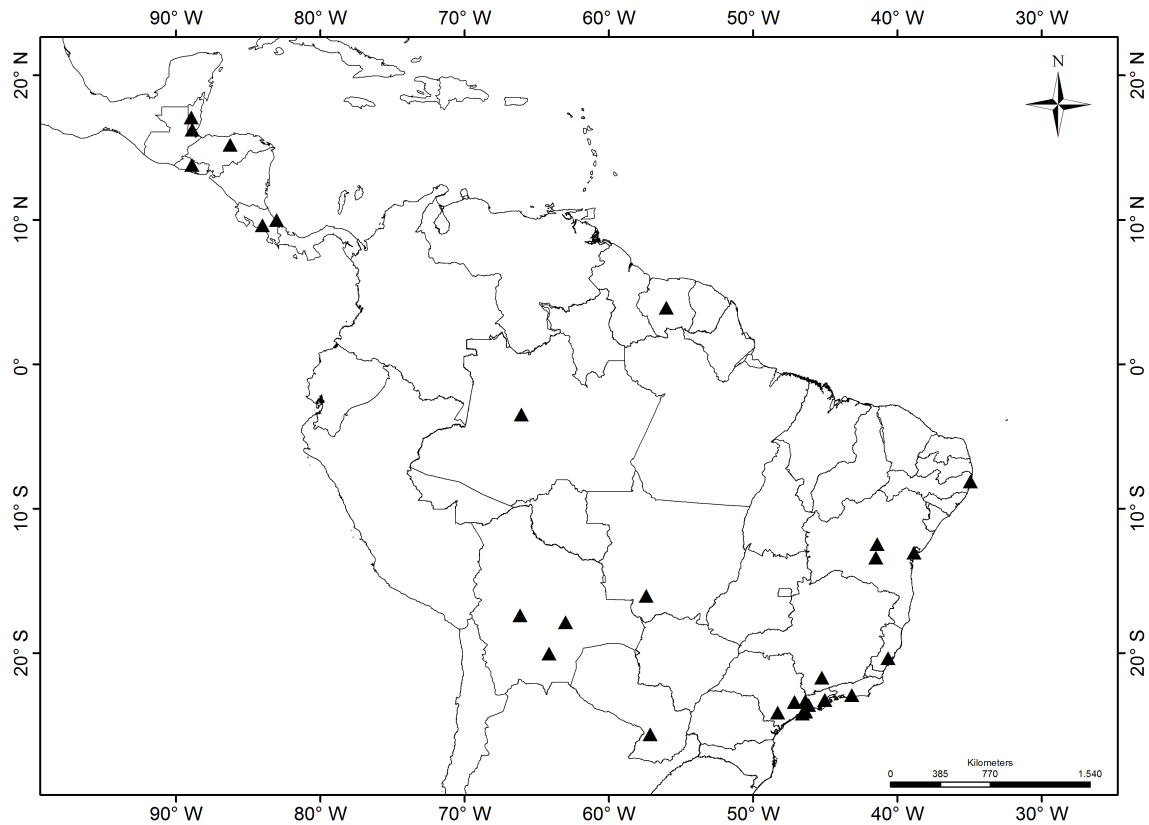
**Distribuição e Habitat:** *C. merkelii* é encontrada em lugares sombreados ou parcialmente sombreados, em rocha, solo, tronco podre e tronco morto. A maioria dos espécimes analisados foram de tronco morto. A altitude pode variar de 150m a 660m. Exemplares desta espécie também foram encontrados na África; no entanto, na Região Neotropical, ocorre nas Antilhas, Bolívia, Brasil, Costa Rica, El Salvador, Honduras, Paraguai e Suriname.

De acordo com os critérios da IUCN, a espécie *C. merkelii* não está ameaçada e apresenta status pouco preocupante (categoria LC). No entanto, é espécie de ocorrência mais restrita quando comparada às demais espécies de *Callicostella*.



**Figura 7.** *Callicostella merkelii*: A. Filídio ventral. B. Filídio lateral. C. Filídio dorsal.

D. Células apicais dos filídios dorsais, Setas indicam papilas. E. Seta. F-G. Filídios periqueciais.



**Figura 8.** Mapa de distribuição de *C. merkelii*.

**Espécimes representativos examinados:** **BELIZE**, CAYO, *Dwyer & Liesner 12130A* (MO), TOLEDO, *Whittemore 6516* (MO). **BOLÍVIA**, CHUQUISACA, *Lozano e Villalobos 2250* (MO); COCHAMAMBA, *Mogro et al. 342* (MO); SANTA CRUZ, *Linneo e Rott 546* (MO); **BRASIL**, AMAZONAS, Juruá, *Ule s.n.* (JE); BAHIA, Livramento do Brumado, *Buck 26838* (SP); DISTRITO FEDERAL, Brasília, *Coelho 61* (UB); ESPÍRITO SANTO, Domingos Martins, *Schäfer-Verwimp 10234* (SP); MATO GROSSO, Cáceres, *Yano 25839* (SP), Nova Xavantina, *Sakoloski 2* (SP). MINAS GERAIS, Três Corações, *Yano 33054* (SP); PARÁ, Almeirim, *Pietrobon 8179* (SP); PERNAMBUCO, Araripe, *Gardner 85b* (NY). RIO DE JANEIRO, *Gardner 84* (NY). SÃO PAULO, Guapiara, *Visnadi 5007* (SP), Guarujá, *Yano 27721*, Ibiúna, *Yano 18452* (SP), Mongaguá, *Yano 20966* (SP), Peruíbe, *Vital 15810* (SP), Ubatuba, *Vital 15277* (SP). **COSTA RICA**, LIMÓN, *Stevens et al. 24689* (MO). **EL SALVADOR**, CABANAS, *Winkler 1* (MO).

