The background of the cover is a watercolor illustration. It features several green fern fronds with detailed leaflets, some in shades of light green and others in a darker, almost blue-green. In the center, there is a large, irregular shape in shades of reddish-brown and pink, which appears to be a stylized representation of a leaf or a specific part of a plant. The overall style is soft and artistic, typical of botanical watercolor art.

**SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO GÊNERO**  
***HYMENOPHYLLUM* SM. (HYMENOPHYLLACEAE) NO**  
**DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, BRASIL**

FELIPE GONZATTI

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

FELIPE GONZATTI

SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO GÊNERO *HYMENOPHYLLUM* SM.  
(HYMENOPHYLLACEAE) NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, BRASIL

PORTO ALEGRE

2020

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

SISTEMÁTICA E TAXONOMIA DO GÊNERO *HYMENOPHYLLUM* SM.  
(HYMENOPHYLLACEAE) NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, BRASIL

TESE APRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL PARA  
OBTENÇÃO DO TÍTULO DE DOUTOR EM BOTÂNICA NO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA DA  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL.

FELIPE GONZATTI

ORIENTADORA: PROFA. DRA. MARA REJANE RITTER

COORIENTADOR: PROF. DR. PAULO GÜNTER WINDISCH

PORTO ALEGRE

2020

## CIP - Catalogação na Publicação

Gonzatti, Felipe  
Sistemática e taxonomia de *Hymenophyllum* Sm.  
(Hymenophyllaceae) no domínio da Mata Atlântica,  
Brasil / Felipe Gonzatti. -- 2020.  
480 f.  
Orientador: Mara R. Ritter.

Coorientador: Paulo G. Windisch.

Tese (Doutorado) -- Universidade Federal do Rio  
Grande do Sul, Instituto de Biociências, Programa de  
Pós-Graduação em Botânica, Porto Alegre, BR-RS, 2020.

1. samambaias-hímen. 2. Hymenophylloidae. 3.  
revisão taxonômica. 4. sistemática filogenética. 5.  
região neotropical. I. Ritter, Mara R., orient. II.  
Windisch, Paulo G., coorient. III. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

MEMBROS DA BANCA EXAMINADORA DA TESE DE DOUTORADO

**MEMBROS TITULARES**

---

PROFA. DRA. MARA R. RITTER (ORIENTADORA)

---

PROF. DR. PAULO G. WINDISCH (COORIENTADOR)

---

PROF. DR. JORGE L. WAECHTER (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL)

---

PROF. DR. PEDRO B. SCHWARTZBURD (UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA)

---

PROFA. DRA. JUÇARA BORDIN (UNIVERSIDADE ESTADUAL DO RIO GRANDE DO SUL)

**MEMBROS SUPLENTE**

---

PROFA. DRA. LANA DA S. SYLVESTRE (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO)

---

PROFA. DRA. TATIANA T. S. CHIES (UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL)

NEL CASO FOSTE SPROVVISTI DI UN SOGNO,

AFFRETTATEVI A PROCURARNE UNO!

PERCHÉ VIVERE SENZA,

È COME VIVERE...

IN BIANCO E NERO.

RENATO ZERO

## AGRADECIMENTOS

A realização deste trabalho só foi possível devido a colaboração direta ou indireta de muitos, que de uma forma ou outra estiveram em contato comigo nas mais diferentes etapas do desenvolvimento desta tese. Bibliografias, metodologias, trabalhos de campo, um momento de atenção! Todas foram as formas de contribuição relevantes para que o trabalho se concretizasse.

Certamente alguns nomes serão esquecidos, não por descaso, mas devido à dificuldade de reuni-los todos. No entanto alguns cabem a citação:

Primeiramente minha família, por ter me ensinado os valores da vida! Pelo apoio constante, incentivo e compreensão pelas consecutivas faltas nos momentos de convívio familiar.

Ao saudoso Prof. Dr. Ronaldo Wasum, que descortinou em mim o mundo botânico, por ser um entusiasta no desenvolvimento humano e da ciência. Pela motivação, ensinamentos e sobretudo pelo exemplo de pessoa e pesquisador.

Ao Prof. Dr. Paulo Günter Windisch, que desde o mestrado vem orientado minha formação acadêmica. Pela amizade, momentos de conversa, incentivo e sobretudo pela confiança depositada em mim, em compartilhar comigo as bibliografias, coleções particulares e o grupo das Himenofiláceas. Serei sempre grato!

À orientadora desta tese Profa. Dra. Mara Rejane Ritter, por ter aceitado o desafio da orientação, liberdade e confiança em meu trabalho, e sobretudo pela prontidão em sempre ajudar em todos os momentos. Sempre agradecido!

À Universidade de Caxias do Sul, e aos meus coordenadores Profa. Dra. Luciana Scur e Prof. Dr. Marcelo Rossato, pelo uso da infraestrutura e pela flexibilidade no desenvolvimento das minhas atividades da tese concomitantemente às da curadoria do HUCCS.

À Faculdade Murialdo – FAMUR, pelo apoio e incentivo constante na realização das pesquisas botânicas. Pela compreensão das minhas faltas às atividades acadêmicas durante as viagens de campo e de revisão dos Herbários.

À Valéria Wasum, Rosângela C. Molon e Luciana Scur, por dividirem comigo a convivência diária, e segurarem todas as “pontas” do Herbário durante minhas faltas. Além de tudo, pela amizade e pelos momentos descontraídos e leves convividos durante nosso chá rotineiro.

Às amigas Letícia O. Rosa e Juçara Bordin pelas longas conversas filosóficas sobre botânica, ciência e aspectos da vida, além de ótimas companhias nas atividades de campo!

Ao Prof. Dr. Sérgio Echeverrigaray Laguna por ter aberto seu laboratório para o desenvolvimento de minhas pesquisas e ser um entusiasta no estudo da biodiversidade.

Ao MSc. Fernando Scariot, pela ajuda constante com os procedimentos laboratoriais de extração e sequenciamento das amostras de DNA.

À equipe do Instituto Darwinion, na pessoa dos pesquisadores Dr. Cristian Larsen, Prof. Dra. Mónica Ponce e Dr. Juan M. Acosta, pelo envio de materiais e pela cooperação com o grupo *Globosa*.



Aos Dr. Diego T. Vasques e Dr. Motomi Ito, por aceitarem prontamente a colaboração com o grupo *Mecodium* e pelas longas discussões e auxílio constante nas análises.

À Profa. Dra. Tatiana T. S. Chies por sempre estar aberta à discussão das minhas “dúvidas moleculares” compartilhando sua grande experiência.

À Dra. Eudes Maria Stiehl-Alves pela paciência e disponibilidade em ajudar com as análises moleculares.

Aos colegas do Museu, em especial a Janete M. Scopel pela motivação constante e trocas com as atividades de Educação Ambiental.

À equipe do Laboratório de Microscopia Eletrônica da Universidade de Caxias do Sul, na pessoa do Rodrigo Barbieri pela preocupação e zelo na elaboração das imagens de microscopia eletrônica.

Aos meus colegas de pós-graduação: Guilherme P. Coelho, Josimar Külkamp, Leonardo Nogueira, Bárbara Botura, Ethiene Guerra, Eduardo Valduga, Dilana Ferreira por dividirem comigo as atividades de campo, me esperarem durante minhas intermináveis coletas, e sobretudo pela amizade.

Todos os curadores e técnicos dos Herbários citados na tese. Em especial aos curadores dos herbários: PR, Dr. Patrik Mráz, Herbário BM, Dr. Alison M. Paul, Herbário UPS, Dr. Mats Hjertson e equipe do herbário C, Dr. Nina Rønsted e Olof Ryding, pela busca de espécimes e envio de imagens em alta resolução das exsicatas.

Ao amigo briólogo Prof. Dr. Denilson F. Peralta, pela companhia em trabalhos de campo, e provimento de amostras em suas expedições particulares e revisão de parte desta tese.

Ao Prof. Dr. Pedro B. Schwartzburd pelo envio de duplicatas ou coletas pessoais para enriquecer a base de dados deste trabalho.

Ao colega Prof. Dr. Vinícius A.O. Ditrich por me receber em sua casa em Juiz de Fora durante a revisão do CESJ e também pelo envio constante de material.

Ao Prof. Dr. Augusto Santiago e família, por me receber em sua casa, por providenciar toda a logística para a revisão dos herbários de Pernambuco e por organizar os trabalhos de campo em PE.

À Bárbara Windisch por ter me recebido carinhosamente em São José do Rio Preto e providenciado todo suporte durante meus estudos no herbário SJRP.

Aos acadêmicos do curso de Ciências Biológicas da UCS que passaram pelo HUCS neste período, em especial a Fernanda P. Abreu e Julia Dani, que sempre estão em prontidão em ajudar nas mais distintas tarefas do herbário.

Aos amigos Claiton Fávero, Isadora Bombassaro e Luíza Deitos, do grupo de inglês, pelos momentos agradáveis de descontração convividos nestes últimos dois anos, e que tornaram a fase final da tese mais leve e divertido.

A todos os coletores citados nesta tese, que por alguma razão dispenderam seu tempo coletando materiais de Hymenophyllaceae. Sem estes, esta tese não teria sentido.

A todos, os mais sinceros agradecimentos! Todos possuem uma parcela de contribuição nesta etapa formativa!

## RESUMO

Hymenophyllaceae constitui um grupo de samambaias relativamente comum em floras tropicais e subtropicais de todo o mundo, com cerca de 430 espécies. A família é caracterizada pela estrutura das frondes, os quais, na maioria das espécies apresentam uma única camada de células no tecido laminar. O gênero *Hymenophyllum* possui a maior riqueza florística na família, com cerca de 250 espécies de distribuição cosmopolita e distingue-se dos demais gêneros de Hymenophyllaceae pelos soros com involúcrulos bivalvos ou semi-bivalvos. Atualmente as espécies de *Hymenophyllum* estão organizadas em 10 subgêneros, dos quais dois (*Diploöphyllum* e *Cardiomanes*) são monoespecíficos e de distribuição restrita à Nova Zelândia. Os demais subgêneros apresentam maior riqueza de espécies e com distribuição geográfica mais ampla. O objetivo deste estudo foi investigar a diversidade de linhagens evolutivas de *Hymenophyllum* ocorrentes no domínio da Mata Atlântica e realizar a revisão taxonômica e nomenclatural dos táxons. Para tanto, revisões de herbários e amostragens de campo foram realizadas para a obtenção de dados. Análises morfológicas e filogenéticas foram realizadas, utilizando ferramentas de análises ultraestruturais em Microscopia Eletrônica de Varredura e sequenciamento de regiões do DNA plastidial. Descrições morfológicas das espécies, delimitação dos padrões de distribuição geográfica e atualização no status de conservação também foram realizadas. Quando pertinente, lectotipificações foram propostas bem como apresentados novos binômios e a descrição de espécie nova. O estudo resultou no reconhecimento de 26 espécies na área de estudo, pertencentes aos subgêneros *Globosa* (1), *Hymenoglossum* (1), *Hymenophyllum* (3), *Mecodium* (6), *Myrmecostylum* (1), e *Sphaerocionium* (14). Dez espécies apresentam distribuição endêmica no domínio da Mata Atlântica. Chaves para a identificação das espécies na área de estudo também são apresentadas.

**Palavras-chave:** samambaias-hímen, Hymenophylloidae, revisão taxonômica, sistemática filogenética, região neotropical.

## ABSTRACT

Hymenophyllaceae is a group of ferns with relatively high richness in the tropical floras of the world, with about 430 species. The family is characterized by the filmy laminar tissue of the fronds, with only one cell layer in almost all species. *Hymenophyllum* is the richest genus, with about 250 species with cosmopolite distribution, and is distinguished in Hymenophyllaceae by the presence of sori with bivalvate or semi bivalvate involucre. Presently, the genus *Hymenophyllum* comprises ten subgenera, two of them (*Diploöphyllum* and *Cardiomanes*) are monospecific and present occurrence restricted to New Zealand. The others subgenera are richer in species number and wider in geographic distribution. The goals of this study were to investigate the evolution lineages of *Hymenophyllum* occurring in the Atlantic Forest domain, and to perform a taxonomic and nomenclatural revision of the species. For these purposes, herbaria revisions and extensive field work was carried out. Morphological and phylogenetical analyses were performed, using tools such Electronic Scan Microscopy and sequencing of plastidial DNA. Morphological descriptions of the species, circumscription of geographical distribution patterns and the update of the conservation status was also performed. Several lectotifications, descriptions of new species and new names were proposed whenever pertinent. The study resulted in the recognition of 26 species in the study area, belonging to six subgenera: *Globosa* (1), *Hymenoglossum* (1), *Hymenophyllum* (3), *Mecodium* (6), *Myrmecostylum* (1), and *Sphaerocionium* (14). Ten species are endemics to the Atlantic Rainforest domain. Identification keys to all the of species occurring in the study area are presented.

**Key-words:** filmy ferns, Hymenophylloidae, taxonomic review, systematic phylogenetics, neotropical region.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	13
CONTEXTUALIZAÇÃO.....	13
HISTÓRICO TAXONÔMICO DE HYMENOPHYLLACEAE .....	16
HISTÓRICO TAXONÔMICO DE <i>HYMENOPHYLLUM</i> .....	18
OBJETIVO GERAL.....	22
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	22
BIBLIOGRAFIA CITADA .....	23
CHAVE GERAL PARA IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DE <i>HYMENOPHYLLUM</i> (HYMENOPHYLLACEAE) NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA .....	30
CAPÍTULO I: <i>Hymenophyllum</i> subg. <i>Myrmecostylum</i> e <i>Hymenoglossum</i> (Hymenophyllaceae) no domínio Mata Atlântica: relações filogenéticas e atualizações nomenclaturais.....	35
CAPÍTULO II: Morphological and Molecular Evidence to Segregate Disjunct Species of <i>Hymenophyllum</i> subg. <i>Globosa</i> (Hymenophyllaceae) from Southern South America .....	91
CAPÍTULO III: O complexo <i>Hymenophyllum polyanthos</i> (Sw.) Sw. no domínio da Mata Atlântica: sistemática e revisão taxonômica .....	141
CAPÍTULO IV: Revision of <i>Hymenophyllum</i> subg. <i>Sphaerocionium</i> (Hymenophyllaceae) in the Atlantic forest domain (Brazil), Based on Molecular and Morphological Evidence .....	246
CAPÍTULO V: Revisão taxonômica do Subg. <i>Hymenophyllum</i> (Hymenophyllum, Hymenophyllaceae) no domínio da Mata Atlântica, com descrição de uma nova espécie.....	391
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	448
APÊNDICE I: manuscrito publicado no âmbito do projeto Flora do Espírito Santo, no periódico Rodriguésia, no ano de 2018.....	453
APÊNDICE II: manuscrito publicado no âmbito do projeto: galhas nas samambaias do Brasil, no periódico Brazilian Journal of Biology .....	473

## INTRODUÇÃO GERAL

### CONTEXTUALIZAÇÃO

A lista bibliográfica de trabalhos taxonômicos contemplando a família é relativamente vasta em amplitude global. Na Mata Atlântica, por exemplo, considerada como um dos centros de riqueza e endemismos de samambaias sul americanas (Tryon 1972), o tratamento mais completo da família remonta à obra de J. G. Sturm (1859) descrita na *Flora Brasiliensis* editada por C. V. Martius. Nesta obra, Sturm apresenta a descrição taxonômica, ecológica e biogeográfica de 76 espécies ocorrentes no Brasil. Desde então, várias espécies novas foram descritas com base em materiais oriundos do Brasil, além da aplicação de muitos nomes cujos os tipos são alóctones. Um aspecto positivo é que a amostragem das espécies tem sido vastamente ampliada nestes últimos anos, devido ao acúmulo de materiais de herbário.

No subgênero *Sphaerocionium*, o qual foi revisado no Neotrópico por Morton (1947), contudo a delimitação de algumas espécies não é clara. O difícil acesso a muitos materiais do Brasil e a baixa amostragem da época foram empecilhos para um maior detalhamento das espécies brasileiras por parte do autor. Algumas espécies pertencentes aos complexos *Hymenophyllum hirsutum*, *H. plumosum* e *H. elegans*, necessitam de maiores estudos taxonômicos (morfológicos e filogenéticos) para delimitação das espécies presentes no Neotrópico. A presença de muitas espécies endêmicas do subgênero no domínio da Mata Atlântica instiga para o desenvolvimento de estudos filogenéticos das espécies ocorrentes nesta área, o que pode trazer novidades acerca da delimitação dos taxa, mas também no

estabelecimento das relações evolutivas entre as espécies ocorrentes neste domínio fitogeográfico.

Na maioria dos herbários brasileiros, as coleções de *Hymenophyllum* contam com poucos exemplares bem identificados e volumes consideráveis de materiais sem determinação. Apesar de a família estar bem amostrada nas regiões Sul, Sudeste e parte do Nordeste do Brasil, existem grandes lacunas na amostragem e registro de ocorrências para o grupo nas floras das demais regiões Norte e Centro-Oeste do Brasil. Atualmente, encontram-se cerca de 4.000 registros de herbário disponíveis (INCT- Herbário Virtual da Flora e dos Fungos, 2020) e contam com mais de 500 espécimes sem identificação, com identificações desatualizadas ou realizadas erroneamente. Esta falta de amostragem e correta identificação pode estar ocultando dados de riqueza, padrões biogeográficos das espécies, endemismos e a o próprio status de conservação das mesmas.

Atualmente, devido aos acordos assinados pelo Brasil na Convenção da Diversidade Biológica, estabeleceu-se o objetivo de em 2020 monografar a flora e disponibilizá-la de forma online. Este requisito atende a Estratégia Global para a Conservação de Plantas (GSPC-CDB) e depende da participação ativa dos taxonomistas nacionais e internacionais para o cumprimento desta meta. No âmbito das Hymenophyllaceae, esta tese faz parte de uma proposta enviada em 2016 para a monografia da família no projeto Flora do Brasil 2020 (BFG 2018).

Atualmente, chaves de identificação abrangentes, e que contemplem a maioria dos taxa ocorrentes no Brasil são inexistentes. A importância de um esclarecimento taxonômico do grupo e a disponibilização de chaves de identificação e dados

referentes à ecologia e distribuição das espécies pode auxiliar inúmeros pesquisadores no desenvolvimento de seus estudos com florística e ecologia, uma vez que a família apresenta 55% das espécies epifíticas (Zotz 2013) e frequentemente são coletadas em inúmeras amostragens ecológicas.

As plantas deste grupo são extremamente sensíveis quanto às condições ecológicas às quais estão submetidas, pois a maioria das espécies apresentam o tecido foliar com apenas uma camada de células e poucos mecanismos de retenção de água devido a cutícula foliar subdesenvolvida (Zotz & Büche 2000). Este fato torna este grupo importante como elemento bioindicador de qualidade ambiental (Hietz 1997). Além disso, as himenofiláceas normalmente ocorrem em formações primárias ou em estádios mais avançados de sucessão vegetacional, onde a estrutura arbórea atinge seu clímax e proporciona as condições ecológicas necessárias para o grupo (Parra et al. 2009). Outro fato importante é de que muitas espécies de Hymenophyllaceae são epifíticas e algumas apresentam desenvolvimento exclusivo em algumas espécies de samambaias arborescentes tornando-se importantes bioindicadores da presença e de estratégias de conservação mútuas entre os dois grupos (Krömer & Kessler 2006).

