

NAYARA SOARES SMITH BRAGA

**TÁXONS BRASILEIROS × TÁXONS ANDINOS: ESTUDOS FILOGENÉTICOS,
MORFOLÓGICOS E TAXONÔMICOS EM *Argyrochosma* E *Jamesonia*
(PTERIDACEAE)**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

Orientador: Pedro Bond Schwartzburd

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

B813t
2023
Braga, Nayara Soares Smith, 1991-
Táxons brasileiros x táxons andinos: estudos filogenéticos,
morfológicos e taxonômicos em *Argyrochosma* e *Jamesonia*
(Pteridace) / Nayara Soares Smith Braga. – Viçosa, MG, 2023.
1 tese eletrônica (85 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndices.

Orientador: Pedro Bond Schwartzburd.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Vegetal, 2023.

Referências bibliográficas: f. 35-36.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.722>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Pteridace - Reprodução. 2. Hibridização. 3. Análise
cladística. I. Schwartzburd, Pedro Bond, 1980-. II. Universidade
Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa
de Pós-Graduação em Botânica. III. Título.

CDD 22. ed. 587.3

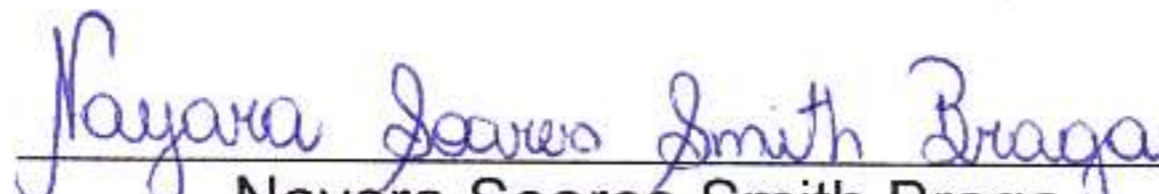
NAYARA SOARES SMITH BRAGA

TÁXONS BRASILEIROS × TÁXONS ANDINOS: ESTUDOS FILOGENÉTICOS,
MORFOLÓGICOS E TAXONÔMICOS EM *Argyrochosma* E *Jamesonia*
(PTERIDACEAE)

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Doctor Scientiae*.

APROVADA: 28 de agosto de 2023.

Assentimento:


Nayara Soares Smith Braga

Autor



Pedro Bond Schwartzburd

Orientador

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES)- Código de Financiamento 001.

À minha mãe, por ser a minha referência de amor, de dedicação e de perseverança. Obrigada por ser a minha inspiração diária, por me dar a vida e por me mostrar a vida.

À minha irmã, por ser a minha metade nesse mundo. Obrigada por cada sorriso, por cada abraço e por cada recepção calorosa.

Ao João, pelo carinho, apoio e compreensão. Obrigada por ser calma.

Ao meu orientador, Pedro Bond, por ser exemplo de taxonomista. Agradecida pelos anos de orientação, pelos inúmeros aprendizados e desafios.

À Deza, por ser exemplo de amor, força, compaixão e determinação, e por me fazer rir todos os dias. Muito, mas muito obrigada por ser luz nesse meu caminho. Você é inspiração, obrigada por abrilhantar os meus dias.

À Clara Badia, por me acolher e por me entender como ninguém. Obrigada por ser porto seguro, por me pegar pela mão e por cuidar tão bem do meu corpo e também da minha alma, não importando a distância ou o tempo. Compartilhar essa jornada com você é um privilégio! Obrigada por tanto, bruxona!

À Débora Linhares, pelas conversas reconfortantes sobre a vida e sobre a nossa vida. Obrigada por ser inspiração e pela amizade de tantos anos.

Ao Artur, por ser inspiração de pessoa e de profissional. Obrigada por me levar pelo mundo da música e da fantasia com tanto entusiasmo e conhecimento.

À Dona Catarina e seu José, por todo o apoio, zelo e carinho e preocupação com a minha pessoa.

Ao Ronaldo, por ser um ser humano iluminado e fonte de inspiração, perseverança e calma.

À Aline, pelo encanto emanado e pelas risadas que me faziam ganhar o dia, e pelas conversas que me revigoravam sempre. Obrigada por ser exemplo de profissional e de pessoa.

Ao Jeferson, pelas trocas e pelo suporte nos estudos moleculares.

Ao Celso, por ser exemplo de pessoa e de profissional, por me apresentar o mundo das plantas com tanto amor, carinho e dedicação.

Ao Túlio, por ser companheiro de jornada e de viagem, e por ser exemplo de profissional.

À Lobão, pelos anos de companheirismo e risadas. Você tem o melhor abraço do mundo.

Ao Marcos, pelas risadas e pela ajuda nos afazeres do herbário e do laboratório.

Ao Sergio, que chegou pra revolucionar esse lugar. Obrigada pelas risadas, pela prontidão em ajudar e pelas trocas de ideias.

À Vanessa, pelas risadas e por compartilhar o cuidado com as plantas do horto.

Ao Reinaldo pelas ilustrações impecáveis das plantas e pelas trocas sobre orquídeas.

À Maribel, por todas as nossas conversas maravilhosas, por todo seu carinho e compreensão.

Ao pessoal do Leep pelas risadas, cafés e momentos de descontração. Em especial Rodrigo, Lhorayne, Nathália, Alice, Carlos, Libia, Marina Tack, Miguel, Larissa, Herval. Vocês são sensacionais e fizeram dessa jornada um caminho iluminado.

À Marina da clinica de plantas, por toda a sua paciência, torcida pelo nosso trabalho e alto astral.

“O segredo de uma vida empolgante não está em descobrir maravilhas, mas em procurá-las”.
(Augusto Ruschi)

RESUMO

SMITH-BRAGA, Nayara Soares, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2023. **Táxons brasileiros × táxons andinos: estudos filogenéticos, morfológicos e taxonômicos em *Argyrochosma* e *Jamesonia* (Pteridaceae).** Orientador: Pedro Bond Schwartzburd.

O presente trabalho apresenta um estudo filogenético das populações de *Jamesonia brasiliensis*, *Jamesonia cheilanthoides* e do híbrido que ocorre entre elas na localidade do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil. Sequências foram geradas e incorporadas a estudos filogenéticos do gênero. Ilustrações detalhadas são apresentadas, assim como comentários morfológicos, análises de esporos, descrições e informações de *typus*. Nos estudos moleculares, os marcadores usados foram o *rbcL* e o espaçador inter gênico *trnL-trnF*. A topologia mostrou que *Jamesonia* é um gênero monofilético, e mostrou que *J. brasiliensis* ocupa o mesmo clado que *Jamesonia ×longifolia*, juntamente com *J. rotundifolia* e *J. alstonii*. *Jamesonia cheilanthoides* ocupa um clado separado, juntamente com *J. flexuosa* e *J. elongata*. Morfológicamente, *J. brasiliensis* não apresenta diferenças quando comparada com os espécimes que ocorrem na Bolívia. Para *Jamesonia cheilanthoides*, a filogenia não apontou diferenças entre os espécimes que ocorrem no Itatiaia com o táxon do Peru. Morfológicamente, os espécimes que ocorrem no Itatiaia são os mesmos que ocorrem nas demais localidades de ocorrência da espécie. *J. × longifolia* apresenta características morfológicas tanto de *Jamesonia brasiliensis* (pinas coriáceas) quanto de *Jamesonia cheilanthoides* (protoescamas no rizoma) e na filogenia se encontra mais próxima de *J. brasiliensis*. Os esporos de *J. ×longifolia* não são uniformes e podem ser disformes e enegrescidos, evidenciando a sua origem híbrida. Além disso, no presente trabalho foi realizado um estudo filogenético na população de '*Argyrochosma flava*' de Viçosa, Minas Gerais. Sequências de exemplares do Brasil foram geradas e incorporadas a estudos filogenéticos do gênero, até então não incluídos em tais trabalhos. Através do estudo do protólogo das espécies, novas combinações foram propostas, resgatando o epíteto específico de *Acrostichum flavens*, nome mais antigo, e que, portanto tem a prioridade perante a nomenclatura. Ilustrações detalhadas são apresentadas, assim

como comentários morfológicos, dados de ocorrência, descrições e informações de *typus*. Nos estudos moleculares, os marcadores usados foram *rbcL* e o espaçador inter gênico *trnL-trnF*. A topologia mostrou que as espécies *A. nivea*, *A. tenera* e *A. flavens* se apresentam em clados monoespecíficos, com *A. tenera* mais próxima de *A. flavens*, com valores de bootstrap altos. Os estudos moleculares reforçam que o táxon *Argyrochosma flavens* é uma espécie, e não se trata de uma espécie críptica. Os dados genéticos indicam que o táxon que ocorre em Viçosa é geneticamente igual aos táxons de *Argyrochosma flavens* que ocorrem em outros países, tais como Peru e Equador. Os esporos do táxon foram contados, e *A. flavens* apresenta 32 esporos por esporângio, o que a coloca como uma espécie com reprodução apomítica.

Palavras-chave: Apomoxia. Eriosorus. Hibridização.

ABSTRACT

SMITH-BRAGA, Nayara Soares, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, August, 2023. Brazilian taxa × Andean taxa: phylogenetic, morphological and taxonomic studies in *Argyrochosma* and *Jamesonia* (Pteridaceae). Adviser: Pedro Bond Schwartsburd.

The present work presents a phylogenetic study of the populations of *Jamesonia brasiliensis*, *Jamesonia cheilanthoides* and the hybrid that occurs between them in the locality of Itatiaia, Rio de Janeiro, Brazil. Sequences were generated and incorporated into phylogenetic studies of the genus. Detailed illustrations are presented, as well as morphological comments, spore analyses, descriptions, and typus information. In molecular studies, the markers used were *rbcl* and the intergenic spacer *trnL-trnF*. The topology showed that *Jamesonia* is a monophyletic genus, and showed that *J. brasiliensis* occupies the same clade as *Jamesonia ×longifolia*, together with *J. rotundifolia* and *J. alstonii*. *Jamesonia cheilanthoides* occupies a separate clade along with *J. flexuosa* and *J. elongata*. Morphologically, *J. brasiliensis* presents no differences when compared to specimens that occur in Bolivia. For *Jamesonia cheilanthoides*, the phylogeny did not indicate differences between the specimens that occur in Itatiaia and the taxon from Peru. Morphologically, the specimens that occur in Itatiaia are the same as those that occur in other locations where the species occurs. *J. × longifolia* presents morphological characteristics of both *Jamesonia brasiliensis* (leathery pinnae) and *Jamesonia cheilanthoides* (protoscales on the rhizome) and in phylogeny it is closer to *J. brasiliensis*. The spores of *J. ×longifolia* are not uniform and may be misshapen and blackish, demonstrating their hybrid origin. Furthermore, in the present work a phylogenetic study was carried out on the population of '*Argyrochosma flava*' from Viçosa, Minas Gerais. Sequences of specimens from Brazil were generated and incorporated into phylogenetic studies of the genus, previously not included in such works. Through the study of the species' protologue, new combinations were proposed, rescuing the specific epithet of *Acrostichum flavens*, the oldest name, and which, therefore, has priority in the nomenclature. Detailed illustrations are presented, as well as morphological comments, occurrence data, descriptions, and

typus information. In molecular studies, the markers used were *rbcL* and the intergenic spacer *trnL-trnF*. The topology showed that the species *A. nivea*, *A. tenera* and *A. flavens* appear in monospecific clades, with *A. tenera* closer to *A. flavens*, with high bootstrap values. Molecular studies reinforce that the taxon *Argyrochosma flavens* is a species, and is not a cryptic species. The genetic data indicate that the taxon that occurs in Viçosa is genetically the same as *Argyrochosma flavens* taxa that occur in other countries, such as Peru and Ecuador. The spores of the taxon were counted, and *A. flavens* has 32 spores per sporangium, which places it as a species with apomictic reproduction.

Keywords: Apomixis. Eriosorus. Hybridization.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	
Produções científicas.....	
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	
Capítulo 1: Estudos morfológicos e filogenéticos em <i>Jamesonia</i> da Serra do Itatiaia, Brasil: <i>J. brasiliensis</i> , <i>J. cheilanthoides</i> e seu suposto híbrido (<i>J. ×longifolia</i>), <i>comb. nov.</i>).....	
RESUMO.....	
ABSTRACT.....	
1. INTRODUÇÃO.....	
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	
2.1. Amostragem taxonômica.....	
2.2. Análises palinológicas.....	
2.3. Extração do DNA, amplificação e sequenciamento.....	
2.4. Análises filogenéticas	
3. RESULTADOS.....	
3.1. Chave para os táxons de <i>Jamesonia</i> ocorrentes na Serra do Itatiaia.....	
3.2. Tratamento taxonômico.....	
<i>Jamesonia brasiliensis</i>	
<i>Jamesonia cheilanthoides</i>	
<i>Jamesonia ×longifolia</i>	
3.3. Análises filogenéticas.....	
3.3.1. Filogenia de <i>Jamesonia</i> baseada no <i>rbcl</i>	
3.3.2. Comparações do DNA plastidial.....	
3.4. Palinologia.....	
4. DISCUSSÃO.....	
4.1. Evidências de hibridização.....	
4.1.1. Morfologia.....	
4.1.2. Posição filogenética de <i>Jamesonia brasiliensis</i> , <i>J. cheilanthoides</i> e <i>J. longifolia</i>	
4.1.3. Condição dos esporos dos três táxons.....	
4.2. Espécimes brasileiros e extra braaasileiros de <i>Jamesonia brasiliensis</i> e <i>J. cheilanthoides</i>	
5. CONCLUSÕES.....	
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	

Figura 1: Prancha botânica de <i>Jamesonia brasiliensis</i> e <i>J. cheilanthoides</i>	
Figura 2: Prancha botânica de <i>Jamesonia</i> × <i>longifolia</i>	
Figura 3: Árvore da análise de máxima verossimilhança do gene <i>rbcL</i> plotada para o gênero <i>Jamesonia</i> no presente trabalho.....	
Figura 4: Sequências do espaçador <i>trnL-trnF</i> dos três táxons de <i>Jamesonia</i> que ocorrem no Itatiaia.....	
Figura 5: Sequências do marcador <i>rbcL</i> dos três táxons de <i>Jamesonia</i> que ocorrem no Itatiaia.....	
Figura 6: Árvore da análise de máxima verossimilhança para o espaçador intergênico <i>trnL-trnF</i> plotada para o gênero <i>Jamesonia</i> no presente estudo.....	
Figura 7: Prancha dos esporos de <i>Jamesonia brasiliensis</i> e <i>J. cheilanthoides</i>	
Figura 8: Prancha dos esporos de <i>Jamesonia</i> × <i>longifolia</i>	
Capítulo 2: Estudos filogenéticos em uma população brasileira da samambaia farinosa andina <i>Argyrochosma nivea</i> var. <i>flava</i> (= <i>Argyrochosma flavens</i> , comb. nov., Pteridaceae).....	
RESUMO.....	
ABSTRACT.....	
1. INTRODUÇÃO.....	
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	
2.1. Amostragem taxonômica.....	
2.2. Análises palinológicas.....	
2.3. Extração do DNA, amplificação e sequenciamento	
2.4. Análises filogenéticas.....	
3. RESULTADOS.....	
3.1. Filogenia de <i>Argyrochosma</i> baseada no <i>rbcL</i>	
3.2. Comparações do <i>rbcL</i> e do <i>trnL-trnF</i>	
3.3. Número de esporos por esporângio.....	
4. DISCUSSÃO.....	
4.1. Nomenclatura e Taxonomia de <i>Argyrochosma "flava"</i> (= <i>A. flavens</i> , comb. nov.).....	
4.2. Filogenia de <i>Argyrochosma</i> e posição filogenética da população brasileira de <i>A. flavens</i>	
4.3. <i>Argyrochosma flavens</i> , <i>A. nivea</i> e <i>A. tenera</i> - espécies ou variedades?	
4.4. Número de esporos por esporângio e tipo de reprodução na população brasileira de <i>Argyrochosma flavens</i>	
5. CONCLUSÃO.....	

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	
Figura 9: Prancha botânica de <i>Argyrochosma flavens</i>	
Figura 10: Árvore da análise de máxima verossimilhança do gene <i>rbcL</i> plotada para o gênero <i>Argyrochosma</i> no presente estudo	
Figura 11: Árvore da análise de máxima verossimilhança do espaçador inter-gênico <i>trnL-trnF</i> plotada para <i>Argyrochosma flavens</i> , <i>A. nivea</i> e <i>A.tenera</i>	
Figura 12: Sequências do marcador <i>rbcL</i> de <i>Argyrochosma flavens</i> de diversas localidades de onde a espécie ocorre	
Figura 13: Sequências do espaçador inter-gênico <i>trnL-trnF</i> de <i>Argyrochosma flavens</i> , <i>A. nivea</i> e <i>A. tenera</i>	
Apêndice1: Acessos do <i>GenBank</i> das sequências utilizadas no capítulo 1.....	
Apêndice 2: Acessos do <i>GenBank</i> das sequências utilizadas no capítulo 2.....	

1. INTRODUÇÃO GERAL

Pteridaceae E. D. M Kirchn. é uma família de samambaias com grande variação morfológica, que apresenta distribuição cosmopolita, compreendendo cerca de 50 a 55 gêneros e aproximadamente 1200 espécies distribuídas pelos mais diversos habitats (Smith *et al.* 2006; PPG I 2016). No Brasil, a família está representada por 25 gêneros e 209 espécies (Smith-Braga *et al.* 2023). Estudos moleculares apontaram a monofilia do grupo, e sua divisão em cinco sub-famílias também monofiléticas: Parkerioideae Burnett, Cryptogrammoideae S. Lindsay, Pteridoideae, Vittarioideae Link e Cheilanthoideae Horvat (ver compilação em PPG I 2016).

As espécies de Cheilanthoideae são caracterizadas por apresentarem adaptações morfológicas a ambientes xéricos, tais como folhas reduzidas lâminas coriáceas, e exsudatos farináceos na face abaxial das lâminas (Gastony & Rollo 1995). No Brasil, a sub família está representada por alguns gêneros, tais como *Lytoneuron* (Klotzsch) Yesilyurt, com 16 espécies mais duas variedades, e *Cheilanthus* Sw., representado por 10 espécies, ambos gêneros que não apresentam indumento farinhoso na face abaxial de suas lâminas.

Dentro das Cheilanthoideae, o gênero *Argyrochosma* J. Sm. apresenta uma distribuição peculiar (Fig.1), sendo um táxon que ocorre principalmente nas montanhas rochosas dos EUA e México, encontrado nas cordilheiras da América Central e dos Andes, ocorrendo na Argentina e no Chile, com alguns raros registros também nas montanhas do Centro-Oeste, Sudeste e Sul do Brasil (Windham 1987; Sigel *et al.* 2011; PPG I 2016; Hirai & Prado 2023). O gênero é monofilético (Gastony & Rollo 1995, 1998), e apresenta um número $x=27$, diferente dos demais grupos da sub família, cujo número cromossômico é $x=29$ ou $x=30$. Uma das características marcantes desse gênero é a presença de um indumento farinhoso na face abaxial das lâminas de algumas espécies. No Brasil, é relatada a ocorrência de duas variedades de *Argyrochosma*, atualmente classificadas como duas das três variedades de *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham, cujo tipo é andino. São elas: *Argyrochosma nivea* var. *flava* (Hook.) Ponce, ocorrente nos estados de Minas Gerais e Santa Catarina, e *A. nivea* var. *tenera* (Hook.) Ponce, ocorrente em Minas Gerais e Goiás (Hirai & Prado 2023).

Sigel *et al.* (2011) realizaram uma filogenia ampla e o estudo sobre a evolução do indumento farinhoso em *Argyrochosma*, e os resultados deste trabalho demonstraram que a farinha tem um importante significado filogenético. O indumento farinhoso branco é uma condição ancestral de todo um clado, composto por espécies que ocorrem majoritariamente

nos EUA e no México. Posteriormente, o indumento farinhoso evoluiu para o indumento de cor amarela, e também aconteceram algumas raras reversões ao estado de ausência de farinha dentro do gênero. No estudo foram utilizadas amostras de diversos países das Américas, tais como dos EUA, do Peru, da Bolívia, da Argentina e do Equador. Porém, amostras de populações de *Argyrochosma* do Brasil, não foram utilizadas. O gênero apresenta uma distribuição mais expressiva nas regiões montanhosas da América do Norte (sudeste dos EUA e no México), ocorre na América Central (ocorrendo apenas em alguns pontos da Guatemala), apresenta outra disjunção nos Andes (ocorre da Colômbia ate Argentina, Chile e Ilhas Juan Fernández), apresentando mais uma disjunção em alguns raros pontos bem específicos das montanhas do Centro Oeste, Sudeste e Sul do Brasil (Windham 1987), sendo a sua maior concentração de espécies no México (Windham 1987, Sigel *et al.* 2011). Diante dessa distribuição tão concentrada na América do Norte, seguida dessa disjunção para a América do Sul, culminando em raras ocorrências no Brasil, e por se tratar de um gênero com características morfológicas muito reduzidas (pinas com pouca lâmina foliar), somado ao fato de que amostras brasileiras não foram incluídas em estudos mais amplos do grupo, até o presente momento, o objetivo desse trabalho foi investigar filogeneticamente e palinologicamente a população de *Argyrochosma flavens* de Viçosa perante a filogenia global do gênero.



Fig. 1: Pontos de ocorrência do gênero *Argyrochosma* de acordo com o GBIF.

A sub família Pteridoideae é caracterizada por apresentar paráfises e esporângios organizados ao longo de uma comissura marginal, ou entre as nervuras anastomosadas (Prado *et al.* 2007). Incluído na sub família Pteridoideae está o gênero *Jamesonia* Hook. & Grev., que teve sua circunscrição recentemente alterada, depois dos trabalhos filogenéticos de Sánchez-Baracaldo (2004a) e Cochran *et al.* (2014). Estes trabalhos também redefiniram as circunscrições dos gêneros *Eriosorus* Fée e *Tryonia* Cochran *et al.*, relacionado a *Jamesonia*. Atualmente, *Jamesonia* conta com 50 espécies, sendo um gênero predominantemente Neotropical, ocorrendo desde o sul do México ao sul da Bolívia e Uruguai, porém também nas Ilhas de Tristão da Cunha e Gough do Oceano Pacífico (Tryon 1970; Sánchez-Baracaldo 2004a). Apesar da sua ampla distribuição, a maior parte das espécies é encontrada nos páramos e sub-páramos andinos, em rochas e em florestas nebulares, entre 1500–5000 metros de altitude (Tryon 1970; Sánchez-Baracaldo 2004a). (Fig.2)

No Brasil, ocorrem oito espécies de *Jamesonia*, principalmente em campos de altitude e em florestas nebulares do Bioma Floresta Atlântica (Tryon 1962; Della & Prado 2020a). Além dessas espécies, Della & Prado (2020a) relataram a existência de dois híbridos de *Jamesonia* no Brasil. Um destes híbridos, que permanece sem um epíteto designado, é derivado do cruzamento entre *Jamesonia brasiliensis* Christ e *Jamesonia cheilanthoides* (Sw.) A.F. Tryon, e apresenta morfologia intermediária entre as duas espécies. Este híbrido já havia sido reconhecido por outros autores, tais como Brade (1954, 1956) e Tryon (1970). Baseado em observações morfológicas, Brade (1954) descreveu os táxons *Gymnogramma elongata* var. *itaitaiensis* A.C. Brade e *Gymnogramma jamesonioides* A.C. Brade, e comparou estes dois taxons com *Jamesonia brasiliensis*. Posteriormente, Tryon (1970) realizou observações em campo destas populações, e observou também os esporos destes supostos táxons. Tryon (1970) relatou que *Jamesonia cheilanthoides* e *Jamesonia brasiliensis* cresciam na mesma rocha, e que aonde essas duas espécies co-ocorriam, havia agregações de indivíduos que possuíam morfologia intermediária entre as duas espécies, e que apresentavam os esporos irregulares e abortados, características diagnósticas de híbridos. Assim, Tryon (1970) sinonimizou os táxons descritos por Brade (1956), classificando-os como híbridos entre *Jamesonia brasiliensis* e *Jamesonia cheilanthoides*.