**HONDURAS**, OLANCHO, *Standley 21346* (MO). **PARAGUAI**, PARAGUARI, *Fretes e Rempel 162* (MO). **SURINAME**, SIPALIWINI, *Allen 25514* (MO).

5. *CALLICOSTELLA PALLIDA* (Hornsch.) Ångström, Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 33(4): 27. 1876. *Hookeria pallida* Hornsch. Fl. Bras. 1(2): 64. 1840. Tipo: [Brasil] Minas Gerais, *Martius s. n.* (Lectótipo: NY!, designado aqui; Síntipo: [Brasil] Rio de Janeiro, *Beyrich e Olfers s. n.*).

*Hookeria aspera* Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 352. 1869. *Callicostella aspera* (Mitt.) A. Jaeger, (Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges.) 1875–76: 354 (Gen. Sp. Musc. 2: 258). 1877. Tipo: Andes Quitenses, fl. Bombonasa (1500 ped.), *Spruce 626*. (Lectótipo: NY!, designado aqui).

*Hookeria ciliata* Schimp., Mém. Soc. Sci. Nat. Math. Cherbourg 16: 231. 1872. *Callicostella ciliata* (Schimp.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 355 (Gen. Sp. Musc. 2: 268). 1877. *Schizomitrium ciliatum* (Schimp.) F.D. Bowers, Phytologia 56: 492. 1985. Tipo: [México] Mirador *Liebmann 1/42*. (Holótipo: BM!; Isótipo: NY!). *Syn. nov.*

*Hookeria galipanoana* Müll. Hal., Flora 83: 336. 1897. *Callicostella galipanoana* (Müll. Hal.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. Tipo: Venezuela, Galipano, *A. Trumppff sn.* (Lectótipo: BM!, designado aqui). *Syn. nov.*

*Callicostella microcarpa* Ångström, Öfvers. Förh. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. 33(4): 27. 1876. *Schizomitrium microcarpum* (Ångström) O. Yano, J. Hattori Bot.

Lab. 66: 399. 1989. Tipo: [Brasil] Minas Gerais, *Martius sn.* (Holótipo: B Provavelmente destruído; Isótipos: M!, NY!). *Syn. nov.*

*Hookeria oerstediana* Müll. Hal. *Syn. Musc. Frond.* 2: 679. 1851. *Callicostella oerstediana* (Müll. Hal.) A. Jaeger, *Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss.* 1875–76: 354 (*Gen. Sp. Musc.* 2: 258). 1877. *Schizomitrium oerstedianum* (Müll. Hal.) H.A. Crum, *Bryologist* 87: 208. 1984. Tipo: Costa Rica, *A. S. Oersted sn.* (Holótipo: B, Provavelmente destruído; Isótipo: NY!). *Syn. nov.*

*Hookeria perpallida* Broth., *Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 21 Afd. 3(3): 39. 1895. *Callicostella perpallida* (Broth.) Broth., *Nat. Pflanzenfam.* I(3): 937. 1907. Tipo: [Brasil] São Paulo, Santos, *Mosén 97.* (Holótipo: H!). *Syn. nov.*

*Hookeria scabripes* Müll. Hal., *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, n.s. 4: 133. 1897. *Callicostella scabripes* (Müll. Hal.) Broth., *Nat. Pflanzenfam.* I(3): 937. 1907. Tipo: [Bolivia] *Germain sn.* (Holótipo: B Provavelmente destruído; Isótipo: NY!).

*Hookeria spurio-pallida* Müll. Hal. ex Broth., *Bih. Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl.* 21 Afd. 3(3): 39. 1895. *Callicostella spurio-pallida* (Müll. Hal. ex Broth.) Broth., *Nat. Pflanzenfam.* I(3): 937. 1907. Tipo: [Brasil] São Paulo, *Mosén 388.* (Lectótipo: JE!, designado aqui). *Syn. nov.*

*Hookeria strumulosa* Hampe & Lorentz, *Bot. Zeitung (Berlin)* 27: 455. 1869. *Callicostella strumulosa* (Hampe & Lorentz) A. Jaeger, 1875–76: 355 (*Gen. Sp. Musc.* 2: 259). 1877. Tipo: Hab. Equador, *Krause sn.* (Holótipo: BM!). *Syn. nov.*

*Hookeria subdepressa* Besch., J. Bot. (Morot) 5: 345. 1891. *Callicostella subdepressa* (Besch.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. *Schizomitrium subdepressum* (Besch.) W.R. Buck, Candollea 40: 206. 1985. Tipo: Paraguai; Guarapi, *Balansa* 3689. (Holótipo: BM!). *Syn. nov.*

*Callicostella subpallida* Renauld & Cardot, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 41(1): 87. 1905. Tipo: Porto Rico, *A. Heller* 4437. (Lectótipo: PC!, designado aqui; Isolectótipo: NY!).