A ampla distribuição de muitas espécies, e alterações nomenclaturais na delimitação dos gêneros e seções têm dificultado algumas abordagens ao longo do tempo. Outro fator desafiante no estudo de Hymenophyllaceae em geral é a falta de caracteres morfológicos claros e seguros em muitos grupos dentro da família. Nos tratamentos taxonômicos tradicionais, baseados no conjunto de caracteres conhecidos, foram propostos muitos complexos de espécies de difícil delimitação, o que não permite a identificação clara dos taxa. Essa problemática exige um



aprofundamento no uso de variadas ferramentas que possam auxiliar na reinterpretação das relações entre os taxa e a busca de novos caracteres. Neste sentido, acredita-se que atualmente, com a facilidade de acesso a novas ferramentas como a biologia molecular e a popularização de outras tradicionalmente já utilizadas em taxonomia, seja o momento adequado para avançar com o estudo do grupo em questão.

#### **HISTÓRICO TAXONÔMICO DE HYMENOPHYLLACEAE**

Hymenophyllaceae Gaudich. compreende cerca de 434 espécies (PPG I 2016) distribuídas nas florestas tropicais úmidas com poucos representantes nas regiões temperadas (Iwatsuki 1984). Sua distribuição está relacionada predominantemente aos ambientes florestais nebulares, entornos de cachoeiras e sobre rochas úmidas ao longo de riachos (Ebihara et al. 2007). A morfologia de Hymenophyllaceae é distinta dentre as samambaias por apresentarem uma única camada de células de espessura no tecido laminar de suas frondes (vide p.ex. Iwatsuki 1990), levando a atribuição da designação de samambaias-himenóides ou “filmy ferns” em inglês e “Hautfarne” em alemão. Esta característica, juntamente com a formação de esporângios reunidos em soros marginais protegidos por um involúcro tubular (sino) ou bivalvo e esporângios com anel oblíquo, em relação ao receptáculo são diagnósticas, e definem Hymenophyllaceae como grupo monofilético (Tryon & Stolze 1989, Pryer et al. 2001). Outras características importantes que ajudam a descrever o grupo são rizomas finos e longo-reptantes, ou às vezes ereto e robusto, venação circinada, ausência de estômatos, ausência de cutícula (ou muito reduzida), geralmente sem escamas nas

frondes, indumento muitas vezes composto de tricomas, esporos clorofilados, triletes, gametófitos filamentosos, muitas vezes com reprodução vegetativa (Smith et al. 2006).

O entendimento da família como um grupo monofilético dentro das linhagens de samambaias é consensual (Pryer et al. 2001, Smith et al. 2006, Ebihara et al. 2006, Christenhusz & Chase 2014, PPG 2016). Porém, a delimitação dos gêneros dentro da família já sofreu distintas alterações ao longo do tempo, com propostas variadas quanto à circunscrição dos grupos (Ebihara et al. 2006, Windisch 2014). Tradicionalmente dois grandes gêneros foram reconhecidos (*Hymenophyllum* Sm. e *Trichomanes* L.) e ainda aceitos por muitos autores (Smith (1793), Tryon & Tryon (1982), Pryer et al. (2001) e Christenhusz & Chase (2014)). Esta compreensão baseou-se nas diferenças na morfologia dos soros que são em forma de sino no gênero *Trichomanes* e bivalvo no gênero *Hymenophyllum*, e mais recentemente por análises moleculares que sustentam estas duas linhagens evolutivas (Pryer et al. 2001).

Ao longo do tempo, alguns autores criaram outros gêneros para acomodar as espécies de Hymenophyllaceae e tentar definir grupos mais homogêneos e de origem natural. Autores como Presl (1843), Bosch (1858), Prantl (1875), Smith (1875), Christensen (1938), Copeland (1933, 1938, 1947), Morton (1968), Pichi-Sermolli (1977), Iwatsuki (1984, 1985, 1990) segregaram a família em dois ou até 42 gêneros. A partir dos estudos filogenéticos, surge uma melhor compreensão das relações evolutivas entre os diferentes grupos de espécies, dentro da família e dos gêneros em Hymenophyllaceae (Windisch 2014). Nesta abordagem, autores como Dubuisson et al. (2003), Hennequin et al. (2003), Ebihara et al. (2006), Hennequin et al. (2006) e

Ebihara et al. (2007), têm trabalhado com análise do gene *rbcL* para delimitar, em conjunto com caracteres morfológicos, gêneros monofiléticos. Uma proposta para a divisão da família em nove gêneros foi apresentada por Ebihara et al. (2006), onde foram mantidas as espécies de morfologia “himenofilóide” em um único gênero (*Hymenophyllum*) e as demais “trichomanóides” segregados em oito gêneros distintos: *Didymoglossum* Desv., *Crepidomanes* C.Presl, *Polyphlebium* Copel., *Vandenboschia* Copel., *Trichomanes* L., *Abrodictyum* C.Presl, *Cephalomanes* C.Presl e *Callistopteris* Copel. Segundo o PPG I (2016), duas subfamílias são reconhecidas, para acomodar os gêneros destes dois padrões morfológicos, sendo: *Trichomanoideae* C.Presl, para os gêneros “trichomanóides” e a subfamília *Hymenophylloideae* Burnett, para os gêneros “himenofilóides”.

#### **HISTÓRICO TAXONÔMICO DE *HYMENOPHYLLUM***

O gênero *Hymenophyllum* compreende cerca de 250 espécies distribuídas em todo o mundo (Ebihara et al. 2006). Recentemente os estudos filogenéticos com o gênero, utilizando os marcadores *rbcL*, *rps4-trnS* e *rps4*, têm revelado a história evolutiva deste grupo (Pryer et al. 2001, Hennequin 2003, Hennequin et al. 2010). Ebihara et al. (2006) propuseram uma divisão do gênero em 10 subgêneros, com base em análises filogenéticas e morfológicas, sendo: *Cardiomanes* (monotípico da Nova Zelândia), *Diploöphyllum* (monotípico da Nova Zelândia), *Fuciformia* (duas espécies, uma no sul do Chile e outra na Nova Zelândia), *Pleuromanes* (cerca de cinco espécies distribuídas nos paleotrópicos, especialmente na região do Pacífico), não representados na flora brasileira. Os subgêneros *Hymenophyllum* (cosmopolita, com

cerca de 100 espécies), *Mecodium* (cosmopolita, com cerca de 35 espécies), *Globosa* (cerca de 25 espécies, com distribuição na Ásia e Pacífico com apenas uma espécie na América), *Hymenoglossum* (três espécies conhecidas, duas ocorrendo no centro e sul da América e uma em Madagascar), *Myrmecostylum* (oito espécies conhecidas, distribuídas no sul da América, Nova Zelândia e Nova Caledônia) e, *Sphaerocionium* (cosmopolita, com maior diversidade no Neotrópico, cerca de 70 espécies) apresentam ocorrência no Brasil.

Caracteres comumente usados na delimitação das espécies de *Hymenophyllum* em geral são baseados na morfologia vegetativa das frondes, a qual inclui a presença ou ausência de tricomas simples ou estrelados, padrões de segmentação da lâmina, presença ou ausência de alas nos pecíolos e raque, forma e padrão de recorte dos bordos da lâmina e dos indúsios, dentre outras (Morton 1947, Sehnem 1971, Iwatsuki 1984, Lellinger 1984, Larsen et al. 2013, Windisch 2014). No subgênero *Sphaerocionium*, Morton (1947) atribuiu grande importância à variação dos padrões de indumento e segmentação da fronde como caracteres diagnósticos das espécies neotropicais.

Já a morfologia dos esporos de Hymenophyllaceae é ainda pouco estudada. De forma geral, os esporos de Hymenophyllaceae são triletes e com cerca de 23 a 45 µm de diâmetro no polo equatorial, sendo que a ornamentação da superfície dos esporos varia desde equinada a cônico-verrucosa (Morbelli et al. 2010). Em uma publicação pioneira sobre a morfologia de esporos de samambaias e licófitas, Tryon & Lugardon (1990) estudaram 57 espécies da família, sendo 15 do gênero *Hymenophyllum* e oito do subgênero *Sphaerocionium*. Mais recentemente, Lorscheitter et al. (1999)

realizaram um detalhamento, com base em microscopia eletrônica de varredura, das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, apresentando a morfologia de esporos de 12 espécies. Segundo Morbelli et al. (2010) as variações morfológicas presentes nas superfícies dos esporos de Hymenophyllaceae podem ter valor taxonômico no reconhecimento de taxa a nível genérico e específico.

Em geral, a maioria dos representantes de Hymenophyllaceae neotropicais (cerca de 300 espécies) carece de revisões taxonômicas que permitam clara delimitação dos taxa específicos (Windisch 2014). No que tange o gênero *Hymenophyllum*, Morton (1947) realizou uma revisão taxonômica para a secção *Sphaerocionium* ocorrente no Neotrópico, porém com estudo de poucos materiais de procedência brasileira. Larsen et al. (2013) revisaram as espécies do gênero *Hymenophyllum* para o sul da Argentina e Chile, propondo descrições morfológicas, ecológicas e relações filogenéticas. Algumas espécies de ampla distribuição geográfica foram abordadas em análises moleculares, do gênero e subgêneros, realizadas por Hennequin et al. (2003, 2003a, 2006 e 2010), como *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw., porém, envolvendo um número muito reduzido de espécies neotropicais, e ausência das espécies endêmicas do Brasil.

Floras baseadas em compilações de listas florísticas ou revisões taxonômicas locais têm sido desenvolvidas em todo o Neotrópico, o que incluem os trabalhos desenvolvidos por: Diem & Lichtenstein (1959) compilaram a flora de Hymenophyllaceae para o sul da Argentina e Chile; Stolze (1976) para a Guatemala, Lellinger (1984) para a Guiana Venezuelana, Proctor (1985) para a Jamaica, Tryon & Stolze (1989) para a República do Peru, Proctor (1989) na região de Porto Rico e Ilhas

Virgíneas, Lellinger (1989) na Costa Rica, Panamá e Chocó, Lellinger (1994) para as Guianas Francesas, Pacheco (1995) para a Flora Mesoamericana, Sánchez (2000) para a República de Cuba, Mickel & Smith (2004) no México, Gómez & Arbeláez (2009) na flora da Nicarágua, Larsen et al. (2013) para o sul do Chile e Argentina e Kessler & Smith (2017) na Bolívia.

No Brasil, poucos são os trabalhos que abordaram a taxonomia ou ecologia do grupo. Dentre os trabalhos mais abrangentes está o de Sturm (1859), o qual monografou a família para a *Flora Brasiliensis* de Martius e colaboradores, apresentando 25 espécies de *Hymenophyllum*, incluindo novas ocorrências e descrição de espécies novas. Em 1872, Antoine Fée descreve algumas espécies novas em seu tratado: *Cryptogames vasculaires du Brésil*; Sehnem (1971) apresentando as espécies de Santa Catarina; Windisch (1988, 1992, 1996) revisando as espécies do grupo *Trichomanes crispum* L. para a Amazônia Brasileira; a família Hymenophyllaceae na Serra do Cipó e Hymenophyllaceae no estado do Mato Grosso, respectivamente. Recentemente, Windisch (2014) apresentou a sinopse de Hymenophyllaceae para o Estado do Rio Grande do Sul incluindo chaves, ilustrações e informações ecológicas. No entanto, o tratamento taxonômico para as espécies do gênero *Hymenophyllum* abrangendo toda extensão do domínio da Mata Atlântica, incluindo a revisão nomenclatural das espécies e o uso de dados moleculares ainda não foi abordado.

Atualmente estima-se que, no Brasil, o gênero *Hymenophyllum* esteja representado por 32 espécies, distribuídas em todas as formações florestais (Windisch 2015), sendo a Amazônica e a Mata Atlântica, as mais diversificadas com

19 e 23 espécies respectivamente. Muitas espécies que apresentam distribuição na bacia Amazônica são disjuntas com a Mata Atlântica (Tryon & Tryon 1982), porém, devido à falta de amostragem e de conhecimento das floras locais, muitas destas disjunções podem não existir. Dentre estas espécies, sete tem sido citadas pela literatura como endêmicas do Brasil, sendo seis ocorrentes no domínio da Mata Atlântica (*Hymenophyllum delicatulum* Sehnem, *H. glaziowii* Baker, *H. rufum* Fée, *H. sampaioanum* Brade & Rosenst., *H. silverae* Christ, *H. vestitum* (K.Presl) v.d. Bosch) e *H. prionema* Kunze endêmica da Amazônia.

#### OBJETIVO GERAL

A presente tese objetiva apresentar estudos florísticos, taxonômicos e filogenéticos das espécies de *Hymenophyllum* presentes no domínio da Mata Atlântica, provendo dados sobre a delimitação das espécies, caracterização morfológica e atualizações nomenclaturais.

#### OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Reavaliar a delimitação taxonômica das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes no domínio da Mata Atlântica;
- Descrever caracteres diagnósticos para a identificação das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes na área de estudo;
- Revisar a nomenclatura aplicada às espécies;

- Testar as relações filogenéticas das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes na área de estudo com as demais áreas;
- Produzir chaves de identificação das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes no domínio Mata Atlântica;
- Subsidiar a monografia do gênero *Hymenophyllum* para Flora do Brasil 2020.

Para o cumprimento dos objetivos acima, cinco manuscritos são apresentados, que compreendem a revisão taxonômica e sistemática de todos os subgêneros de *Hymenophyllum* ocorrentes no domínio da Mata Atlântica. Como cada capítulo apresenta os subgêneros em separado, uma chave geral reunindo todas as espécies da área de estudo antecede a apresentação dos manuscritos. Embora somente dois capítulos já tenham sido enviados para publicação, optou-se por manter a formatação de todos conforme as regras do periódico *Systematic Botany*. Dois manuscritos já publicados ao longo do período do doutorado encontram-se respectivamente no Anexo I e II desta tese.

#### BIBLIOGRAFIA CITADA

- Bosch, R. B. 1858. *Synopsis Hymenophyllacearum: monographiae hujus oridinis Prodomus*. Mededeelingen van 's Rijks Herbarium, Leiden, 17: 1–36.
- Christenhusz, M.J.M. & M. W. Chase. 2014. Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany* 113: 571–594.
- Copeland, E. B. 1933. Trichomanes. *Philippine Journal of Science* 51: 119–280.



- Copeland, E. B. 1938. Genera Hymenophyllacearum. *The Philippine Journal of Science* 67: 1–110.
- Copeland, E. B. 1947. *Genera Filicum: the genera of ferns*. Chronica Botanica Co. Waltham. Pp. 247.
- Diem, J. & J. S. Lichtenstein. 1959. Las himenofiláceas del área argentino–chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611–760.
- Dubuisson, J.Y., S. Hannequin, E. J. P. Douzery, R. B. Cranfill, A. R. Smith & K. M. Pryer. 2003. *rbcl* phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) with special reference to Neotropical taxa. *International Journal of Plant Sciences* 164: 753–761.
- Ebihara, A., S. Hennequin, K. Iwatsuki, P. D. Bostock, S. Atsumoto, R. Jaman, J.-Y. Dubuisson, & M. Ito. 2004. Polyphyletic origin of *Microtrichomanes* (Prantl) Copel. (Hymenophyllaceae), with a revision of the species. *Taxon* 53: 935–948.
- Ebihara, A., J.-Y. Dubuisson, K. I. Itawsuki, S. Hennequin, & M. Ito. 2006. A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280.
- Ebihara, A., J.-Y. Dubuisson, K. I. Itawsuki, & M. Ito. 2007. Systematics of *Trichomanes* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta), progress and future interests. *Fern Gazette* 18(12): 53–58.
- Fée, A. L. A. 1869. *Cryptogames vasculaires du Brésil*. v.1. Veuve Berger-Levrault & Fils, Paris.
- Gómez, L. D. & A. L. Arbeláez. 2009. *Flora de Nicaragua, tomo IV helechos*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.

- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. I. Iwatsuki, & J.-Y. Dubuisson. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283–301.
- Hennequin, S. 2003. Phylogenetic relationships within the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae, Filicopsida): contribution of morphology and cytology. *Comptes Rendus Biologies* 326: 599–611.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki & J.-Y. Dubuisson. 2006. Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette* 17: 247–257.
- Hennequin, S., A. Ebihara, J.-Y. Dubuisson, & H. Schneider. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 55: 47–59.
- Hietz, P. 1997. *Diversity and Conservation of Epiphytes in a Changing Environment. International Conference on Biodiversity and Bioresources: Conservation and Utilization*. Thailand: Phuket.
- Iwatsuki, K. 1984. Studies in the systematic of filmy ferns VII. A scheme of classification based on the Asiatic species. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 35: 165–179.
- Iwatsuki, K. 1985. The Hymenophyllaceae of Asia, excluding Malesia. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo* 13: 501–551.

- Iwatsuki, K. 1990. Hymenophyllaceae. Pp. 157–163 in *The families and genera of vascular plants. vol. 1: Pteridophytes and gymnosperms*. Ed. K. Kubitzki. Berlin: Springer Verlag.
- Kessler, M. & A. R. Smith. 2017. Prodromus of a fern flora for Bolivia. X. Hymenophyllaceae. *Phytotaxa* 328: 201–226.
- Krömer, T. & M. Kessler. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* 12: 57–63.
- Larsen, C., M. M. Ponce & A. M. Scataglini. 2013. Hymenophyllum del sur de Argentina y Chile. *Gayana Botánica* 70: 274–329.
- Lellinger, D. B. 1984. Hymenophyllaceae. *Memorial New York Botanical Garden* 38: 9–46.
- Lellinger D. B. 1989. The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó: part I, Psilotaceae though Dicksoniaceae. Series: *Pteridologia* n. 2A. Washington: American Fern Society.
- Lellinger, D.B. 1994. Hymenophyllaceae. Pp. 1-67 in *Flora of the Guianas*. Series B: Ferns and Ferns allies. Fasc. 3. ed. A. R. A. Görts-Van Rijn Koenigstein, Germany: Koeltz Scientific Books.
- Lorscheitter, M. L., A. R. Ashraf, P. G. Windisch, & V. Mosbrugger. 1999. Pteridophyte spores of Rio Grande do Sul Flora, Brazil. Part II. *Palaeontographica* 251: 71–235.
- Mickel J.T. & Smith A. R. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 1–1054.