Apesar do reconhecimento do táxon de morfologia intermediária de *Jamesonia* que ocorre no Itatiaia, como um híbrido, nenhum trabalho filogenético do grupo foi realizado com a adição desse táxon.



Fig. 2: Pontos de ocorrência do gênero *Jamesonia* de acordo com o GBIF.

Objetivos gerais:

Investigar a posição filogenética do híbrido de *Jamesonia brasiliensis* x *J. cheilanthoides* na filogenia geral do gênero,

Investigar a posição filogenética da população de Viçosa de *Argyrochosma flava* (= *A. nivea* var. *flava*) na filogenia geral do grupo.

Objetivos específicos

1. Verificar a posição das espécies brasileiras de *Jamesonia* e *Argyrochosma* nas filogenias globais dos respectivos grupos;
2. Comparar as sequências plastidiais (herança materna) dos supostos progenitores e híbridos de *Jamesonia* que ocorrem no Itatiaia;
3. Propor o uso do epíteto mais antigo e válido de *Argyrochosma flava*;
4. Produzir descrições morfológicas detalhadas a fim de auxiliar no reconhecimento das espécies estudadas;
5. Utilizar os dados filogenéticos para verificar e auxiliar nas decisões taxonômicas;
6. Analisar a morfologia dos esporos dos suposto híbrido de *Jamesonia*;
7. Inferir sobre o modo de reprodução (sexual ou apomítico) da população viçosense de *Argyrochosma flava*.

A tese se encontra dividida em dois capítulos:

- 1 **Capítulo I:** Estudos morfológicos e filogenéticos em *Jamesonia* da Serra do Itatiaia (Brasil): *J. brasiliensis*, *J. cheilanthoides* e seu suposto híbrido (*J. ×longifolia*, *comb. nov.*)
- 2 **Capítulo II:** Estudos filogenéticos em uma população brasileira da samambaia farinosa andina *Argyrochosma nivea* var. *flava* (= *Argyrochosma flavens*, *comb. nov.*, Pteridaceae)

Durante o desenvolvimento da tese, além dos trabalhos específicos com os grupos em questão, houve mais produções científicas com foco nas Pteridaceae:

1. Oliveira, A.G.S. Smith-Braga, N.S. & Schwartsburd, P.B. (*in prep.*). *Doryopteris* (Pteridaceae) of Minas Gerais and Espírito Santo, Brazil, including the recognition of three ‘new’ hybrids and five lectotypifications. Artigo aceito para publicação na revista científica Brittonia.
2. Monografias das famílias Culcitaceae, Lindsaeaceae e Salviniaceae e para os gêneros *Doryopteris* e *Lytoneuron*, no projeto Flora do Brasil 2020. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.Gov.br/reflora/listaBrasil/ConsultaPublicaUC/ResultadoDaConsultaNovaConsulta.do#CondicaoTaxonCP>.

CONCLUSÃO GERAL

De acordo com os resultados filogenéticos e morfológicos aqui apresentados, a população de Viçosa de *Argyrochosma flavens* é a mesma espécie que ocorre nas demais localidades de ocorrência da espécie (Peru e Equador). Até o presente estudo, amostras da população de Viçosa não haviam sido incluídas nos estudos filogenéticos do gênero. Através do estudo do protólogo das espécies, novas combinações foram propostas, resgatando o epíteto específico de *Acrostichum flavens*, nome mais antigo, e que, portanto tem a prioridade perante a nomenclatura. Os estudos moleculares reforçam que o táxon *Argyrochosma flavens* é uma espécie, e não se trata de uma espécie críptica. Os esporos do táxon foram contados, e *A. flavens* apresenta 32 esporos por esporângio, o que a coloca como uma espécie com reprodução apomítica.

Além disso, o presente trabalho inseriu dados filogenéticos das populações de *Jamesonia brasiliensis*, *Jamesonia cheilanthoides* e *Jamesonia ×longifolia* que ocorrem no Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil, na filogenia do grupo. Até então, os demais estudos do gênero não haviam incluído amostras de *Jamesonia ×longifolia* nas análises. De acordo com a filogenia aqui plotada, os espécimes de *J. cheilanthoides* que ocorrem no Itatiaia são filogeneticamente iguais aos que ocorrem nas demais localidades de ocorrência do táxon (Peru). Com os dados aqui gerados, *Jamesonia ×longifolia* aparece em um clado juntamente com *J. brasiliensis*, o que sugere que esta espécie seja o progenitor materno deste híbrido. No que se diz respeito à morfologia, *J. brasiliensis* não apresenta diferenças quando comparada com os espécimes que ocorrem na Bolívia. *J. cheilanthoides* também é morfologicamente igual aos demais espécimes encontrados nas localidades de ocorrência do táxon. *J. ×longifolia* apresenta características morfológicas tanto de *J. brasiliensis* (pinas coriáceas) quanto de *J. cheilanthoides* (protoescamas no rizoma e pinas 1-pinadas). Os esporos de *J. ×longifolia* não são uniformes e podem ser disformes e enegrescidos, evidenciando a sua origem híbrida.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BRADE, A. C. 1954. Contribuição para o conhecimento da flora da serra do Itatiaia, Brasil. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro 13: 64.
- BRADE, A.C. 1956. A Flora do Parque Nacional do Itatiaia. Ministério do Meio Ambiente, Boletim 5, p. 112.
- COCHRAN, A.T., PRADO, J. & SCHUETTPELZ, E. 2014. *Tryonia*, a new taenitidoid fern genus segregated from *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). PhytoKeys 35:23 – 43.
- DELLA, A. P., PRADO, J. 2020 a. *Jamesonia* (Pteridaceae) in Brazil. Biota Neotropica 20 (2): e20200986.
- GASTONY, G. I., & ROLLO, D. R. 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) inferred from *rbcL* nucleotide sequences, American Fern Journal 85: 341-36.
- GASTONY, G. J., & ROLLO, D. R. 1998. Cheilanthoid Ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) in the Southwestern United States and adjacent Mexico- A molecular phylogenetic reassessment of generic lines. Aliso, 17(2), pp. 131-144.
- HIRAI, R. Y., PRADO, J. *Argyrochosma* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91875>. Acesso em: 13 jul.2023.
- PPG I. 2016. Pteridophyte Phylogeny Group. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution. 54: 563-603.
- PRADO, J., RODRIGUES, C. D. N., SALATINO, A., SALATINO, M. L. F. 2007. Phylogenetic relationships among Pteridaceae, including Brazilian species, inferred from *rbcL* sequences. Taxon 56: 355-368.
- SÁNCHEZ- BARACALDO, P. 2004 a. Phylogenetics and biogeography of the neotropical fern genera *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). American Journal Botany. 91: 274- 284.
- SÁNCHEZ- BARACALDO, P. 2004b. Phylogenetic relationships of the subfamily Taenitidoideae, Pteridaceae. American Fern Journal. 94: 126- 142.

SIGEL, M.E., WINDHAM, M. D., HUIET, L., YATSKIEVYCK, G., PRYER, K.M. 2011. Species relationships and farina evolution in the cheilanthoid fern genus *Argyrochosma* (Pteridaceae). *Systematic Botany*, 36: 554-564.

SMITH, A.R., PRYER, K.M., SCHUETTPELZ, E., KORALL, P., SCHNEIDER, H. & WOLF, P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705–731.

SMITH-BRAGA, N., HIRAI, R.Y., DITTRICH, V. A. O., LINK-PEREZ, M., PRADO, J., DELLA, A. P., SCHUETTPELZ, E., SCHWARTSBURD, P. B., LIMA, L. V., GASPER, A. L., PONCE, M.M., PENA, T. T. L., MIRANDA, C.V., OLIVEIRA, A. G. S. Pteridaceae in *Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91793>. Acesso em 09 ago.2023.

TRYON, A.F.1970. A monograph of the fern genus *Eriosorus*. *Contrib. Gray Herb. Harv. Univ.* 200: 54-174.

WINDHAM, M. D. 1987. *Argyrochosma*, a new genus of Cheilanthoides ferns. *American Fern Journal*. 77. 37-41.

Capítulo 1. Estudos morfológicos e filogenéticos em *Jamesonia* (Pteridaceae) da Serra do Itatiaia (Brasil): *J. brasiliensis*, *J. cheilanthoides* e seu suposto híbrido (*J. ×longifolia*, *comb. nov.*)

Nayara S. Smith-Braga^{1, 2*} & Pedro B. Schwartsburd¹

¹ LASEP (Laboratório de Sistemática e Evolução de Plantas), Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Av. P.H. Rolfs s.n., Viçosa, MG, Brasil, 36570-900

² Programa de Pós-Graduação em Botânica

* autor para correspondência: nayarasmith2009@hotmail.com

Capítulo redigido na forma de artigo, formatado segundo as normas da revista *Systematic Botany*. A ser traduzido para a língua inglesa.

RESUMO

O presente trabalho apresenta um estudo filogenético das populações de *Jamesonia brasiliensis*, *Jamesonia cheilanthoides* e do híbrido que ocorre entre elas na localidade do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil. Sequências foram geradas e incorporadas a estudos filogenéticos do gênero. Ilustrações detalhadas são apresentadas, assim como comentários morfológicos, análises de esporos, descrições e informações de *typus*. Nos estudos moleculares, os marcadores usados foram o *rbcL* e o espaçador inter gênico *trnL-trnF*. A topologia mostrou que *Jamesonia* é um gênero monofilético, e mostrou que *J. brasiliensis* ocupa o mesmo clado que *Jamesonia ×longifolia*, juntamente com *J. rotundifolia* e *J. alstonii*. *Jamesonia cheilanthoides* ocupa um clado separado, juntamente com *J. flexuosa* e *J. elongata*. Morfologicamente, *J. brasiliensis* não apresenta diferenças quando comparada com os espécimes que ocorrem na Bolívia. Para *Jamesonia cheilanthoides*, a filogenia não apontou diferenças entre os espécimes que ocorrem no Itatiaia com o táxon do Peru. Morfologicamente, os espécimes que ocorrem no Itatiaia são os mesmos que ocorrem nas demais localidades de ocorrência da espécie. *J. × longifolia* apresenta características morfológicas tanto de *Jamesonia brasiliensis* (pinas coriáceas) quanto de *Jamesonia cheilanthoides* (protoescamas no rizoma) e na filogenia se encontra mais próxima de *J. brasiliensis*. Os esporos de *J. ×longifolia* não são uniformes e podem ser disformes e enegrescidos, evidenciando a sua origem híbrida.

PALAVRAS CHAVE: Eriosonia, Eriosorus, esporos, hibridização, Pteridoideae.

ABSTRACT

The present work presents a phylogenetic study of the populations of *Jamesonia brasiliensis*, *Jamesonia cheilanthoides* and the hybrid that occurs between them in the locality of Itatiaia, Rio de Janeiro, Brazil. Sequences were generated and incorporated into phylogenetic studies of the genus. Detailed illustrations are presented, as well as morphological comments, spore analyses, descriptions, and typus information. In molecular studies, the markers used were *rbcL* and the intergenic spacer *trnL-trnF*. The topology showed that *Jamesonia* is a monophyletic genus, and showed that *J. brasiliensis* occupies the same clade as *Jamesonia ×longifolia*, together with *J. rotundifolia* and *J. alstonii*. *Jamesonia cheilanthoides* occupies a separate clade along with *J. flexuosa* and *J. elongata*. Morphologically, *J. brasiliensis* presents no differences when compared to specimens that occur in Bolivia. For *Jamesonia cheilanthoides*, the phylogeny did not indicate differences between the specimens that occur in Itatiaia and the taxon from Peru. Morphologically, the specimens that occur in Itatiaia are the same as those that occur in other locations where the species occurs. *J. × longifolia* presents morphological characteristics of both *Jamesonia brasiliensis* (leathery pinnae) and *Jamesonia cheilanthoides* (protoscales on the rhizome) and in phylogeny it is closer to *J. brasiliensis*. The spores of *J. ×longifolia* are not uniform and may be misshapen and blackish, demonstrating their hybrid origin.

KEYWORDS: Eriosonia, Eriosorus, hybridization, Pteridoideae, spores.

1. INTRODUÇÃO

Jamesonia Hook. & Grev. é um gênero neotropical de samambaias leptosporangiadas da subfamília Pteridoideae (Pteridaceae), que apresenta aproximadamente 50 espécies (Schuettpelz *et al.*, 2007; PPG I, 2016; Zhang *et al.*, 2017). Apesar da maioria das espécies ocorrer nas regiões dos páramos e subpáramos andinos, este gênero possui distribuição disjunta, sendo encontrado também em algumas ilhas oceânicas do Atlântico sul (e.g., Tristán da Cunha, Gough) e nas montanhas do sul e sudeste do Brasil (Tryon, 1970; Sánchez-Baracaldo, 2004a; Della & Prado, 2020).

A circunscrição do gênero vem mudando consideravelmente com o passar do tempo. O gênero *Eriosorus* Fée foi incluído em *Jamesonia*, desde que análises moleculares e filogenéticas apontaram a polifilia de *Jamesonia* e a parafilia de *Eriosorus*, quando tratados como gêneros separados. Assim, a proximidade morfológica e filogenética (i.e., inter-hibridização) dos dois gêneros, previamente apontada por Tryon (1970), foi confirmada pelas análises de Sánchez-Baracaldo (2004a, 2004b), culminando com a nova proposta de classificação genérica de Cochran *et al.* (2014). Para se chegar a uma classificação monofilética, Cochran *et al.* (2014) sinonimizaram *Eriosorus* sob *Jamesonia s.l.* e descreveram *Tryonia* Schuettp., J. Prado & A.T. Cochran, um gênero que acomodou algumas espécies brasileiras e uruguaias. Apesar de alguns autores terem seguido a classificação de Cochran *et al.* (2014), como por exemplo PPG I (2016), Della & Prado (2020a, 2020b), Della *et al.* (2020) e Della *et al.* (2023), para a Flora da Bolívia, entretanto, Kessler & Smith (2017) não seguiram tal proposta genérica, voltando a considerar *Eriosorus* como um gênero distinto de *Jamesonia s. str.*, devido a suas morfologias relativamente bem definidas e histórico de separação destes dois gêneros. Por muitos anos, esses dois grupos considerados distintos entre si, de acordo com a morfologia da fronde e o habitat. O morfotipo de *Eriosorus* é caracterizado por apresentar poucas frondes, com uma pina longa, cartácea ou membranácea, e estava associada com ambientes mais úmidos, tais como florestas nebulares e áreas mais abrigadas nos páramos. Já o morfotipo de *Jamesonia* apresenta mais frondes, pinas curtas e coriáceas, e eram encontradas em áreas mais expostas, predominantemente nos páramos (Sánchez-Baracaldo & Thomas 2014).

Seguindo a proposta de Cochram *et al.* (2014), no Brasil, é relatada a ocorrência de oito espécies e dois supostos híbridos de *Jamesonia s.l.* que ocorrem na Floresta Atlântica, em campos de altitude e nas matas nebulares (Tryon, 1970; Della & Prado, 2020a; Della *et al.* 2020; Della *et al.* 2023). O gênero é caracterizado pelas frondes complexas e escandentes, ou compactas e lineares, e pela cor marrom da raque, além da distinção dos dois morfotipos (Cochran *et al.* 2014, Sánchez-Baracaldo & Thomas 2014).

Na Serra do Itatiaia (divisa entre Rio de Janeiro e Minas Gerais, Brasil) ocorrem duas espécies bem reconhecidas e distintas, *Jamesonia brasiliensis* Christ. e *Jamesonia cheilanthoides* (Sw.) Christenh. A primeira espécie ocorre em campos mais abertos e expostas ao sol, enquanto que a segunda espécie ocorre preferencialmente em locais um pouco mais sombreados, entre rochas ou debaixo de rochas suspensas (Tryon, 1970). Nos locais em que essas duas espécies co-ocorrem, observa-se a presença de um táxon com morfologia intermediária entre as duas espécies (Tryon, 1970).

Inicialmente, na década de 1950, Brade (1954) descreveu alguns táxons de *Jamesonia* para o Itatiaia (inclusas em *Gymnogramma*). Em suas observações, ao comparar os táxons por ele descritos com *Jamesonia brasiliensis*, ele descreveu duas novas variedades de *Gymnogramma elongata* (*G. elongata* var. *itatiaensis* Brade e *G. elongata* var. *brasiliensis* Brade), e descreveu uma nova espécie, *Gymnogramma jamesonoides* Brade. Em sua revisão taxonômica, Tryon (1970) sinonimizou *G. elongata* var. *brasiliensis* sob *Eriosorus cheilanthoides*, e os outros táxons (*G. elongata* var. *itatiaensis* e *G. jamesonoides*) como sendo um híbrido intergenérico entre *Jamesonia brasiliensis* e *Eriosorus cheilanthoides*. Tryon (1970), entretanto, não atribuiu um noto-gênero, nem um epíteto específico para o híbrido, mantendo o nome-fórmula *Eriosorus cheilanthoides* × *Jamesonia brasiliensis*.

Posteriormente Tryon (1997), todos os botânicos que trabalharam com as pteridófitas do Itatiaia, seguiram seus conceitos genéricos, específicos e do híbrido inter-genérico, como por exemplo, Sylvestre (1990) e Condack (2006).

Recentemente, Della & Prado (2020a), em sua revisão de *Jamesonia sensu* Cochram *et al.* (2014) para o Brasil, seguiram os conceitos específicos e do híbrido propostas por Tryon (1970), adaptando ao conceito genérico de Cochram *et al.*

(2014). Della & Prado (2020a) reconheceram a ocorrência de três táxons de *Jamesonia* ocorrentes no Itatiaia: *Jamesonia cheilanthoides*, *Jamesonia brasiliensis*, e o suposto híbrido classificado como *Jamesonia brasiliensis* × *Jamesonia cheilanthoides*.

Apesar de reconhecerem o status de híbrido, os trabalhos que foram realizados não investigaram a relação desse táxon de morfologia intermediária com os seus possíveis parentais, e nas filogenias mais amplas que foram realizadas, não foram incluídas amostras do híbrido. Assim, a posição filogenética desse táxon perante o gênero segue desconhecida. Portanto, o objetivo desse trabalho foi realizar análises morfológicas mais detalhadas a cerca dos táxons de *Jamesonia* que ocorrem no Itatiaia, bem como analisar a posição filogenética dos mesmos nas filogenias globais do gênero, com a finalidade de inferir sobre a proximidade genética do táxon que apresenta a morfologia intermediária em relação às demais espécies do gênero.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Amostragem taxonômica

Para esse trabalho foram analisados materiais dos herbários F, MO, RB e VIC (Thiers 2016) das localidades em que cada táxon ocorre. Exemplares complementares foram consultados virtualmente, através das plataformas: SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>), Reflora - Flora do Brasil 2020 (<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual>), GBIF (<https://www.gbif.org/>) e Pteridophyte Collections Consortium (<https://pteridoportal.org/>), incluindo tipos nomenclaturais.

Foram realizadas três expedições ao Itatiaia nos anos de 2009, 2011 e 2020, onde foram coletadas amostras de indivíduos que ocorrem na Pedra do Altar e nas suas adjacências, de *Jamesonia cheilanthoides*, *Jamesonia brasiliensis* e do suposto híbrido que ocorre entre as populações dos dois táxons citados. Os espécimes foram coletados e depositados no herbário VIC, de acordo com as técnicas usuais de herborização propostas por Windisch (1992), e fragmentos foliares foram armazenados em sílica gel.

As descrições das características morfológicas seguiram Lellinger (2002) e o nome dos autores foram confirmados através do IPNI (<http://www.ipni.org>) e na publicação original. Para a descrição dos caracteres morfológicos dos esporófitos, além do hábito das plantas, foram observadas, analisadas e medidas as seguintes estruturas: o rizoma, bem como os seus indumentos; o pecíolo, assim como os indumentos do mesmo e a coloração; o formato e a consistência das pinas e das pínulas, a presença ou ausência de indumentos; o tipo de venação e a posição dos soros.

2.2 Análises palinológicas

Das coletas realizadas, foram retiradas algumas amostras de esporos dos três táxons. Lâminas foram confeccionadas sem nenhum tratamento químico, utilizando apenas o fixador Permout.

Para as fotos dos esporos foi utilizado um microscópio Zeiss AxioLab, equipado com uma câmera Nikon D90, controlada pelo software Helicon Remote. As fotos finais foram obtidas com fotos em diferentes planos de foco, que foram posteriormente unidas utilizando o software Helicom Focus

Foram contados 1389 esporos dos indivíduos que apresentam uma morfologia intermediária, com o intuito de avaliar a morfologia dos esporos.

2.3 Extração do DNA, amplificação e sequenciamento

O DNA genômico foi extraído usando o protocolo CTAB adaptado de Doyle & Doyle (1987) proveniente de tecidos foliares coletados em campo e armazenados em sílica gel.

Os dois marcadores plastidiais utilizados foram o gene *rbcl* (primers desenhados por Schuettpetz & Pryer 2007) e o espaçador inter-gênico *trnL-trnF* (primers de Taberlet *et al.* 1991), e amplificados por PCR em 23 μ L de reações usando 1 μ L de DNA genômico, 12 μ L Cellco taq DNA polimerase Mix, 8 μ L de água deionizada, e 1 μ L de cada primer a 10 μ mol/L.

Para o *trnL-trnF*, foi utilizado um programa de PCR começando com uma etapa inicial de desnaturação de 5 min a 94°C; seguido por 35 ciclos de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 55°C, 1 minuto a 72°C; e um período de extensão final de 8 min a 72°C. Já para *rbcL*, o programa de PCR começou com uma etapa inicial de desnaturação de 3 min a 94°C; seguido por 30 ciclos de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 50°C, 1 minuto a 72°C; e um período de extensão final de 10 min a 72°C. Os produtos da PCR foram checados em gel de agarose a 1%, e foram sequenciados por ACTGene Análises Moleculares, Alvorada, Rio Grande do Sul, Brasil.