*Hookeria weigeltiana* Müll. Hal., Linnaea 21: 190. 1848. *Callicostella weigeltiana* (Müll. Hal.) M. Fleisch., Hedwigia 63: 215. 1922. Tipo: [Suriname] Paramárido, *Weigelt* 510. (Holótipo: Provavelmente destruído em B; Isótipo: JE!).

*Callicostella aquatica* E.B. Bartram, Bryologist 42: 155. f. 4. 1939. *Schizomitrium aquaticum* (E.B. Bartram) H.A. Crum Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: Panamá, Barro Colorado island, Canal Zone, *Barbara Willis* sn. (Holótipo: FH; Isótipo: NY!).

*Callicostella virens* Renauld & Cardot, Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique 41(1): 88. 1905. Tipo: Isla del Coco, *H. pittier*, sn. (Holótipo: PC; Isótipo: NY!). *Syn. nov.*

Planta de tamanho pequeno a mediano, rastejante, ramificação simples, 0,3-0,5cm de comprimento e duas fileiras de filídios laterais. Filídios contorcidos quando secos, laterais, dorsais e ventrais distintos; filídios laterais 0,95-1,5mm de comprimento, oblongos, com ápice arredondado, cuspidado, mucronado ou retuso; filídios dorsais 0,9-1,2mm de comprimento, oblongo, ápice cuspidado ou mucronado;



filídios ventrais 1-1,5mm de comprimento, lanceolado, ápice acuminado, hialino. Costa dupla dos filídios laterais e dorsais com ápices paralelos, espinhosa do meio pra cima, podendo ser lisa; costa dos filídios ventrais mais delicadas, com espinhos ou não. Células dos filídios laterais e dorsais isodiamétricas, algumas vezes levemente mais compridas do que largas, 5-10 $\mu$ m, papilosas; células dos filídios ventrais romboidais, 12,5-25 $\mu$ m de comprimento, papilosas. Seta longa, 1-1,3cm, lisa.

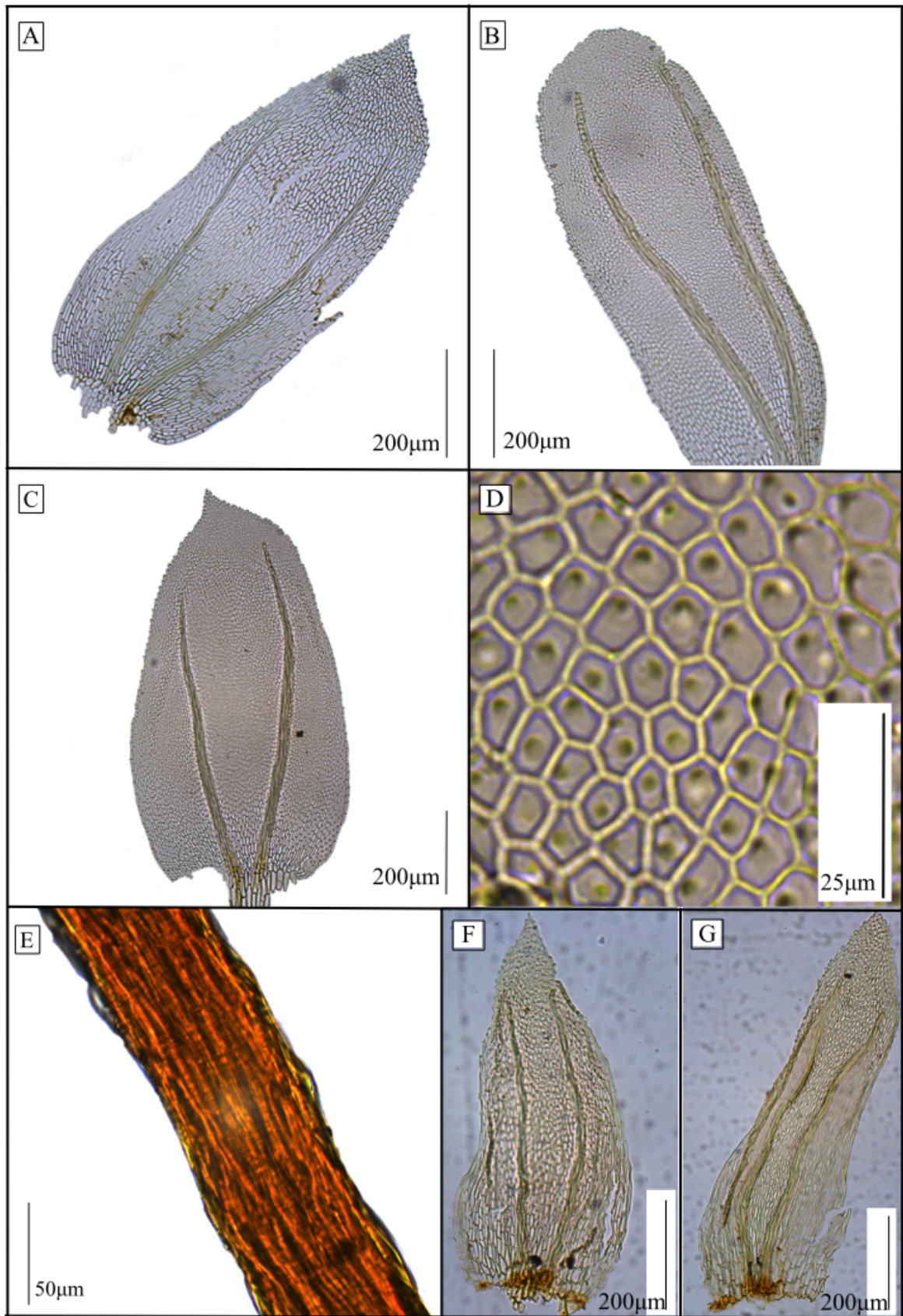
**Comentários:** *Callicostella pallida* é a espécie mais comum encontrada na região neotropical e, devido a sua ampla distribuição, a morfologia dos seus filídios pode variar muito. Se distingue de todas as outras espécies de *Callicostella* por apresentar os ápices das costas paralelos a levemente convergentes, costa espinhosa, terminando bem próximo ao ápice do filídio, células papilosas e com papilas bem evidentes sob MO. Allen (2010) comentou que *Callicostella oerstediana* pode ser confundida com *C. pallida* na América Central, se diferenciando apenas pela margem mais serreada. O material tipo de *C. oerstediana* encontrado em NY está bastante degradado e contém somente alguns filídios. Por isso, Allen (2010) não as colocou como sinônimos. Ao analisá-lo também foi observado que há diferença quanto ao padrão nos espinhos da costa, *C. oerstediana* tem espinhos dispostos regularmente pela costa, o que não acontece com *C. pallida*. No entanto, como Allen (2010) cita, as papilas evidentes, a costa com espinhos e o formato do filídio se assemelham a *C. pallida* e, por isso, neste estudo foram colocadas como sinônimas. *Callicostella pallida* também pode ser confundida com *C. depressa* se analisado somente o filídio dorsal pelo aspecto cuspidado presente nas duas espécies. No entanto, *C. depressa* apresenta no ápice das costas acúmulo de espinhos, o que não é observado em *C. pallida*.