- Morbelli, M. A., M. R. Piñeiro, & G. E. Giudice. 2010. Spore morphology and wall ultrastructure of Hymenophyllaceae Link (Pteridophyta) from north-west Argentina. *Grana* 49: 37–46.
- Morton, C. V. 1947. The American species of Hymenophyllum sect. Sphaerocionium. *Contributions from the United States National Herbarium* 29: 139–201.
- Morton, C. V. 1968. The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 153–214.
- Pacheco, L. 1995. Hymenophyllaceae. Pp. 62–83 in *Flora Mesoamericana 1: Psilotaceae a Salviniaceae*. Ed. G. Davidse, M. Sousa & A. S. Knapp. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Parra, M. J., K. Acuña, J. L. Corcuera, & A. Saldanã. 2009. Vertical distribution of Hymenophyllaceae species among host tree microhabitats in a temperate rain forest in Southern Chile. *Journal of Vegetation Science* 20: 588–595.
- Pichi-Sermolli, R. E. G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31: 313–512.
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematic and Evolution* 54: 563–603.
- Prantl, K. 1875. Die Hymenophyllaceen. Untersuchungen zur Morphologie der Gefasskryptogamen. v.1. p.1–73.
- Presl, K. B. 1843. Hymenophyllaceae. *Abhandlungen der Koniglichen Gesellschaft der Wissenschaften* 5 (3): 98–162.
- Proctor, G. R. 1985. *Ferns of Jamaica: A guide to the Pteridophytes*. Dorchester, London: The Dorset Press.

- Proctor, G. R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 53: 1–389.
- Pryer, K. M., A. R. Smith, J. S. Hunt, & J.-Y. Dubuisson. 2001. *rbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany* 88: 1118–1130.
- Sánchez, C. 2000. Hymenophyllaceae. Pp. 96 in *Flora de la República de Cuba, fasc. 4*. ed. W. Greuter. Germany: Königstein, Taunus.
- Sehnm, A. 1971. Himenofiláceas. Pp. 1–98 in *Flora Ilustrada Catarinense (Himen)*. ed. R. Reitz. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Smith, J. E. 1793. Tentamen Botanicum de Filicum Generibus Dorsiferarum. *Memories de L'Académie Royale des Sciences de Turin* 5: 401–422.
- Smith, J. 1875. *Historia Filicum*. MacMillan, London.
- Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider, & P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705–731.
- Stolze R. G. 1976. *Ferns and ferns allies of Guatemala: part I, Ophioglossaceae through Cyatheaceae*. Vol. 39. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Sturm, J. W. 1859. Hymenophyllaceae. Pp. 239–304 in *Flora Brasiliensis*, vol. 1(II), ed. C.V. Martius. Leipzig: Frid. Fleischer in Comm.
- Tryon, R. 1972. Endemic areas and geographic speciation in Tropical American ferns. *Biotropica* 4:121–131.
- Tryon, A. F. & B. Lugardon. 1991. *Spores of the Pteridophyta: surface, wall structure and diversity based on electron microscope studies*. New York: Springer.

- Tryon, R. M. & A. F. Tryon. 1982. *Ferns and Allied Plants, with special reference to Tropical America*. New York: Springer Verlag.
- Tryon, R. M. & R. G. Stolze. 1989. Pteridophyta of Peru, Part I. *Fieldiana Botany* 20: 1–145.
- Windisch, P. G. 1988. Sinopse das espécies do grupo *Trichomanes crispum* L. (Pteridophyta – Hymenophyllaceae) ocorrentes na Amazônia brasileira. *Bradea* 5: 55–58.
- Windisch, P. G. 1992. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Hymenophyllaceae. *Boletim de Botânica* 13: 133–139.
- Windisch, P. G. 1996. Pteridófitas do Estado de Mato Grosso: Hymenophyllaceae. *Bradea* 6: 400–423.
- Windisch, P. G. 2014. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica* 65: 15–48.
- Windisch, P. G. 2015. Hymenophyllaceae. In Lista de Espécies da Flora do Brasil. Disponível em <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB91174>>. Acesso em 20 outubro 2015.
- Zotz, G. 2013. The systematic distribution of vascular epiphytes: a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 453–481.
- Zotz, G. & M. Büche. 2000. The epiphytic filmy ferns of a tropical lowland forest – species occurrence and habitat preferences. *Ecotropica* 6: 203–206.

CHAVE GERAL PARA IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DE *HYMENOPHYLLUM* (HYMENOPHYLLACEAE) NO  
DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA

A presente chave apresenta todas as espécies ocorrentes no domínio da Mata Atlântica que se estende desde o estado do Rio Grande do Sul até o estado do Ceará.

1. Frondes com tricomas estrelados nos estipes, tecido laminar ou nervuras (subg. *Sphaerocionium*). 2
1. Frondes totalmente glabras ou com tricomas simples ou capitados sobre o estipe ou nervuras, nunca estrelados. 15
  2. Nervuras com alas perpendiculares na face adaxial. *H. plumosum*
  2. Nervuras sem alas perpendiculares na face adaxial. 3
  3. Tricomas dispersos sobre toda a superfície do tecido laminar. 4
  3. Tricomas restritos às margens do tecido laminar e nervuras. 5
  4. Pinas perfeitamente pecioladas, ao menos na base. *H. rufum*
  4. Pinas completamente adnatas à raque. 6
  5. Pinas simples ou bífidas, lineares; tricomas da superfície laminar estipitados. *H. venustum*
  5. Pinas simples flabeladas ou pinatífidas; tricomas da superfície laminar sésseis. *H. fragile*
  6. Alas da raque e tecido laminar marcadamente crispado. *H. crispum*
  6. Alas da raque, quando presentes, fracamente onduladas ou planas; tecido laminar plano. 7

7. Estipes delicados, com 0,1 mm diam. ou menos; pinas simples, flabeladas ou levemente pinatífidas. 8
7. Estipes robustos, com mais que 0,1 mm diam.; pinas pinatífidas ou mais segmentadas. 9
8. Pinas basais simples ou bífidas; raque completamente alada.  
*H. delicatulum*
8. Pinas basais pinatífidas, simples em direção ao ápice; raque não alada no primeiro terço basal. *H. elegans*
9. Estipes não aladas ou somente com a base decorrente das pinas basais; ala 0,1 mm de largura, ou menos. 10
9. Estipes completamente alados ou somente no terço distal; ala ampla, com mais de 0,1 mm de largura. 13
10. Margem do tecido laminar com tricomas estrelados sésseis. 11
10. Margem do tecido laminar com tricomas simples ou tricomas estrelados estipitados. 12
11. Lâmina pinado-pinatífida; pinas determinadas. *H. pulchellum*
11. Lâminas pinado-pinatissecta; pinas indeterminadas. *H. trichophyllum*
12. Pinas trapeziformes; segmentos curtos, flabelados a curto pinatífidos.  
*H. trapezoidale*
12. Pinas lineares; segmentos longos, simples ou bífidos. *H. glaziovii*
13. Nervuras glabrescentes na face adaxial, pubescentes na abaxial; tricomas da margem do tecido laminar simples. *H. microcarpum*
13. Nervuras pubescentes em ambas as faces; tricomas da margem do tecido laminar



- estrelados. 14
14. Lâminas foliares oblongas a elípticas; estipes completamente alados; pinas patentes. *H. hirsutum*
14. Lâminas foliares lanceoladas a deltoides; estipes alados somente no terço apical; pinas ascendentes. *H. vestitum*
15. Lâminas foliares inteiras ou pinatífidas (subg. *Hymenoglossum*). *H. asplenioides*
15. Lâminas foliares pinadas. 16
16. Segmentos das pinas de margem dentada, serrilhada ou incisa. 17
16. Segmentos das pinas de margem inteira, por vezes ondulada a crispada, mas nunca com recorte. 20
17. Segmentos das pinas serrilhados a incisos, ciliados; estipe e raque com ala crispada (subg. *Myrmecostylum*). *H. nebularis*
17. Segmentos das pinas denteados, não ciliados; alas do estipe e raque, quando presentes, planas (subg. *Hymenophyllum*). 18
18. Plantas robustas; estipes 0,3–0,5 mm diam., recobertos por tricomas longos (0,5–1,3 mm) e densos; pinas medianas pinado-pinatífidas; soros dispostos no mesmo plano da lâmina. *H. fucoides*
18. Plantas delicadas; estipes 0,1–0,3 mm diam., glabros ou com esparsos tricomas curtos (0,1–0,5 mm); pinas medianas inteiras, bífidas ou pinatífidas; soros recurvados ou retrorsos em relação ao plano da lâmina. 19
19. Frondes até 0,6–0,9 mm larg., estipe e raque completamente alados; soros

- retrorsos. *H. bradeanum*
19. Frondes amplas, 1,2–2,6 mm; estipe não alada, raque alada na metade superior;  
soros encurvados para a face adaxial da lâmina. *H. megachilum*
20. Receptáculos espatulados (subg. *Globosa*). *H. caudiculatum*
20. Receptáculos filiformes (subg. *Mecodium*). 21
21. Plantas robustas, eretas; rizomas e estipes 0,3–0,6 mm diam.; lâmina triangulares,  
ovadas ou lanceoladas, até 7,5 cm amplas. 22
21. Plantas delicadas, eretas ou pendentes; rizomas e estipes com menos de 0.3 mm  
diam.; lâminas lineares ou lanceoladas, até 4,3 cm amplas. 24
22. Rizomas com depósitos farináceos alvos; estipes completamente alados; soros  
orbiculares, sustentados por um segmento fértil inteiro e solitário. *H.*  
*viridissimum*
22. Rizomas sem depósitos farináceos; estipes completamente alados ou não; soros  
orbiculares ou triangulares-lanceolados, sustentados por um segmento fértil  
furcado, flabelado ou pinatífido. 23
23. Estipes não alados; segmentos foliares férteis com uma constrição abaixo do  
invólucro; soros orbiculares. *H.*  
*polyanthos*
23. Estipes completamente alados, ou alados somente no ápice; segmentos foliares  
férteis não constrictos abaixo do invólucro; soros triangulares a lanceolados.  
*H. schomburgkii*
24. Estipes não alados; raque não alada na base; alas da raque e do tecido laminar  
completamente ondulado-crispados. *H. undulatum*

24. Estipes alados ou não; raque totalmente alada; alas da raque e tecido laminar planos, ondulados ou involutos, se crispados, somente junto à raque. 25
25. Soros confinados aos segmentos apicais da fronde, em número de 1–10; invólucro rombiformes 1,6–2,5 mm longo. *H. apiculatum*
25. Soros desenvolvendo-se desde a metade superior da lâmina foliar, abundantes; invólucro ovados a orbiculares, 1,0–2,2 mm longo. *H. sturmi*

## Capítulo I

*Hymenophyllum* subg. *Myrmecostylum* e *Hymenoglossum*  
(Hymenophyllaceae) no domínio Mata Atlântica: relações filogenéticas e  
atualizações nomenclaturais<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup>Manuscrito a ser enviado para publicação no periódico Acta Botanica Brasilica.

GONZATTI ET AL.: *HYMENOPHYLLUM* SUBG. *MYRMECOSTYLUM* E *HYMENOGLOSSUM* NO DOMÍNIO MATA ATLÂNTICA, BRASIL

***Hymenophyllum* subg. *Myrmecostylum* e *Hymenoglossum* (Hymenophyllaceae) no domínio Mata Atlântica: relações filogenéticas e atualizações nomenclaturais**

**Felipe Gonzatti<sup>1, 2, 4</sup>, Paulo G. Windisch<sup>2</sup>, Fernando J. Scariot<sup>3</sup>, Sérgio E. Laguna<sup>3</sup>,  
Mara R. Ritter<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Herbário da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul – UCS. Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brasil, [fgonzatti@ucs.br](mailto:fgonzatti@ucs.br).

<sup>2</sup>Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul-UFRGS, Campus do Vale Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>3</sup>Laboratório de Microbiologia Aplicada da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul- UCS, Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brasil; [selaguna@ucs.br](mailto:selaguna@ucs.br).

<sup>4</sup>Autor para correspondência.

**Abstract**— *Hymenoglossum* and *Myrmecostylum* are two of the 10 presently recognized subgenera of *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with only two species in the Brazilian Atlantic Rainforest, and in each subgenus. This study presents a taxonomic revision for these subgenera in the Atlantic domain, based on molecular and morphologic data. The phylogenetic relationships among the Brazilian *H. asplenioides* and *H. nebularis* were inferred using the following plastidial markers: *rbcL*, *rbcL-accd*, *rps4-trnS* and *trnG-R*. Specimens of 39 herbaria were studied. A comparative table, species descriptions and an identification key for all subgenera of *Hymenophyllum* occurring in study area are presented. Also, nomenclatural novelties, including new lectotypifications and a substitute name in the subgenus *Myrmecostylum* are presented. Updates in geographic distribution patterns and the conservations status are proposed.

**Keywords** — Atlantic Forest domain, filmy ferns, Hymenophylloideae, *Hymenophyllum nebularis*, *Hymenophyllum magellanicum*, *Hymenophyllum asplenioides*.

**Resumo**— *Hymenoglossum* e *Myrmecostylum* são dois subgêneros de *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) com distribuição disjunta no domínio da Mata Atlântica. O estudo apresenta uma revisão taxonômica das espécies destes subgêneros da nesse domínio, baseada em dados moleculares e morfológicos. As relações filogenéticas entre amostras brasileiras de *Hymenophyllum asplenioides* e *H. nebularis* foram estabelecidas com uso dos marcadores plastidiais *rbcL*, *rbcL-accd*, *rps4-trnS* e *trnG-R*. Espécimes de 39 herbários foram estudados morfológicamente e sustentaram a criação de tabelas comparativas, descrições das espécies e uma chave de identificação dos subgêneros

de *Hymenophyllum* ocorrentes na área de estudo. Atualizações relativas ao padrão de distribuição geográfico e status de conservação das espécies também são propostas. Novidades nomenclaturais também são apresentadas, o que incluem novas lectotipificações e um nome substituto no subgênero *Myrmecostylum*.

**Palavras-chave**—Floresta Atlântica Brasileira, filmy ferns, *Hymenophylloideae*, *Hymenophyllum magellanicum*, *Hymenophyllum asplenioides*.

O gênero *Hymenophyllum* Sm. pertence ao grupo das samambaias que apresentam o tecido laminar geralmente composto por uma única camada de células e soros envoltos por invólucros em formato bivalvos. O gênero reúne cerca de 250 espécies (PPG I 2016), que apresentam como caractere diagnóstico os invólucros dos soros abrindo-se em formato de duas valvas (Pryer et al. 2001, Hennequin et al. 2003). Atualmente a circunscrição do gênero está baseada em análises filogenéticas, bem como por caracteres morfológicos que sustentam os 10 subgêneros reconhecidos em *Hymenophyllum* (Ebihara et al. 2006): *Hymenophyllum*, *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr., *Mecodium* C. Presl ex Copel., *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats., *Pleuromanes* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats., *Hymenoglossum* (C. Presl) R.M. Tryon & A.F. Tryon, *Fuciformia* Ebihara & K. Iwats., *Diploöphyllum* (Bosch) Ebihara & K. Iwats., e *Cardiomanes* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats.

Estudos biogeográficos têm apontado que o gênero *Hymenophyllum* teve sua origem evolutiva na Nova Zelândia, a cerca de 49.8 Ma, tendo se irradiado para os demais continentes por processos vicariantes ou por eventos de dispersão por longa distância (Del Rio et al. 2017). Estes distintos eventos de dispersão, associados ao histórico evolutivo antigo, deram origem a padrões biogeográficos complexos para muitas linhagens de *Hymenophyllum*, que incluem muitas disjunções entre continentes (Hicken 1921, Del Rio et al. 2017), ou a colonização de mesmas áreas por linhagens distintas e pouco relacionadas, como o que ocorre no subgênero *Mecodium* (Vasques et al. 2019, Gonzatti et al. 2020a, em prep.). Atualmente o gênero tem distribuição Pantropical, com maior riqueza de espécies nas regiões tropicais da Neotrópico, África e Ásia, mas também nas regiões temperadas (Tryon & Tryon 1092, Iwatsuki 1985), mas também em áreas temperadas como Sul da América do Sul (Diem & Lichtenstein 1959, Larsen et al. 2013).



As florestas tropicais da América do Sul, a qual inclui-se a Mata Atlântica, apresentam origem bastante complexa pelos diferentes intercâmbios florísticos ocorridos até seu total isolamento do demais continentes (Fiaschi & Pirani 2009). Dentre os mais relevantes está a conexão entre Sul da América do Sul com a Austrália, Nova Zelândia e Nova Caledônia, ocorrentes até o Eoceno (aprox. 30 Ma) (Sanmatín & Ronquist 2004). Conexões florísticas entre as formações florestais da Mata Atlântica com outras formações tropicais e subtropicais da América do Sul também são registradas, principalmente com o domínio Amazônico (Ab'Sáber 1977) e as florestas Subantárticas do extremo Sul da América do Sul (Romero 1986; Hinojosa & Villagran 1997). Atualmente, a Mata Atlântica é considerada um dos *hotspot* de biodiversidade (Myers et al. 2000), e um dos centros de diversidade e endemismos de samambaias e licófitas Neotropicais (Tryon 1972, Prado & Hirai 2014), devido a principalmente a heterogeneidade de *habitat* formados pelas diferentes cadeias de montanhas como a Serra do Mar, Serra Geral, Mantiqueira e Cadeia do Espinhaço.

O presente trabalho consiste em uma revisão taxonômico-filogenética dos representantes dos subgêneros *Hymenoglossum* e *Myrmecostylum* disjuntos no domínio da Mata Atlântica. Uma revisão taxonômica das espécies é apresentada, incluindo atualizações nomenclaturais, lectotipificações, descrições morfológicas e discussões acerca dos caracteres diagnósticos para o reconhecimento dos taxa. Atualizações acerca do padrão de distribuição geográfico dos taxa e de seu status de conservação também são propostas. Uma chave para o reconhecimento dos subgêneros na área de estudo é apresentada.

## MATERIAL E MÉTODOS

*Amostragem e tratamento taxonômico*— Durante o período de 2016 a 2019, expedições de coleta foram realizadas ao longo do domínio Mata Atlântica, percorrendo áreas de florestas ombrófilas e campos de altitude. As localidades de amostragem foram definidas através da consulta à ferramenta *Lacunás* (<http://lacunas.inct.florabrasil.net/2019/index>), para a identificação dos gaps de coletas, e foram conduzidas nos Estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Bahia e Pernambuco. Nas atividades de campo foram realizadas observações acerca dos aspectos ecológicos das espécies e a variação morfológica *in situ* das diferentes populações. Além disto, foram obtidos registros fotográficos, espécimes para coleções e material biológico para posterior isolamento de DNA. Todos os espécimes coletados foram depositados no herbário HUCS, com duplicatas no herbário ICN [acrônimos de acordo com Thiers (2019), atualizado constantemente].