As sequências foram editadas visualmente e montadas usando o programa Geneious version 2022.1.1 (Biomatters Ltd., San Francisco, Califórnia, EUA). As sequências forward e reverse foram combinadas e editadas manualmente usando o programa Geneious.

2.4 Análises filogenéticas

Além das sequências recém geradas, sequências disponíveis no GenBank, correspondentes aos dois marcadores *rbcL* e *trnL-trnF* foram baixadas. Os grupos externos utilizados foram: *Anogramma* Link., *Onychium* Kaulf., *Pityrogramma* Link., *Pteris* L., *Pterozonium* Fée., *Taenitis* Wild. ex Schkuhr., e *Tryonia* Schuettp. Evitou-se combinar sequências de diferentes espécimes da mesma espécie. Sempre que isso foi feito, foi certificado de que fossem filogeneticamente congruentes. As sequências foram concatenadas no programa Geneious e posteriormente alinhadas utilizando o plug-in MAFFT (**M**ultiple **A**lignment using **F**ast **F**ourier **T**ransform). Os alinhamentos foram então rodados em análises de Máxima Verossimilhança para se produzir árvores filogenéticas. As análises de máxima verossimilhança foram realizadas usando RAxML versão 8.2.4 (Stamakis, 2006), através do portal CIPRES Science Gateway, Universidade da Califórnia, San Diego, Califórnia, EUA.

Posteriormente às árvores filogenéticas, comparações entre as sequências dos três táxons foram feitas visualmente e individualmente.

O banco de dados disponível no GenBank para o marcador *rbcL* é consideravelmente maior do que para o marcador *trnL-trnF*. Por tal motivo, análises

de máxima verossimilhança foram rodadas para cada marcador separadamente, apenas para elucidar as relações mais internas do grupo.

3. RESULTADOS

3.1 Chave para os táxons de *Jamesonia* ocorrentes na Serra do Itatiaia

1. Pinas orbiculares *J. brasiliensis*
1. Pinas ovadas ou triangulares 2
2. Pinas cartáceas, últimos segmentos alongados, arredondados, com a margem plana *J. cheilanthoides*
2. Pinas coriáceas, segmentos arredondados, com a margem recurvadas *J. x longifolia*

3.2 Tratamento taxonômico

Jamesonia brasiliensis Christ, Farnk. Erde: 75.1897. Lectótipo (designado por Tryon 1970): BRAZIL. Rio de Janeiro: Serra do Itatiaia entre rochedos abaixo das Agulhas Negras, 2200 m, III-1984, *E. H. G. Ule s.n* (P, barcode P00602710, imagem!; isolectótipos R!, BM, barcode 000936676, imagem!). **Figura 1: A-E.**

Plantas rupícolas ou terrestres. **Rizomas** curto reptante 0.4-2.5 mm diam., castanho ou castanho escuro, densamente coberto por pelos, os pelos laxos, catenados, com células colapsadas, marrons, multicelulares. **Frondes** eretas ou arcuadas, com crescimento indeterminado, 12- 49 × 0.3- 0.8 cm; **pecíolos** cilíndricos ou semi cilíndricos, verrucosos, às vezes com pequenas espiculas, achatados adaxialmente, 2-10 cm × 0.3- 0.6 mm, marrom, marrom escuro, não glabrescente, pelos hialinos, tortuosos, multicelulares; **lâminas** pinadas, lineares, 9.5-31 cm. × 0.2 – 0.5 cm, gema apical densamente coberta por pelos, pelos semelhantes aos do pecíolo, coriácea; **pinas** reflexas, orbiculares, 0.1- 0.3 × 0.2-0.3 cm, usualmente alternas ou sobrepostas, face adaxial esparsamente coberta por pelos, os pelos similares aos do pecíolo, face abaxial da pina densamente coberto por pelos, os pelos hialinos e tortuosos, com margens inteiras, fortemente recurvadas; **venação** usualmente

furcadas, às vezes simples, indo ou não até o final da lâmina. **Soros** usualmente concentrados na porção proximal da pina.

Distribuição e ecologia: ocorre em rochas parcialmente expostas no Itatiaia, nos estados de Minas Gerais e Rio de Janeiro (Brasil) e Bolívia, 2300-3870m (Tryon 1962; Della & Prado 2020).

Material examinado: BRASIL. Rio de Janeiro: Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Pico das Agulhas Negras 2300-2400 m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L 4735 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Pico das Agulhas Negras, 2300-2400m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L 4719 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Cachoeira do Aruiroca, abaixo da Pedra do Altar, 2300-2400m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L 4728 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400 m, 17-jul-2009, Schwartzburd, P. *et al.* 2193 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a cachoeira do Aruiroca, abaixo da Pedra do Altar, 2300-2400m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L 4729 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Pedra do Altar, 22°22'26"S, 44°40'26"W 2550 m, 12-jan-2011, Schwartzburd, P. B. & Pereira, J. B. S 2333 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, abaixo da Pedra do Altar, trilha para a Pedra do Altar, 22°22'34"S, 44°40'28"W 2550m, 12-jan-2011, Schwartzburd, P. B. & Pereira, J. B. S 2330 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, abaixo da Pedra do Altar, 22°22'27"S, 44°40'27"W 2400 m, 15-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2146 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400m, 17-jul-2011, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2192 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, , 2400m, 17-jul-2011, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2189 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Pico das Agulhas Negras, 22°22'26"S, 44°40'26"W, 2400 m, 11-jan-2011, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2327 (VIC); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, proximidades do abrigo Rebouças, na margem do Rio Campo Belo, 22°15'00"S, 44°34'00"W, 2400 m, Sylvestre, L.S. 1786 & Condack (RB); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, entrada para o abrigo Rebouças, 22°00'S, 44°00'W, 2006, Sylvestre, L. S. *et al* 1893 (RB); Itatiaia, Pedra do Altar, 2500 m, mar-1937, Brade 15532 (RB).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: BOLÍVIA. Lago Colomi, Province of Chaparé, 10500 m, 22-fev-1972, Hermann, F. J. (F). Santa Cruz, colecta a 1.5 Km al sureste de la comunidade de Siberia, 17° 50' 12"S 64° 44' 00"W, 2970m, 28-nov-2002, Nunez, R *et al.* 15 (MO). Bosque Yungueno colecta a 2 Km al sureste de la comunidade de Siberia, 08-abr-2004, Nunez, R. 632 (MO). La Paz, Provincia Franz Tamayo, PN-ANMI Madidi, senda pelechuco-Mojos, 30-abr-2003, Jimenez, I. 1829 (MO).

Jamesonia brasiliensis é facilmente distinguida pelas suas frondes de crescimento indeterminado e a presença de uma gema apical bem pronunciada. As pinas são orbiculares e coriáceas, densamente cobertas por pelos na face abaxial.

Jamesonia cheilanthoides (Sw.) Christenh., Phytotaxa 19: 20. 2011. *Grammitidis cheilanthoides* Sw., Syn. Fil. (Swartz) 23: 219, 419. 1806. *Gymnogramma cheilanthoides* (Sw.) Kuhn, Festschr. 50 Jähr. Jub. Königstädt. Realschule Berlin: 335. 1882. *Eriosorus cheilanthoides* (Sw.) A. F. Tryon, Brit. Fern Gaz. 9: 271. 1966. Holótipo: TRISTAN DA CUNHA, s.d., s. col. (S-P 6352 [imagem!]). **Figura 1: F-J.**

Gymnogramma elongata var. *brasiliensis* Brade. Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 13: 64, t. 2, f. 3. 1954. Tipo: Pedra do Altar, Serra do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil, Brade 1553 (RB barcode RB! 00584574, RB! 00585156)

Para sinônimos heterotípicos com tipos extra-brasileiros, ver Tryon (1970).

Plantas rupícolas ou terrestres. **Rizomas** curto reptante, 0.2- 2.8 mm diam., marrom escuro, densamente coberto por protoescamas, protoescamas rígidas, com células túrgidas, marrons, marrom escuro avermelhada, multicelulares, com 2 ou 3 células na base. **Frondes** eretas a arcuadas, com crescimento indeterminado, raramente com crescimento determinado, 54-85 × 0.5-1.7 cm; **pecíolos** cilíndricos ou semi cilíndricos, verrucosos, achatados na face adaxial, 4-18 cm × 0.5-1.0 mm, marrom, marrom escuro, glabrescente, pelos tortuosos, hialinos, multicelulares; **lâminas** pinadas-pinatissectas, lineares, 28-90 × 0.5- 1.5 cm, com uma pequena gema apical moderadamente ou densamente coberta por pelos, cartácea; **pinas** ovadas a triangulares, 0.2-1.3 × 0.2-0.8 cm, alternadas, face adaxial esparsadamente coberta por pelos, face abaxial da pina esparsadamente a moderadamente coberta por pelos,

últimos segmentos bifurcados, as vezes simples, margens inteiras, planas, esbranquiçadas, as vezes recurvadas; **venação** usualmente furcada, as vezes simples. **Soros** ao longo da venação ou às vezes distribuído na face abaxial das pinas.

Distribuição e ecologia: *Jamesonia cheilanthoides* ocorre na Bolívia, Brasil, Peru e nas ilhas oceânicas de Tristão da Cunha e Gough, 2200- 3900 m (Tryon 1970). No Brasil é encontrada em áreas sombreadas e menos expostas das montanhas do Itatiaia. 2200-2550m (Tryon 1970; Della & Prado 2020).

Material examinado: BRASIL. Rio de Janeiro, Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Pedra do Altar, 22° 22' 26"S 44° 40' 26"W, 2550m, 12-jan-2011, Schwartzburd, P. B. & Pereira, J. B. S. 2329(VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, campinho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400m, 17-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2187 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para cachoeira do Aiuruoca, 2300-2400 m, 2400 m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L 4733 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, abaixo da Pedra do Altar, 22° 22' 27"S 44° 40' 27"W, 2670m, 15-jul-2009, Schwartzburd, *et al.* 2140(VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, campinho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400m, 17-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2194 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, abaixo da Pedra do Altar, 22° 22' 27"S 44° 40' 27"W, 2670m, 15-jul-2009, Schwartzburd, *et al.* 2139 (VIC). Itatiaia, PARNA Itatiaia, trilha da cachoeira do Aiuruoca, 22° 21' 40"S, 44° 40' 06"W, 2452m, 08-dez-2019, Gonzatti, F *et al.* 5287 (VIC). Rezende, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para o abrigo Rebouças, Planalto do Itatiaia, 22° 23' 3" S, 44° 40' 57" W, 2400m, 01-set-2017, Della, A. P. *et al.* 50 (RB). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Agulhas Negras, 2400 m, 30-mai-1969, Sucre, D. 5140 & Plowmann, T. (RB). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Agulhas Negras, 2400 m, 30-mai-1969, Sucre, D. 5139 & Plowmann, T. (RB). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Agulhas Negras, 2400 m, 30-mai-1969, Sucre, D. 5138 & Plowmann, T. (RB). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, estrada para Agulhas Negras, Planalto, 2400m, 05-mai-2005, Condack, J. P. S. 362 (RB). Itatiaia, estrada para Agulhas Negras, 27-abr-1989, Sylvestre, L. S. *et al.* 234 (RB).

Material extra examinado: PERU. Contumazá, Cajamarca, 3500 m, 27-jun-1983, Sagástegui, A. A. 10742 (F). BOLIVIA. Depto De La Paz, Nor-Yungas, 3800-3900 m, 24-mai-1991, Windish, P. G. 6111 (RB).

Jamesonia cheilanthoides é caracterizada pelas pinas cartáceas, ovadas ou triangulares, pinadas ou 1-pinado-pinatissectas, com os últimos segmentos bífidis, lobos alongados ou arredondados, cada lobo com uma ou duas veias, com crescimento indeterminado, com um uma gema apical pequena.

Jamesonia ×longifolia (Baker) Smith-Braga & Schwartsb., ***comb. et stat. nov. pro*** *Gymnogramma longifolia* Baker, Ann. Bot. 5: 484. 1891. Lectótipo (designado por Tryon 1970): BRASIL. Rio de Janeiro: Serra do Itatiaia, Agulhas Negras, 2400m, 22 de janeiro de 1873, A. Glaziou 7017 (K barcode K000633139 [imagem!]; isolectótipos: BM barcode 000936694 [imagem!]; NY barcodes 00144508 [imagem!], 00144509 [imagem!]; B barcode B 20 0072891 [imagem!]; P barcodes 00603543 [imagem!], 01515324 [imagem!], 01277203 [imagem!]. **Figura 2: A-J.**

Gymnogramma elongata var. *itaiensis* Brade, Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 13: 64 t. 3,5,f. 1,2. 1954. Lectótipo (designado por Tryon 1970, primeiro passo, e Della & Prado 2020, segundo passo): BRASIL. Rio de Janeiro: Serra do Itatiaia, Pedra do Altar, 2500 m, 03-1937, A. C. Brade 15435 (RB! barcode 00585705; isolectótipo RB! barcode 00585575, RB barcode 01411297, imagem!, W, imagem!).

Gymnogramma jamesonioides Brade, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 13: 64, tab. 4,5 Fig.3. 1954. Lectótipo (designado por Tryon 1970, primeiro passo, e Della & Prado 2020, segundo passo): BRASIL. Rio de Janeiro: Serra do Itatiaia, Pedra do Eco, 2400 m, 03-1937, A. C. Brade 15536 (RB! barcode 00543307; isolectótipos: B-*n.v.*, BM-*n.v.*, SP- *n.v.*, NY barcode 01185434, imagem!, RB! barcode, 00585702, RB! barcode 00585703 (“Pedra do Altar”).

Plantas rupícolas ou terrestres. **Rizomas** curto reptantes, 0.5- 1.7 mm diam., marrom escuro, densamente coberto por protoescamas, protoescamas rígidas, com células túrgidas, marrons, marrom avermelhada, multicelulares, com 2 ou 3 células na base. **Fronde**s eretas a arcuadas, com crescimento determinado ou indeterminado, 15-105 × 0.6- 2.5 cm.; **pecíolos** cilíndricos ou semi cilíndricos,

verrucosos, marrom, marrom escuro, glabrescente, pelos hialinos, tortuosos, multicelulares, **lâminas** pinada-pinatisssectas, lineares, 7 - 46 × 0.3 - 2.5 cm, com a gema apical moderadamente a densamente coberta por pelos, cartácea a coriácea; **pinas** ovadas, orbiculares, triangulares 0.3 - 1.6 × 0.2 - 1 cm, alternas ou sobrepostas, face adaxial da pina esparsadamente a moderadamente coberta por pelos, face abaxial da pina esparsadamente ou moderadamente coberta por pelos, **últimos segmentos** orbiculares, ovados, orbiculares na base da pina e ovados na parte distal, margens inteiras, esbranquiçadas, recurvadas ou não; **venação** usualmente furcadas, as vezes simples. **Soros** ao longo das veias, ou as vezes distribuído na face abaxial das pinas.

Distribuição e ecologia: Esse híbrido ocorre nas rochas semi expostas da Serra do Itatiaia, entre as espécies *Jamesonia brasiliensis* e *Jamesonia cheilanthoides*. 2400-2670 m (Tryon 1970; Della & Prado 2020).

Material examinado: BRASIL. Rio de Janeiro, Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Pedra do Altar, 22° 22' 26"S, 44° 40' 26"W, 2550m, 12-jan-2011, Schwartzburd, P. B. & Pereira, J. B. 2328 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400m, 17-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2195 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Pedra do Altar, 22° 22' 27"S, 44° 40' 27"W, 2400m, 15-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2151 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a cachoeira do Aiuruoca, abaixo da Pedra do Altar, 2300-2400m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L. 4727 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400m, 17-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2190 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Pedra do Altar, 22° 22' 34"S, 44° 40' 28"W, 2580m, 12-jan-2011, Schwartzburd, P. B. & Pereira, J. B. 2331 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Pedra do Altar, 22° 22' 26"S, 44° 40' 26"W, 2550m, 12-jan-2011, Schwartzburd, P. B. & Pereira, J. B. 2332 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a cachoeira do Aiuruoca, abaixo da Pedra do Altar, 2300-2400m, 15-fev-2020, Schwartzburd, P. B. & Pena, N. T. L. 4726 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, abaixo da Pedra do Altar, 22° 22' 27"S, 44° 40' 27"W, 2670m, 15-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2138 (VIC). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, caminho para Visconde de Mauá, abaixo da Pedra do Altar, 2400m, 17-jul-2009, Schwartzburd, P. B. *et al.* 2191 (VIC). Itatiaia, Parque

Nacional do Itatiaia, trilha para o Pico das Agulhas Negras, 2400m, 11-jun-2005, Condack, J. P. S 402 & Cortines, E. (RB). Serra do Itatiaia, 1937, Brade 99 (RB). Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, Lagoa do Altar, nas proximidades da Lagoa do Altar, 2500m, 12-jun-2005, Condack, J. P. S. 412 & Cortines, E. (RB).

Jamesonia xlongifolia é caracterizado por apresentar as pinas mais coriáceas, com os segmentos arredondados e com as margens recurvadas, além de apresentar os esporos irregulares, enegrescidos e mal formados.

3.3 Análises filogenéticas

3.3.1 Filogenia de *Jamesonia* baseada no *rbcL*

A árvore filogenética gerada pela Máxima Verossimilhança, utilizando sequencias de *rbcL*, gerou um cladograma com *Jamesonia* se portando como um grupo monofilético, com 100% de *bootstrap* (Fig. 1). A resolução dos cladogramas internos em *Jamesonia* apresentou valores que variaram entre 67% a 100% de *bootstrap* (Fig.1). *Jamesonia brasiliensis* aparece no mesmo clado que o híbrido, *J. xlongifolia* juntamente com *J. alstonii* e *J. rotundifolia*, com *bootstrap* de 67,4%. *Jamesonia cheilanthoides* aparece em um clado distinto de *J. brasiliensis*, juntamente com *J. elongata* e *J. flexuosa* (Fig.1), e está mais próxima da amostra de *J. cheilanthoides* proveniente do Peru (*Rothfels 3964*). Outro clado é formado por *J. congesta*, *J. warscewiczii*, *J. goudotii*, *J. blepharum* e *J. verticalis*, com um valor de *bootstrap* de 100% (Fig. 1.). Há também um clado formado por *J. hirta*, *J. maxonii*, *J. canescens* e *J. scammaniae* (Fig.1).

3.3.2 Comparações do DNA plastidial:

Na comparação entre o espaçador inter-gênico *trnL-trnF*, dentre os três táxons do Itatiaia, as amostras de *Jamesonia brasiliensis* e do suposto híbrido apresentam sequências idênticas. Já, *J. cheilanthoides* apresentou algumas diferenças. Na posição 122, tanto *J. brasiliensis* quanto o híbrido apresentam uma guanina, enquanto que *J. cheilanthoides* apresenta uma timina. Na posição 136, *J. brasiliensis* e o híbrido apresentam uma timina, enquanto que *J. cheilanthoides*

apresenta uma guanina. Nas posições 145 e 146, *J. brasiliensis* e o híbrido apresentam uma adenina, enquanto que *J. cheilanthoides* apresenta uma timina. E na posição 148, *J. brasiliensis* e o híbrido apresentam uma adenina, ao passo que *J. cheilanthoides* apresenta uma timina (Fig. 4).

Para o gene *rbcL*, as amostras dos três táxons de *Jamesonia* presentes no Itatiaia não apresentam diferenças. (Fig. 5).

3.4 Palinologia

Os esporos analisados de *Jamesonia brasiliensis* e de *Jamesonia cheilanthoides* não apresentaram variações morfológicas consideráveis. Os esporos são triletes, e apresentam a conformação polar e equatorial sem alterações (Fig. 7). Já os esporos dos indivíduos que apresentaram alguma variação morfológica entre os dois táxons e foram identificados como híbridos, apresentaram algumas variações significativas na estrutura dos esporos. Nas coletas de número *Schwartsburd 2328* e *Schwartsburd 4734* (sequenciada) os esporos são disformes e notavelmente mais escuros (Fig. 8, B). Em alguns casos, não foi possível identificar uma unidade isolada do que seria o esporo, e sim uma massa densa disforme e bem mais escura do que os esporos viáveis (Fig.8). Nessas mesmas amostras foram encontrados também esporos mais claros, com a conformação mais trilete (Fig.8 C, D).

Foi realizada uma contagem de esporos viáveis e esporos não viáveis nos indivíduos híbridos. Em uma amostragem de 1389 esporos analisados, 781 (56,22%) apresentaram uma morfologia de esporos padrões, e 608 (43,77%) esporos não apresentaram uma morfologia uniforme. A maioria dos esporos apresentava uma coloração mais escura, e em alguns casos, não apresentavam o formato trilete, mas sim uma massa escura e disforme (Fig. 8).

4. DISCUSSÃO

4.1 Evidências de hibridização

4.1.1 Morfologia

Os eventos de hibridação são comuns em samambaias (Barrington *et al.* 1989). Em locais onde se observa a existência de dois táxons bem delimitados e conhecidos, a ocorrência de um terceiro táxon com morfologia intermediária pode indicar a existência de um híbrido (Wagner & Chen 1965). Encontrar espécimes que produzem esporos abortados ou mal formados é uma característica quase sempre associada à ocorrência de híbridos (Wagner 1974). Porém, outros agentes externos podem danificar os esporos. Sendo assim, o status de híbrido deve ser primariamente atribuído devido à intermediação morfológica entre os dois possíveis parentais (Wagner & Chen 1965). Híbridos são comuns em *Jamesonia* (Tryon 1964,1970) podendo tornar a identificação dos mesmos confusa e controversa, apresentando morfologia intermediária entre os parentais e esporos mal formados (Kessler & Smith, 2017).

Há registros de hibridização entre *Jamesonia cheilanthoides* com outros táxons (*Jamesonia* sp., *Jamesonia flexuosa* (Humb. & Bonpl.)Christenh.), e há registros de híbridos cujo um dos parentais aparenta ser *Jamesonia cheilanthoides* (*Jamesonia* ×*flabelatus*) (Tryon 1970, Kessler *et al.* 2017). De acordo com Tryon (1970) essa espécie apresenta um alto numero cromossômico (n=174), além de possuir uma considerável variação morfológica devido a hibridização.

Brade (1954) descreveu três novos táxons para a Serra do Itatiaia. Ao comparar os espécimes com *Jamesonia brasiliensis*, descreveu *G. elongata* var. *itatiensis* como um táxon a parte, que se difere de *Jamesonia brasiliensis* devido a sua raque ser mais rígida e as pinas serem mais coriáceas. Já *G. elongata* var. *brasiliensis* se difere da forma típica por apresentar pinas herbáceas subdigitadas. Tanto a variedade *itatiensis* quanto a variedade *brasiliensis* foram descritas a partir de espécimes coletados na Pedra do Altar, no Itatiaia. *G. jamesonioides* foi descrita e se difere dos demais táxons pela divisão das lâminas e pela textura mais herbácea das pinas. Esse táxon foi descrito por Brade baseado em uma planta coletada na Pedra do Eco, diferentemente dos outros táxons por ele descritos, que foram coletados na Pedra do Altar.