**Notas nomenclaturais:** *Callicostella pallida* (Hornsch.) Ångström foi descrita através de dois sítipos. Materiais do Hornschuch provavelmente foram destruídos em B e isótipos poderiam ser encontrados em M. Todo o material de *Callicostella* em M foi enviado para estudo e não constava outros sítipos do nome. Assim, apesar de ter pouco material em NY, ele foi designado como lectótipo. *Hookeria aspera* Mitt. também apresentava muitos sítipos. Todos estão depositados em NY como todo o material do Mitten, e em boas condições. Como todos os materiais correspondem com a descrição original, *Spruce 626* foi designado como tipo por apresentar maior quantidade de material na exsicata. O nome *Hookeria spurio-pallida* Müll. Hal. ex Broth. apresentava dois sítipos e somente *São Paulo, Mosén 388*, depositado em JE, foi encontrado e, por isso, designado como lectótipo. *Hookeria galipanoana* Müll. Hal. também apresentava sítipos e, por ser o único material visto, o voucher *Venezuela, Galipano, A. Trumpff sn.* depositado no BM foi designado como lectótipo. A espécie *Callicostella subpallida* Renault & Cardot ao ser descrita, os autores citaram como material original aquele coletado em Porto Rico, por *H. Heller*, sem especificar o número de coletor. No PC, existem dois materiais com essa informação e que parecem ser materiais originais, mas apresentam dois números de coletor: *H. Heller 4622* e *H. Heller 4437*. Assim, os materiais foram tratados como sítipos. Ambos tem a morfologia como descrito na obra principal, mas por estar em melhores condições e por apresentar duplicata em outro herbário (NY), o material *Porto Rico, A. Heller 4437*, depositado em PC, local onde está todo o material de Renault, foi designado como lectótipo.