Adicional, revisões de herbários foram realizadas a fim de examinar os materiais tipo, para a descrição morfológica das espécies, e a obtenção de dados acerca da distribuição geográfica das mesmas. Os espécimes foram estudados de forma física ou através de imagens. Para tanto, as seguintes coleções biológicas foram consultadas: B, BHCB, BM, CEPEC, CESJ, E, ESA, FLOR, FURB, G, HAS, HB, HCF, HRCB, HUCS, HUCP, HUEFS, ICN, K, LD, MBM, MBML, MEL, OUPR, P, PACA, R, RB, S, SBT, SJRP, SP, SPF, UB, UEC, UPCB, UPS, VIES, VIC e W. Além dos herbários, a base de dados *Global Plants digital database* (JSTOR 2019) foi utilizada, principalmente para

localização de materiais tipo e obtenção de imagens de alta resolução dos respectivos espécimes.

Atualizações nomenclaturais seguiram as normas estabelecidas pelo IBC (Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas) (Turland et al. 2018) e demais orientações propostas por McNeill (2014) e Prado et al. (2015).

**Análises morfológicas**— As descrições morfológicas basearam-se no estudo de esporófitos maduros e de amostras representativas. Foram inclusas nas medições as amplitudes máximas observadas para cada estrutura descrita. A terminologia morfológica seguiu Lellinger (2002). Fotografias detalhadas de algumas estruturas diminutas ou pouco representadas nas ilustrações, foram reproduzidas através de estereomicroscópio Leica EZ4D com câmera acoplada, e tratadas posteriormente no software Adobe Photoshop C6 Portable. Uma tabela sumarizando os principais caracteres diagnósticos presentes nas espécies ocorrentes na área de estudo foi compilada a partir do estudo do material selecionado na revisão taxonômico.

**Sequenciamento de DNA e análises filogenéticas** — A análise filogenética baseou-se no estudo de quatro marcadores plastidiais, sendo duas regiões codificantes (*rbcL* e *rps4*, incluindo o espaçador *trnS*) e duas regiões não codificantes (*rbcL-accD* e *trnG-trnR*) conforme já utilizados por Hennequin et al. (2003, 2010). Na matriz de dados foram inclusas 113 sequências de DNA para 41 terminais, das quais 109 foram obtidas de estudos prévios com o grupo (Hennequin et al. 2003, Hennequin et al. 2006, Hennequin 2010, Del Rio et al. 2017, Gonzatti et al. 2020b) e disponíveis na base de dados *GenBank* (Apêndice 1). Quatro novas sequências de taxa dos subgêneros *Hymenoglossum* (*Hymenophyllum asplenioides*) e *Myrmecostylum* (*Hymenophyllum nebularis*) coletados

na área de estudo foram obtidas para os marcadores *trnG-trnR* e *rps4-trnS*. Devido a homogeneidade morfológica apresentada por estas espécies na área de estudo, somente uma amostra de cada espécie foi incluída na análise. Representantes de todos os subgêneros definidos por Ebihara et al. (2006) foram incluídos na amostragem filogenética. Utilizou-se a espécie *Cephalomanes javanicum* C.Presl como grupo externo conforme utilizado por Del Rio et al. (2017).

Os procedimentos de extração, amplificação e sequenciamento das amostras seguiram os descritos por Gonzatti et al. (2020b). Arquivos em formato FASTA contendo a base de dados das sequências foram submetidos para alinhamento no software virtual MAFFT 7 (Kato et al., 2017). Os alinhamentos foram manualmente revisados no programa MEGA 7 (Kumar et al., 2016), e os gaps foram considerados como dados perdidos. Para cada marcador molecular estimou-se os modelos evolutivos através do software MrModeltest 2.3 (Nylander 2004), com a seleção do modelo através da análise do Critério de Akaike (AIC).

Para o conjunto de dados, análises de Máxima Parcimônia (MP) e Inferência Bayesiana (IB) foram conduzidas através dos softwares PAUP\* 4.0b10 (Swofford 2002) e MrBayes v.3.2.6 (Ronquist et al., 2012), respectivamente. Os critérios adotados para a MP foram: a árvore do consenso estrito obtida a partir das árvores mais parcimoniosas; a robustez dos clados foi inferida com base em 1000 réplicas e buscas heurísticas. Os critérios aplicados à IB foram: duas Cadeias Monte Carlo simultâneas e independentes, com quatro Cadeias de Markov iniciando em uma árvore aleatória, gerando simultaneamente  $10^7$  gerações, com amostragem a cada 100 gerações. As primeiras árvores geradas de cada geração (25% de *burning*) foram descartadas; e a confiabilidade

dos clados foi inferida com base nas probabilidades posteriores (PP). Uma árvore consenso para as análises MP e IB foi editada através do software TreeGraph (Stöver & Müller 2010). A árvore da IB foi utilizada e sobre ela sumarizados os valores de *Bootstraps* (BS) para os clados que foram reconstruídos sem ambiguidades.

***Mapeamento e definição do status de conservação***— Uma base de dados com as localidades de ocorrência das espécies foi elaborada, com base nos registros encontrados na revisão dos herbários. A cada registro foi associada a coordenada geográfica original descrita na etiqueta da exsicata, ou então a coordenada foi atribuída, através do uso da ferramenta virtual GeoLoc (<http://splink.cria.org.br/geoloc>). Registros com duplicidade de ocorrência foram descartados. Através da base de dados das coordenadas, mapas de distribuição das espécies foram elaborados através do software ArcMap 10.1 (ESRI 2010).

Para a delimitação do status de conservação, utilizou-se a base de dados descrita acima e o algoritmo virtual GeoCat (Bachman et al. 2011). Através do GeoCat foram estimados os valores de Extensão de Ocorrência (EOO) e Área de Ocupação (OOA) das espécies, considerando uma área de ocupação de  $2 \times 2$  km<sup>2</sup> para cada registro. Os valores obtidos nestes parâmetros foram aplicados aos critérios B2 da IUCN (IUCN 2019). Conforme recomendações da IUCN (2012), para espécies de amplitude geográfica maior aos limites geográficos avaliados (listas locais), a aplicação de uma categoria de menor ameaça à categoria calculada é indicada. Tal critério foi adotado neste estudo aos taxa com distribuição geográfica que ultrapassam os limites do domínio Mata Atlântica.

## RESULTADOS

**Análises filogenéticas**— A base de dados molecular incluindo os quatro marcadores avaliados resultou em uma matriz contendo 4744 pb (*rbcL* = 1206, *rbcL-accD* = 1430, *rps4-trnS* = 1041 e *trnG-R* = 1078), dos quais 2976 apresentaram-se conservados e 1671 variáveis. Os caracteres que foram parcimonialmente informativos foram 939 (*rbcL* = 113, *rbcL-accD* = 287, *rps4-trnS* = 242 e *trnG-R* = 297), correspondendo a uma taxa de 19% do volume total dos dados do alinhamento.

O resultado das análises de MP e IB está sumarizado na Figura 1. Em nossa análise filogenética os 10 subgêneros de *Hymenophyllum* foram reconstruídos como monofiléticos. Os subgêneros *Hymenophyllum* e *Mecodium* foram sustentados total suporte em ambas análises (BS = 100%, PP = 1.0). Alguns subgêneros foram totalmente sustentados somente pelas análises de IB, como subg. *Sphaerocionium* (BS = 62%, PP = 1.0), *Globosa* (BS = 99%, PP = 1.0), *Pleuromanetes* (BS = 99%, PP = 1.0). Os subgêneros *Fuciformia*, *Cardiomanetes* e *Diploöphyllum* não apresentaram suporte em ambas análises. Os subgêneros investigados neste estudo foram significativamente suportados pelos valores de BS e PP (*Myrmecostylum*: BS = 90% e PP = 1.0; *Hymenoglossum*: BS = 99% e PP = 1.0).

O representante do subgênero *Hymenoglossum* ocorrente no domínio Mata Atlântica (*Hymenophyllum asplenioides*) foi reconstruído em conjunto com as demais espécies do subgênero *Hymenoglossum* (*Hymenophyllum heimii* Tardieu e *H. cruentum* Cav.), formando um grupo monofilético. *Hymenophyllum asplenioides* apresentou-se

como espécie irmã de *H. heimii* (PP = 1.0, BS = 85%), que juntos, formam um clado irmão da espécie *H. cruentum* (BS = 100%, PP = 1.0) (Fig. 1).

Já no subgênero *Myrmecostylum*, a espécie testada (*Hymenophyllum nebularis*) apresentou-se como táxon irmão à espécie *Hymenophyllum tortuosum* Hook. & Grev. (BS = 99%, PP = 1.0). Juntos, *H. nebularis* e *H. tortuosum* compõem o grupo irmão da espécie *H. paniense* Ebihara & K.Iwats., que contém conjunto de espécies formado por *H. scabrum* A.Rich., *H. villosum* Colenso e *H. sanguinolentum* (Forst.) Sw. (BS = 90%, PP = 1.0) (Fig. 1).

**Análises morfológicas**— Na amostragem morfológica foram analisados aprox. 390 espécimes (265 para *Hymenophyllum asplenioides* e 125 para *H. nebularis*) depositados nos mais diferentes herbários. A partir destas análises, uma tabela comparativa resumindo os principais caracteres morfológicos diagnósticos para as duas espécies estudadas é apresentada (Tabela 1).

Para *Hymenophyllum asplenioides* foram estudados materiais provenientes do domínio Mata Atlântica, bem como materiais provenientes da Costa Rica e Jamaica (materiais tipo). Mesmo com grande amplitude geográfica, a espécie é caracterizada por apresentar rizomas com diâmetro fino (0.2–0.3 mm) e revestido por tricomas pardacentos multicelulares e peltados, ou seja, presos ao rizoma pela região central do tricoma (Fig. 2A). Além disto, as frondes apresentam pinatífidas, raramente

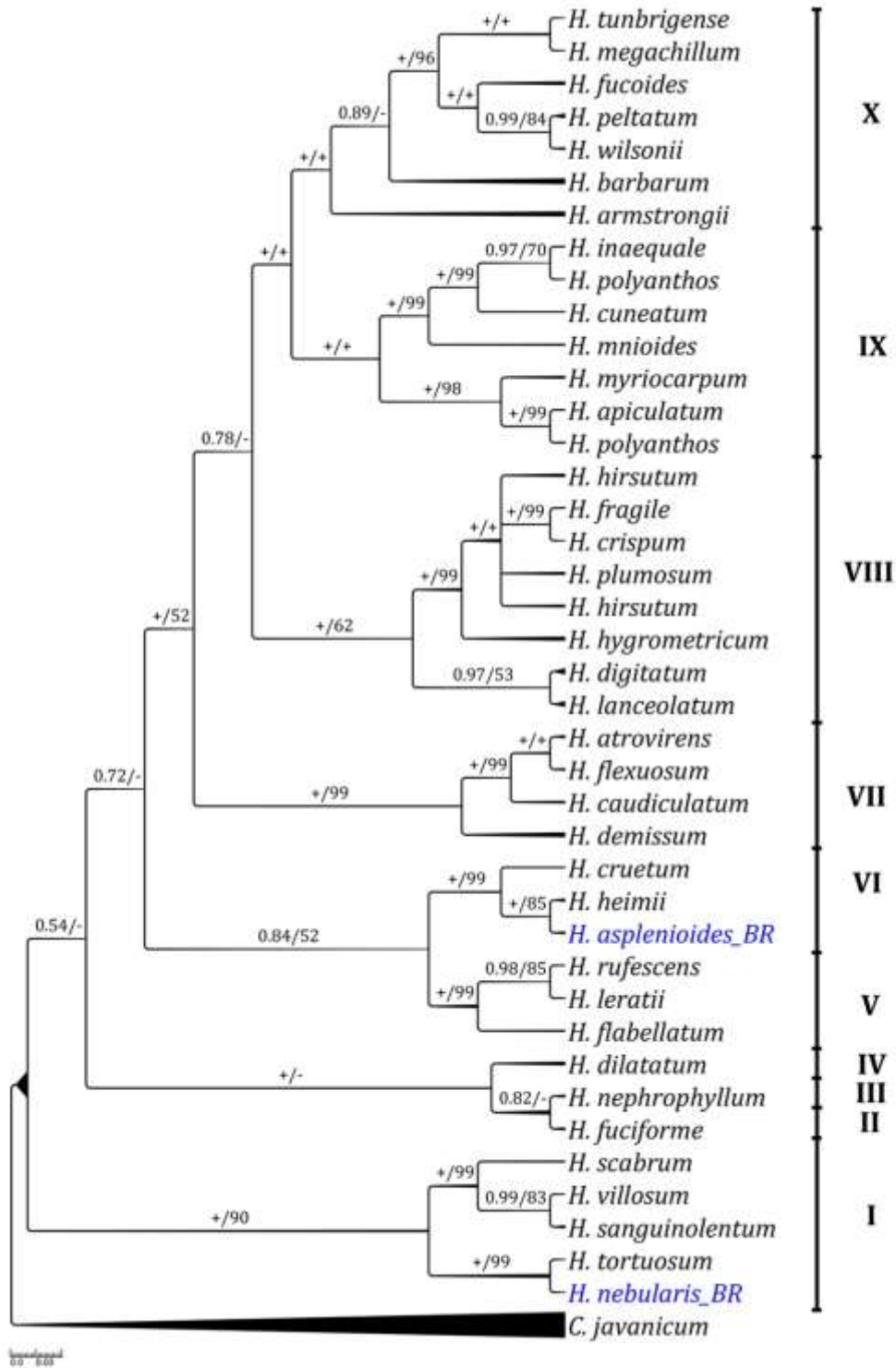


FIG. 1. Relações filogenéticas dos subgêneros *Hymenoglossum* e *Myrmecostylum* com demais subgêneros de *Hymenophyllum* e o posicionamento das espécies *Hymenophyllum asplenoides* e *H. nebularis*, baseados em análises combinadas dos marcadores moleculares *rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* e *trnG-R*. Valores das Probabilidades posteriores (PP) e de Bootstrap (BS) são apresentados sobre os ramos. O sinal de mais (+) representa 1.0 de PP



e 100% de BS. O hífen representa valores de BS inferiores a 50% ou dados ausentes. A espessura dos ramos da árvore representa a distância filogenética entre os taxa. I: Subg. *Myrmecostylum* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats.; II: Subg. *Fuciformia* Ebihara & K. Iwats.; III: Subg. *Cardiomanes* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats.; IV: Subg. *Diploöphyllum* (Bosch) Ebihara & K. Iwats.; V: Subg. *Pleuromanes* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats.; VI: Subg. *Hymenoglossum* (C. Presl) R.M. Tryon & A.F. Tryon; VII: Subg. *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats. VIII: Subg. *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr.; IX: Subg. *Mecodium* C. Presl ex Copel.; X: Subg. *Hymenophyllum*.



FIG. 2. A—B: *Hymenophyllum asplenoides*. A. Detalhe do rizoma e base do estipe, evidenciando o indumento. Voucher: F. Gonzatti 3322 (HUCCS). C—F: *H. nebularis*. C. Ampliação dos tricomas peltados em forma de “T” sobre o rizoma. D. Ampliação do estipe, evidenciando a ala crispada e a margem escarioso-ciliada. E. Segmento estéril. F. Ampliação do soro, evidenciando a margem ciliada do involucre e o receptáculo acrescente projetando para fora do involucre os esporângios. Voucher: F. Gonzatti 3998 (HUCCS). Escalas. A: 0.5 mm. B, C, D, E e F: 1 mm.

inteiras ou pinatissectas, totalmente glabras (Fig. 2B). As nervuras apresentam-se fortemente flexuosas, tanto a central com as nervuras dos segmentos (Fig. 2B). Embora o tecido laminar seja pinatífido ou pinatissecto, a margem do tecido laminar é completamente

lisa. Os soros são amplos ( $1.5\text{--}2.5 \times 1.5\text{--}2.6$  mm) geralmente mais largos que a largura dos lobos férteis da lâmina ( $0.5\text{--}0.4 \times 1\text{--}3$  mm) (Fig. 2B), e imersos no tecido laminar até a metade do comprimento do involúcro (Tabela 1).

A amostragem morfológica para *Hymenophyllum nebularis* incluiu espécimes provenientes da Mata Atlântica, bem como materiais provenientes da Argentina (Bariloche e Río Negro). Dentro dos caracteres importantes para o reconhecimento do táxon está o hábito terrestre ou epífítico (Fig. 4D) e o crescimento ereto, a espessura do rizoma (0.3–0.8 mm) e os tricomas do rizoma peltado estipitados (Fig. 2C). Outros caracteres importantes diagnósticos estão os estipes completamente alados, com ala ampla (0.5–1.0 mm), fortemente crispada, com margem escariosa e laciniada (Fig. 2D). Além disto, apresenta raque completamente alado-crispada, margem dos segmentos recortados, dando origem a lacínias longas (Fig. 2E). Distintamente das demais espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes na área de estudo, os involúcros do soro são alongados (1.6–2.4 mm), com aspecto tubuloso, e receptáculos que são acrescentes na maturidade projetando os esporângios para fora do involúcro (Fig. 2F, Tabela 1).

**Tabela 1:** Tabela comparativa entre os caracteres diagnósticos dos representantes dos subgêneros *Hymenoglossum* e *Myrmecostylum* ocorrentes no domínio Mata Atlântica, Brasil.

Caractere	<i>Hymenophyllum asplenioides</i> (subg. <i>Hymenoglossum</i> )	<i>Hymenophyllum nebularis</i> (subg. <i>Myrmecostylum</i> )
Hábito	Ervas epífitas ou rupestres	Ervas terrestres ou epífitas
Diâmetro do rizoma (mm)	0.2–0.3	0.3–0.8

Tricomas do rizoma (mm)	Peltados sésseis, 0.5–1.8	Peltado estipitados, em forma de T
Diâmetro do estipe	0.2–0.4	0.4–0.8
Ala do estipe	Ausente	Completamente alado
Segmentação da lâmina foliar	Pinatífidas, raramente inteiras ou pinadas	2–4-pinatífidas
Tricomas da lâmina foliar	Ausentes	Presentes, na face abaxial
Margem dos segmentos	Inteira	Incisas, formando lacínias longas
Invólucros do soro	Arredondados, ovados a lanceolados	Oblongos, tubulosos
Margem dos invólucros	Lisa	Incisa a erosa, formando lacínias
Receptáculos (mm)	Filiformes, 0.1–0.2, imersos	Filiformes, 1–5 mm, exsertos
Padrão geográfico	Disjunta entre o sudeste do Brasil e o norte da América do Sul e América Central	Disjunta entre o sudeste do Brasil e o extremo sul da América do Sul

## DISCUSSÃO

Historicamente *Hymenophyllum asplenioides* foi originalmente descrita no gênero *Trichomanes* L. por Swartz (1788), e posteriormente combinada pelo mesmo autor no gênero *Hymenophyllum*. Em circunscrições genéricas e subgenéricas em Hymenophyllaceae, *H. asplenioides* tem sido alocada no gênero *Mecodium* (Copeland 1938), e no gênero *Hymenophyllum* subg. *Mecodium* (Morton 1968), devido ter frondes

glabras e por vezes lâmina pinatífida. Baseados na similaridade morfológica, Ebihara et al. (2006) transferem a espécie para subgênero *Hymenoglossum*, o qual até o momento era reconhecido como monoespecífico (somente com *H. cruentum* Cav.). Atualmente são aceitas dentro do subgênero três espécies: *Hymenophyllum asplenioides*, *H. heimii* e *H. cruentum*.