Nas populações de *Jamesonia* encontradas no Itatiaia, um gradiente de morfologia é observado. Na localidade, encontram-se *Jamesonia cheilanthoides* e *Jamesonia brasiliensis* ocorrendo em ambientes próximos, e observamos um táxon

de morfologia intermediária entre os dois. *Jamesonia cheilanthoides* ocorre em locais mais sombreados, nas fendas das rochas, e apresenta as suas pinas mais cartáceas (Tryon 1970). Já *Jamesonia brasiliensis* pode ser encontrada em áreas mais expostas, e apresenta uma textura mais coriácea em suas pinas (Tryon 1962). São duas espécies com preferências distintas de habitats, e que apresentam uma população intermediária ocorrendo entre essas duas espécies bem definidas, e que ao aproximarmos mais de um parental ou de outro, a morfologia dos híbridos pode variar, se aproximando mais de um ou de outro parental (Kenter & Mesler, 2000; Tryon 1948; Walker 1958). Porém, a morfologia dos híbridos não se encontra necessariamente no meio exato da morfologia dos dois parentais (Wagner & Taylor 1986). Os indivíduos que se encontram com a morfologia intermediária apresentam pelos moderados no pecíolo; pinas mais coriáceas, com as bordas recurvadas e uma gema apical bem pronunciada, densamente coberta por pelos. Tais características os aproxima mais de *Jamesonia brasiliensis*. Já as frondes mais pinadas e menos coriáceas os aproxima mais de *J. cheilanthoides*, assim como a presença de protescama no rizoma. Em algumas espécimes coletadas, é possível observar uma transição morfológica na mesma pina: em alguns pontos, as pínulas são mais pinadas e com a textura mais cartácea, mas em outros pontos, se apresenta mais coriácea e 1- pinadas.

	<i>Jamesonia brasiliensis</i>	<i>Jamesonia longifolia</i>	<i>Jamesonia cheilanthoides</i>
Habitat em que ocorre no Itatiaia	Rochas expostas	Locais expostos e/ ou sombreados, entre as populações de <i>Jamesonia brasiliensis</i> e <i>J. cheilanthoides</i>	Locais mais sombreados, sob as rochas
Indumento do rizoma	Pêlos com as células colapsadas	Proto-escamas com células túrgidas	Proto-escamas com células túrgidas
Coloração do indumento do rizoma	Marrom dourado	Marrom escuro	Marrom escuro avermelhado

Indumento do pecíolo	Viloso	Glabrescente	Glabrescente
Forma das pinas	Orbiculares	Orbiculares, ovadas, orbiculares na base da pina e ovadas na parte distal	Ovadas a triangulares
Condição dos esporos	Triletes	Disformes, enegrescidos	Triletes

Tabela 1: comparação dos caracteres morfológicos distintivos entre os táxons de *Jamesonia* que ocorrem no Itatiaia.

4.1.2 Posição filogenética de *Jamesonia brasiliensis*, *J. cheilanthoides* e *J. × longifolia*

Na filogenia baseada no gene *rbcL* plotada no presente trabalho, *Jamesonia brasiliensis* aparece em um clado juntamente com *J. rotundifolia* e *J. alstonii*. O híbrido também aparece nesse clado, bem próximo de *J. brasiliensis* (Fig. 3). Tais resultados foram encontrados em trabalhos anteriores (Sanchez-Baracaldo 2004a., Cochran *et al.* 2014). Em tais trabalhos, o híbrido não fez parte das análises.

Já *J. cheilanthoides* aparece em um clado diferente de *J. brasiliensis*, composto por *J. elongata* e *J. flexuosa* (Fig. 3). Em seu trabalho sobre os gêneros *Jamesonia* e *Eriosorus*, Sánchez-Baracaldo (2004a) utilizou tanto um marcador de cloroplasto (*rps4*) quanto um marcador nuclear (ETS), e plotou filogenias desses dois marcadores isolados e também em conjunto. Nas filogenias plotadas por tal trabalho, *J. cheilanthoides* aparece em um clado juntamente com *J. flexuosa* (Fig. 3). Resultados semelhantes foram encontrados por Cochran *et al.* 2014, utilizando mais marcadores de cloroplasto (*atpA*, *chlL*, *rbcL* e *rps4*), evidenciando que as relações entre esses táxons estão bem definidas e elucidadas.

Quando observamos as sequências do gene *rbcL* dos três táxons de *Jamesonia* que ocorrem no Itatiaia, não encontramos muitas diferenças entre sítios. *J. brasiliensis* apresenta os mesmos pares de base que *J. × longifolia*, e ambas

diferem de *J. cheilanthoides* nos pares de base 324, 366, 411, 810, 999, 1179. (Fig. 5).

Porém, quando observamos as sequências do *trnL-trnF*, observamos uma diferença maior entre os pares de base dos táxons. A amostra de *Jamesonia cheilanthoides* apresenta uma inserção única (AAGTCTGGAACAAATCGACAGAAG), presente entre as posições 159 a 183 (Fig. 4). Entre *J. brasiliensis* e *J. × longifolia*, as diferenças não existem (Fig.4).

Para o marcador *trnL-trnF*, a proximidade de *J. brasiliensis* com *J. × longifolia* é reforçada. Os dois táxons saem no mesmo clado, com um valor alto de bootstrap (100%) (Fig.4)

Assim como o DNA mitocondrial, o DNA plastidial é uma herança materna (Gastony & Yatskievych 1992; Stein & Barrington 1990), sugerindo que *Jamesonia brasiliensis* é o progenitor maternal do híbrido (Gastony & Yatskievych 1992, Vogel *et. al* 1998, Xiang *et. al* 2000).

4.1.3 Condição dos esporos dos três táxons

Tryon (1962, 1970) usou o termo 'variante' para descrever indivíduos que apresentavam esporos irregulares ou abortados. Além da morfologia intermediária entre os possíveis parentais do híbrido, a condição dos esporos é muito utilizada para apontar a ocorrência de híbridos entre as samambaias. Esporângios colapsados e não abertos, com formato e tamanho irregulares de esporos, combinados com a intermediação morfológica são fatores importantes na definição e identificação de híbridos (Sigel, 2016).

Geralmente, os esporos de samambaias são amarelados ou possuem tons de marrom, e esporos pretos são relativamente raros (Wagner Jr 1974). No caso de híbridos, na maioria das vezes, os esporos apresentam uma coloração mais escura, enegrescida, devido principalmente à presença de diversos esporos mal formados e pelo fato de que a maior parte dos esporângios não se abre e aparenta estar mais escuro que a massa de esporângios normais que liberam os seus esporos, e os

esporos estão colapsados e mais escuros (Wagner & Chen, 1965; Wagner *et. al* 1986). (Fig. 8, B).

Nessas mesmas amostras foram encontrados também esporos bem formados e mais claros, o que mostra que a mesma planta pode formar esporos viáveis e esporos não viáveis (Fig. 8, C e D). Os híbridos em samambaias são predominantemente estéreis (Knoblockh 1976), porém em alguns casos esporos viáveis e esporos não viáveis podem ser encontrados na mesma planta. Tryon (1948) encontrou híbridos que apresentavam esporos férteis e esporos não férteis na mesma pina, e encontrou híbridos parcialmente férteis também. A essas plantas parcialmente férteis ele deu o nome de quimeras.

Sylvestre (1995) analisou palinologicamente os híbridos que ocorrem entre *Jamesonia brasiliensis* e *Jamesonia cheilanthoides* ocorrentes no Itatiaia, e analisou também os esporos dos tipos dessas plantas, depositadas no RB. Em seus estudos, foi possível detectar esporos mal formados, colapsados, com as paredes mais escuras, sem um padrão ornamental, e extremamente deformados pelo exagerado desenvolvimento da expansão equatorial. Assim como nas plantas observadas em campo, os tipos apresentaram o mesmo padrão de deformidade e coloração. Nos espécimes de *J. × longifolia* aqui analisados foram encontrados esporos sem forma definida e enegrescidos (Fig. 8 B).

4.2 Espécimens brasileiros e extra-brasileiros de *Jamesonia brasiliensis* e *J. cheilanthoides*

Jamesonia cheilanthoides foi primeiramente descrita para a Ilha de Tristán da Cunha (Tryon, 1970), e foi descrita para o Brasil por Brade (1954) como *Gymnogramma elongata* var. *brasiliensis*. Em sua revisão para o gênero *Eriosorus*, Tryon (1970) sinonimizou esse táxon em *Eriosorus cheilanthoides*, sendo a Serra do Itatiaia a sua única área de ocorrência no Brasil. Além dessas localidades, o táxon também ocorre no Peru e na Bolívia. Existem sequências de *J. cheilanthoides* do marcador *rbcL* no banco de dados do GenBank. Ao comparar as sequências aqui geradas com as sequências já existentes do Peru (coleta do *Rothfels 3964*), é possível constatar que se trata da mesma espécie, pois não existe nenhuma

diferença entre as sequências. Esse fato é corroborado com a morfologia, pois os espécimes das duas localidades não apresentam diferenças morfológicas entre si. Além disso, Tryon (1970) já apontava semelhanças morfológicas entre os espécimes de *Jamesonia cheilanthoides* que ocorrem na Ilha de Tristán da Cunha, Bolívia, Peru e do Brasil. Portanto, muito provavelmente se trata da mesma espécie, o que corrobora a hipótese morfológica.

Por um tempo, *Jamesonia brasiliensis* foi considerada como uma espécie endêmica do Itatiaia. Contudo, Tryon (1962) analisou coleções de plantas da Bolívia e percebeu que se tratava da mesma espécie com algumas pequenas variações nas formas das pinas. Ao analisar as plantas da Bolívia, constatamos que se trata da mesma espécie. As plantas da Bolívia também apresentam as pinas orbiculares, coriáceas, com a morfologia bem característica da espécie. Quando observamos os indumentos do rizoma, encontramos os pelos laxos, catenados, marrons, com células colapsadas, também observados nos espécimes brasileiros. Portanto, morfologicamente, a espécie que ocorre no Brasil é a mesma que ocorre na Bolívia. Ainda não existem sequências disponíveis de *Jamesonia brasiliensis* da Bolívia.

5. CONCLUSÕES

O presente trabalho inseriu dados filogenéticos das populações de *Jamesonia brasiliensis*, *Jamesonia cheilanthoides* e *Jamesonia ×longifolia* que ocorrem no Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil, na filogenia do grupo. Até então, os demais estudos do gênero não haviam incluído amostras de *Jamesonia × longifolia* nas análises. De acordo com a filogenia aqui plotada, os espécimes de *J. cheilanthoides* que ocorrem no Itatiaia são filogeneticamente iguais aos que ocorrem nas demais localidades de ocorrência do táxon (Peru). Com os dados aqui gerados, *Jamesonia ×longifolia* aparece em um clado juntamente com *J. brasiliensis*, o que sugere que esta espécie seja o progenitor materno deste híbrido. No que se diz respeito à morfologia, *J. brasiliensis* não apresenta diferenças quando comparada com os espécimes que ocorrem na Bolívia. *J. cheilanthoides* também é morfologicamente igual aos demais espécimes encontrados nas localidades de ocorrência do táxon. *J. × longifolia* apresenta características morfológicas tanto de *Jamesonia brasiliensis* (pinas coriáceas) quanto de *Jamesonia cheilanthoides* (protoescamas no rizoma e pinas 1-

pinadas). Filogeneticamente, *J. ×longifolia*. está mais próxima de *J. brasiliensis*, mas na morfologia, esse táxon está mais relacionado com *J. cheilanthoides*, devido a divisão das pinas e da presença de protoescamas no rizoma (diferente de *J. brasiliensis*, que apresenta pelos no rizoma). Os esporos de *J. ×longifolia* não são uniformes e podem ser disformes e enegrescidos, evidenciando a sua origem híbrida.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BAKER, J. G. 1870. Cyatheaceae et Polypodiaceae. In Flora Brasiliensis. C.F.P.Martius & A.G. Eichler, orgs. Munchen, Wien, Leipzig. 1: 358 – 382.
- BARRINGTON D. S, HAUFLE CH, WERTH CH. 1989. Hybridization, reticulation, and species concepts in ferns. American Fern Journal 79: 55–64.
- BRADE, A. C. 1954. Contribuição para o conhecimento da flora da Serra do Itatiaia, Brasil. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 13: 64.
- COCHRAN, A.T., PRADO, J. & SCHUETTPELZ, E. 2014. *Tryonia*, a new taenitidoid fern genus segregated from *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). PhytoKeys 35:23 – 43.
- CONDACK, J. P. S. 2006. Pteridófitas ocorrentes na região alto montana do Parque Nacional do Itatiaia: análise florística e estrutural. Dissertação. Escola Nacional de Botânica Tropical, do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- DELLA, A. P., MYNSSEN, C. M., PRADO, J. 2020. *Jamesonia* × *intermedia*: A new hybrid between *J. biardii* and *J. insignis* (Pteridaceae) from Brazil. American Fern Journal. 110. 20-28.
- DELLA, A. P., PRADO, J. 2020 a. *Jamesonia* (Pteridaceae) in Brazil. Biota Neotropica 20 (2): e20200986.
- DELLA, A. P., PRADO, J. 2020b. *Tryonia* (Pteridaceae) in Brazil. 2020. Brazilian Journal of Botany. 43. 341-354.
- DELLA, A. P., PRADO, J., HIRAI. R. Y. 2023. *Jamesonia* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91959>. Acesso em 08 ago. 2023.
- DOYLE, J. J., DOYLE, J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochemical Bulletin 19: 11-15.

- GASTONY, G. S & YATSKIEVYCH, G. 1992. Maternal inheritance of the chloroplast and mitochondrial genomes in cheilanthoid ferns. *American Journal of Botany*. 79 (6): 716-722.
- GASTONY, G.J. & YATSKIEVYCH, G. 1992. Maternal inheritance of the chloroplast and mitochondrial genomes in cheilanthoid ferns. *American Journal of Botany*. 79:716-722.
- GBIF. 2023. Global Biodiversity Information Facility. (<http://www.gbif.org/pt>). Acessado em 03 de julho de 2023.
- GIACOSA, J. P. R; MORBELLI, M. A.; GIUDICE, G. E. 2009. Spore morphology and wall ultrastructure of *Blechnum* L. species from North West Argentina. *Review of Paleobotany and Palynology*, v. 156, n. 1-2, p. 185-197.
- HASEBE, M., WOLF, P. G., PRYER, K. M., UEDA, K., SANO, M., GASTONY, G. J. 1995. Fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal*. 85: 134-181.
- IPNI. 2023. International Plant Names Index. Disponível em: <https://www.ipni.org/>. Acessado em 03 de julho de 2023.
- JOHNSON, L. A.; SOLTIS, D. E. 1994. *matK* DNA sequences and phylogenetic reconstruction in Saxifragaceae *sensu strictu*. *Systematic Botany*, p. 143-156.
- KENTNER, E. K & MESLER, M.R. 2000. Evidence for natural selection in a fern hybrid zone. *Amer. Fern. Journal of Botany*. 87. 1168-1174.
- KESSLER, M. & SMITH, A. R. 2017. Prodomus of a fern flora for Bolivia. IX. *Phytotaxa* 327. 100-102.
- KNOBLOCH, I. W. 1976. Pteridophyte hybrids. *Publication Museum of Michigan State University. Biology Ser. 5: 273-352*.
- LELLINGER, D. B. 1989. The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panama, and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia* 2A: 1- 364.
- LELLINGER, D.B. 2002. *A Modern Multilingual Glossary for Taxonomic Pteridology*. *Pteridologia* 3^a. Washington, American Fern Society.

PPG I. 2016. A community – derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematic and Evolution*. 54: 563 – 603.

PTERIDOPHYTE COLLECTIONS CONSORTIUM. 2021. Disponível em <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>. Acessado em 03 de julho de 2023.

SÁNCHEZ- BARACALDO, P. 2004 a. Phylogenetics and biogeography of the neotropical fern genera *Jamesonia* and *Eriosorus* (Pteridaceae). *American Journal of Botany*. 91: 274- 284.

SÁNCHEZ- BARACALDO, P. 2004b. Phylogenetic relationships of the subfamily Taenitidoideae, Pteridaceae. *American Fern. Journal*. 94: 126- 142.

SÁNCHEZ-BARACALDO, P. & THOMAS, G. H. 2014. Adaption and convergent evolution within the *Jamesonia-Eriosorus* complex in High-elevation biodiverse Andean hotspots. *PlosOne* 9: 1-11.

SCHUETTPELZ, E., PRYER, K. M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon* 65, 1037-1050.

SCHUETTPELZ, E., SCHNEIDER, H., HUIET, L., WINDHAM, M.D., PRYER, K. M. 2007. A molecular phylogeny of the fern Family Pteridaceae assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44-1172-1185.

SIGEL, E. M. 2016. Genetic and genomic aspects of hybridization in ferns. *Institute of Botany. Chinese Academy of Sciences*. Volume 54, Issue 6, 638-655.

STAMATAKIS, A. 2006. RAxML- VI- HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22. 2688-2690. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>.

STEIN, D.B. & BARRINGTON, D.S. 1990. Recurring hybrid formation in a population of *Polystichum xpotteri* evidence from chloroplast DNA comparisons. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 77:334-339.

SYLVESTRE, L. da S. 1990. Palinologia das Polypodiaceae "sensu lato" do planalto de Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil. 1990. Tese de Doutorado. Universidade Federal do

Rio de Janeiro. Arquivos Nacionais do Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Vol. XXXIII.

SYLVESTRE, L. S. 1995. Palinologia das Polypodiaceae "sensu lato" do Planalto do Itatiaia, Rio de Janeiro, Brasil. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro 33:9-73.

TABERLET, P., GIELLY, L., PAUTAU, G., BOUVET, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Molecular Biology. 17. 1105-1009.

THIERS, B. 2016. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.

TRYON, A. F. & B. LUGARDON. 1990. Spores of Pteridophyta. Springer-Verlag, New York, USA.

TRYON, A. F. 1962. A monograph of the fern genus *Jamesonia*. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University. 191: 109-197.

TRYON, A. F. 1970. A monograph of the fern genus *Eriosorus*. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University. 200: 54-174.

TRYON, R. M. Jr. 1948. Some woodsias from the north shore of lake superior. American Fern Journal. 38: 159 -170.

VOGEL, J. C., RUSSEL, S. J., RUMSEY, F. J., BARRET, J. A & GIBBY, M. 1998. Evidence for maternal transmission of chloroplast DNA in the genus *Asplenium* (Aspleniaceae, Pterodophyta). Botanica Acta 11: 247-249.

WAGNER JR. W.H. 1974. Structure of spores in relation to fern phylogeny. Annals of the Missouri Botanical Garden. 61. 33-353.

WAGNER, F. S & TAYLOR, W. C.1986. Detecting abortive spores in herbarium specimens of sterile hybrids. American Fern Journal. 76: 129-140.

WAGNER, W. H & CHEN, K. L. Abortion of spores and sporangia as a tool in the detection of *Dryopteris* hybrids. American Fern Journal. 55:9-29.

WAGNER, W. H. & CHEN, K. L. 1965. Abortion of spores and sporangia as a tool in the detection of *Dryopteris* hybrids. *American Fern Journal*. 55. 9-29.

WALKER, T. G. 1958. Hibridization in some species of *Pteris* L. *Evolution* 12:82-92.

WINDISCH, P. G. 1992. Pteridófitas da região Norte-Occidental do estado de São Paulo-Guia para excursões. 2ª ed. Campus de São José do Rio Preto –SP: UNESP,110p.

XIANG, L., WERTH, C. R., EMERY, S. N. & MCCAULEY, D. E. 2000. Population - specific gender - biased hybridization between *Dryopteris intermedia* and *D. carthusiana*: evidence from chloroplast DNA. *American Fern Journal*. 87: 1175-1180.

ZHANG, L., ZHOU, X. M., LU, N.T., ZHANG, L.B. 2017. Phylogeny of the fern subfamily Pteridoideae (Pteridaceae; Pteridophyta) with the description of a new genus: *Gastoniella*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 109:59-72. *Flora e Funga do Brasil*. 2023. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acessado em 03 de julho de 2023.

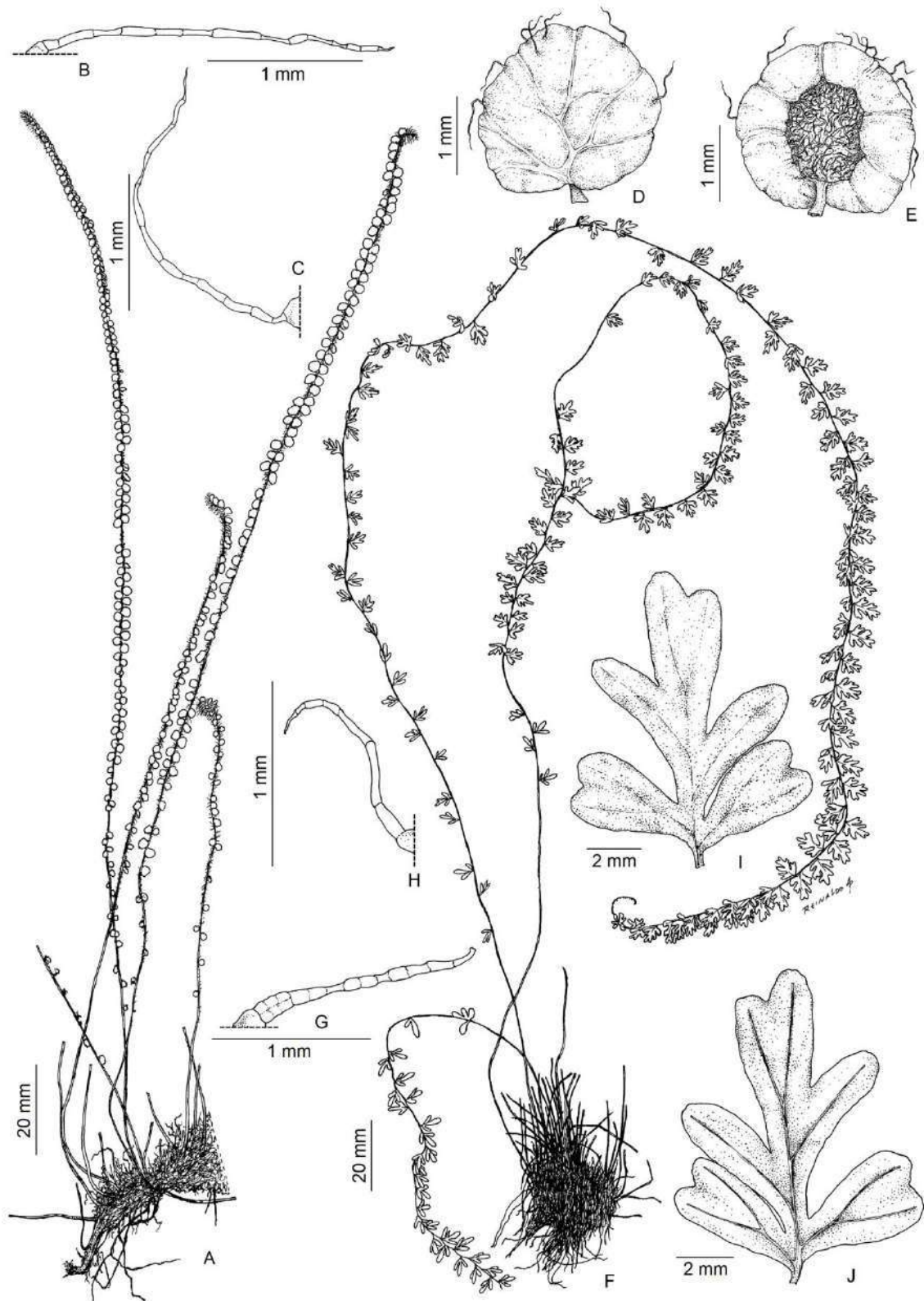


Fig. 1: **A-E.** *Jamesonia brasiliensis*. **A.** hábito; **B.** pelo do rizoma; **C.** pelo da pínula; **D.** pínula face adaxial; **E.** pínula face abaxial. **F-J.** *Jamesonia cheilanthoides*. **F.** hábito; **G.** protoesca do rizoma; **H.** pelo do pecíolo; **I.** pina face adaxial; **J.** pina face abaxial. **A-E:** *P. B. Schwartzburd* 4735 & *N. T. L. Pena* (VIC). **F-J:** *P. B. Schwartzburd et al.* 2194 (VIC). Ilustrações: Reinaldo Pinto, 2023.