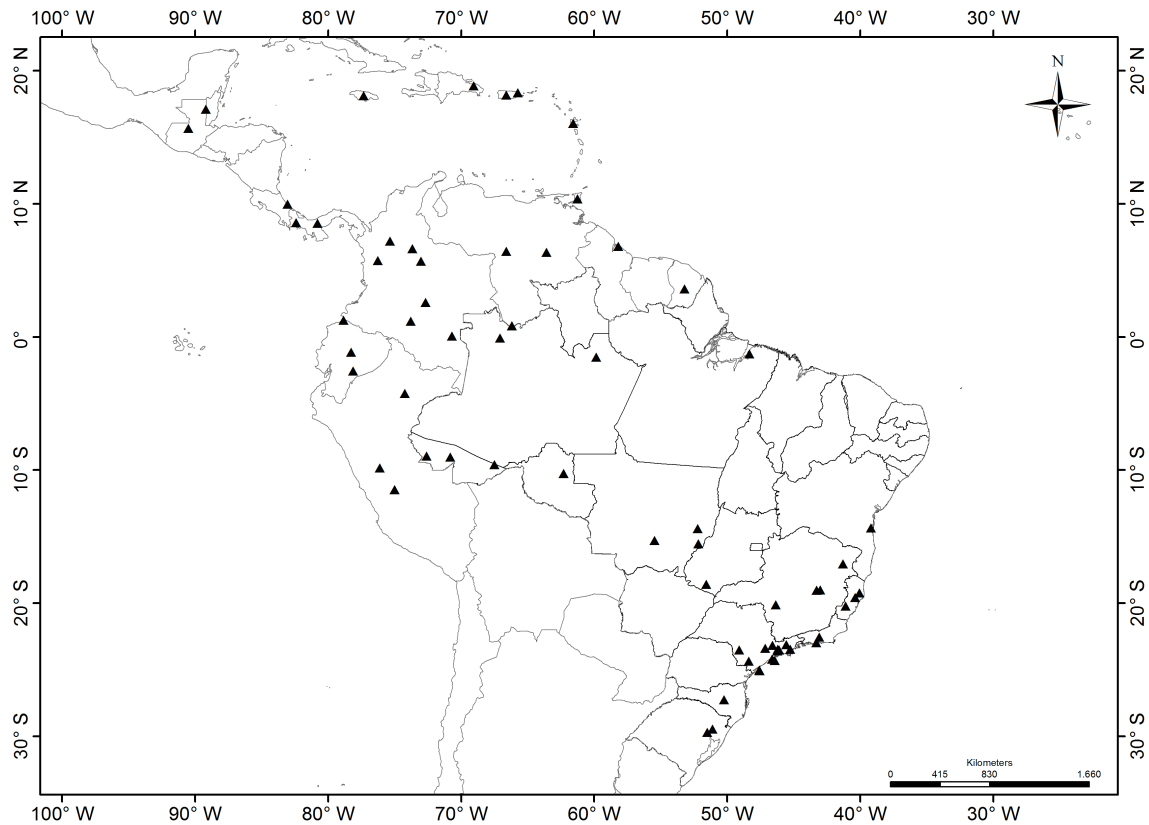
**Distribuição e Habitat:** *C. pallida* é encontrada em ambientes sombreados ou não e em todos os tipos de substrato. A altitude vai desde o nível do mar até o nível máximo

que o gênero é encontrado, 2600m. Ocorre praticamente em toda a região neotropical. Além da região neotropical, a espécie é também reportada para América do Norte, África e Ásia.

De acordo com os critérios da IUCN, a espécie *C. pallida* não está ameaçada e apresenta status pouco preocupante (categoria LC).



**Figura 9.** *Callicostella pallida*: A. Filídio ventral. B. Filídio lateral. C. Filídio dorsal. D. Células apicais dos filídios dorsais. E. Seta. F-G. Filídio periqueciais.



**Figura 10.** Mapa de distribuição de *C. pallida*.

**Espécimes representativos examinados:** BRASIL, ACRE, Rio Branco, *Vital 14839* (SP); AMAZONAS, São Gabriel da Cachoeira, *Yano 2037* (SP); BAHIA, Igrapiúna, *Bastos 4940* (ALCB), Itacaré, *Bastos e Bôas-Bastos 2358* (ALCB), Jaguaripe, *Bastos 24* (ALCB), Mata de São João, *Santos 93* (ALCB), São Francisco do Conde, *Bastos 387* (ALCB), Simões Filho, *Bastos 47* (ALCB), Uruçuca, *Vital 20274* (SP). ESPÍRITO SANTO, Santa Teresa, *Yano 3630* (SP), Linhares, *Yano 4887* (SP), Venda Nova do Imigrante, *Esteves 2618* (SP); GOIÁS, Aiporé, *Silva 62* (SP); MATO GROSSO, Barra do Garça, *Vital 1345* (SP), Chapada dos Guimarães, *Yano 12107* (SP), Nova Xavantina, *Peralta 2579* (SP); MINAS GERAIS, Conceição do Mato Dentro, *Filho 3* (SP), Santana do Riacho, *Dias-Neto 114* (SP), São Roque de Minas, *Carmo 871* (SP), Padre Paraíso, *Vital 5895* (SP); PARÁ: Belém, *Lisboa 2345* (SP), Monte Alegre, *Pietrobon 8351* (SP), Tracuateua, *Lopes 27* (SP); RIO DE JANEIRO, Magé, *Santos et al. 217* (RB),

Petrópolis, *Vaz-Imbassahy et al.* 97 (RB); RIO GRANDE DO SUL, São Leopoldo, *Sehnm* 353 (SP); RONDÔNIA, Jaru, *Vital* 14047 (SP); SANTA CATARINA, Massiambi, *Yano* 2274 (SP); SÃO PAULO, Santos, *Melzer* 109 (SP), Cananéia, *Yano* 563 (SP), São José dos Campos, *Yano* 1100 (SP), Itaberá, *Yano* 5206 (SP), São Sebastião, *Yano* 7954 (SP), Peruíbe, *Yano* 11577 (SP), Ibiúna, *Yano* 19230 (SP), Bertiooga, *Yano* 20561 (SP), Iporanga, *Vital* 20690 (SP), Jundiaí, *Peralta* 5814 (SP), Santo André, *Wasum* 4467 (SP), Cubatão, *Loefrea* 32914 (JE). **COLÔMBIA.** CAQUETÁ, Chocó, *Churchill et al.* 18624; MAGDALENA, Santa Marta, *Churchill e Linares* 18463 (MO); COSTA RICA, LIMÓN, Limón, *Handley* 36876A (JE). **EQUADOR.** MORONA-SANTIAGO, Santiago, *Ortega* 438 (MO). **TRINIDAD E TOBAGO,** TRINIDAD, St. George, *Crosby* 2172 (MO); COUVA-TABAQUITE-TALPARO, Tabaquite, *Britton* 2370 (NY). **PORTO RICO.** Luquillo, Heller e Heller 789 (NY). **REPÚBLICA DOMINICANA.** EL SEIBO: El Seibo, *Norris et al.* 7052 (NY).