No presente estudo é a primeira vez que *H. asplenioides* é incluso em uma análise filogenética, e, pelos dados moleculares obtidos, sustentamos a classificação de *H. asplenioides* dentro de *Hymenoglossum*, como já apontadas previamente por Ebihara et al. (2006). No entanto, o estabelecimento claro das sinapomorfias morfológicas que sustentam as três espécies em *Hymenoglossum* ainda não são claras. Para *H. cruentum*, Hennequin et al. (2003) apontam que a espécie apresenta duas linhas de células espessas e escuras que percorrem toda a margem da lâmina, mas este caractere não foi evidenciado em nossos dados morfológicos para *H. asplenioides*. Outro caractere morfológico sinapomórfico sugerido são as lâminas foliares inteiras ou pouco segmentadas (principalmente para *H. cruentum* e *H. heimii* (Hennequin et al. 2006), entretanto em *H. asplenioides* este é um caractere muito variável, podendo haver plantas até com lâminas pinatissectas. Caracteres comuns entre os taxa observados nas revisões de herbário são as nervuras centrais fortemente flexuosas e de coloração marcada (castanhas), células do tecido laminar cuboides e os tricomas do rizoma peltados e pardacentos, porém, trabalhos futuros com anatomia foliar do grupo deverão elucidar melhor os caracteres comuns entre as espécies.

A reconstrução filogenética obtida neste estudo para *Hymenophyllum asplenioides* indica que a espécie ocorrente no domínio Atlântico está mais relacionada filogeneticamente a *H. heimii* Tardieu, do que com *H. cruentum* Cav. O tipo de *H. heimii*

(P00483493) é proveniente de Madagascar, onde a espécie é endêmica. Morfologicamente, *H. heimii* apresenta uma série de caracteres que são compartilhados com *H. asplenoides*, como rizomas delgados, revestidos por tricomas multicelulares peltados, pardacentos, estipes não alados, lâmina foliar ovado-lanceoladas a oblongas, nervura central flexuosa, tecido laminar de margem inteira e completamente glabro. Entretanto, as dimensões das frondes são menores  $3-8 \times 1.5-1.8$  cm (vs.  $4.7-18 \times 1.7-3.7$  em *H. asplenoides*), estipes curtos  $0.7-1.5$  cm long. (vs.  $2.2-6.5$  em *H. asplenoides*), frondes inteiras, crenadas a fracamente lobadas, nervuras secundárias simples, e soros semi-sésseis (Tardieu-Blot 1937).

*Hymenophyllum cruentum* endêmica da face oeste da Cordilheira dos Andes (Larsen et al. 2013). Compartilha os caracteres de rizomas filiformes, com tricomas pardacentos, estipes não alados, frondes glabras e tecido laminar com margem inteira. No entanto, a lâmina foliar de *H. cruentum* é deltoide,  $5-14 \times 2-4$  cm, crenada, com nervuras retas e soros sésseis (Diem & Lichtenstein 1959).

*Hymenophyllum asplenoides* mantém distribuição disjunta das demais espécies do subgênero, ocorrendo no sudeste do Brasil e norte da América do Sul e América Central, enquanto que *H. cruentum* é endêmico do Sul do Chile e *H. heimii* é endêmica de Madagascar. Del Rio et al. (2017) em reconstrução biogeográfica do subgênero *Hymenophyllum* sugere que a disjunção entre *H. cruentum* e *H. heimii* tenha ocorrido por eventos de dispersão por longa distância (LDD), já que as linhagens africanas (*H. heimii*) e americanas (*H. cruentum*) teriam divergido após a total deriva continental.

Dentro do padrão de distribuição geográfica de *Hymenophyllum asplenoides*, as populações apresentam uma amplitude morfológica bastante grande (Tabela 1), mas

mesmo assim tem sido reconhecidas sem ambiguidades nos mais diferentes tratados florísticos (Sturm 1859, Stolze 1976, Sehnem 1971, Proctor 1985, Lellinger 1989, Proctor 1989, Lellinger 1994, Pacheco 1995, Smith 1995, Mickel & Smith 2004, Gómez & Arbeláez 2009, Windisch 2014, Gonzatti & Windisch 2018). Alguns espécimes provenientes das florestas ombrófilas do sul do Estado da Bahia (região da Serra das Lontras e arredores) podem apresentar frondes mais segmentadas (até pinatissectas) (*F. Matos 451, 648* – UPCB), no entanto, em atividades de campo realizadas nessa região, observou-se que as variações ocorrem dentro da mesma população, o que não são significativas para a segregação em um novo táxon.

Na América Central, materiais pinatífidos e com lobos simples e de dimensões menores que *Hymenophyllum asplenioides* têm sido considerados como *H. abruptum* Hook. Tradicionalmente este táxon vem sendo alocado no subgênero *Mecodium* (Copeland 1938, Morton 1968, Ebihara et al. 2006), no entanto compartilha dos mesmos caracteres das espécies do subgênero *Hymenoglossum*.

O subgênero *Myrmecostylum* compreende um grupo de aproximadamente oito espécies que ocorrem no extremo Sul da América do Sul, Nova Caledônia e Nova Zelândia (Ebihara et al. 2006). No Sul da América do Sul está representado por quatro espécies: *Hymenophyllum plicatum* Kaulf., *H. krauseanum* Phil., *H. tortuosum* Hook. & Grev. e *H. nebularis* (sin. *H. magellanicum*). Nossa reconstrução filogenética para o grupo tem demonstrado que *H. nebularis* compõe um grupo irmão da espécie *H. tortuosum* (Fig. 1), que juntas formam um grupo irmão da espécie *H. paniense*, de distribuição para a Nova Caledônia.

As espécies americanas de *Myrmecostylum* compartilham um conjunto de

caracteres morfológicos como a margem dos segmentos laciniados, soros alongados com invólucros longos e exsertos, que não são observados nas espécies ocorrentes na Oceania. Segundo Ebihara et al. (2006), a presença de tricomas multicelulares nos estipes e ou lâminas é característico para o subgênero, bem como a presença de partículas de óleo no tecido laminar, no entanto, este caractere não foi observado nos espécimes estudados. *H. paniense* foi originalmente descrito como relacionado às espécies subgênero *Hymenophyllum* (Ebihara et al. 2003), entretanto reconstruções filogenéticas têm incluso este táxon no subgênero *Myrmecostylum* (Hennequin et al. 2006, 2010, Del Rio et al. 2017). Morfológicamente compartilha o caractere de apresentar tricomas do rizoma estipitados, sobre uma base alargada, como observado em *H. nebularis* (Tabela 1, Fig. 2C).

Dentre os caracteres marcantes encontrados para *Hymenophyllum nebularis* está a ala do estipe, crispada e margem com células escariosas (Fig. 2D), entretanto este caractere foi também observado nas demais espécies da clado sul americano, e ausente nas demais linhagens de *Myrmecostylum* (Oceania). Dentro do clado sul americano, *H. nebularis* diferencia-se por apresentar soros oblongos, com invólucros laciniados e sem pregas nas laterais do invólucro (Tabela 1, Figs. 2C-F).

Embora nossa amostragem filogenética não tenha incluso amostras de ambas as regiões do padrão de distribuição disjunta da espécie, o estudo dos materiais de herbário não deixa dúvidas de que as populações ocorrentes na Argentina e no Brasil representam o mesmo táxon, o que já vem sendo sustentado por outras autoridades do grupo (Diem & Lichtenstein 1959, Larsen 2013). Entretanto, uma análise filogenética baseada em uma amostragem mais ampla ainda é necessária.

Dentro da área de estudo, pequenas variações nas dimensões da fronde (menores),

intensidade da ondulação das alas do estipe e da raque (mais crispadas), bem como do comprimento dos invólucros e dos receptáculos (menores) são observadas com mais frequência quando os esporófitos são epifíticos.

## TRATAMENTO TAXONÔMICO

### CHAVE PARA O RECONHECIMENTO DOS SUBGÊNEROS DE *HYMENOPHYLLUM* OCORRENTES NO DOMÍNIO MATA ATLÂNTICA

1. Frondes com tricomas estrelados nos estipes, tecido laminar ou nervuras.

Subg. *Sphaerocionium*

1. Frondes glabras ou com tricomas simples sobre os estipes ou nervuras. 2

2. Lâminas inteiras ou pinatífidas. Subg. *Hymenoglossum*

2. Lâminas pinadas. 3

3. Segmentos com margem inteira, por vezes ondulada a crispada, mas nunca recortada.

4

3. Segmentos com margem denteada, serrilhada ou incisa. 5

4. Esporângios crescendo em receptáculos espatulados. Subg. *Globosa*

4. Esporângios crescendo em receptáculos filiformes. Subg. *Mecodium*

5. Segmentos laminares serrilhados a incisos, ciliados; estipe e raque com alas crispadas.

Subg. *Myrmecostylum*

5. Segmentos laminares denteados, não ciliados; estipe e raque com alas planas, ou ausentes. Subg. *Hymenophyllum*



### SUBGENUS HYMENOGLOSSUM

HYMENOPHYLLUM ASPLENOIDES (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) (2): 98. 1801. *Trichomanes asplenioides* Sw., Prodr.: 136. 1788. *Mecodium asplenioides* Copel., Philipp. J. Sci. 67: 26. 1938. Tipo: Jamaica, s.d., *O. Swartz s.n.* (lectótipo, primeira etapa designado por Smith [1981: 130]: S, segunda etapa aqui designado: S [S-R-2953]!; isolectótipos: S [S-R-6187]!, LD [1773696]!, MEL [MEL658242]!, B [B-W 20217]!, G [G00348629]!, SBT [SBT10579]!, UPS [V-167109]!).

HYMENOPHYLLUM ASPLENOIDES VAR. PALMATUM Klotzsch ex Fée, Crypt. Vasc. Bresil 192, t. 70, fig. 2. 1869. Tipo: [Brazil, Rio de Janeiro], Cascade Buissay, 30 abr 1868, *A.F.M. Glaziou* 2258 (lectótipo, designado aqui: P [P01314661]!, isolectópito P [P01470787]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, formando relva, filiforme, cilíndrico, 0.2–0.3 mm diam, recoberto por tricomas simples, peltados sésseis, fusiformes, adpressos, pardacentos, 0.5–1.8 mm long., septados, multicelulares (2–7 cel.), mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Fronde**s contíguas a espaçadas, pendentes, 4.7–18 × 1.7–3.7 (8 × 2.4) cm. **Estipes** cilíndricos, castanho-claros, 0.2–0.4 mm diam., 2.2–6.5 cm comp., recobertos na base por tricomas iguais aos do rizoma, glabrescentes na porção distal, não alados. **Lâmin**as ovado-lanceoladas a oblongas, 2.4–15 (8) × 1.7–3.7 (2.4) cm, pinatífidas, raramente inteiras, pinatissectas, ou então pinadas, completamente glabras. **Raques** ausentes. **Nervura central** marcada, flexuosa, castanho-escura, completamente alada. **Pinas** flabeladas a irregularmente

pinatífidas, 5–15 pares,  $1.2\text{--}3.1 \times 0.4\text{--}1.1$  cm, determinadas, levemente assimétricas, mais desenvolvidas no lado acroscópico, no plano da raque, ascendentes, as basais mais segmentadas, completamente adnatos. **Lobos** curtos,  $0.5\text{--}0.4 \times 1\text{--}3$  mm, 3–8 por segmento, margem lisa. **Nervuras** flabeladas a pinadas, marcadas, castanhas. **Soros** terminais, 3–8 por segmento, em ambos os lados dos segmentos,  $1.5\text{--}2.5 \times 1.5\text{--}2.6$  mm, no plano do tecido laminar, sésseis, imersos no segmento sorífero até a metade. **Invólucros** arredondados, ovados a lanceolados, verdes claros, base aguda, ápice redondo a agudo, margem lisa, glabros, válvulas abrindo-se até a metade. **Receptáculos** filiformes, 0.1–0.2 mm diam., imersos, mais curtos que o invólucro (-1 mm), esporângios desenvolvendo-se somente nos dois tersos distais. Figuras 2A–B, 3A–C, 4B–C.

*Distribuição geográfica e habitat* — Espécie de distribuição disjunta entre a América Central e norte da América do Sul (México até Venezuela e Guianas) e o sudeste do Brasil, onde ocorre desde os Estados da Bahia até o Rio Grande do Sul (Fig. 5). Distribui-se em florestas ombrófilas montanas, altomontanas e nebulares, acima de 850 m alt (Figs. 4A–B). Espécie essencialmente epífita, raramente rupestre, crescendo sobre troncos de árvores com maior diâmetro.

*Status de conservação*— Os valores calculados de EOO e AOO, com base em 96 ocorrências, são de 819,454,926 km<sup>2</sup> e 380,000 km<sup>2</sup>, respectivamente. A espécie apresenta ampla extensão de ocorrência e ocupação por distribuir-se continuamente ao longo do padrão geográfico da espécie. Neste sentido, sugere-se a aplicação do status pouco preocupante (LC) para a espécie.

**Material examinado** —**Brasil.**—BAHIA: Abaíra, Tijuquinho, 1.800 m, 12 Mar 1992, *Laessoe & Sano H52537* (HUEFS); idem, Catolés de Cima, trilha para o Pico do

Barbado, 1.615 m, 03 Abr 2010, *Dittrich et al. 1639* (HUCS); Amargosa, Timbó, 884 m, 05 Jul 2009, *Viana et al. 4293* (BHCB); Arataca, Serra do Peito de Moça, 850 m, 06 Ago 2006, *Labiak et al. 3665* (CEPEC, UPCB); idem, 850 m, 19 Jan 2006, *Thomas et al. 14565* (CEPEC); idem, 1.000 m, 21 Jul 2005, *Matos et al. 749* (CEPEC, MBM, UPCB); idem, 09 Dez 2018, *Gonzatti et al. 471* (HUCS); Camacã, RPPN Serra Bonita, 25 Out 2012, *Olenski & Paixão 32* (CEPEC); idem, 750 m, 14 Abr 2007, *Matos et al. 1367* (CEPEC); idem, 835 m, 09 Jul 2005, *Matos et al. 648* (CEPEC, UPCB); idem, Fazenda Serra Bonita, na estrada para a Reserva e Torre da Embratel, 835 m, 13 Fev 2005, *Matos et al. 451* (UPCB); Castro Alves, Serra da Jibóia, Serra da Pioneira, 07 Mai 1993, *Queiroz et al. 3179* (HUEFS); idem, Serra da Jibóia, próximo à Torre a Telebahia, 21 Out 1995, *Melo et al. 1335* (HUEFS, PACA); Mucugê, Serra do Gobira, Mata do Grotão no alto do Gobira, 1.500 m, 15 Fev 2002, *Harley & Giulietti 54499* (HUEFS); Prado, Parque Nacional do Descobrimento, 100 m, 09 Jun 2009, *Matos et al. 1641* (CEPEC); Santa Terezinha, Serra da Jibóia, 765 m, 13 Jan 2010, *Macedo 199* (HUEFS); idem, 760 m, 07 Jul 2001, *Nonato 825* (HUEFS); idem, ápice do Morro, 750 m, 05 Out 1996, *Melo 2663* (HUEFS); idem, 760 m, 04 Mar 2001, *Nonato et al. 817* (HUEFS); idem, 717 m, 31 Out 2009, *Macedo 180* (HUEFS); idem, Serra da Jibóia, alto da montanha subida pelo engenho, 26 Jan 1977, *Windisch & Ghillany 627* (HB); idem, Serra da Pioneira, 03 km de Pedra Branca, 06 Jun 1984, *Noblick et al. 3342* (HUEFS); Uruçuca, distrito de Serra Grande, Parque Estadual da Serra do Condurú, Fazenda Oregon, 29 Set 1999, *Amorim et al. 3141* (CEPEC); Wenceslau Guimarães, Fazenda Boa Esperança, próximo a Reserva Estadual Wenceslau Guimarães, 800 m, 15 Mai 1992, *Thomas et al. 9365* (CEPEC, RB).—MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.200 m, 22 Nov 2006, *Salino et al. 11356*

(BHCB); Araponga, Parque Estadual Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, Totem, 1.600 m, 27 Abr 2013, *Schwartsburd et al. 2774* (VIC); Bandeira, Mata do Boi Rajado, a ca. 14 km da sede de Bandeira, 620 m, 04 Out 2003, *Salino et al. 8962* (BHCB); Belo Vale, 1.300 m, 23 Out 2001, *Salino & Carvalho 7639* (BHCB); Catas Altas, Serra da Caraça, 1.260 m, 07 Fev 2005, *Mota 2724* (BHCB); Conceição do Mato Dentro, 1938, *Barreto 2222* (OUPR); idem, Parque Natural Municipal do Ribeirão do Campo, 08 Nov 2002, *Mota & Viana 1746* (BHCB); idem, Parque Natural Municipal Ribeirão do Campo, 1.280 m, 07 Ago 2003, *Salino & Mota 8878* (BHCB); Morro do Pilar, PARNA Serra do Cipó, trilha do vale do córrego Salitreiro, -7 Abr 2011, *Mota et al. 2203* (BHCB); Olaria, Serra do Cruz, 1.560 m, 23 Jun 2011, *Alves et al. 121* (CESJ); idem, 1.600 m, 21 Dez 2011, *Alves et al. 178* (CESJ); [Ouro Preto], Serra do Frazão, Mai 1907, *Damazio 410* (OUPR); idem, Montanhas do Frazão, 1.050 m, s.d., *Damazio 1863* (R, RB); idem, Serra do Frazão, 05 Nov 1903, *Schwacke 15032* (BHCB, ICN, RB); idem, Perto de Tripuhy, s.d., *Baeta s.n.* (OUPR 10958); idem, Tripuhy, Jun 1910, *turma de alunos s.n.* (OUPR 10957); Rio Preto, Serra Negra, Cachoeira da Água Vermelha, 26 Jun 2008, *Souza & Bastos Neto 501* (CESJ); idem, Serra Negra, s.d., *Viana 2164* (CESJ, MBM); idem, Serra Negra, trilha para o Marciano, 14 Out 2008, *Abreu & Matozinhos 281* (CESJ); idem, Serra Negra, Nicho da Égua, 1.480 m, 30 Abr 2008, *Salino et al. 13281* (BHCB); idem, Serra do Funil, complexo das cachoeiras Água Vermelha e Ninho da Égua, 1.000 m, 12 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5408* (HUCS); Santa Maria do Salto, divisa entre Bahia e Minas Gerais, Fazenda duas Barras, 950 m, 08 Fev 2006, *Matos et al. 918* (CEPEC, UPCB); idem, Distrito de Talismã, Fazenda Duas Barras, 725 m, 08 Mar 2004, *Salino et al. 9490* (BHCB); Serra do Caparaó, 29 Set 1977, *Krieger s.n.* (CESJ 15128); idem, 15 Out 1988, *Brügger et al. s.n.* (CESJ