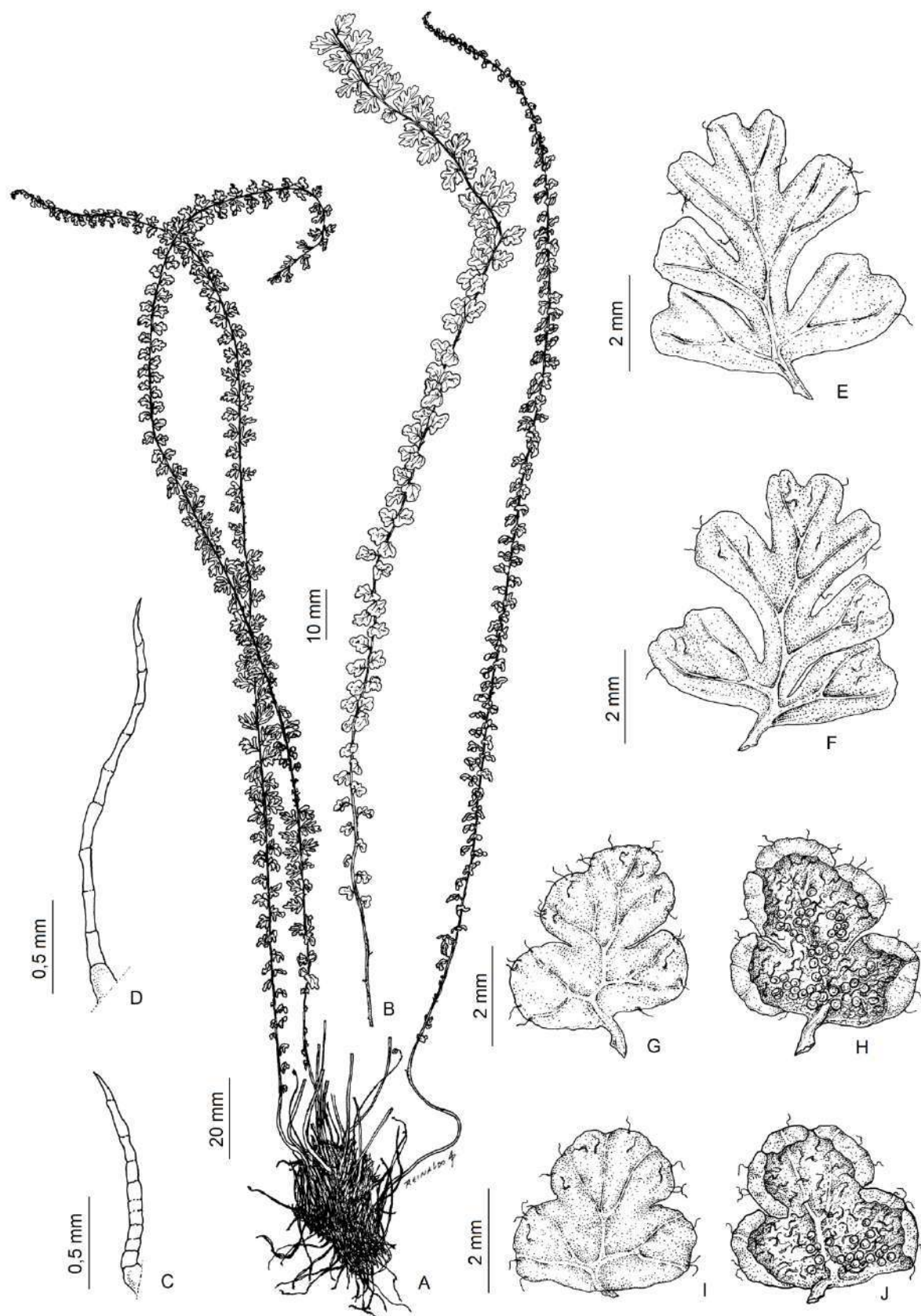


Fig.2: **A-J.** *Jamesonia x longifolia*. **A.** hábito; **B.** pina; **C.** protoescama do rizoma; **D.** pelo do pecíolo; **E.** pina face adaxial; **F.** pina face abaxial; **G.** pina tipo 'itatiaiensis' face adaxial; **H.** pina tipo 'itatiaiensis' face abaxial; **I.** pina tipo 'itatiaiensis' face adaxial; **J.** pina tipo 'itatiaiensis' face abaxial. *P. B. Schwartzburd 4734 & N. T. L. Pena (VIC)*. Ilustração: Reinaldo Pinto, 2023.

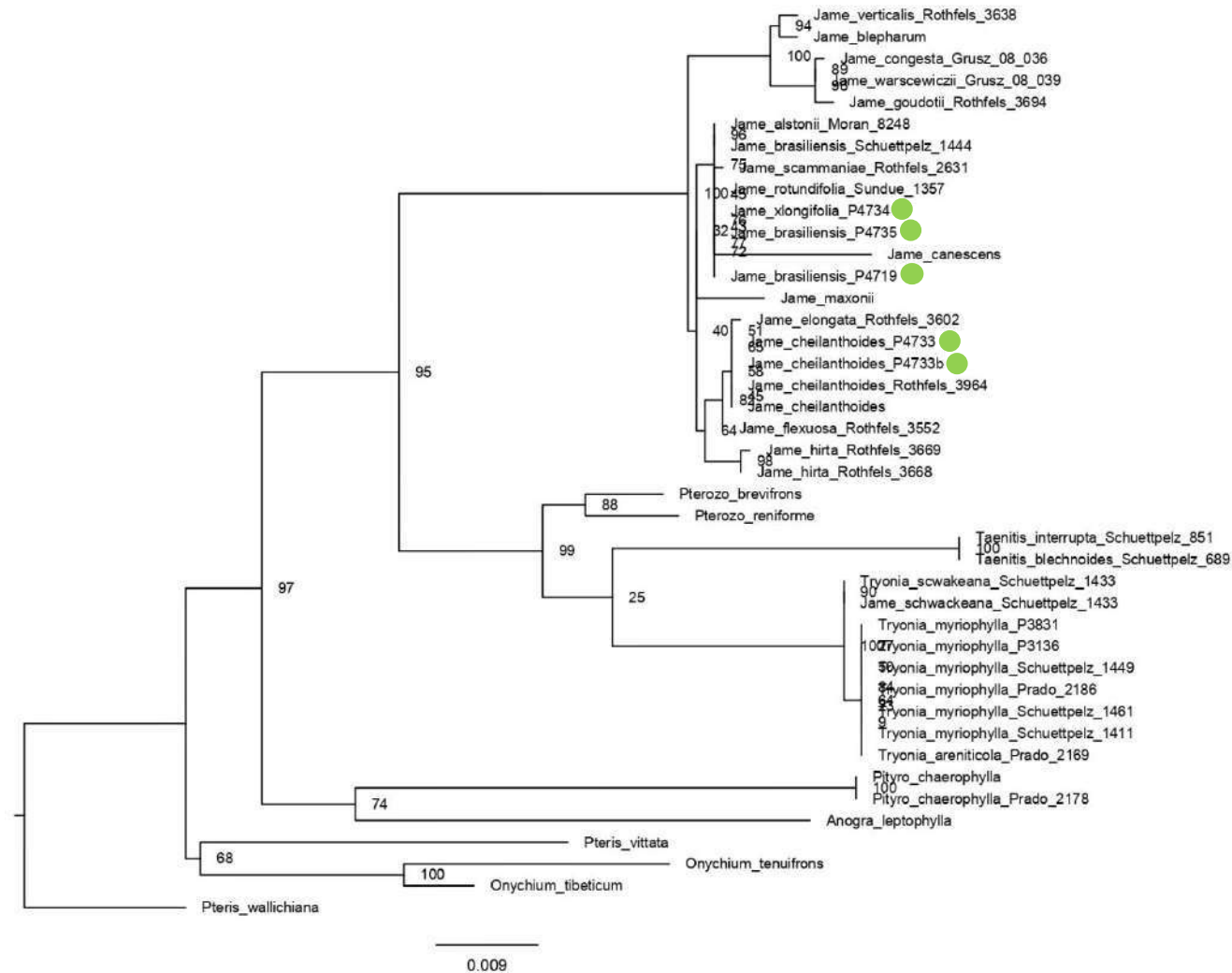


Figura 3: Árvore da análise de máxima verossimilhança do gene *rbcL* plotada para o gênero *Jamesonia* no presente estudo. Os valores de suporte estão representados pelos nós. As amostras inseridas nesse estudo estão marcadas com a esfera verde.

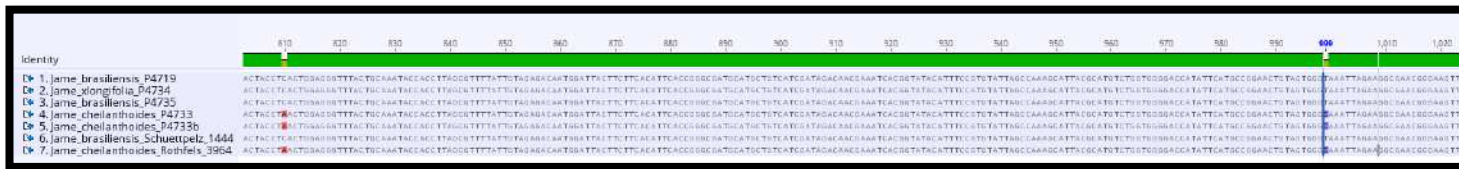
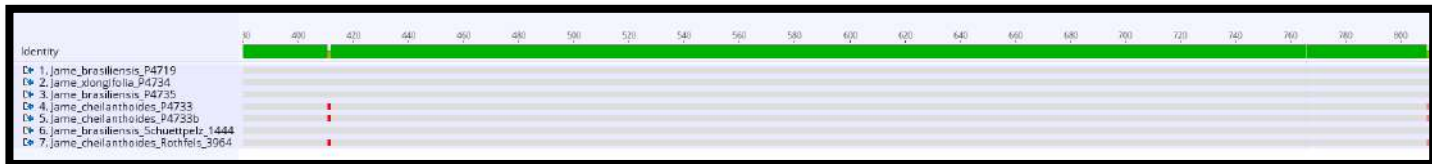


Fig. 5: sequências do *rbcL* dos táxons de *Jamesonia brasiliensis*, *J. cheilanthoides* e *J. × longifolia*.

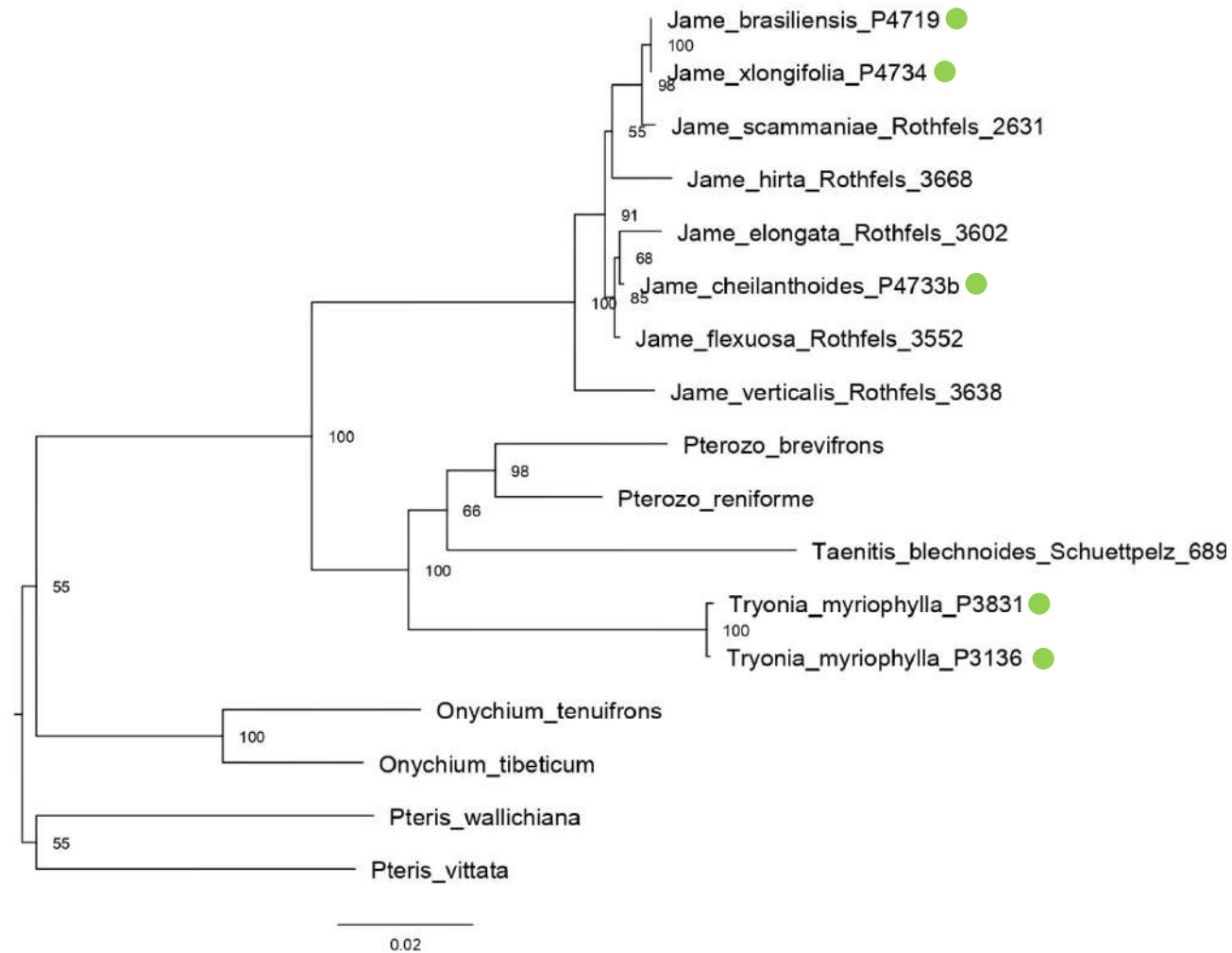


Figura 6: Árvore da análise de máxima verossimilhança para o gene *rbcL* concatenado com o espaçador inter-gênico *trnL-trnF* plotada para o gênero *Jamesonia* no presente estudo. Os valores de suporte estão representados pelos nós. As amostras inseridas no presente estudo estão assinaladas com a esfera verde.

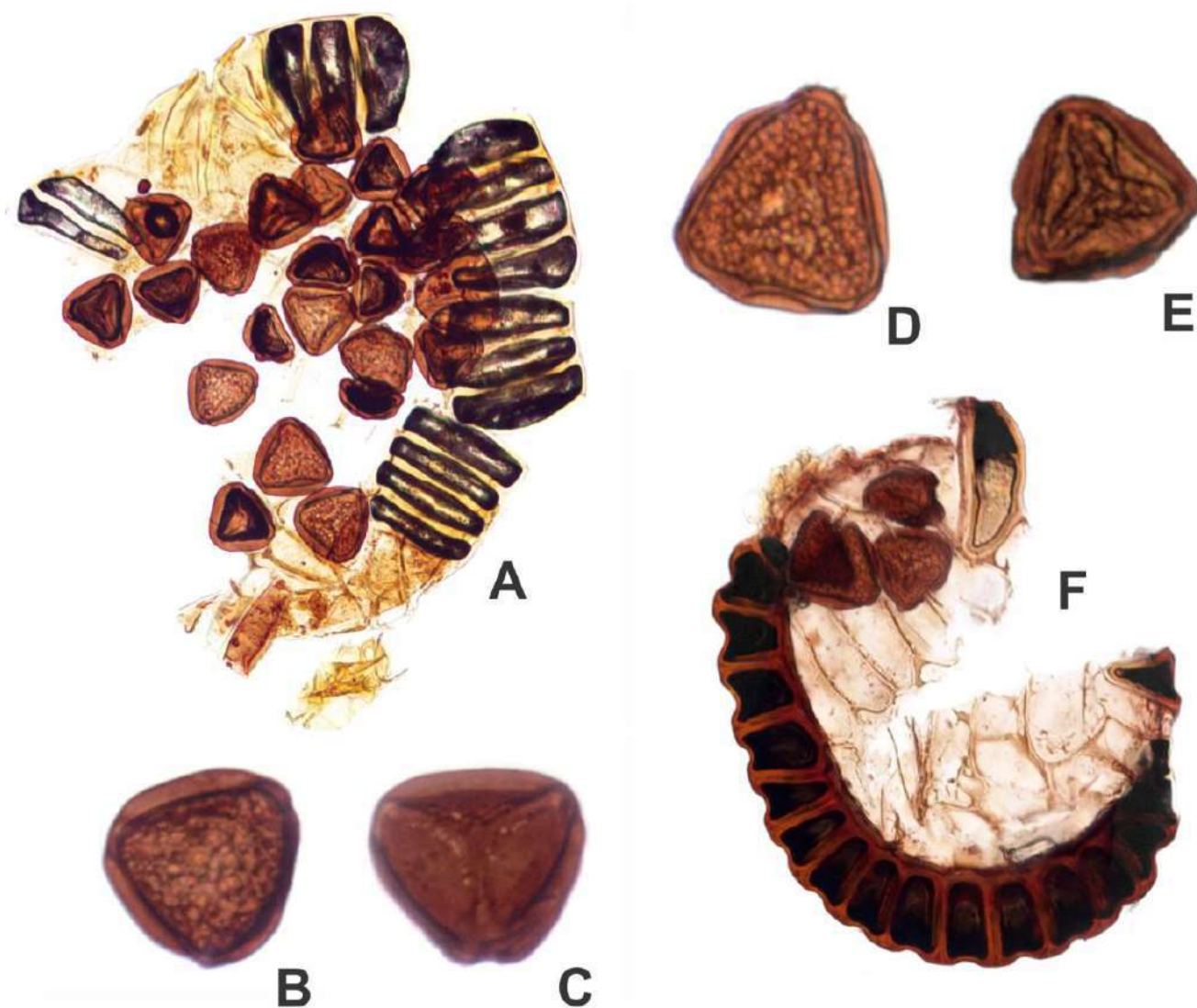


Figura 7: **A-C:** *Jamesonia brasiliensis*. **A.** Esporângio aberto com esporos. **B:** visão abaxial do esporo. **C:** visão adaxial do esporo. **D-F:** *Jamesonia cheilanthoides*. **D:** visão abaxial do esporo. **E:** visão adaxial do esporo. **F:** esporângio aberto. **A-C:** P. B. Schwartzburd 4735 & N. T. L. Pena (VIC). **D-F:** P. B. Schwartzburd et al. 2194 (VIC).

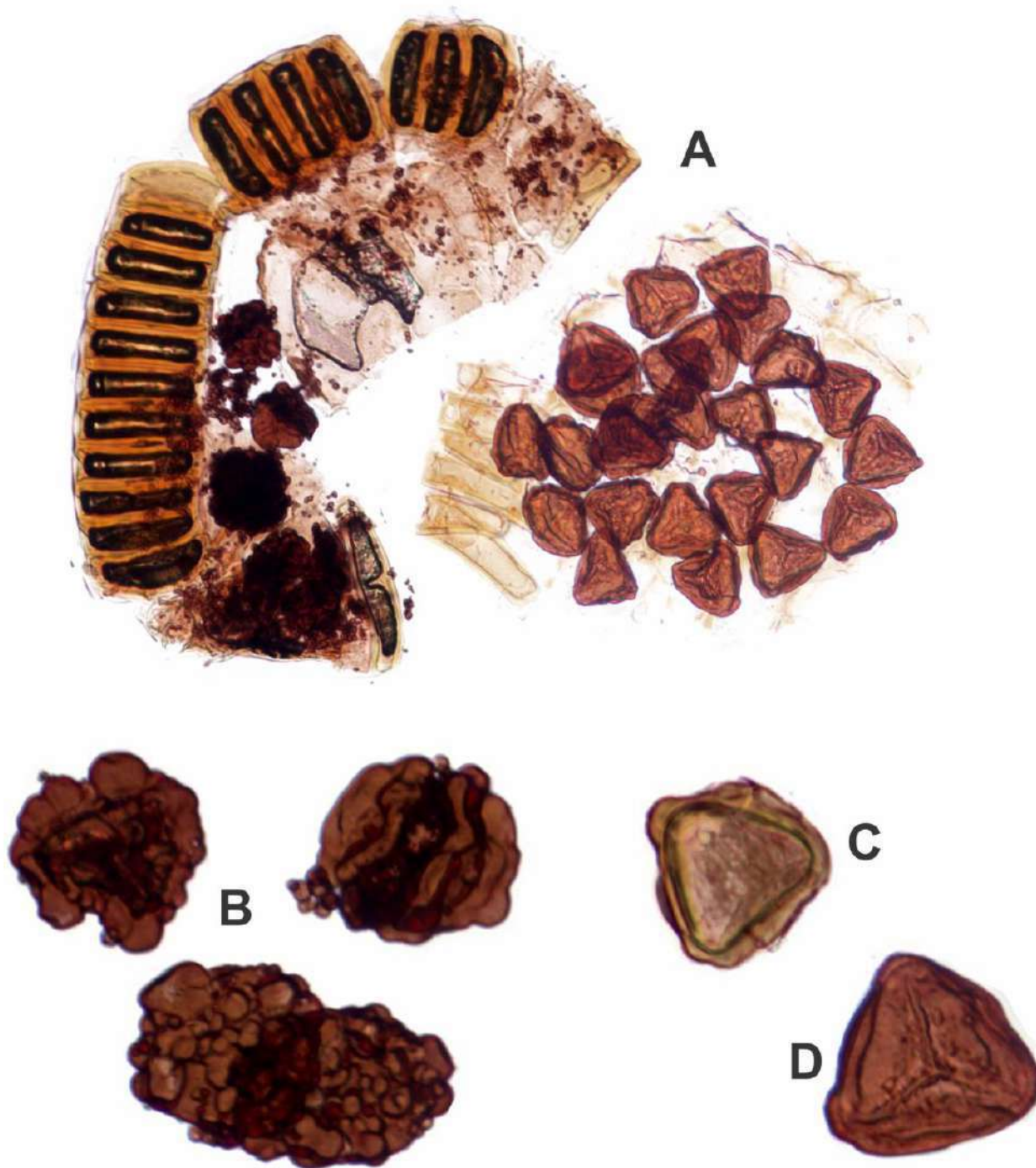


Figura 8: **A-D:** *Jamesonia x longifolia*. **A.** Esporângio aberto com esporos. **B:** esporos disformes, com coloração enegrecida. **C:** visão abaxial do esporo. **D:** visão adaxial do esporo. **A-D:** P. B. Schwartsburd 4734 & N. T. L. Pena (VIC).