## 5. Tipos não vistos

*Callicostella depressula* A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 352. 1877. Tipo: Guadaloupe, *Duchassaing sn.* (Holótipo: NY).

**Comentário:** Toda a coleção de *Callicostella* em NY foi estudada e não foi encontrado o holótipo deste nome. Também não foi encontrado isótipos em outros herbários investigados. Na obra original, o autor apenas a diferencia de *C. depressa* pelos filídios longos acuminados; no entanto, tal característica não é suficiente para sinonimizá-las.

*Hookeria berteriana* Müll. Hal., Hedwigia 37: 247. 1898; *Callicostella berteriana* (Müll. Hal) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. Tipo: República Dominicana, Santo Domingo, *Bertero, s. n.* (Holótipo: B, provavelmente destruído).

**Comentário:** Materiais do Müller foram destruídos em B e não foram encontrados isótipos nos outros herbários investigados. Buck (1998) sinonimizou como *C. depressa*; no entanto, não consta se o material tipo foi observado. Apesar da descrição longa na obra original, não fica evidente as características morfológicas presentes em *C. depressa*, como a costa com espinhos concentrados na região apical. Assim, elas não foram tratadas como sinônimas.

***Hookeria herminieri* var. *rubella* Besch.**, Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6 3: 233. 1876. *Callicostella herminieri* var. *rubella* (Besch.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 353 (Gen. Sp. Musc. 2: 257). 1877. *Hookeria rubella* (Besch.) Schimp., Index Bryol. 584. 1896. *Callicostella depressa* var. *rubella* (Besch.) Wijk & Margad., Taxon 9: 50. 1960. Tipo: Guadaloupe, *L'Herminier sn.* (Holótipo: BM).

**Comentário:** Todo material de *Callicostella* e *Hookeria* depositado no BM foi estudado e não foi encontrado o material original deste nome. Tradicionalmente é tratado como sinônimo de *C. belangeriana*. Na obra original (Bescherelle 1876), o autor não coloca imagens do táxon e citou como diferença para *Hookeria herminieri* somente o tamanho maior e a cápsula menos escabrosa. Assim, pela descrição original, a variedade parece ser sinônima do nome *Hookeria herminieri* e que, portanto, seria sinônima de *C. crenata* (*vide* tratamento taxonômico para *C. crenata*).

***Hookeria longipedunculata* Müll. Hal.**, Syn. Musc. Frond. 2: 221. 1851; *Callicostella longipendiculata* (Müll. Hal.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 354 (Gen. Sp. Musc. 2: 258). 1877. Tipo: Trinidad, *Crüger 1947*. (Holótipo: B)

**Comentário:** Materiais do Müller foram destruídos em B e não foram encontrados isótipos nos outros herbários investigados. O nome é conhecido por ser

sinônimo de *C. depressa*; no entanto, na descrição original, não fica evidente as características morfológicas presentes em *C. depressa*, como a costa com espinhos concentrados na região apical, assim elas não foram tratadas como sinônimas.

## 6. Novas Combinações para espécies excluídas de *Callicostella*

***Amblytropis monofaria* (Geh. & Hampe) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Distichophyllum monofarium* Geh. & Hampe, Flora 64: 406. 1881. *Callicostella monofaria* (Geh. & Hampe) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. Tipo: [Brasil] São Paulo, *Puiggari 949* (Holótipo: BM!).

***Cyclodictyon grossiretis* (E.B. Bartram) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Callicostella grossiretis* E.B. Bartram, Bryologist 42: 156. 1939. *Schizomitrium grossirete* (E.B. Bartram) H.A. Crum, Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: Barro Colorado Island, Canal Zone, *Bartram s.n.* (Isótipo: NY!).

***Pilotrichum scabrosum* Duarte-Silva, *Nom. nov.***

*Hookeria scabriseta* Hook., Musci Exot. 1: 52. 1818. *Callicostella scabriseta* (Hook.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges., Gen. Sp. Musc. 2: 254. 1877. Tipo: [Venezuela] Caripe, *Humboldt e Bonpland s.n.* (Isótipo: NY!).

***Pilotrichum submonofarium* (Broth.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Callicostella submonofaria* Broth., Ergebn. Bot. Exped. Südbras., Musci, 1901 325. 1924. Tipo: [Brasil] São Paulo, *Seiffner s.n.* (Isótipo: BM!).



***Thamniopsis radicans* (Besch.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Hookeria radicans* Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 3: 234. 1876. *Callicostella radicans* (Besch.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges., Gen. Sp. Musc. 2: 257. 1877. *Schizomitrium radicans* (Besch.) H.A. Crum, Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: Martinique, *Huskot 173* (Isótipo:BM!).