23512); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, nascentes do Córrego das Éguas, 1.546 m, 09 Out 2007, *Almeida & Souza 1288* (BHCB); idem, Parque Estadual do Rio Preto, Chapada do Couto, nascentes do Rio Preto, 1.573 m, 12 Out 2008, *Almeida et al. 1480* (BHCB); Sapucaí Mirim, Propriedade Sr. Germano, 1.430 m, 19 Jul 207, *Salino et al. 12822* (BHCB); Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 1.150 m, 20 Mai 2006, *Salino et al. 11100* (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, Trilha da Balança, 1.600 m, 18 Jul 2008, *Labiak et al. 4831* (CEPEC, MBML, RB, UPGB); idem, Parque Estadual do Forno Grande, 1.400 m, 28 Jun 2008, *Salino et al. 13703* (BHCB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, 1.000 m, 12 Set 2008, *Salino et al. 13857* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra Escorada, 1.190 m, 10 Fev 2011, *Souza et al. 1466* (BHCB); idem, 06 Abr 2011, *Souza et al. 1517* (BHCB); Domingos Martins, Marechal Floriano, Sítio Almir Bressan, 700 m, 21 Jul 1988, *Pereira et al. 1647* (VIES); Itaguaçu, Morro do Caparaó (de Itaguaçu), 1.360 m, 17 Jul 2007, *Labiak et al. 4170* (MBML, UPGB); Santa Tereza, Reserva Biológica de Nova Lombardia, estrada para Nova Lombardia, 850 m, 20 Fev 2002, *Kollmann et al. 5589* (BHCB, MBML); idem, Estação Ecológica de Santa Lúcia, 24 Fev 1996, *Salino 2627* (BHCB); idem, Reserva Biológica Augusto Ruschi, Trilha da Preguiça, 830 m, 03 Dez 2008, *Salino et al. 14059* (BHCB).—RIO DE JANEIRO: Guapimirim, Paraíso, Estação Estadual do Paraíso, Centro de Primatologia do Rio de Janeiro, Trilha da Ruína, 02 Nov 2006, *Jascone et al. 789* (HB); idem, Estação Ecológica Estadual de Paraíso, margens do Rio Paraíso, 20 Nov 1991, *Sylvestre et al. 627* (RB); idem, Estação Ecológica do Paraíso, próximo a crista da montanha, 1.100 m, 03 Abr 2011, *Engelmann & Wesenberg RE1568* (RB); idem, Granja Monte Olivete, Trilha das

Andorinhas, 500 m, 18 Jan 1995, *Braga & Bovini 1705* (RB); [Itatiaia] Serra do Itatiaia, 1.500 m, Set 1913, *Toledo & Brade 6584* (HB, MBM, SP); idem, Serra do Itatiaia, Parque, 04 Fev 1967, *Sehnem 9073* (PACA); idem, Serra do Itatiaia, 22 Jun 1930, *Brade 10167* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha Rui Braga, Rebouças, Sede, 1.600 m, 26 Nov 2009, *Damasceno et al. 409* (RB); idem, 12 Set 2009, *Damasceno & Condack 340* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha do Hotel Simon, para os Três Picos, 29 Set 2005, *Sylvestre et al. 1846* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha do Hotel Simon para os Três Picos, 1.540 m, 30 Mai 2006, *Cordero et al. 18 et 19*(RB); idem, Itatiaia, km 10, Mar 1937, *Brade 15552* (RB); Nova Friburgo, Parque Estadual dos Três Picos, 1.200 m, 01 Set 2012, *Bonnet & Caglioni 120* (FURB); idem, Mury, cotovelo São João, 1.800 m, 12 Nov 1976, *Windisch & Ghillany 594* (HB); idem, Caledônia, 14 Mai 1951, *Capell s.n.* (RB 76618); idem, Teodoro de Oliveira, Parque Estadual dos Três Picos, Pousada Vale dos Sonhos, 1.408 m, 01 Ago 2013, *Damasceno et al. 693* (R); idem, Distrito de Macaé de Cima, Sítio Sophronites, trilha para a Serra dos Pirineus, 26 Out 1990, *Sylvestre et al. 362* (RB); idem, Macaé, Glicério, Serra de Cubrixais, Fazenda Cubrixais, base do Pico do Frade, 1.025 m, 29 Jun 2016, *Braga 16-018* (RB); idem, Matta do Registro, 07 Mai 1927, *Bandeira s.n.* (RB 00648557); Petrópolis, 1941, *Fritz Lauro s.n.* (RB 135469); Resende, Parque Nacional do Itatiaia, face Sul do Monte Itatiaia, 1.850 m, 29 Jul 1966, *Eiten & Eiten 7576* (SP, UB); idem, 31 Jul 1966, *Eiten & Eiten 7741* (HB); Rio de Janeiro, Guanabara, estrada da Vista Chinesa, Centro de Conservação da Natureza, 19 Fev 1968, *Monteiro 02* (HRCB, PACA); idem, Guanabara, Morro Queimado, 700 m, 21 Out 1966, *Sucre & Pereira 1119* (HB, RB); Santa Maria Madalena, Mata da Furquilha, 30 Aug 1930, *Santos Lima Jr. 03* (R); idem, Pedra Duleois, 22 Mar 1955, *Pereira 1301* (RB); idem, Madalena,

Rio Vermelho, Jun 1933, Santos-Lima 157 (RB); idem, Pedra Dubois, 22 Mar 1955, *Pereira 1301* (HB); Teresópolis, 07 Abr 1977, *Brugger s.n.* (BHCB, CESJ 14791); idem, Várzea, 950 m, Set 1929, *Brade 9201* (R); idem, Poço D'Antas, 24 Mar 1926, *Bandeira s.n.* (RB00648647); idem, Soberbo, 900 m, 08 Aug 1962, *Abeubroth 12* (HB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, junto a trilha de acesso ao Véu de Noiva, 1.587 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3961* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, entre a barreira e o Abrigo 1, 28 Abr 1962, *Santos et al. 1196* (R); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 1.100 m, Abr 1943, *Lutz 1973* (R); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 09 Mar 2005, *Engelmann RE294* (RB); idem, Parque Estadual dos Três Picos, Jacarandá, Trilha do Alto da Boa Vista, 1.200 m, 19 Abr 2011, *Engelmann et al. RE1722* (RB).—SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, nas trilhas da Estação e da Pedra Vermelha, 1.350 m, *Salino et al. 6304* (BHCB); Biritiba Mirim, Estação Biológica de Boracéia, 890 m, 10 Mai 1984, *Custodio-Filho 2405* (SP); Campos do Jordão, Parque Estadual de Campos do Jordão, trilha do Rio Sapucaí, 1.550 m, 07 Jul 1992, *Salino 1374* (UEC); Cananéia, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, 25 Jun 2002, *Breier & Singer 265* (ESA, UEC); idem, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, 23 Mai 2002, *Breier & Andrade 116* (UEC); Caraguatatuba, Estrada da Intermediária, 1.200 m, 25 Abr 2000, *Salino et al. 5402* (BHCB, ESA); Cunha, 27 Aug 1987, *Soares 04* (SJRP); Iguape, Reserva Biológica da Juréia, trilha para a Figueira Grande, 15 Aug 1990, *Mamede et al. 275* (SP, UPCB); Eldorado, Parque Estadual de Intervales, Núcleo Barra Grande, Trilha da Cachoeira das Pedrinhas, 790 m, 16 Abr 2003, *Salino et al. 8529* (BHCB); Iporanga, Área da Fazenda Intervales, 22 Mai 1996, *Prado et al. 934* (SP); idem, Iporanga/Apiai, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira – PETAR, Núcleo Caboclos, 16 Aug 2012, *Mazziero & Engels*

1164 (UPCB); Juquiá, Fazenda Poço Grande, 600 m, Fev 1926, *Brade 21480* (HB, SJRP); Mauá, Serra da Mantiqueira, Mar 1913, *Toledo 468* (RB); Mongaguá, pequena trilha que dá acesso a uma das cachoeiras da região, 02 Aug 1997, *Athayde-Filho 222* (HB, RB, SJRP, SP); Natividade da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Trilha do Pico do Corcovado, 1.000 m, 01 Nov 2001, *Salino et al. 7787* (BHCB, HRCB); Paranapiacaba, Estação Biológica, 29 Mar 1951, *Handro 239* (SP); Salesópolis, Estação Biológica de Boracéia, 900 m, 24 Mai 1999, *Labiak 1089* (SP, UPCB); idem, Estação Biológica de Boracéia, 12 Set 1961, *Mattos 9116* (HAS); idem, estrada da Petrobrás, entre Salesópolis e Caraguatatuba, 11 Jul 1972, *Windisch 95* (HB, HRCB, PACA); idem, 24 Jul 1972, *Windisch 104 et 105* (HB, PACA); Santo André, Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, 14 Jan 1932, *Silva 379* (SP); idem, 26 Nov 1980, *Rosa & Pires 3939* (SP); idem, Parque Natural Municipal Nascentes de Paranapiacaba, 26 Set 2009, *Schwartsburd et al. 2271* (HUCS, VIC); idem, Paranapiacaba, estrada para Mogi das Cruzes, 21 Jun 1975, *Windisch 869* (HB, SJRP); Santos, 18 Out 1894, *Mosén 3104* (R); São Miguel Arcanjo, Parque Estadual Carlos Botelho, 25 Abr 2002, *Udulutsch et al. 736* (ESA); São José do Barreiro, Parque Nacional da Bocaina, trilha do arroio dos fundos do alojamento, 1.513 m, 01 Mai 2018, *Gonzatti et al. 4412* (HUCS); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Trilha da Pirapitinga, 900 m, 04 Mar 2001, *Salino et al. 6170* (BHCB); São Miguel Arcanjo, Parque Estadual Carlos Botelho, 21 Nov 2014, *Moraes et al. 4115* (HRCB); São Paulo, Alto da Serra, Estação Biológica, 12 Aug 1920, *Hoehne s.n.* (SP 1700); idem, Ipiranga, 23 Set 1922, *Kuhlmann s.n.* (RB00648586); idem, Alto da Serra, 26 Mai 1907, *Husteri 20* (SP); idem, Caixa D'Água, 04 Out 1922, *Kuhlmann s.n.* (RB 25137); idem, Alto da Serra, Parque Cajurú, Jun



1910, *Luederwaldt 1581* (SP); idem, Alto da Serra, Estação Biológica, 03 Nov 1917, *Hoehne s.n.* (SP 839); idem, Ilha do Cardoso, picada para Cachoeira Grande, 10 Dez 1981, *Yano 3268* (SP); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Trilha do Campo, 800 m, 10 Abr 2001, *Farah et al. 2014* (ESA); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Trilha do Campo, 800 m, 10 Abr 2001, *Salino 6450* (BHCB, ESA); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras, 27 Set 2002, *Breier & Dittrich 685* (ESA, UEC); idem, Parque Estadual Carlos Botelho, núcleo de Sete Barras, 120 m, 27 Set 2002, *Dittrich & Breier 1215* (BHCB, HRCB); [Taubaté], Serra do Mar, Rodovia Taubaté-Ubatuba, 600 m, 13 Fev 1987, *Windisch et al. 5011* (HB); Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, 1.000 m, 19 Jun 2008, *Paciência 2999* (UEC); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, Trilha do Pico do Cuscuzeiro, 1.200 m, 07 Aug 2001, *Salino et al. 7292* (BHCB); Alto da Serra [Paranapiacaba], 1.200 m, 14 Jul 1912, *Brade 5221* (HB).—PARANÁ: Alexandra, PARNA Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.280 m, 20 Mai 2005, *Paciência et al. s.n.* (UPCB); Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, Trilha do Mirante, 250 m, 27 Mai 2006, *Matos & Gomes 1171* (MBM, UPCB); Campina Grande do Sul, Morro do Luar, 08 Out 1967, *Imaguire 241* (PACA); idem, Pico Paraná, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2957* (HUCS); idem, Serra do Capivari, Morro Capivari Grande, 1.600 m, 04 Mar 2007, *Schwartsburd & Lima 1212* (MBM, UPCB); idem, Parque Estadual Pico Paraná, Morro Camapuã, 1.200 m, *Pereira et al. 425* (UPCB); Guaraqueçaba, Ribeirão do Bananal, 20 m, 08 Out 1970, *Hatschbach 24897* (HB, MBM, PACA); idem, Tagaçaba, Caçada, Reserva Natural Itaquí, 15 Jan 2003, *Borgo et al. 2182* (MBM); idem, Serra Gigante, Pico Pasmado, 1.020 m, *Scheer & Mocoinski 720* (MBM); Guaratuba, Piçarras, Baía de Guaratuba, Jul

1951, *Frenzel 645* (HUCP, RB); idem, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 17 Mai 2006, *Matos et al. 1150* (UPCB); idem, Morro do Canal, 04 Dez 2008, *Kersten 1345* (HUCP); idem, Mananciais da Serra, 17 Abr 2009, *Michelon 430* (HUCP); idem, Morro do Canal, 1.200 m, 06 Jul 2009, *Michelon & Selusniaki 472* (HUCP); idem, Morro do Canal, 1.300 m, 07 Nov 2009, *Selusniaki & Michelon 2900* (HUCP); idem, Alto da Serra, Rio Itacaré, 10 Mar 1996, *Ribas et al. 1364* (MBM); idem, Colônia Parati, 20 Mar 2002, *Silva & Cordeiro 3593* (MBM); idem, Estrada do Cubatão, Rio a Berta, 160 m, 23 Jul 2014, *Motta et al. 4396* (MBM); Morretes, Parque Estadual Pico do Marumbi, 650 m, 23 Jan 1999, *Dittrich 553* (ICN); idem, Estrada da Graciosa, Serra do Mar, 14 Nov 1980, *Dombrowski & Scherer 12138* (MBM); idem, Serra da Igreja, 22 Jan 2013, *Grizzon et al. 163a* (HUCS, MBM); idem, Parque Estadual do Pico do Marumbi, Pico do Morro Facãozinho, 23 Set 2000, *Petean 99* (MBM); Ipiranga, 900 m, Aug 1904, *Dusén 3494* (R); Paranaguá, Morro Bento Alves, Ilha do Mel, 100 m, 25 Jan 1999, *Dittrich & Kozera 577* (ICN); idem, Pontal do Sul, 3 m, 25 Set 1967, *Hatschbach 17219* (MBM, PACA); idem, Picadão Cambará, Col. Limeira, 50 m, 21 Nov 1967, *Hatschbach 17909* (MBM, PACA); idem, Rio Cambará, 50 m, 28 Mai 1968, *Hatschbach 19250* (MBM, PACA); idem, FLOE Palmito, 4 m, 26 Jan 2005, *Paciencia et al. s.n.* (UPCB 57914); Piraquara, Haras Santo Antônio, 14 Abr 2004, *Kersten 839* (MBM); Quatro Barras, Parque Estadual da Graciosa, subida para o Morro Sete, 08 Jun 2012, *Canestraro et al. 366* (MBM); idem, Morro Anhangava, 1.350 m, 22 Mar 1998, *Labiak 744* (SP, UPCB); idem, Morro Anhangava, 22 Aug 2008, *Bianchi et al. 265* (HUCP); idem, Morro Anhangava, 1.400 m, 11 Mar 2004, *Kersten 816* (HUCP); idem, Morro Sete, Serra do Mar, 900 m, 09 Mar 1994, *Clark et al. 1205* (MBM, SP); idem, Morro Mãe Catira, 09 Abr 1986, *Cordeiro*

& *Manosso 294* (MBM); idem, 17 Aug 1989, *Kummrow & Nicolack 3178* (HUCS, MBM); idem, Estrada da Graciosa, Morro do Sete, 1.000 m, s.d., *Christenhusz et al. 4716* (UPCB); São José dos Pinhais, RPPN Nhandara Guaricana da Usina, 900 m, 15 Mar 2011, *Kersten 1533* (HUCP); idem, RPPN Nhandara Guraricana, 21 Abr 2013, *Engels et al. 695* (MBM).—SANTA CATARINA: Antônio Carlos, RPPN Caraguatá, 710 m, 09 Nov 2009, *Cadorin et al. 477* (FURB); Blumenau, Parque Nacional da Serra do Itajaí, *Gasper 2534* (FURB); idem, 17 Aug 2007, *Gasper 627* (FURB); Brusque, Morro da Baleia, 27 Out 1947, *Reitz 1916* (RB); Botuverá, Reserva Biológica Canela Preta, 639 m, 30 Mar 2010, *Stival-Santos et al. 2287* (FURB); idem, Parque Ecológico Spitzkopf, Trilha do Pico, 835 m, 04 Jan 2012, *Matos & Matos 1982* (RB, UPCB); idem, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 1.000 m, 26 Set 2009, *Cadorin 107* (FURB); idem, Cinema, 526 m, 24 Set 2009, *Korte & Knies 311* (FURB); Doutor Pedrinho, Forçação, 785 m, 25 Mai 2010, *Cadorin et al. 2421* (FURB); Florianópolis, Ilha de Santa Catarina, Unidade de Conservação Ambiental Desterro, trilha Maíke, 29 Jul 2011, *Souza et al. 2038* (FLOR); idem, Itacorobi, 15 Set 1946, *Rohr 383* (RB); idem, Parque Municipal da Lagoa do Peri, 317 m, 10 Mar 2010, *Cadorin et al. 1625* (FURB); idem, Saco Grande, 300 m, 15 Mai 1957, *Rohr 3070* (HB); idem, Sertão da Lagoa, 20 Aug 1945, *Rohr 1076* (RB); idem, Ilha de Santa Catarina, Morro do Antão, 07 Mai 1946, *Rohr 340* (PACA, RB); idem, Armação Sum, 150 m, 15 Dez 1947, *Sehnem 3164* (HUCS, PACA); Garuva, Alto Quiriri, 1.370 m, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2998* (HUCS); idem, Monte Crista, 800 m, 08 Out 1960, *Reitz & Klein 10098* (PACA); idem, estrada Bonita, Rio Bonito, 800 m, 25 Jun 2010, *Vieira et al. 2263* (FURB, HUCS); idem, Pico Garuva, 09 Jul 2010, *Mancinelli et al. 1268* (UPCB); Ilhota, Morro do Baú, 800 m, 09 Out 1993, *Falkenberg 6258* (FLOR); idem, Morro do Baú, 750

m, 08 Mai 1993, *Falkenberg 6227 et 6238* (FLOR); idem, Morro do Baú, 230 m, 15 Dez 2016, *Funez et al. 5981* (FURB); idem, Parque Botânico Morro do Baú, 810 m, 02 Jul 2015, *Caglioni & Caglioni 417* (FURB); idem, Morro do Baú, 29 Jan 1948, *Reitz 2122* (RB); Imaruí, Alto Rio D'uma, 450 m, 15 Jan 1974, *Bresolin 1100* (FLOR, PACA, R); Itapoá, Reserva Volta Velha, 21 Mar 1995, *Labiak 255* (MBM, UPCB); Joinville, Rio Manso, 770 m, 29 Mai 2010, *Cadorin et al. 2451* (FURB); idem, Rio Manso, 770 m, 02 Fev 2010, *Cadorin et al. 1103* (FURB); idem, Cubatão, 1.169 m, 06 Jul 2010, *Cadorin et al. 2886* (FURB); idem, Serra Queimada, 1.150 m, 21 Abr 2010, *Vieira et al. 2175* (FURB); Mirim Doce, Morro do Funil, 1.131 m, 06 Out 2009, *Schmitt et al. 146* (FURB); Nova Trento, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 1.097 m, 15 Jun 2010, *Cadorin et al. 2559* (FURB); Ponte Alta, Morro do Funil, 1.135 m, 23 Mar 2008, *Gasper et al. 1657* (FURB); Praia Grande, Serra do Faxinal, 958 m, 13 Mai 2010, *Schmitt et al. 2258* (FURB); Presidente Nereu, Braço do Salão, Fazenda Sabiá, 533 m, 27 Out 2009, *Schmitt et al. 436* (FURB); Rio do Campo, Anta Branca, antigo Alto Rio do Oeste, 786 m, 22 Fev 2010, *Korte & Kniess 1970* (FURB); Santo Amaro da Imperatriz, Pico do Tabuleiro, Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, 850 m, Mai 2014, *Carmes 07* (FLOR); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 1.200 m, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3731* (HUCS); São Martinho, Chicão, Vargem do Cedro, Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, 558 m, 01 Jun 2010, *Schmitt et al. 2533* (FURB); Urubici, estrada para a Serra do Corvo Branco, 1.037 m, 11 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3202* (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, Fortaleza, 09 Abr 1982, *Bueno s.n.* (ICN 85311); idem, Serra do Faxinal, 900 m, 23 Fev 1951, *Sehnem 5637* (PACA); idem, Serra do Faxinal, 1.000 m, 19 Dez 1950, *Sehnem 5094* (PACA); idem, topo do morro da Serra do Faxinal, 959 m, 16 Jan 2017, *Gonzatti 3321 et*

3322 (HUCS); Maquiné, Reserva Biológica da Serra Geral, 12 Abr 2005, *Senna* 836 (HAS); idem, Barra do Ouro, Cascata do Garapiá, 20 Jan 1997, *Kazmirczak & Senna* 267 (ICN); Morrinhos do Sul, Vale do Paraíso, Serra da Tajuva, 750 m, 14 Jan 2017, *Gonzatti & Valduga* 3273 (HUCS).