Capítulo 2. Estudos filogenéticos em uma população brasileira da samambaia farinosa andina *Argyrochosma nivea* var. *flava* (= *Argyrochosma flavens*, *comb. nov.*, Pteridaceae)[#]

Nayara S. Smith-Braga^{1, 2*} & Pedro B. Schwartzburd¹

¹ LASEP (Laboratório de Sistemática e Evolução de Plantas), Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Av. P.H. Rolfs s.n., Viçosa, MG, Brasil, 36570-900

² Programa de Pós-Graduação em Botânica

* autor para correspondência: nayarasmith2009@hotmail.com

Capítulo redigido na forma de artigo, formatado segundo as normas da revista *Systematic Botany*. A ser traduzido para a língua inglesa.

RESUMO

No presente trabalho foi realizado um estudo filogenético na população de '*Argyrochosma flava*' de Viçosa, Minas Gerais, Brasil. Sequências de exemplares do Brasil foram geradas e incorporadas a estudos filogenéticos do gênero, até então não incluídos em tais trabalhos. Através do estudo do protólogo das espécies, novas combinações foram propostas, resgatando o epíteto específico de *Acrostichum flavens*, nome mais antigo, e que, portanto tem a prioridade perante a nomenclatura. Ilustrações detalhadas são apresentadas, assim como comentários morfológicos, dados de ocorrência, descrições e informações de *typus*. Nos estudos moleculares, os marcadores usados foram *rbcl* e o espaçador inter gênico *trnL-trnF*. A topologia mostrou que as espécies *A. nivea*, *A. tenera* e *A. flavens* se apresentam em clados monoespecíficos, com *A. tenera* mais próxima de *A. flavens*, com valores de bootstrap altos. Os estudos moleculares reforçam que o táxon *Argyrochosma flavens* é uma espécie, e não se trata de uma espécie críptica. Os dados genéticos indicam que o táxon que ocorre em Viçosa é geneticamente igual aos táxons de *Argyrochosma flavens* que ocorrem em outros países, tais como Peru e Equador. Os esporos do táxon foram contados, e *A. flavens* apresenta 32 esporos por esporângio, o que a coloca como uma espécie com reprodução apomítica.

Palavras-chave: Apomixia, Cheilanthoideae, esporos, indumento farinhoso, reprodução.

ABSTRACT

In the present work, a phylogenetic study was carried out in the population of '*Argyrochosma flava*' from Viçosa, Minas Gerais. Sequences of specimens from Brazil were generated and incorporated into phylogenetic studies of the genus, previously not included in such works. Through the study of the species protologue, new combinations were proposed, rescuing the specific epithet of *Acrostichum flavens*, the oldest name, and which, therefore, has priority in the nomenclature. Detailed illustrations are presented, as well as morphological comments, occurrence data, descriptions, and typus information. In molecular studies, the markers used were *rbcL* and the intergenic spacer *trnL-trnF*. The topology showed that the species *A. nivea*, *A. tenera* and *A. flavens* appear in monospecific clades, with *A. tenera* closer to *A. flavens*, with high bootstrap values. Molecular studies reinforce that the taxon *Argyrochosma flavens* is a species, and is not a cryptic species. The genetic data indicate that the taxon that occurs in Viçosa is genetically the same as *Argyrochosma flavens* taxa that occur in other countries, such as Peru and Ecuador. The spores of the taxon were counted, and *A. flavens* has 32 spores per sporangium, which places it as a species with apomictic reproduction.

Keywords: Apomixis, Cheilanthoideae, indument farinose, reproduction, spores.

1. INTRODUÇÃO

Cheilantheae Hovart. é uma subfamília diversa dentro de Pteridaceae E.D.M. Kirchn. que sempre recebeu muita atenção dos taxonomistas, devido principalmente as suas características xeromórficas. Tais características, como apogamia, poliploidia e hibridização são resultado de convergência evolutiva, evento que, associado com as características xeromórficas, sempre dificultou a delimitação dos táxons dentro do grupo (Copeland 1974, Tryon *et al.* 1990, Gastony & Rollo 1995, 1998). As Cheilantheae formam um clado monofilético bem suportado (Smith *et al.* 2006, Schuettpelz & Pryer 2007, Schuettpelz *et al.* 2007), com aproximadamente 400 espécies de distribuição ampla e mundial e que apresentam adaptações homoplásicas a ambientes secos (Tryon & Tryon 1973, Lellinger 1989, Tryon *et al.* 1990). A maioria das espécies cresce em ambientes áridos ou semi áridos, locais muitas vezes não associados com as demais samambaias.

Uma das adaptações encontradas nessas plantas é a presença de um indumento farinhoso, um exudado produzido por tricomas glandulares localizados na face abaxial das lâminas, e formada por diversos componentes, em sua maioria flavonoides (Wollenweber 1989, Wollenweber & Schneider 2000, Gabriel y Galán & Prada 2012). Essa indumento, que pode ser branco ou amarelo, promove proteção contra a perda excessiva de água, uma vez que forma uma camada sobre os estômatos, diminuindo o movimento do ar nas epidermes (Hevly 1963, Wollenweber 1989, Wollenweber & Schneider 2000). Além disso, forma uma camada reflexiva, amenizando os efeitos da seca e da radiação solar intensas; quando a seca no ambiente é intensa e prolongada, as lâminas se curvam e a face abaxial expõe a epiderme, juntamente com o indumento (Hevly 1963, Wollenweber 1989).

Além da sua importância adaptativa, esse exudado tem relevância taxonômica, e ao longo dos anos foi usado para delimitar e estabelecer grupos dentro das Cheilantheae, através da presença ou da ausência do mesmo. Um gênero que abrange tanto espécies farinosas e não farinosas é *Argyrochosma* (J. Sm.) Windham. Um gênero monofilético (Gastony & Rollo 1995, 1998), descrito como sendo restrito ao Novo Mundo, que foi segregado de *Notholaena* R. Br. há algumas décadas (Windham 1987). Com aproximadamente 20 espécies (PPG I

2016) majoritariamente rupestres, ocorre desde o nível do mar até 4200 metros de altitude nos Andes. Ocorre nas regiões montanhosas da América do Norte (sudoestes dos EUA, México), com uma disjunção na América Central (ocorrendo apenas em alguns pontos da Guatemala), com outra disjunção para os Andes (da Colômbia até Argentina, Chile e Ilhas Juan Fernandéz), com mais uma disjunção em alguns pontos específicos das montanhas do centro-oeste, sudeste e sul do Brasil (Windham 1987). Sua maior concentração de diversidade se encontra no México (Windham 1987, Sigel *et al.* 2011). O número básico de cromossomos do gênero é $x = 27$, diferente dos demais grupos dentro da sub-família, que apresentam $x = 29$ ou $x = 30$. Esta diferença no número cromossômico é considerada uma sinapomorfia do gênero e reforça a monofilia do grupo (Windham 1987).

Recentemente, Sigel *et al.* (2011) apresentaram uma filogenia robusta de *Argyrochosma*, onde apontam uma separação do gênero em dois clados maiores: um clado exclusivamente não farinhoso e outro clado primariamente farinhoso. O trabalho amostrou todas as espécies do gênero. Apesar das espécies que supostamente ocorrem no Brasil, *A. flava* (Hook.) M. Kessler & A.R. Sm. (= *A. nivea* var. *flava* (Hook.) Ponce) e *A. tenera* (Gillies ex Hook.) M. Kessler & A.R. Sm. (= *A. nivea* var. *tenera* (Gillies ex Hook.) Ponce), terem sido incluídas nas análises, nenhum espécime de origem brasileira foi incluído.

Um segundo trabalho de filogenia molecular realizado por Wang *et al.* (2015) foi realizado para se investigar a posição sistemática de *Pellaea connectens* C. Chr., uma espécie endêmica da China. Os resultados posicionaram o raro táxon dentro de *Argyrochosma*. Assim, o gênero deixou de ser exclusivamente americano e passou a apresentar uma distribuição disjunta entre as Américas e a Ásia, culminando na combinação de *P. connectens* em *Argyrochosma*: *A. connectens* (C. Chr.) G. M. Zhang.

No Brasil, ocorrem apenas duas espécies táxons, ambas com poucos registros. *Argyrochosma tenera*, uma espécie não farinhosa, ocorre no centro-oeste, no estado de Goiás, e na região sudeste, no estado de Minas Gerais. Já *A. flava*, uma espécie que apresenta farinha amarela na face abaxial das suas frondes, ocorre no sul do país, no estado de Santa Catarina, e no sudeste, nos estados de Minas Gerais (Hirai & Prado 2020). Os registros são escassos, e em Minas Gerais,

um dos registros mais recentes é na cidade de Viçosa (Prado *et al.* 2023). Estas duas espécies já foram por muito tempo consideradas variedades de *A. nivea* (Poir.) Windham : *Argyrosma nivea* var. *flava* e *A. nivea* var. *tenera* (Windham 1987, Ponce 1996, Sigel *et al.* 2011). Recentemente elas foram elevadas aos *status* de espécies por Kessler *et al.* (2017), com base na filogenia de Sigel *et al.* (2011), que demonstraram uma relativamente boa separação das variedades em clados distintos. Não há relatos da ocorrência de *A. nivea* s.str. ou *A. nivea* var. *nivea* no Brasil (Hirai & Prado, 2020).

Em relação às espécies que ocorrem no Brasil, *A. tenera* pode apresentar uma variação no número de esporos por esporângio. De acordo com Sigel *et al.* (2011), essa espécie pode conter 32 ou 64 esporos por esporângio, ou seja a espécie é apomítica e sexual. Resultados semelhantes foram encontrados por Hernandez *et al.* (2015). Já para *A. flava*, o número de esporos por esporângio é constante, sempre 32, representando uma espécie aparentemente exclusivamente apomítica (Ponce 2016, Morbelli *et al.* 2001).

A apogamia é um tipo de reprodução assexuada que ocorre via sementes ou esporos. Nas samambaias, esse tipo de reprodução encurta o tempo entre o esporo e o esporófito (Whittier 1970), onde o esporófito se desenvolve do gametófito sem que ocorra a fertilização (Schneller & Krattinger 2010). Essa diminuição do tempo entre o esporo e o esporófito minimiza os impactos do ambiente seco sobre a fase mais delicada do ciclo, a fase gametofítica (Whittier 1970). Esse tipo de reprodução ocorre em aproximadamente 10% das samambaias (Walker 1985), e permite que tais grupos se estabeleçam em ambientes mais secos e com radiação solar mais intensa. A apogamia é um tipo de reprodução comum na subfamília Cheilanthoideae, e ocorre em *Argyrosma* (Gabriel Y Galán 2011). Trinta e dois esporos por esporângio são indicadores de reprodução apomítica, uma vez que não há meiose na formação do esporo, e, conseqüentemente, há a formação de gametófitos diplóides que não necessitam de fecundação para a formação de um novo esporófito – eles nascem diretamente do desenvolvimento da oosfera diplóide. Já o número 64 esporos por esporângio indica meiose funcional, formação de esporo e gametófito haplóides, e posterior necessidade de fecundação para a formação de um esporófito diploide (Gastony & Haufler 1976).

De acordo com a literatura, no que se diz respeito ao modo de reprodução das duas espécies de *Argyrochosma* que ocorrem no Brasil, são descritos dois modos distintos, baseados no número de esporos por esporângio: *Argyrochosma tenera* apresenta 64 esporos por esporângio, indicando um modo de reprodução sexual (Sigel *et al.* 2011). Já *Argyrochosma flava* apresenta 32 esporos por esporângio, indicando um modo de reprodução apomítico, assexual (Sigel *et al.* 2011). Até o presente momento, os estudos não incluíram amostras de *Argyrochosma* do Brasil em suas análises.

Por se tratar de um gênero com características morfológicas muito reduzidas (pinas com pouca lâmina foliar), e por apresentar uma distribuição disjunta, associada com os raros registros da espécie no Brasil, somado ao fato de que amostras brasileiras não foram incluídas em estudos mais amplos do grupo, até o presente momento, o objetivo desse trabalho foi investigar filogeneticamente e palinologicamente a população de *Argyrochosma flavens* de Viçosa perante a filogenia global do gênero, respondendo às seguintes perguntas: 1. A população brasileira de *A. flavens* é filogeneticamente próxima das populações de *A. flavens* de outros países, ou seria uma espécie distinta e críptica? 2. Como é a forma de reprodução da população brasileira?

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Amostragem taxonômica

Para esse trabalho foram analisados materiais dos herbários MO, RB, UEC e VIC (Thiers, 2016). Exemplares complementares foram consultados virtualmente, através das plataformas: Jstor Global Plants (<https://plants.jstor.org/>), SpeciesLink (<http://www.splink.org.br/>), Re flora (<http://reflora.ibri.gov.br/reflora/herbarioVirtual>), GBIF (<https://www.gbif.org/>) e Pteridophyte Collections Consortium (<https://pteridoportal.org/>), incluindo tipos nomenclaturais.

Foram realizadas expedições à pedreira desativada da UFV em Julho de 2019 e março de 2021. Os espécimes foram coletados de acordo com as técnicas usuais de herborização propostas por Windisch (1992), e depositados no herbário

VIC. Fragmentos das lâminas foram armazenados em sílica gel para a extração de DNA. As descrições das características morfológicas seguiram Lellinger (2002) e o nome dos autores foram confirmados através do IPNI (<http://www.ipni.org>) e na publicação original.

Para a descrição dos caracteres morfológicos dos esporófitos, além do hábito das plantas, foram observadas, analisadas e medidas as seguintes estruturas: o rizoma, bem como os seus indumentos; o pecíolo, assim como os indumentos (quando presentes) do mesmo e a coloração; o formato e a consistência das pinas e das pínulas, a presença ou ausência de indumentos (farinhosos ou não); o tipo de venação e a posição dos soros.

2.2 Análises palinológicas

Esporângios das amostras coletadas em Viçosa em 2021 foram acondicionados em lâminas e prensados com água, para a contagem do número de esporos por esporângio. Para determinar a quantidade de esporos por esporângio foram considerados ao menos quarenta esporângios de cada amostra do táxon examinado.

2.3 Extração do DNA, amplificação e sequenciamento

O DNA genômico foi extraído usando o protocolo CTAB adaptado de Doyle e Doyle (1987) proveniente de tecidos foliares coletados em campo e armazenados em sílica gel.

Os dois marcadores plastidiais utilizados foram o gene *rbcL* (primers desenhados por Schuettpeiz & Pryer 2007) e o espaçador inter-gênico *trnL-trnF* (primers de Taberlet *et al.* 1991), e amplificados por PCR em 23 µL de reações usando 1 µL de DNA genômico, 12 µL de Cellco taq DNA polimerase Mix, 8 µL de água deionizada, e 1 µL de cada primer a 10 µmol/L.

Para o *trnL-trnF*, foi utilizado um programa de PCR começando com uma etapa inicial de desnaturação de 5 min a 94°C; seguido por 35 ciclos de 30 segundos a 94°C, 30 segundos a 55°C, e 1 minuto a 72°C; e um período de extensão final de 8 min a 72°C. Já para o *rbcL*, o programa de PCR começou com uma etapa inicial de desnaturação de 3 min a 94°C; seguido por 30 ciclos de 30

segundos a 94°C, 30 segundos a 50°C, e 1 minuto a 72°C; e um período de extensão final de 10 min a 72°C. Os produtos de PCR foram checados em gel de agarose a 1%, e foram sequenciados pela ACTGene Análises Moleculares, Alvorada, Rio Grande do Sul, Brasil.

As sequências forward e reverse foram combinadas e editadas manualmente usando o programa Geneious versão 2022.1.1 (Biomatters Ltd., San Francisco, Califórnia, EUA).

Os alinhamentos foram então rodados em análises de Máxima Verossimilhança para se produzir árvores filogenéticas. As análises de máxima verossimilhança foram realizadas usando RAxML versão 8.2.4 (Stamakis, 2006), através do portal CIPRES Science Gateway, Universidade da Califórnia, San Diego, Califórnia, EUA. Posteriormente às arvores filogenéticas, comparações entre as sequências dos três táxons foram feitas visualmente e individualmente.

O banco de dados disponível no GenBank para o marcador *rbcL* é consideravelmente maior do que para o marcador *trnL-trnF*. Por tal motivo, análises de máxima verossimilhança foram rodadas para cada marcador separadamente, apenas para elucidar as relações mais internas do grupo.

2.4 Análises filogenéticas

Além das sequências recém geradas, sequencias disponíveis no GenBank, correspondentes ao *rbcL* foram baixadas. Os grupos externos utilizados foram espécies de: *Aleuritopteris* Feé, *Aspidotis* (Nutt. ex Hook.) Copel., *Astrolepis* D.M. Benham & Windham, *Gaga* Pryer e *Hemionitis* L. As sequências foram alinhadas utilizando o plug-in MAFFT (**M**ultiple **A**lignment using **F**ast **F**ourier **T**ransform). O alinhamento foi então rodado em análises de Máxima Verossimilhança para se produzir árvores filogenéticas. As análises de Máxima Verossimilhança foram realizadas usando o CIPRES Science Gateway, Universidade da Califórnia, San Diego, Califórnia, EUA.

Como são poucas as sequências de *trnL-trnF* disponíveis no GenBank para *Argyrochosma*, este marcador foi utilizado apenas para comparação simples, entre

Argyrochosma flava e os dois táxons mais relacionados, previamente considerados como variedades de uma espécie: *A. nivea* e *A. tenera*. Esta comparação também foi feita para o *rbcL*.

3. RESULTADOS

3.1 Filogenia de *Argyrochosma* baseada no *rbcL*

A árvore filogenética gerada pela Máxima Verossimilhança, utilizando sequências de *rbcL*, gerou um cladograma com *Argyrochosma* como um grupo monofilético em relação aos outros gêneros de Cheilanthoideae, com 100% de *bootstrap* (Fig. 10). A resolução de clados internos em *Argyrochosma* apresentou valores robustos de *bootstrap*, com as divisões internas variando entre 75% a 100% de *bootstrap* (Fig. 10). A divisão entre os clado *A. flava* e *A. tenera* teve um valor de *bootstrap* de 98% (Fig. 10). Os dois espécimes da população brasileira de *A. flava* apareceram dentro do clado dos demais espécimes de *A. flava*.

3.2 Comparações do *rbcL* e do *trnL-trnF*

Nas comparações entre sequências do *rbcL* de diferentes espécimes de *Argyrochosma flava*, percebe-se uma variação de apenas um nucleotídeo dentre elas (Fig. 12).

Nas comparações de sequências do *trnL-trnF* entre espécimens de *Argyrochosma flava*, *A. nivea* e *A. tenera*, nota-se uma grande variação, com *A. nivea* apresentando uma inserção única de CACAATAG na região entre as bases de número 319 e 326 (Fig. 17). Nas comparações entre os espécimes de *A. flava* com espécimes de *A. tenera*, nota-se uma diferenciação de cinco nucleotídeos (Fig. 13). Já nas comparações entre espécimes de *A. flava* com espécimes de *A. nivea* a diferenciação chega a sete nucleotídeos (Fig. 13).

3.3 Número de esporos por esporângio

Foi realizada a contagem do número de esporos por esporângio em 84 esporângios, de dois indivíduos coletados na Pedreira da UFV. Devido aos registros escassos e mais antigos, apenas dois indivíduos foram utilizados para tal análise. O número de esporos por esporângio variou entre 28 e 32, se aproximando mais do número 32.

4. DISCUSSÃO

4.1 Nomenclatura e Taxonomia de *Argyrochosma "flava"* (= *A. flavens*, *comb. nov.*)

Após se analisar todos os protólogos e tipos nomenclaturais envolvidos com os nomes "*Argyrochosma nivea* var. *flava*" e "*Argyrochosma flava*", percebeu-se que, em nível de variedade o epíteto "*flava*" tem prioridade e é o correto a ser usado; porém em nível específico, há dois epítetos que têm prioridade sobre "*flava*": "*flavens*" e "*tereticaulon*". Dentre estes dois, "*flavens*" (*Acrostichum flavens* Sw.) tem prioridade e deve ser usado. Eles foram negligenciados por Kessler *et al.* (2017), porém, aqui se corrige sua nomenclatura, apresentando uma nova combinação em *Argyrochosma*: *A. flavens*.

Argyrochosma flavens (Sw.) N.S. Smith-Braga & Schwartzb., *comb. nov. pro* *Acrostichum flavens* Sw., Syn. Fil. 16, 204. 1806. *Cincinnatiensis flavens* (Sw.) Desv., Mag. Neuesten Entdeck. Gesamten Naturk. Ges. Naturf. Freude. Berlin. 5: 329. 1811. *Gymnogramma flavens* (Sw.) Kaulf., Enum. Filic. 77. 1824. *Pellaea flavens* (Sw.) C. Chr. Ind. Fil. 480. 1906. Tipo: America Meridionalis, Nova Granada, [Colombia], s.d., *Née s.n.* (Holótipo: S 06- 1742, imagem!). **Figura 9: A-G.**

Acrostichum tereticaulon Desv., Ges. Naturf. Freude. Berlin. Mag. Neuesten Entdeck. Gesamten Naturk. 5: 310. 1811. Lectótipo escolhido por Tryon 1957: America calidioris, Peru, s.d., *Dombey, s.n.* (P 02441646, imagem!).

Notholaena chrysophylla Klotzsch. Allg. Gartenzeitung. 23: 265. 1855. Tipo: Cultivada no Jardim Botânico de Berlim, proveniente do Peru, s.d., *Warzewicz s.n.* (Holótipo: B 20 0099251, imagem!).

Notholena nivea var. *flava* Hook., Sp. Fil. 5: 112. 1864. *Argyrochosma nivea* var. *flava* (Hook.) Ponce, Hickenia 2(38): 177. 1996. *Argyrochosma flava* (Hook.) M. Kessler & A.R. Sm., Phytotaxa 332(2): 206. 2017. Lectótipo (escolhido por Tryon & Stolze 1989: 40): Equador, Loja, s.d., *Seemann s.n.* (K 000633284, imagem!).