***Thamniopsis rufescens* (Mitt.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Hookeria rufescens* Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 352. 1869. *Callicostella rufescens* (Mitt.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges., Gen. Sp. Musc. 2:259. 1877. *Schizomitrium rufescens* (Mitt.) J. Florsch., Fl. Suriname 6(1): 328. 1986. Tipo: [Brasil] Pará, *Spruce 629*; [Suriname] *Sem coletor s.n.* (Lectótipo: NY!, designado aqui).

**Comentários:** Todo o material original do Mitten encontra-se no NY. Toda a coleção neste herbário foi examinada e somente foi encontrado o material *Spruce 629*. Como este material corresponde à descrição original da espécie, ele foi o escolhido para ser lectótipo.

***Thamniopsis subfissidentoides* (Schimp. ex Besch.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Hookeria subfissidentoides* Schimp. ex Besch., Ann. Sci. Nat., Bot., sér. 6, 3: 235. 1876. *Hookeriopsis subfissidentoides* (Schimp. ex Besch.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges., Gen. Sp. Musc. 2: 265. 1877. *Callicostella subfissidentoides* (Schimp. ex Besch.) Broth., Nat. Pflanzenfam. I(3): 937. 1907. *Schizomitrium subfissidentoides* (Schimp. ex Besch.) H.A. Crum, Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: Guadalupe, *L'Herminier s.n.* (Isótipo:NY!).

***Thamniopsis subsecunda* (Mitt.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Hookeria subsecunda* Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 358. 1869. *Hookeriopsis subsecunda* (Mitt.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges., Gen. Sp. Musc. 2: 265. 1877. *Schizomitrium subsecundum* (Mitt.) W.R. Buck, Brittonia 39: 221. 1987. *Callicostella subsecunda* (Mitt.) B.C. Tan, Mem. New York Bot. Gard. 68:5. 1992. Tipo: [Ecuador] Andes Quitenses, *Spruce 649* (Holótipo: NY!).

***Trachyxiophium colombicum* (R. S. Williams) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Callicostella colombica* R.S. Williams, Bryologist 28: 61. 1925. *Schizomitrium colombicum* (R.S. Williams) W.R. Buck & Steere, Moscosoa 2: 47. 1983. *Thamniopsis colombica* (R.S. Williams) B.H. Allen, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 117: 625. 2010. Tipo: Colombia, Cordoba, *E. P. Killip 5044* (Holótipo: NY!).

***Trachyxiophium mexicanum* (H. Rob. & W.H. Welch) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Callicostella mexicana* H. Rob. & W.H. Welch, Bryologist 69: 9. 1966. *Schizomitrium mexicanum* (H. Rob. & W.H. Welch) F.D. Bowers, Phytologia 56: 492. 1985. Tipo: México, Veracruz, *Pursell e Reese 5108* (Isótipo: NY!).

***Trachyxiophium pellucidum* (Mitt.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Hookeria pellucida* Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 353. 1869. *Callicostella pellucida* (Mitt.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 355. 1877. Tipo: [Brasil] Amazonas, *Spruce 642* (Holótipo: NY!).

***Trachyxiophium rivulare* (Mitt) Duarte-Silva, *Com. nov.* *Hookeria rivularis* Mitt., J. Linn. Soc., Bot. 12: 353. 1869. *Callicostella rivularis* (Mitt.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges. 1875–76: 355 (Gen. Sp. Musc. 2: 259). 1877. *Schizomitrium rivulare* (Mitt.) H.A. Crum, Bryologist 87: 208. 1984. *Thamniopsis rivularis* (Mitt.) B.H. Allen, Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. 117: 651. 2010. Tipo: [Peru] Tavalosos, *Spruce 668* e *669* (Lectótipo: BM!, designado aqui).**

**Comentários:** Apesar de o herbário do Mitten estar em NY, não foi encontrado nenhum dos materiais originais nele. Os dois sítipos (*Spruce 668* e *Spruce 669*) foram analisados e estão depositados no BM. Ambos tem a mesma quantidade e estão igualmente conservados; assim, não houve um critério para a seleção do lectótipo, e o *Spruce 669* foi o designado.

***Trachyxiophium saxatilis* (Mitt.) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Hookeria saxatilis* Mitt., J. Linn. Soc., Bot.12: 352. 1869. *Callicostella saxatilis* (Mitt.) A. Jaeger, Ber. Thätigk. St. Gallischen Naturwiss. Ges., Gen. Sp. Musc. 2: 258. 1877. Tipo: [Equador] Andes Quitenses, *Spruce 634* e *Spruce 636* (Lectótipo: NY!, designado aqui).

**Comentários:** O táxon apresenta dois sítipos; no entanto, somente o material *Spruce 634* foi encontrado no herbário do Mitten (NY). Como ele faz correspondência à descrição da obra original, ele foi designado como lectótipo.

***Trachyxiophium tenerrimum* (E.B. Bartram) Duarte-Silva, *Comb. nov.***

*Callicostella tenerrima* E.B. Bartram, Bryologist 54: 238. 1951. *Schizomitrium tenerrimum* (E.B. Bartram) H.A. Crum, Bryologist 87: 208. 1984. Tipo: [Costa Rica] Cartago, *Svihla 3004* (Isótipo: NY!).