**Material examinado adicional— Costa Rica:** La Palma, 1.400 m, 10 Abr 1908, *Brade & Brade* 125 (HB); São José, Parque Nacional Braulio Carrillo, 1.700 m, Mar 1983, *Gómez* 20182 (MBM). **Jamaica:** slopes of John Crow Peak, 1.500 m, 12 Mar 1920, *Maxon & Killip* 992 (HB, US).

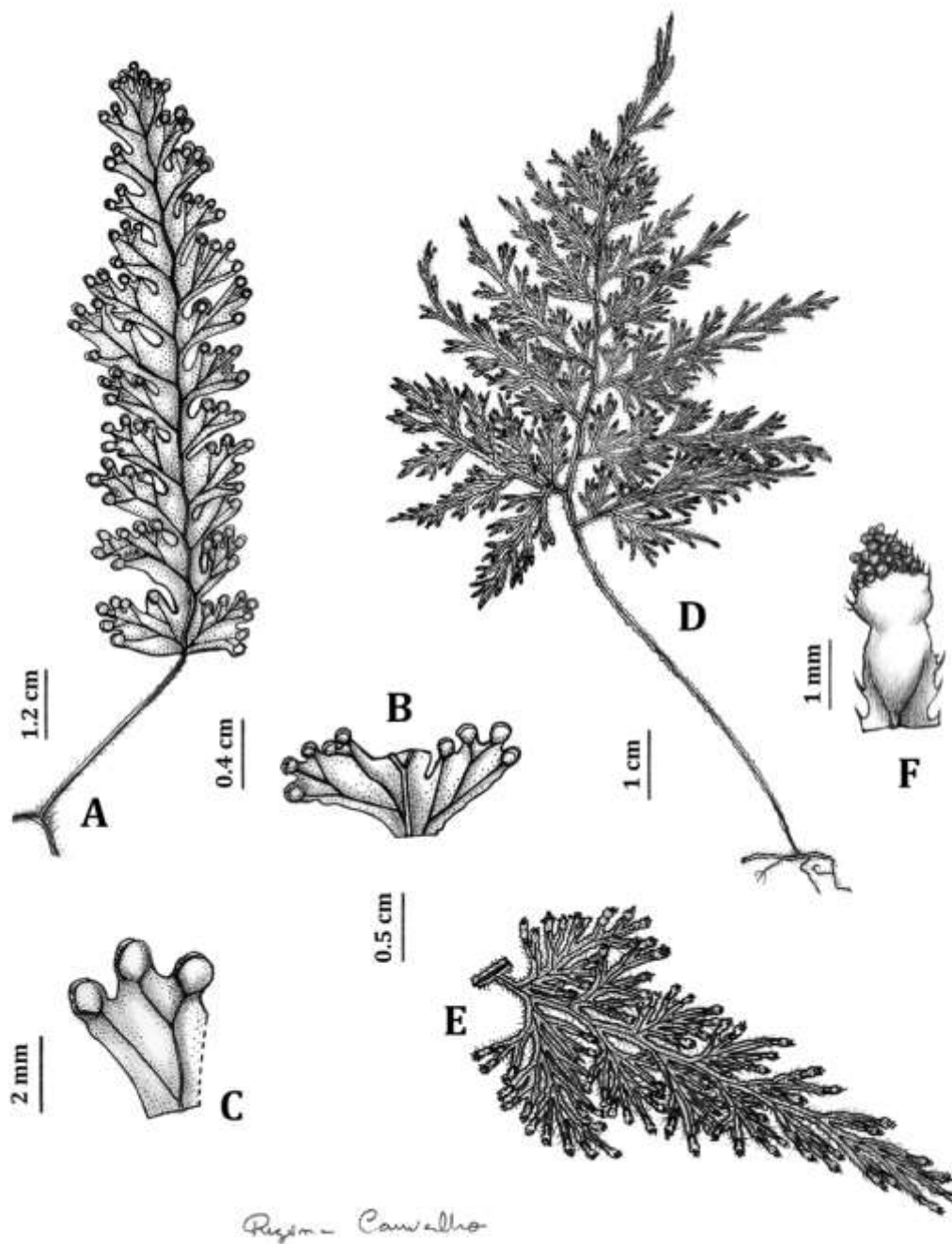


FIG. 3. A—C: *Hymenophyllum asplenioides*. A. Hábito. B. Recorte da região mediana da lâmina foliar. C. Detalhe do padrão de ramificação das nervuras e dos soros. Voucher: F. Gonzatti 3322 (HUCS). D—F: *H. nebularis*. D. Hábito. E. Detalhe da pina fértil. F. Ampliação do soro. Voucher: F. Gonzatti 3998 (HUCS).

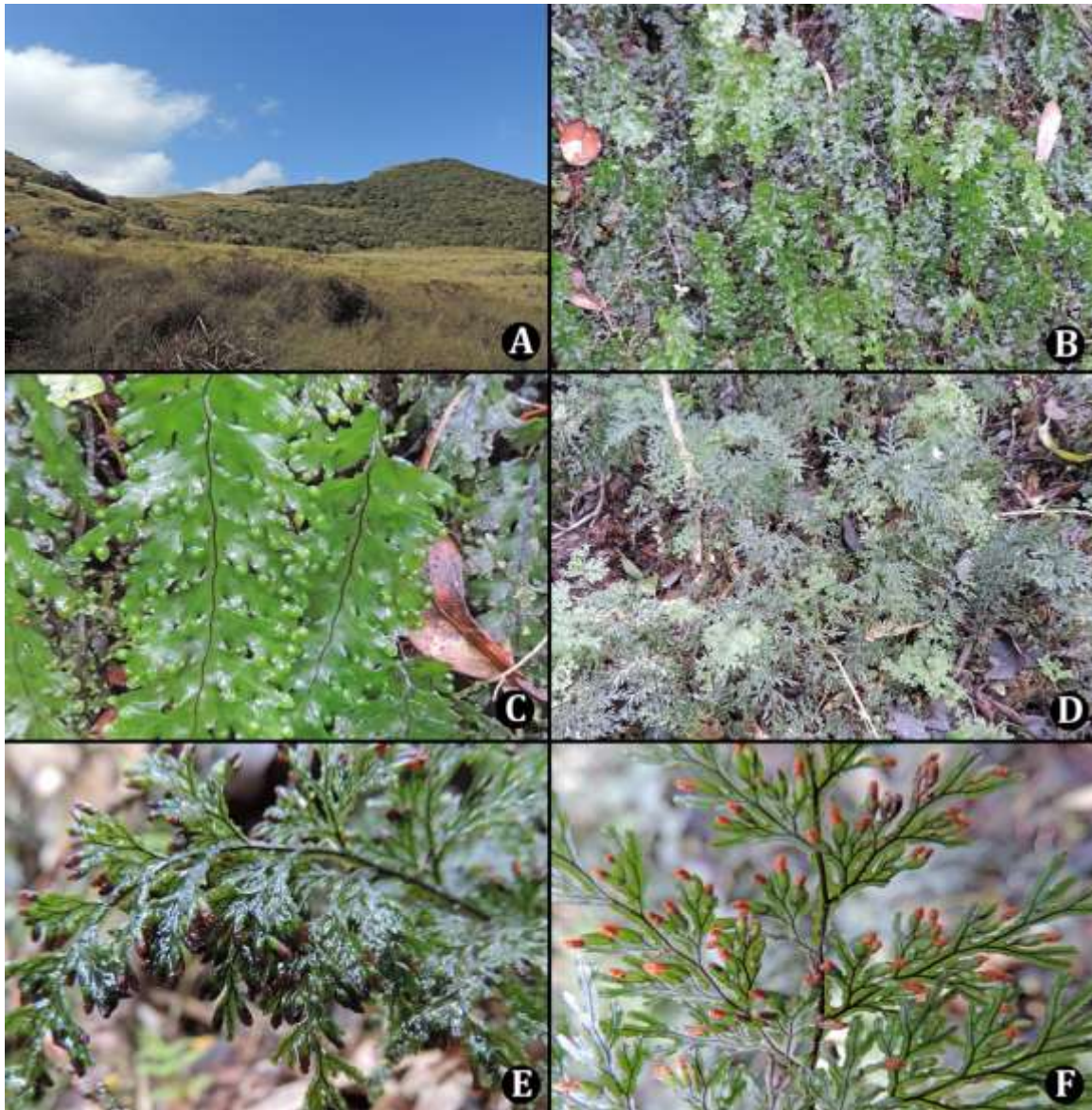


FIG. 4. A. Formações ombrófilas altomontanas e nebulares onde ocorrem ambas espécies *Hymenophyllum asplenioides* e *H. nebularis*. B–C: *H. asplenioides*. B. Aspecto de uma população crescendo como epifítica. C. Hábito. D–F: *H. nebularis*. D. Aspecto de uma população crescendo como terrestre. E. Detalhe da face adaxial da fronde. F. Vista da face abaxial da fronde.

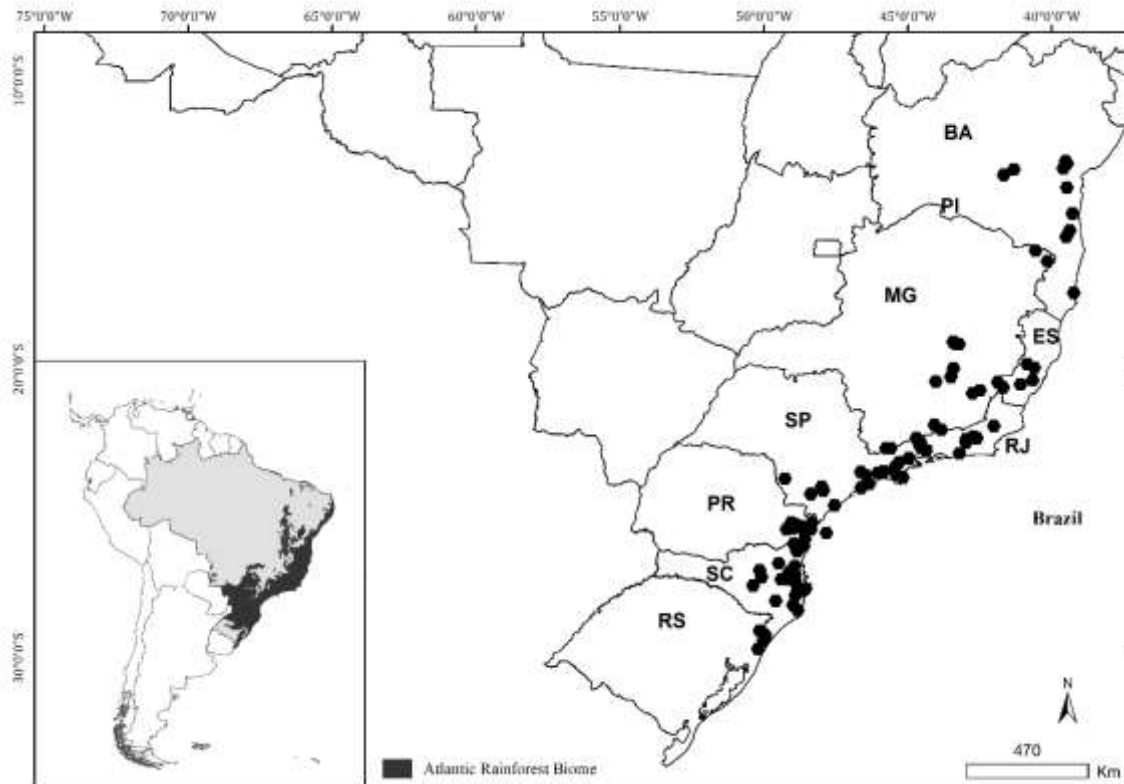


FIG. 5. Padrão de distribuição geográfico de *Hymenophyllum asplenioides* no domínio Mata Atlântica, Brasil.

#### SUBGENUS *MYRMECOSTYLUM*

*HYMENOPHYLLUM NEBULARIS* Gonzatti & Windisch, **nom. nov.** Nome Substituído:

*Didymoglossum magellanicum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6(3): 331. 1827.

*Leptocionium magellanicum* (Desv.) Bosch, Ned. Kr. Arch. 4 (4): 384. 1859.

*Meringium magellanicum* (Desv.) Copel. Philipp. J. Sci. 67(1): 45. 1938. TIPO: [Argentina-Chile], Habitat ad terram Magellanicam, *s.d.*, *s.c.* (holótipo: P [Herbário A.N. Desvaux, P00622140]).

*HYMENOPHYLLUM MAGELLANICUM* (Klotzsch) Willd. ex Kunze, Bot. Zeitung (Berlin) 5:



226. 1847. *Ptychophyllum magellanicum* Willd. ex Klotzsch, Linnaea 18: 533. 1844.  
TIPO: [Argentina-Chile], Habitat ad terram Magellanicam, s.d., *Philippi s.n.*  
(holótipo: B, Herbário Willdenow [B-W-20245], isótipo: K [duas exsicatas,  
K000589690, K000589692]!).

HYMENOPHYLLUM SESELIFOLIUM C. Presl, Hymenophyllaceae: 52. 1843. *Leptocionium  
attenuatum* (Hook.) v. d. Bosch, Ned. Kr. Arch. 4 (4): 384. 1859. TIPO: [Chile],  
Habitat in Chile, s.d., *H. Cuming 6* (lectótipo, designado por Larsen et al. 2013, K  
[K000589692]!; isolectótipos: E [três espécimes, E00420018,  
E00215336; E00215340]!, BM [BM001072748]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, castanho escuro, 0.3–0.8 mm diam., revestido por uma mescla de tricomas simples, basifixo e tricomas peltados estipitados (em forma de T), castanhos, multicelulares, 0.5–1.3 mm, mais densos nos rizomas jovens, caducos nos rizomas maduros. **Frondes** contíguas a espaçadas, eretas, arqueadas, 5.9–20 × 4–9 cm. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.4–0.8 mm diam., 2.5–9.5 cm long., castanho-escuros, revestidos na base por tricomas semelhantes aos do rizoma, glabrescentes na parte distal, completamente alado até a base, ala ampla, 0.5–1.0 mm ampla, ondulada a crispada, margem escariosa, irregularmente laciniada. **Lâminas** triangulares a lanceoladas, 2–4-pinatífidas, 3.5–11 × 4–9, revestidas na raque e nas nervuras por tricomas capitados bicelulares na face abaxial, face adaxial glabra. **Raques** castanho-escuros, levemente flexuosas, completamente aladas, alas iguais às do estipe. **Pinas** 2–3 pinatífidas, simétricas, 2.1–5.1 × 1.4–2.9, determinadas, ascendentes, completamente adnatas à raque, primeiro par basal levemente reduzido. **Segmentos**

lineares, 0.7–1.1 mm larg., margem incisa, formando lacínias longas (0.2–0.3 mm). **Soros** terminais,  $1.6\text{--}2.4 \times 0.5\text{--}0.9$  mm, em ambos os lados da pina, no plano da lâmina, imerso no segmento fértil, alados até a metade. **Invólucros** oblongos, tubulosos, esverdeados, glabros, base aguda, ápice agudo a arredondado, margem incisa, formando cílios (0.1 mm), por vezes margem erosa ou irregularmente denteada, cílios por vezes estendendo-se pelas laterais do invólucro, valvas abrindo-se no último terço apical. **Receptáculos** filiformes, cilíndricos, 1–5 mm, exserto, acrescente na maturação projetando os esporângios para fora do invólucro, esporângios desenvolvendo-se somente na metade superior do receptáculo. Figuras 2C–F, 3D–F, 4D–F.

*Distribuição geográfica e habitat* — Disjunta entre o extremo sul da América do Sul e o sudeste e sul do Brasil. Na Argentina ocorre nos departamentos de Neuquén, Río Negro e Chubut, e no Chile nos departamentos da Antártica Chilena e Ilhas Juan Fernandez (Larsen et al. 2013). No domínio Mata Atlântica, ocorre desde os Estados de Minas Gerais e Espírito Santo até o Rio Grande do Sul, onde ocorre nas cadeias de montanhas da Serra Geral, Mantiqueira e Serra do Mar (Figs. 4A–B, 6). Habita floresta ombrófilas altomontanas e nebulares, acima de 1.100 m alt. Cresce basicamente como terrestre ou rupestre em depósitos húmidos no interior das florestas, geralmente associadas a tapetes de briófitas. Menos comumente, cresce como epifítica em bases troncos.