Plantas rupícolas. **Rizomas** 4–6 mm diam., ereto ou decumbente, estolonífero, densamente coberto por escamas, com raízes abundantes; **escamas** marrom claras, lineares ou longo-lanceoladas, com o ápice acuminado, com as margens inteiras. **Fronde**s monomórficas, 4–31 cm compr.; **pecíolos** cilíndricos, marrons ou marrom escuros, glabros, não verrucosos, 0.5–0.8 × 3–15 cm; **lâminas** linear lanceoladas, coriáceas, com a face abaxial densamente coberta por farinha amarela, com a face adaxial glabra; **raques** similares aos pecíolos; **pinas** lanceoladas a deltadas, com vários segmentos finais; **segmentos** pequenos, oblongos a arredondados, às vezes reflexos; **venação** livre, 1–2-furcadas; **soros** gimnogramóides, os esporângios crescendo ao longo das nervuras.

Distribuição e ecologia: ocorre em rochas expostas nos Andes da Colômbia, Equador, Peru, Bolívia, até o centro da Argentina, com disjunções em alguns pontos específicos do sul e sudeste do Brasil, em Minas Gerais (Miguel Burnier, Ouro Preto, São Julião, Viçosa), São Paulo (Bofete) e Santa Catarina (na Serra do Rio do Rastro). As altitudes variam de 657 a 4300 m; no Brasil ocorre entre 657 a ca. 1200 m alt.

MATERIAL EXAMINADO: BRASIL. Minas Gerais. Viçosa, Campus da UFV, Pedreira da Caprinocultura, 12-dez-1996, *G.E. Valente et al. 246.* (VIC); Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, Pedreira da Caprinocultura, 20°46'17"S, 42°51'04"W, 750 m, 12-jul-2019, *P.B. Schwartzburd et al. 4570* (VIC); Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, Pedreira da Caprinocultura, 20°46'17"S, 42°51'04"W, 750 m, 05-mar-2021, *N.S.S. Braga et al. 231* (VIC); Viçosa, Universidade Federal de Viçosa, Pedreira da Caprinocultura, 20°46'17"S, 42°51'04"W, 750 m, 05-mar-2021, *N.S.S. Braga et al. 232* (VIC). Miguel Burnier,

1906, *L. Damazio s.n.* (RB-00640519); São Julião, 1904, *Schwacke 1457* (UEC). **Santa Catarina**, Rio do Rastro, 800 m, s.d., *R. Reitz 3335* (RB). **São Paulo**: Bofete, rodovia Castelo Branco, 23°09'46"S, 48°20'46"W, 657 m, 21-abr-2019, *B.J. Canestraro 1565 & E.D. Lozano* (MBM, RB).

MATERIAL ADICIONAL EXAMINADO: ARGENTINA. Jujuy, Ledesma, 23°37'07"S, 64°56'56"W, 1439 m, 18-jan-2012, *H.A. Sato et al. 230* (RB); San Luis, Hills of Virorco, 33°05'S, 66°08'W, 4200–4300 m, 15-jan-1996, *P. Kenneth 96-22* (MO). **BOLIVIA.** Santa Cruz, Provincia Florida, Comunidad de Bella Vista, 18°18'43"S, 63°40'23"W, 01-dez-2008, *E. Calzadilla et al. 403* (MO); Chuquisaca, Hernando Siles, município San Pablo de Huacareta, comunidade San Lorenzo, 19°57'12"S, 64°14'15"W, 1622 m, 28-dez-2007, *J. Villalobos et al. 1213* (MO); Santa Cruz, Vallegrande, 18°11'54"S, 64°24'52"W, 1415 m, 10–15-abr-2011, *M. Huanca et al. 54* (MO). **EQUADOR.** Azuay, de Girón a Pucurá, 03°19'47"S, 79°22'52"W, 1120 m, 19-jul-2006, *C. Aedo et al. 13066* (MO); Azuay, 03°25'S, 79°09'W, 1900 m, 02-mar-1985, *Anonymous s.n.* (MO-4249434). **PERU.** Cajamarca, Jaén, colosay bosque seco, 05°55'00"S, 79°10'00"W, 1600 m, 08-dez-2001, *R. Vásquez et al. 27204* (MO); Amazonas, Chachapoyas district, 1500 m, 10-abr-2001, *H. van der Werff et al. 16880* (MO); La Libertad, Bolivar, distrito Uchumarca, 06°59'18"S, 77°55'09"W, 1472 m, 03-jul-2009, *J. Gruhn et al. 247* (MO).

Argyrochosma flavens é facilmente reconhecida distinguida pelas suas frondes pinado-pinatifidas e pela presença da farinha amarela na face abaxial das suas frondes. Ocorre em poucos pontos do Brasil, com poucas coletas. A população brasileira, bem como as andinas, apresentam 32 esporos por esporângio, o que caracteriza um comportamento reprodutivo apomítico, característica encontrada na sub-família Cheilanthoideae. A população brasileira é geneticamente próxima às populações que ocorrem nos Andes, principalmente das encontradas no Peru e no Equador.

4.2 Filogenia de *Argyrochosma* e posição filogenética da população brasileira de *A. flavens*

O gênero *Argyrochosma* apresenta uma primeira divisão interna, que assim como Sigel *et al.* (2011), separa o gênero em dois clados: um farinoso e outro não

farinoso (com uma reversão secundária em *A. tenera*). Dentre os clados de *Argyrochosma*, nota-se uma forte tendência geográfica. As primeiras divergências são todas da América do Norte (México e EUA), aparecendo o clado da América do Sul bem internamente aos clados do Norte. O clado da América do Sul aparece com 100% de *bootstrap* e é formado por *A. flavens*, *A. nivea* e *A. tenera* (Fig. 10). A resolução geográfica de Sigel *et al.* (2011) não ficou tão bem definida por causa dos dois espécimes de *A. stuebeliana* (Hieron.) Windham. Neste trabalho optou-se por deixar estas amostras de fora.

Dentro do clado da América do Sul, as três espécies aparecem em clados bem distintos, com *A. nivea* separando de *A. flavens* + *A. tenera* com valor de *bootstrap* de 99%. Já a separação entre *A. flavens* e *A. tenera* também aparece com um valor alto de *bootstrap*: 98% (Fig. 10). Os dois espécimes de *A. flavens* de Viçosa aparecem bem no meio do clado de *A. flavens*, com maior similaridade com espécimes do Peru e do Equador, e logo depois com espécimes da Bolívia e da Argentina (Fig. 10).

Assim, aqui se demonstra que as populações de *A. flavens* de Viçosa realmente pertencem à *A. flavens*, e não a uma espécie críptica.

4.3 *Argyrochosma flavens*, *A. nivea* e *A. tenera* – espécies ou variedades?

O clado formado por *A. nivea*, *A. tenera* e *A. flavens* é bem distinto. As espécies se encontram em clados diferentes, monoespecíficos, tanto para o marcador *rbcL* quanto para o marcador *trnL-trnF* (Fig. 10 e 11, respectivamente). Por muito tempo, essas três espécies foram consideradas variedades de *Argyrochosma nivea* (Windham 1987, Ponce 1996). Porém, Kessler *et al.* (2017) elevaram a nível de espécie as variedades, destacando as diferenças morfológicas entre elas, e citando os resultados de Sigel *et al.* (2011). Além disso, quando se encontra as espécies ocorrendo simpatricamente, as características de cada espécie são mantidas, tais como a presença/ausência de farinha, bem como a cor da mesma (Kessler *et al.* 2017).

Em seu trabalho sobre a evolução do indumento farinoso no gênero, Sigel *et al.* (2011) encontram resultados parecidos. Até então as três variedades de *A. nivea* formavam clados monoespecíficos de *A. flavens* (como “*A. flava*”), e um clado

heteroespecífico com *A. nivea* e um espécime de *A. tenera*. Na plotagem aqui apresentada, com a inclusão de amostras de *A. flavens* do Brasil, *A. nivea*, *A. flavens* e *A. tenera* formam clados monoespecíficos, com *A. flavens* mais próxima de *A. tenera*, e mais distante de *A. nivea* (Fig. 10). Esse resultado condiz com a diferença que encontramos nos pares de base do marcador *trnL-trnF*: entre *A. flavens* e *A. tenera* existem apenas três pares de base diferentes, ao passo que entre *A. flavens* e *A. nivea* a diferença é de sete pares de base, com *A. nivea* apresentando uma inserção bem diferente entre os pares de base 319 a 326 (CACAATAG – Fig. 13).

4.4 Número de esporos por esporângio e tipo de reprodução na população brasileira de *Argyroschisma flavens*

As informações palinológicas podem ser usadas na delimitação e estabelecimento de grupos dentro das samambaias, fornecendo dados não só apenas com a estrutura e ornamentação, mas também relacionados ao tamanho e a quantidade de esporos por esporângio, pois são caracteres associados à ploidia e tipo de reprodução (Knobloch 1966, Tryon & Tryon 1982, Tryon & Lugardon 1991). As espécies dentro de *Argyroschisma* apresentam uma variação no seu modo de reprodução, compreendendo ciclos sexuais e/ou apomíticos (Sigel *et al.* 2011). De acordo com Knobloch (1966) o número de esporos por esporângio está relacionado com o modo de reprodução sexual, e aquelas plantas que apresentam 32 ou 16 esporos por esporângio usualmente tem reprodução apogâmica. Plantas com o número regular de 64 esporos usualmente têm reprodução sexuada. As populações de *Argyroschisma flavens* dos Andes, analisadas por Sigel *et al.* (2011) apresentam ca. 32 esporos por esporângio, indicando que o seu ciclo de reprodução é apomítico. Este número de esporos por esporângio já foi encontrado por outros autores (Morbelli *et al.* 2001, Martinez e Hernández 2017).

A contagem de esporos realizada nos exemplares de Viçosa mostrou que esta população também apresenta 32 esporos por esporângio, indicando que a espécie tem uma reprodução apogâmica, assim como as populações de *Argyroschisma flavens* que ocorrem nos Andes (Sigel *et al.* 2011).

5. CONCLUSÃO

De acordo com os resultados filogenéticos e morfológicos aqui apresentados, a população de Viçosa de *Argyrochosma flavens* é a mesma espécie que ocorre nas demais localidades de ocorrência da espécie (Peru e Equador). Até o presente estudo, amostras da população de Viçosa não haviam sido incluídas nos estudos filogenéticos do gênero. Através do estudo do protólogo das espécies, novas combinações foram propostas, resgatando o epíteto específico de *Acrostichum flavens*, nome mais antigo, e que, portanto tem a prioridade perante a nomenclatura. Os estudos moleculares reforçam que o táxon *Argyrochosma flavens* é uma espécie, e não se trata de uma espécie críptica. Os esporos do táxon foram contados, e *A. flavens* apresenta 32 esporos por esporângio, o que a coloca como uma espécie com reprodução apomítica.

6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- CHRISTENSEN, C. 1924. *Plantae sinensis III Pteridophyta*. Acta Horti Gothoburgensis 1: 41–110.
- COPELAND, E. B. 1947. *Genera Filicum*. Waltham, Massachusetts: Chronica Botanica.
- DOYLE, J. J., DOYLE, J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19: 11-15.
- FLORA E FUNGA DO BRASIL. 2023. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> .Acessado em 03 de Julho de 2023.
- GABRIEL Y GALÁN, J. M. 2011. Gametophyte development and reproduction of *Argyrochosma nivea* (Pteridaceae). *Biologia* 66/1: 50-54.
- GABRIEL Y GALÁN, J. M., & PRADA, C. 2012. Farina production by gametophytes of *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham (Pteridaceae) and its implications for Cheilanthoid phylogeny. *American Fern Journal*. 102 (3): 191-197.
- GASTONY GJ, HAUFLEER CH. 1976. Chromosome numbers and apomixis in the fern genus *Bommeria* (Gymnogrammaceae). *Biotropica* 8: 1–11.
- GASTONY, G. I., & ROLLO ,D. R. 1995. Phylogeny and generic circumscriptions of cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) inferred from rbcL nucleotide sequences, *American Fern Journal* 85: 341-36.
- GASTONY, G. J., & WINDHAM, M. D. 1989. Species concepts in pteridophytes: the treatment and definition of agamosporous species. *American Fern Journal* 79: 65-77.
- GASTONY, G. J., & ROLLO, D. R. 1998. Cheilanthoid Ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) in the Southwester United States and adjacente Mexico- A molecular phylogenetic reassessment for generic lines. *Aliso*, 17. 131-144.
- GBIF. 2023. Global Biodiversity Information Facility. (<http://www.gbif.org/pt>). Acessado em 03 de Julho de 2023.

- HASEBE, M., WOLF, P. G., PRYER, K. M., UEDA, K., SANO, M., GASTONY, G. J. 1995. Fern phylogeny based on rbcL nucleotide sequences. *American Fern Journal*. 85: 134-181.
- HERNÁNDEZ, M. A., ANDRADA, A. R., PÁEZ, V. A., MARTÍNEZ, O. G. 2015. Ploidy level and obligate apogamy in two populations of *Argyrochosma nivea* var. *tenera* (Pteridaceae). *Hoehnea*. 42 (2): 233-237.
- HEVLY, R. H. 1963. Adaptations of cheilanthoid ferns to desert environments. *Journal of the Arizona Academy of Science* 2: 164-17.
- HIRAI, R. Y., PRADO, J. *Argyrochosma* in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB91875>. Acesso em: 13 jul.2023.
- IPNI. 2023. International Plant Names Index. Disponível em: <https://www.ipni.org/>. Acessado em 03 de Julho de 2023.
- JOHNSON, L. A.; SOLTIS, D. E. 1994. matK DNA sequences and phylogenetic reconstruction in Saxifragaceae s. str. *Systematic Botany*, p. 143-156.
- KESSLER, M., SMITH, A. R., PRADO, J. 2017. Prodomus of a fern flora of Bolivia. XXVII. Pteridaceae. *Phytotaxa* 332: 201-250.
- KNOBLCOK, I. W. 1966. A preliminar review of spore number and apogamy with the genus *Cheilanthos*. *American Fern Journal*. 56: 163-167.
- LELLINGER, D. B. 1989. The ferns and fern-allies of Costa Rica, Panama, and the Chocó (Part 1: Psilotaceae through Dicksoniaceae). *Pteridologia* 2A: 1- 364.
- LELLINGER, D. B. 2002. A modern multilingual glossary for taxonomic Pteridology. V. 3A. American Fern Society, United States of America.
- MARTINEZ, O. G., & HERNÁNDEZ, M. A. 2017. Fase gametofítica de las três variedades de *Argyrochosma nivea* (Pteridaceae). *Acta Botanica Malacitana*, 42.71-77.

- MORBELLI, A. A., PONCE, M. M., MACLUF, C. C., PIÑEIRO, M.R. 2001. Palynology of South American *Argyrochosma* and *Notholaena* (Pteridaceae) species, Grana, 40:6, 280-291.
- NEWMASTER, S. G., FAZEKAS, A. J., RAGUPATHY, S. 2006. DNA barcoding in the land plants: evaluation of *rbcL* in a multigene tiered approach. Canadian Journal of Botany. 84. 335-341.
- PARMENTIER, I., DUMINIL, J., KUZMINA, M., PHILLIPE, M., THOMAS, D., KENFACK, D., CHUYONG, G.B., CRUADUD, C. HARDY, O. J. 2013. How effective are DNA barcode in the identification of African rainforest trees? PLoS ONE 8(4): e54921. doi:10.1371/journal.pone0054921.
- PONCE, M. M. 1996. Nuevas combinaciones em *Argyrochosma* (Pteridaceae). Hickenia 2: 177-178.
- PONCE, M. M., & SCATAGLINI, M. A. 2018. Further progress towards the delimitation of *Cheilanthes* (Cheilanthesoideae, Pteridaceae), with emphasis on South American species. Organisms Diversity & Evolution. 18: 175–186.
- PPG I. 2016. Pteridophyte Phylogeny Group. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. Journal of Systematics and Evolution. 54:563-603.
- PRYER, K. M., SMITH, A. R., SKOG, J. E. 1995. Phylogenetic relationships of extant fern based on evidence from morphology and *rbcL* sequences. American Fern Journal. 85: 205-282.
- PTERIDOPHYTE COLLECTIONS CONSORTIUM. 2021. Disponível em <http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/>. Acessado em 03 de Julho de 2023.
- ROTHFELS, C. J., WINDHAM, M.D., GRUSZ, A.L., GASTONY, G. J., PRYER, K.M. Toward a monophyletic *Notholaena* (Pteridaceae): resolving patterns of evolutionary convergence in xeric adapted fern. Taxon 57:712-724.
- SCHNELLER, J., KRATTINGER, K. 2010. Genetic composition of Swiss and Austrian members of the apogamous *Dryopteris affinis* complex (Dryopteridaceae, Polypodiopsida) based on ISSR markers. Plant Syst Evol 286:1–6.

SCHUETTPELZ, E., & PRYER, K.M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon* 56: 1037-1050.

SCHUETTPELZ, E., KORALL, P., PRYER, K. M. 2006. Plastid atpA data provide improved support for deep relationships among ferns. *Taxon* 55: 897-906.

SCHUETTPELZ, E., PRYER, K. M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. *Taxon* 65, 1037-1050.

SCHUETTPELZ, E., SCHNEIDER, H., HUIET, L., WINDHAM, M. D., PRYER, K. M. 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 1172-118.

SIGEL, M.E., WINDHAM, M. D., HUIET, L., YATSKIEVYCK, G., PRYER, K.M. 2011. Species relationships and farina evolution in the cheilanthoid fern genus *Argyroschisma* (Pteridaceae). *Systematic Botany*, 36. 554-564.

SMITH, A.R., PRYER, K.M., SCHUETTPELZ, E., KORALL, P., SCHNEIDER, H. & WOLF, P.G. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705–731.

STAMATAKIS, A. 2006. RAxML- VI- HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics* 22. 2688-2690. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/btl446>.

TABERLET, P., GIELLY, L., PAUTOU, G., BOUVET, J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Pl. Mol. Biol.* 17. 1105-1009.

THIERS, B. (2016) *Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>.

TRYON JR, R. M., TRYON, A. F., KRAMER, K. U. 1990. Pteridaceae. Pp.230-256 in *The families and genera of vascular plants*, ed. K. Kubitzki, volume I, Pteridophytes and Gymnosperms, vol. Eds: K. U. Kramer and P. S. Gren. New York: Pringer-Verlag.

- TRYON, A. F., & LUGARDON, B. 1991. Spores of the Pteridophyta. Springer. New York.
- TRYON, R. M., & TRYON, A. F. 1973. Geography, spores, and evolutionary relations in the cheilanthoid ferns. Pp.45-153 in The phylogeny and classification of ferns. New York, Academic Press.
- TRYON, R.M. 1990. Pteridaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.) The Families and Genera of Vascular Plants. Springer-Verlag, Berlin. 230–256.
- TRYON, R.M., & TRYON, A.F. 1982. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verilog, New York.
- WALKER T. G.1985. Some aspects of agamospory in ferns—the Braithwaite system. Proc. R. Soc. Edinb. B 86: 59-66.
- WHANG, W., YANG, W., MAO,X., ZHAO, R., DOU,P., ZHANG,G.2015.The phylogenetic affinities of *Pellaea connectens*, a rare endemic Chinese fern. Phytotaxa, 220: 30-42.
- WHITTIER, D. P. 1970. The rate of gametophyte, maturation in sexual and apogamus species of ferns. Phytomorphology 20. 30-35.
- WINDHAM, M. D. 1987.Argyrochosma, a new genus of Cheilanthoides ferns. American Fern Journal, apr-jun.77. 37-41.
- WINDHAM, M.D., & YATSKIEVYCK ,G. 2003. Chromosome studies of Cheilanthoid ferns (Pteridaceae: Cheilanthoideae) from the Western United States and Mexico. American Journal of Botany. 90: 1788-1800.
- WINDISCH, P. G. 1992. Pteridófitas da região Norte-Occidental do estado de São Paulo-Guia para excursões. 2ª ed. Campus de São José do Rio Preto –SP: UNESP,110p.
- WOLLENWEBER, E. 1989. Exúdate flavonoids in ferns and their chemosystematic implication. Biochemical Systematics and Ecology 17: 141-144.

WOLLENWEBER, E., & H. SCHNEIDER. 2000. Lipophilic exudates of Pteridaceae - chemistry and chemotaxonomy. *Biochemical Systematics and Ecology* 28: 751-777.

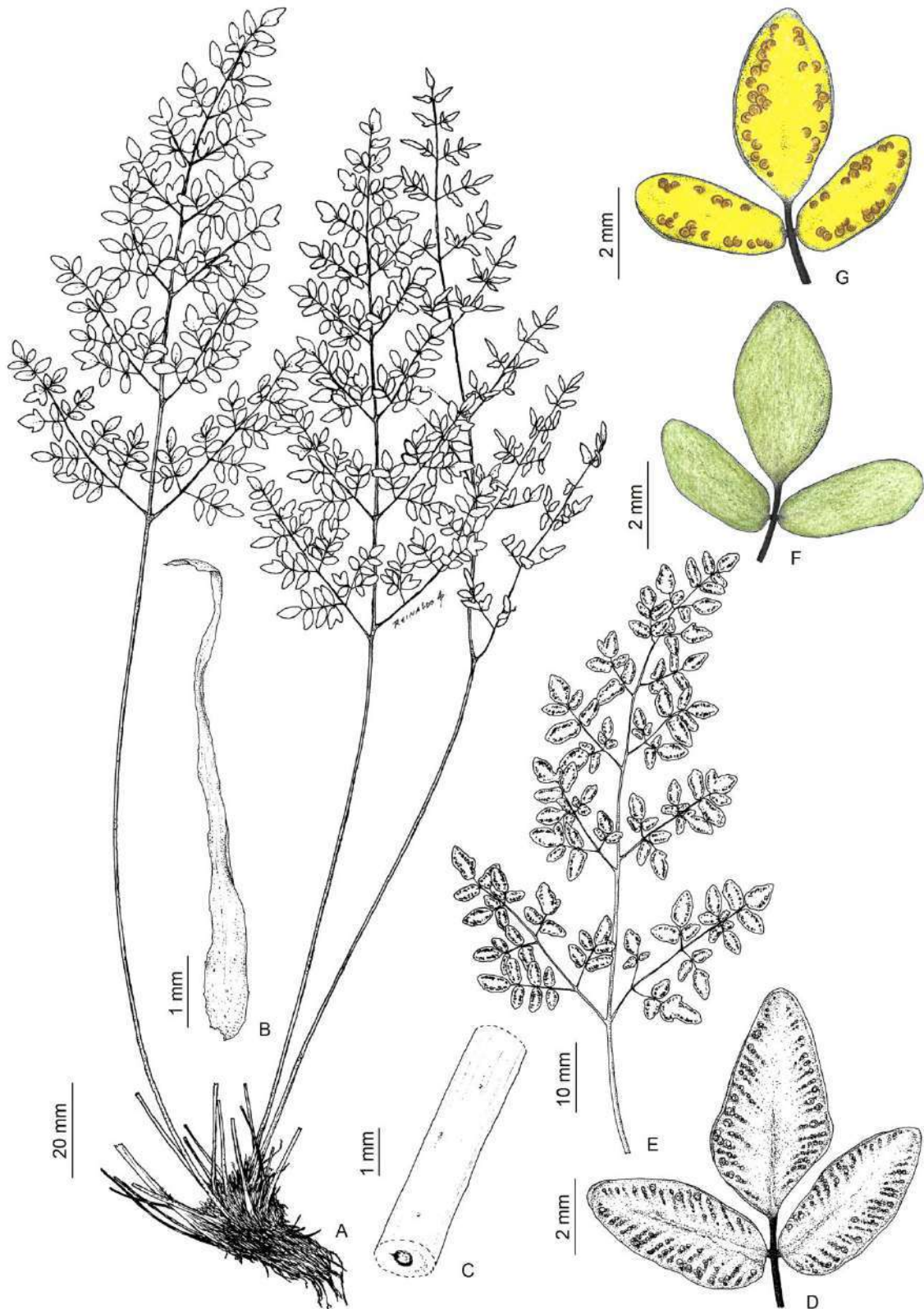


Fig.9: A-G. *Argyrochosma flavens*. A. hábito; B. escama do pecíolo; C. pecíolo; D: ápice do segmento, soros; E. detalhe dos segmentos; F. pínula face adaxial; G. pínula face abaxial com a farinha amarela. *Smith-Braga* 231 (VIC). Ilustração: Reinaldo Pinto 2023.