## 7. Agradecimentos

Os autores agradecem a Micheline Carvalho-Silva pela assistência durante a execução do trabalho e aos curadores dos herbários investigados pelos empréstimos concedidos. Agradecimentos também ao NYBG e a William R. Buck pela recepção durante o doutorado sanduíche da primeira autora.

## 8. Referências Bibliográficas

- Anderson, L. E . 1954 . Hoyer's solution as a rapid permanent mounting medium for bryologists . *The Bryologist* 57: 242 – 244 .
- Brotherus, V. F. 1909. Hookeriaceae in A. Engler & K. Prantl. *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig. 918 – 964.
- Brotherus, V. F. 1925. Musci (Laubmoose). 2. Hälfte. In A. Engler, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. Leipzig.
- Brummitt, R. K. e C. E. Powell . 1992 . Authors of plant names. Kew : Royal Botanic Gardens .
- Buck, W. R. 1987. Taxonomic and Nomenclatural Rearrangement in the Hookeriales with Notes on West Indian Taxa. *Brittonia* 39: 210 – 224.
- Buck, W. R. & Goffinet, B. 2000. Morphology and Classification of Mosses. In: A.J. Shaw & B. Goffinet (eds.). *Bryophyte Biology*. University Press, Cambridge.
- Câmara, P. E. A. S. e Kellogg, E. A. 2010. Morphology and development of leaf papillae in Sematophyllaceae. *The Bryologist* 113: 22-33.
- Costa, D. P., Pôrto, K. C., Luiz-Ponzo, A. P., Ilkiu-Borges A. L., Bastos, C. J. P., Câmara, P. E. A. S., Peralta D. F., Bôas-Bastos, S. B. V., Imbassahy, C. A. A., Henriques, D. K., Gomes, H. C. S., Rocha, L. M., Santos, N. D., Siviero, T. S., Vaz-Imbassahy, T. F. & Churchill, S. P. 2011. Synopsis of the Brazilian moss

- flora: checklist, synonyms, distribution and conservation. *Nova Hedwigia* 93: 277 – 334.
- Crosby, M. R. 1974. Toward a revised classification of the Hookeriaceae (Musci). *Journal of the Hattori Botanical Laboratory* 38: 129-141.
- Crosby, M. R. 1975. Lectotypification of *Schizomitrium* B.S.G. (Musci, Hookeriaceae). *Taxon* 24: 353 – 355.
- Crosby, M. R., 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.
- Duarte-Silva, A. G., Carvalho-Silva, M. & Câmara, P. E. A. S. 2013. Morphology and development of leaf papillae in the Pilotrichaceae. *Acta Botanica Brasilica* 27(4): 737-742.
- Fleischer, M. 1908. Die Musci der Flora Von Buitenzorg. 3: 949.
- Goffinet, B. & Shaw, A. J. 2009. Bryophyte Biology. 2<sup>nd</sup> edition. Cambridge University, Cambridge, Reino Unido.
- Gradstein, S. R., Churchill, S. P. e Salazar-Allen, N. 2001. Guide to the bryophytes of Tropical America. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 86: 438–456.
- IUCN. 2012. IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN. iv + 32pp.
- Jaeger, A. & F. Sauerbeck. 1879. Supplementum ad Adumbrationem muscorum et conspectus systematis. Ber, Thatigk. St. Gallische naturwissenschaftliche gesellschaft. 372 – 514.
- Koponen, T. & Isoviita, P. 1984. Proposal to Conserve *Callicostella* against *Schizomitrium* (Music, Hookeriaceae). *Taxon* 33: 112 – 113.

- Magill, R. E . 1990 . Glossarium polyglottum bryologiae: A multilingual glossary for bryology. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 33: 1 – 297 .
- Miller, H. A. 1971. An overview of the Hookeriales. *Phytologia* 21: 243–252.
- Mitten. 1859. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society*. Supplement to Botany 1: 136.
- Müller, C. 1851. *Synopsis Muscorum Frondosorum omnium hucusque Cognitorum* 2: 216.
- Pokorny, L., Ho, B. -C., Frahm, J. P., Quandt, D. e Shaw, A. J. 2012. Phylogenetic analyses of morphological evolution in the gametophyte and sporophyte generations of the moss order Hookeriales (Bryopsida). *Mol. Phylogenet. Evol.* 63:351-364.
- Sayre, G. 1977. Authors of Names of Bryophytes and the Present Location of Their Herbaria. *The Bryologist* 80: 502-521.
- Shaw, A. J., Cox, C. J., Goffinet, B., Buck, W. R. & Boles, S. B. 2003. Phylogenetic evidence of a rapid radiation of pleurocarpous mosses (Bryophyta). *Evolution* 57(10): 2226–2241.

## Conclusão Geral

---

Pelos resultados aqui apresentados podemos distinguir cinco espécies ocorrentes na região neotropical: *C. apophysata*, *C. crenata*, *C. depressa*, *C. merkelii* e *C. pallida*. Uma revisão taxonômica a nível mundial para o gênero ainda se faz necessária para que todo o gênero seja contemplado.