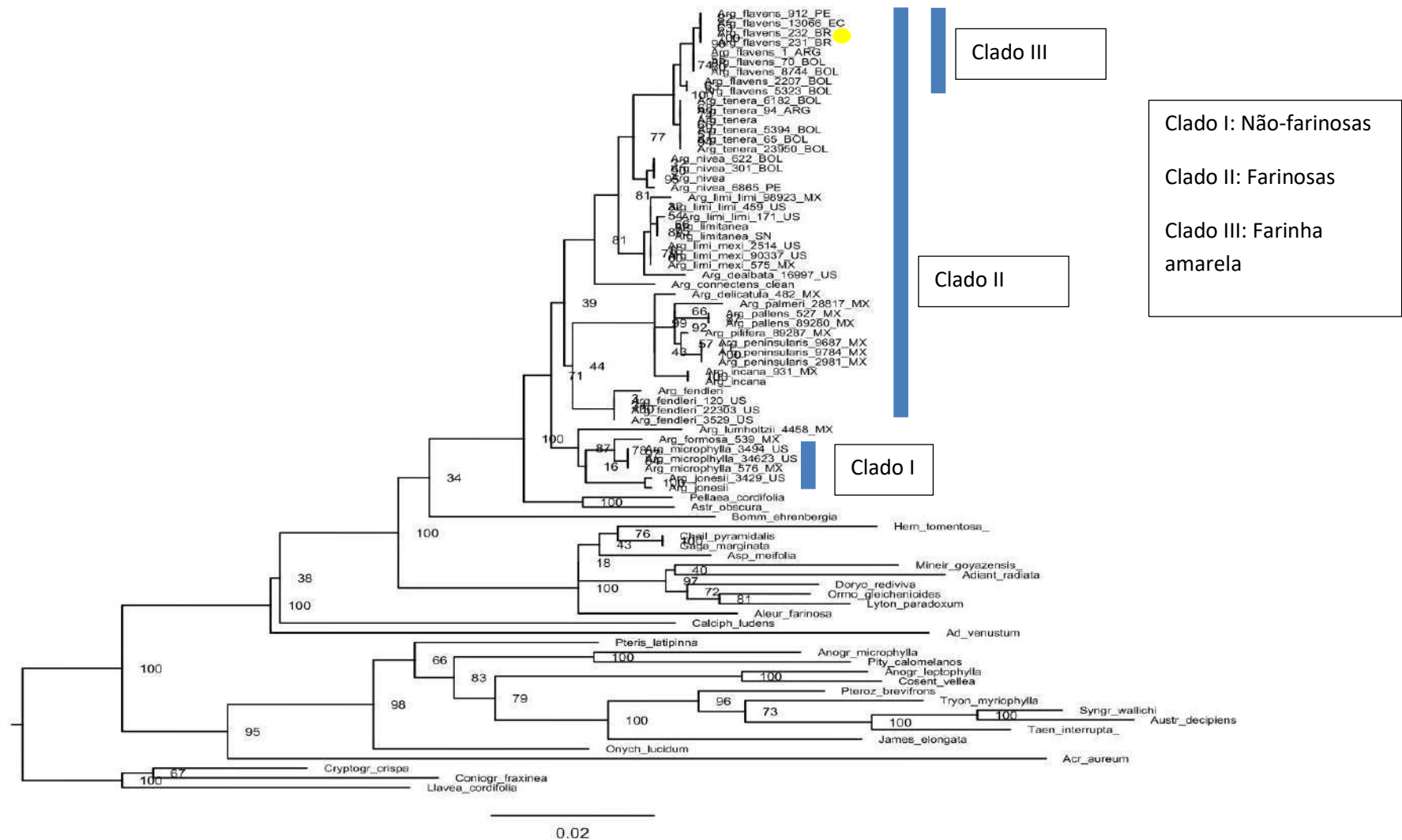


Figura 10: Árvore da análise de máxima verossimilhança do gene *rbcL* plotada para o gênero *Argyrochosma* no presente estudo. Os valores de suporte estão representados pelos nós. Na marcação amarela os espécimes da população de Vicosá inseridos nesse estudo. Clados de acordo com SiaeI *et al.* 2011.

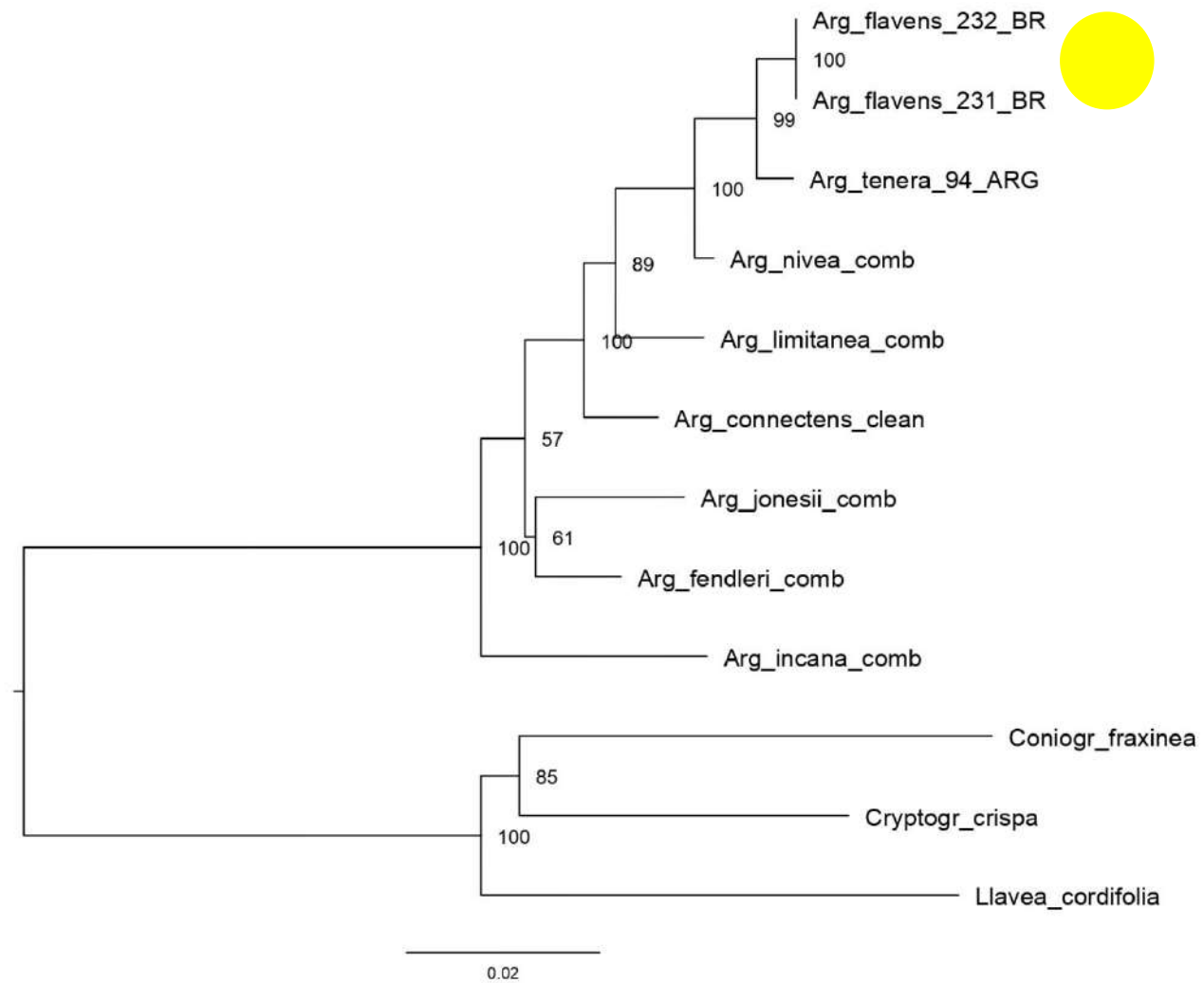


Figura 11: Árvore da análise de máxima verossimilhança para o gene *rbcL* concatenado com o espaçador inter-gênico *trnL-trnF* plotada para o gênero *Argyrochosma* no presente estudo. Os valores de suporte estão representados pelos nós. Na marcação

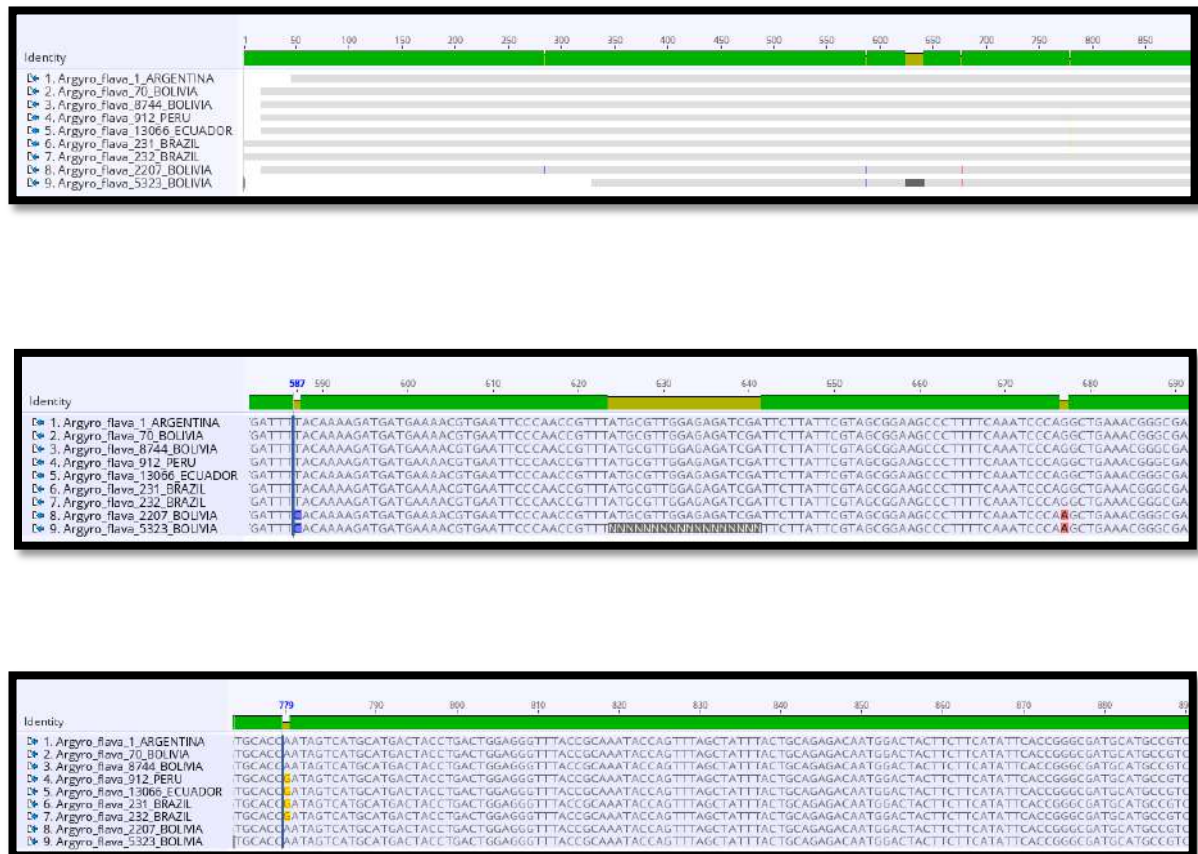


Fig. 12: Sequências do *rbcL* de *Argyrochosma flavens* de diversas localidades onde a espécie ocorre.

Apêndice 1. Táxons, informações de vouchers (quando disponíveis) e números de acesso ao *GenBank* de *rbcL* e *trnL-trnF* utilizados na filogenia de *Jamesonia* para o presente trabalho. O hífen (–) significa não disponível, o asterisco (*) significa “em processo de submissão ao *GenBank*”.

Anogramma leptophylla (L.) Link., Welt P020808, GU136790.1, –; Zylinski s.n.(DUKE) –, KM007904.1. *Jamesonia alstonii* A. F. Tryon, Moran 8248, KJ416329.1, –. *Jamesonia blepharum* A. F. Tryon, Schuettpelz 269, EF452154.1, –. *Jamesonia brasiliensis* Christ., Schuettpelz 1444, KJ416330.1, –. *Jamesonia canescens* (Klotzsch) Kunze, Sanchez-Baracaldo 332, AY168710.1, –. *Jamesonia cheilanthes* (Sw.) Christenh., Rothfels 3964, – KJ416331.1, –; Moran 7579, EF452152.1, –. *Jamesonia congesta* (Christ) Christenh., Grusz-08-036, KJ416332.1, –. *Jamesonia elongata* J. Sm., Rothfels 3602, KM008130.1, KM007906.1. *Jamesonia flexuosa* (Humb. & Bonpl.), Rothfels 08-42, KM008132.1, –; Rothfels 3552, –, KM007907.1. *Jamesonia goudotii* C. Chr., Rothfels 3694, KM008134.1, –. *Jamesonia hirta* (Kunth) Christenh., Rothfels 3668, KM008133.1, –. *Jamesonia hirta* (Kunth) Christenh., Rothfels 3669, KJ416336.1, –; Rothfels 3668, –, KM007909.1. *Jamesonia maxonii* (Lellinger) Pabón-Mora & F. González, Pabon Mora & Gonzalez s.n, KT722755.1, –. *Jamesonia rotundifolia* Fée, Sundue 1357, KJ416337.1, –. *Jamesonia scammaniae* A. F. Tryon, Rothfels 2631, KM008135.1, KM007911.1. *Jamesonia verticalis* Kunze, Rothfels 3638, KM008136.1, KM007912.1. *Jamesonia warscewiczii* (Mett.) Christenh., Grusz 08-039, KJ416340.1, –. *Onychium tenuifrons* Ching, X.X. Mao 2013081811, KP903750.1, KR013178.1. *Onychium tibeticum* Ching & S. K. Wu, T.P. Yi 79168, KP903751.1, KR013179.1. *Pityrogramma chaerophylla* Domin, Prado 2178, KJ416343.1, –. *Pteris vittata* L., Salatino s.n., EF473709.1, –; táxon 13821, –, HM559544.1. *Pteris wallichiana* J. Agardh, Y. Kuo 2810, KF289756.1L, –; táxon 265708, –, AY545523.1. *Pterozonium brevifrons* (A.C.Sm) Lellinger, Neill 15671, KM008237.1, KM007922.1. *Pterozonium reniforme* (Mart.) Fée, van der Werff 16216, KM008238.1, KM007923.1. *Taenitis blechnoides* (Willd.) Sw., Schuettpelz 689, KJ416344.1, KM008013.1. *Taenitis interrupta* Hook. & Grev., Schuettpelz 851, KJ416345.1, –.

Tryonia arenitcola (Schwartzb. & Labiak) Schuettp., J. Prado & A. T. Cochran, Prado 2169, COLETOR, KJ416346.1, –. *Tryonia myriophylla* (Sw.) Schuettp., J. Prado & A. T. Cochran, Prado 2186, KJ416350.1, –; Prado 1461, KJ416349.1, –. *Tryonia myriophylla* (Sw.) Schuettp., J. Prado & A. T. Cochran, Schuettpelz 1411, KJ416347.1, –; Schuettpelz 1449, KJ416348.1, –. *Tryonia schwackeana* (Christ), Schuettpels 1433, KJ416351.1, –.

Apêndice 2. Táxons, informações de vouchers (quando disponíveis) e números de acesso ao *GenBank* de *rbcL* e *trnL-trnF* utilizados na filogenia de *Argyrochosma* para o presente trabalho. O hífen (–) significa não disponível, o asterisco (*) significa “em processo de submissão ao *GenBank*”.

Acrostichum aureum Cav., TNS 764385, AB574794.1, –. *Adiantopsis radiata* (L.) Fée, Christenhsz 4033, EF452131.1, –. *Aleuritopteris farinosa* (Forkssk.) Fée, Windhan et al. 541, EU 268770.1, –. *Anogramma leptophylla* (L.) Link., Schuettpelz 1079 KJ416327.1, –. *Argyrochosma connectens* (C. Chr.) G. M. Zhang. , táxon 1692265, KP085553.1, KP 085540,1. *Argyrochosma dealbata* (Pursh) Windham, Brooks 16997, HQ846421.1, –. *Argyrochosma delicatula* (Maxon & Weath.) Windham, Windham 482, HQ846420.1, –. *Argyrochosma fendleri* (Kunze) Windham , H. van der Werff 22303, HQ846447.1, –; táxon 40963, U27727.1, –; RK1099_109, –, DQ914209.1; Windham 3529 & Beck, HQ846431.1, –; Metzgar 120, HQ846413.1, –. *Argyrochosma flavens* (Sw.) Smith-Braga & Schwartsburd., Huaylla et. al 2207, HQ846450.1, –; Wood 8744, HQ846433.1, –; C. Aedo et al. 13066, HQ846442.1, –; M. Kessler & A. R. Sm., D. S. Correll & E. E. Smith P912, HQ846434.1, –; L. Zavala-Gallo 1, MG593082.1, –; Smith et al. 231, 232, *,*; Smith L. M. Kessler et. al 5323, HQ846435.1, –; Huaylla 70, HQ846448.1, –. *Argyrochosma formosa* (Liebm.) Windham , Windham 539, HQ846419.1, –. *Argyrochosma incana* (C. Presl) Windham, Schuettpelz 491 et. al, EU268771.1, –; DUKE 391471, –, EU831181.1. *Argyrochosma jonesii* (Maxon) Windham, JDM-1664, HQ846454.1, –; Windham 3437 & Pryer, EU268772.1, –; RK1145_110, –, DQ914210.1. *Argyrochosma limitanea* (Maxon) Windham, Rothfels 2532, HQ846430.1, –; RK1347_259, –, DQ914211.1; Schuettpelz 472, EF452139.1, –. *Argyrochosma limitanea limitanea* (Maxon) Windham , Van Devender 98-923 et. al, HQ846453.1, –; Windham 171, HQ846455.1, –; Windham 459 HQ846456.1, –. *Argyrochosma limitanea mexicana* (Maxon) Windham, Rothfels 2514, HQ846429.1, –; Windham 575, HQ846417.1, –; Windham 90-337 & Rabe, HQ846418.1, –. *Argyrochosma lumholtzii* (Maxon & Weath.) Windham, Fishbein et al. 4458, HQ846424.1, –. *Argyrochosma microphylla* (Kuhn) Windham , Windham 3494, HQ846443.1, –; R. D. Worthington s.n (DUKE), HQ846423.1, –; Windham 576, HQ846416.1, –. *Argyrochosma nivea* (Poir.) Windham, Galiano et al. 6865, HQ846425.1, –; Huaylla 627, –, DQ914212.1; Linneo 301, HQ846449.1, –; Torrico (622) & Castillo, HQ846445.1, –; *Argyrochosma pallens* (Weath.) Windham , Yatskievych & Gastony 89-280, HQ846426.1, –; Windham 527, HQ846415.1, –. *Argyrochosma palmeri* (Baker) Windham, D. S. Correll & H. B. Correll 28817, HQ846458.1, –. *Argyrochosma peninsulares* (Maxon & Weath.) Windham, M. Dominguez L. 2981; Windham, J. L. Leon de la Luz 9784, HQ846440.1, –; M. Dominguez L. 2981, HQ846457.1, –; L. Leon de la Luz 9687, HQ8464451.1, –. *Argyrochosma pilifera* (R. M. Tryon) Windham, Yatskievych & Gastony 89-

287, HQ846427.1, -. *Argyrochosma tenera* (Gillies ex Hook.) M.Kessler & A. R. Sm., Donadio et al. 94, MG593083.1, MG593110.1; M. Serrano *et. al* 6182, HQ846441.1, -; Beck St. G. 23950, HQ846432.1, -; C. R. Sperling & S. R. King 5394, HQ846437.1, -; Huaylla 65, HQ846446.1, -. *Aspidotis meiofolia* (Baker) Pic. Serm., Yatskievych and Gastony 89-219 JX313527.1, -. *Astrolepis obscura* J. B. Beck & Windham, Perez 3559 MW057272.1, -. *Bommeria ehrenbergia* Underw. , taxon:37455, U19497.1, -. *Calchiphlopteris ludens* (Wall. Ex Hook.) Yesilyurt & Schneid. , Schneider s.n. (GOET), EF452150.1, -. *Cheilanthes pyramidalis* Maxon., C.J. Rothfels 2696, JN647827.1, -. *Coniogramma fraxinea* (Don.) Diels , taxon:170713, MN867764.1, MN 867788.1,. *Cosentinia vellea* Tod., Larsson 55, KJ416328.1, -. *Cryptogramma crispa* (L.) R. Br., Popoya 695, KT000633.1, -. *Doryopteris redivida* Fée, Prado et al. 1107, EF473694.1, -. *Gaga marginata* (Kunth.) Fay W. Li & Windham, Schuettpelz 1743, MW 620366.1, -. *Jamesonia elongata* J. Sm., Rothfels 3602, KJ416333.1, -. *Llavea cordifolia* Lag., Dyer 61, KC700110.1, N189131.1, -; Rothfels 3025, -, UN189131.1. *Lytoneurom paradoxum* (Fée) Yesilyurt, Prado *et al.*, EF473692.1, -. *Mineirella goyaensis* (Taub.) Ponde & Scatagliini, Prado & B. Blubaugh 1403, EF473687.1, -. *Ormopteris gleichenioides* J. Sm. , Prado & B. Blubaugh 1398, EF473698.1, -. *Pellaea cordifolia* (Sessé & Moc.) A. R. Sm., taxon:40970, U28253.1, -. *Pteris latipinna* Y. S. Chao & W. L. Chiou, J.M. Wang 20150129, OM397922.1, -. *Pterozonium brevifrons* (A. C. Sm) Lellinger , Schuettpelz 285, 452175.1, -. *Syngamma wallichiana* (Hook.) Bedd, taxon:2890987 650045.1, -. *Tryonia myriophylla* (Sw.) Schuettp. J. Prado & A. T.Cochran, Schuettpelz 1411, KJ416347.1, -.