*Status de conservação* — Os valores de EOO e AOO para a espécie no Sudeste do Brasil são de, respectivamente, 264,890, 474 km<sup>2</sup> e 108,000 km<sup>2</sup>, com base no registro de 28 ocorrências. Embora apresente ampla extensão de ocorrência, as populações na Mata Atlântica são bastante fragmentadas e apresentam gaps de distribuição ao longo do padrão geográfico. Ocorre continuamente nos Estados do Rio grande do Sul, Santa Catarina e

Paraná, nos estados do Rio de Janeiro, Minas Gerais e Espírito Santo é registrada somente para os picos das montanhas do Itatiaia, Serra dos Órgãos, Caparaó e Serra da Mantiqueira, não apresentado registro no Estado de São Paulo. As populações são sempre reduzidas e bastante isoladas. Observando a baixa área de ocupação da espécie, esta poderia ser categorizada como vulnerável (VU), pelos critérios B2 da IUCN (2019). Em algumas áreas, observou-se que a presença do gado nas áreas são ameaças à espécie, pela degradação do componente florestal.

*Notas*— O nome *Hymenophyllum magellanicum* vem sendo aplicado a este táxon desde muito tempo em trabalhos de cunho florístico-taxonômico (Diem & Lichtenstein 1959, Sehnem 1971, Larsen et al. 2013, Windisch 2014, Gonzatti & Windisch 2018), entretanto é um nome ilegítimo. Esta espécie foi descrita primeiramente como *Didymoglossum magellanicum* por Desvaux (1927), com base em um espécime proveniente do Chile (P, P00622140). Posteriormente, Klotzsch (1944) descreve a espécie no gênero *Ptychophyllum* C. Presl, aplicando o mesmo epíteto utilizado por Desvaux, porém utilizando como tipo um espécime coletado no Chile, pertencente ao herbário Willdenow (B-W-20245). Com isto são gerados dois nomes com o mesmo epíteto e baseados materiais tipos diferentes: *Didymoglossum magellanicum* Desv. (publicado em 1827, tipo: Chile, Herbarium A.N. Desvaux, P00622140) e *Ptychophyllum magellanicum* Klotzsch (publicado em 1944, tipo: Chile, Willdenow Herbarium, B-W-20245). Em 1947, Kunze efetiva uma combinação do basiônimo *Ptychophyllum magellanicum* dentro do gênero *Hymenophyllum*, e o nome *Hymenophyllum magellanicum* (Klotzsch) Willd. ex Kunze passa a ser utilizado amplamente como um nome válido para a espécie. De acordo com o IBC (Código Internacional de Nomenclatura de Plantas, Algas e Fungos) (Turland et al.

2018), que estabelece a Lei da Prioridade da publicação, a combinação realizada por Kunze (1847) não é válida, pois se utilizou de um sinônimo heterotípico posterior. Diem & Lichtenstein (1959) discutem que o nome desta espécie deveria atribuir-se ao basônimo *Didymoglossum magellanicum* Desv. Entretanto, atualmente a transferência de *Dydimoglossum magellanicum* Desv. para *Hymenophyllum* não está disponível, devido a presença de *H. magellanicum* (Klotzsch) Willd. ex Kunze, sendo necessário o estabelecimento de um nome substituto para este táxon, o qual está sendo aqui designado.

**Material examinado—Brasil.**—MINAS GERAIS: [Alto Caparaó], Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira Bonita, 15 Out 1988, *Brügger et al.* (CESJ 23517); idem, Serra do Caparaó, 1.900 m, Out 1941, *Brade 17116* (ICN, RB); São João D’Rei, Abr 1921, *Lutz 18545* (R). —ESPÍRITO SANTO: Iúna, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira Bonita, 1.795 m, 16 Set 2016, *Salino & Moura 16247* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira Bonita, 1.834 m, 04 Nov 2010, *Souza et al. 1145* (BHCB); idem, 03 Dez 2010, *Souza et al. 1232* (BHCB).—RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro, Hab. Summit of the Organ Mountains, s.d., *Gardner 5950* (K [K000589690], BM [BM001019657, BM001019658], P [P01327215], W [0201671]). Nova Friburgo, Pico da Caledônia, 2.200 m, 09 Mai 2012, *Bonnet & Caglioni 144* (FURB); Petrópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha da Travessia, entre a Pedra do Sino e a Pedra da Baleia, 2.068 m, 14 Mar 2014, *Costa et al. 85* (RB); Teresópolis, Serra dos Órgãos, Picada do Rancho Frio, Leito do Rio Paquequer, 1.600 m, 23 Ago 1940, *Brade 16633* (BHCB, CESJ, HUCS, PACA, RB, UPCB, VIC); idem, Serra dos Órgãos, 2.100 m, 20 Mar 1932, *Brade 11526* (RB, SP); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, subida para o alojamento Rebouças, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4016* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, subida para a

Pedra do Sino, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 3998 (HUCS); idem, Serra dos Órgãos, Trilha do Papudo, próximo à trilha da Pedra do Sino, 19 Jul 2010, *Engelmann et al.* RE0838 (RB); idem, Serra dos Órgãos, Campo das Antas, 04 Abr 1947, *Lutz* 2387 (R); Idem, 21 Nov 1947, *Lutz* 2201 (R); idem, Serra dos Órgãos, *Ule s.n.* (R 17945); ide, Serra dos Órgãos, 27 Fev 1933, *Brade* 12453 (R).—PARANÁ: Alexandra, PARNA Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 20 Mai 2005, *Paciencia et al. s.n.* (UPCB); Antonina, Serra Ibiracquire, subida para o Pico Paraná, 1.500 m, 20 Dez 1997, *Ribas & Dittrich* 2166 (MBM); Balsa Nova, São Luiz do Purunã, 03 Set 2008, *Selusniaki et al.* 2715 (HUCP); Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, 1.600 m, 30 Abr 2007, *Pereira & Silva* 04 (UPCB, VIC); idem, Pico Camapuã, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti* 2953 (HUCS); idem, Morro Caratuva, 1.700 m, 17 Jun 1973, *Imaguire* 999 (MBM); idem, Morro Capivari Grande, 24 Fev 2013, *Canestraro et al.* 547 (MBM); idem, Morro Capivari Grande, 1.500 m, 01 Jul 1998, *Dittrich & Amado* 384 (UPCB); idem, Pico Paraná, 1.350 m, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al.* 2972 (HUCS); idem, Morro Caratuva, 2009, *Ariati et al.* 1060 (MBM); idem, Lomba Pico Caratuva, 1.800 m, 02 Mai 1971, *Imaguire* 535 (PACA); idem, Pico do Paraná, 09 Jul 2008, *Kersten s.n.* (HUCP 19140); idem, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratuva, 1.700 m, 18 Mar 2008, *Pereira & Meyer* 233 (UPCB, VIC); idem, Serra do Capivari Grande, 1.800 m, 06 Ago 1961, *Hatschbach* 8237 (MBM, PACA); idem, Serra do Ibitiraquire, Vale entre os morros Cerro Verde e Tucum, 21 Jun 2016, *Lozano & Broto* 3341 (MBM); Guaratuba, Serra de Araçatuba, 1.350 m, 19 Jun 1960, *Hatschbach* 7072 (MBM); idem, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 17 Mai 2006, *Matos et al.* 1154 (MBM, RB, UP CB); Morretes, Serra da Igreja, 1.000 m, 22 Jan 2013, *Grizzon et al.* 163 (FLOR, FURB, HUCS, MBM); idem, Serra da Igreja, 1.280 m, 09 Jun

2003, *Scheer & Mocochini* 722 (MBM); idem, Serra da Graciosa, Morro Mãe Catira, 1.400 m, 07 Set 2005, *Labiak & Paciência* 3568 (SP, UPCB); idem, Serra do Marumbi, cabeceira de um afluente do Rio Ipiranga, 1.285 m, 05 Jun 2015, *Völtz* 847 (MBM); Morro Alpino, Morro da EMBRATEL, 1.572 m, 02 Fev 2012, *Caxambu et al.* 3700 (HCF, MBM); idem, Guaratuba, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 17 Mai 2006, *Matos et al.* 1154 (CEPEC, UPCB); idem, Morro dos Perdidos, 1.200 m, 20 Ago 2007, *Kersten* 1107 (HUCP); Piraquara, Morro do Canal, 1.200 m, 04 Jul 2009, *Michelon & Selusniaki* 473 (HUCP); idem, Morro do Canal, 07 Nov 2009, *Selusniaki & Michelon* 2903 (HUCP); idem, Morro do Canal, 22 Nov 2008, *Michelon* 362 (HUCP); idem, Serra do Embeque, 1.100 m, 14 Dez 1970, *Hatschbach* 24953 (MBM, PACA); idem, Fazenda Experimental da Escola de Agronomia, 23 Set 1970, *Imaguire* 2580 (MBM, PACA); idem, Parque Estadual Pico do Marumbi, Morro do Canal, 1.375 m, 04 Dez 2008, *Michelon* 417 (UPCB); Quatro Barras, Morro Anhangava, 22 Ago 2008, *Michelon* 262 (HUCP); idem, Morro Anhangava, 1.400 m, 11 Mar 2004, *Kersten* 814 (HUCP); idem, Morro Anhangava, 1.350 m, 22 Mar 1998, *Labiak* 754 et 758 (SP, UPCB); idem, Morro Anhangava, 11 Jul 1984, *Kummrow & Oliveira* 2476 (MBM); idem, Morro Mãe Catira, 17 Ago 1989, *Kummrow & Cordeiro* 3170 (MBM); idem, Morro Sete, subida para o Morro, 08 Jun 2012, *Canestraro et al.* 369 (MBM).—SANTA CATARINA: Araranguá, Serra da Pedra, 800 m, 28 Dez 1943, *Reitz* 673 (PACA, RB); Bom Retiro, Campo dos Padres, 1.700 m, 16 Jan 1957, *Sehnm* 6971 (HUCS, PACA); idem, Campo dos Padres, 20 Dez 1948, *Reitz* 2647 (RB); Campo Alegre, Serra do Quiriri, 11 Fev 2001, *Ribas & Silva* 3280 (FURB, MBM); idem, Serra Quiriri, 1.520 m, 26 Ago 2010, *Costa et al.* 108 (MBM); Garuva, Alto Quiriri, 1.370 m, 17 Nov 2016, *Gonzatti* 2996 (HUCS); Nova Trento, RPPN Prima Luna, Monte Barão,

1.097 m, 15 Jun 2010, *Cadorin et al. 2574* (FURB); Rancho Queimado, Serra da Boa Vista, São José, 1.000 m, 07 Set 1960, *Reitz & Klein 9887* (FLOR, HB, PACA); Rio Fortuna, Canyon Espreado, Campo dos Padres, 1.450 m, 09 Mar 2010, *Verdi et al. 3826* (HUCS); Rio Rufino, Morro das Torres, 143 m, 07 Mai 2009, *Gasper & Verdi 1882* (BHCB, FURB); São Joaquim, 1.200 m, 15 Jul 1963, *Reitz & Klein 15873* (MBM, PACA); Urubici, Morro da Igreja, 1.600 m, 24 Mai 1991, *Falkenberg 5493* (ICN, MBM); idem, Morro da Igreja, 1.605 m, 11 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3181 et 3184* (HUCS); idem, Topo do Morro da Igreja, 1.700 m, 24 Nov 2012, *Gasper & Kemmelmeier 3037* (FURB, HUCS); idem, Morro da Igreja, 1.685 m, 08 Abr 2010, *Salino et al. 14739* (BHCB); Urupema, Fazenda Farofa, 1.535 m, 04 Abr 2007, *Salino et al. 11956* (BHCB, ESA, UEC) *et 11958* (SPF); idem, Fazenda Farofa, trilha do Rio Caveira, 1.360 m, 05 Abr 2007, *Salino et al. 11990* (BHCB, ESA, MBM); idem, Morro da Antena, 1.646 m, 12 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3134* (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Bom Jesus, Serra da Rocinha, 05 Nov 1991, *Bueno s.n.* (ICN 171176); idem, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 19 Jan 1950, *Sehnem 4357* (PACA); idem, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 1.000 m, 19 Jan 1950, *Sehnem 4356* (HUCS, PACA); Cambará do Sul, Fortaleza, 09 Abr 1982, *Bueno s.n.* (ICN 85312); idem, Aparados, 1.000 m, 14 Jan 1942, *Sehnem 911* (PACA); idem, Serra do Faxinal, topo do morro, 959 m, 16 Jan 2017, *Gonzatti 3324* (HUCS); Morrinhos do Sul, Vale do Paraíso, Serra da Tajuva, 750 m, 14 Jan 2017, *Gonzatti & Valduga 3276* (HUCS); São José dos Ausentes, Pico Montenegro, 28 Set 2005, *Nilson et al. 1170* (HAS); idem, Silveiras, Pico Montenegro, 1.400 m, 27 Abr 1997, *Windisch 8738* (ICN, PACA, SJRP); idem, *Windisch 8741* (ICN, PACA, SJRP); idem, Pico Montenegro, 1.247 m, 16 Out 2016, *Gonzatti 2823* (HUCS); idem, Pico Montenegro, 1.247 m, 10 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3139* (HUCS).

**Material examinado adicional — Argentina.**—BARILOCHE: Rio Negro, Puerto Blest., Camino a cascada Los Cártaros, 784 m, 23 Feb 2011, *Larsen 174 et 176* (HUCS, SI); Rio Negro, Departamento de Blest, Rio de kis Cártaros, 20 Mar 1963, Sota 2862 (MBM).

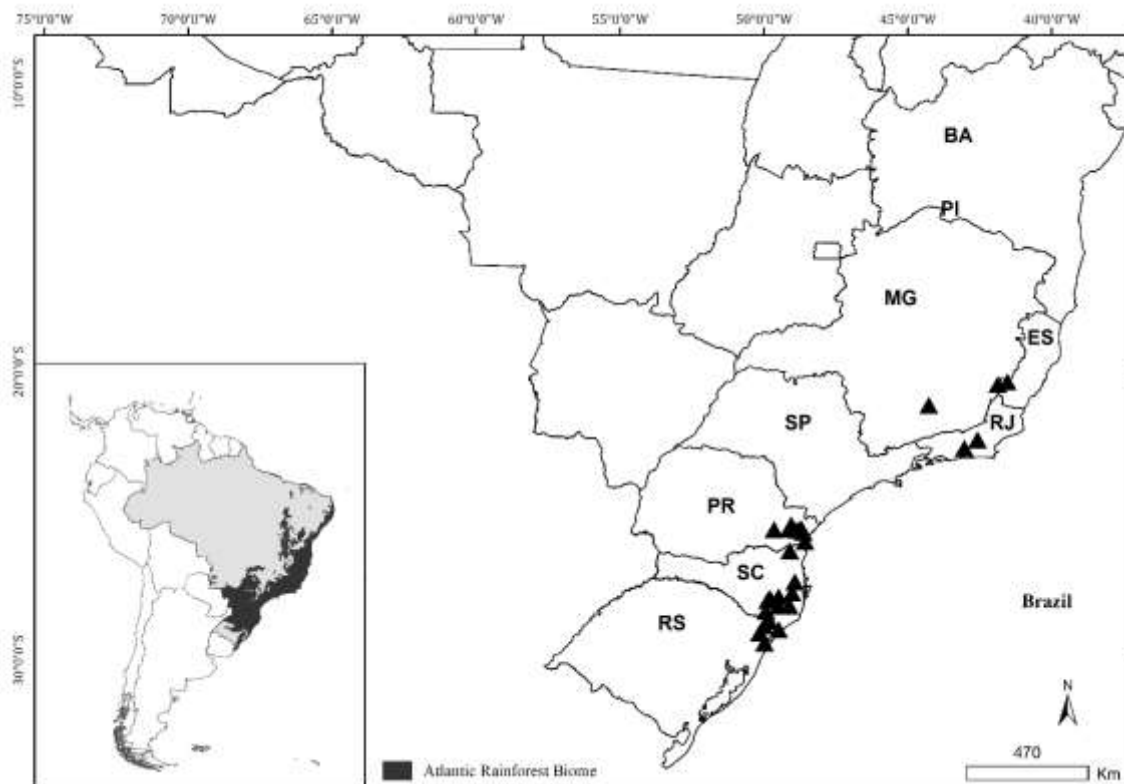


FIG. 6. Padrão de distribuição geográfica de *Hymenophyllum nebularis* no domínio Mata Atlântica, Brasil.



## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores e as equipes dos herbários citados pelo auxílio durante o estudo dos espécimes. Também agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro nos trabalhos de campo. À Eudes Stiehl-Alves pela ajuda no uso das ferramentas moleculares e à Regina Carvalho pelas ilustrações.

## CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

O primeiro autor delineou o trabalho, realizou os trabalhos de campo e revisões taxonômicas e as análises filogenéticas. Sergio Scheverrigaray e Fernando Scariot providenciaram a extração de DNA, purificação e sequenciamento das amostras, bem como discussões. Mara Ritter e Paulo G. Windisch providenciaram muitos contatos com os herbários, coleta de amostras, descrição das espécies e revisão do manuscrito.

## LITERATURA CITADA

Ab'Sáber A. N. 1977. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia* 52: 1–23.

- Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de la Torre, & B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
- Copeland, E. B. 1938. Genera Hymenophyllacearum. *Philippine Journal of Science* 67:1–110.
- Del Rio, C., S. Hennequin, G. Rouhan, A. Ebihara, P. P. Lowry II, J.-Y. Dubuisson, & M. Gaudeul. 2017. Origins of the fern genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) in New Caledonia: Multiple independent colonizations from surrounding territories and limited in situ diversification. *Taxon* 66: 1041–1064.
- Desvaux, N. A. 1827. Prodrome: de la famille des Fougères. *Mémoires de la Société Linnéenne de Paris* 6: 171–333.
- Diem, J. & J. S. Lichtenstein. 1959. Las Himenofiláceas del área argentino-chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611–760.
- Ebihara, A., K. Iwatsuki, T. A. Ohsawa, & M. Ito. 2003. *Hymenophyllum paniense* (Hymenophyllaceae), a New Species of Filmy Fern from New Caledonia. *Systematic Botany* 28: 228–235.
- Ebihara, A., S. Hennequin, K. Iwatsuki, P. D. Bostock, S. Matsumoto, R. Jaman, J.-Y. Dubuisson & M. Ito. 2004. Polyphyletic origin of *Microtrichomanes* (Prantl) Copel. (Hymenophyllaceae), with a revision of the species. *Taxon* 53: 935–948.
- ESRI. 2010. *ArcMap 10.1*. Redlands, California: Environmental Systems Research Institute.
- Fiaschi, P. & J. R. Pirani. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematic and Evolution* 47: 477–496.

- Gómez, L. D. & A. L. Arbeláez. 2009. *Flora de Nicaragua, tomo IV helechos*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Gonzatti, F. & P. G. Windisch. 2018. Flora of Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia* 69: 611–629.
- Gonzatti, F., D. T. Vasques, P. G. Windisch, M. R. Ritter, A. Ebihara, & M. Ito. 2020a. Systematic and taxonomic revision of *H. polyanthos* complex in Atlantic Rainforest domain. Em preparação.
- Gonzatti, F, P. G. Windisch, F. J. Scariot, S. Echeverrigaray, & M. R. Ritter. 2020. Revision of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* (Hymenophyllaceae) in the Atlantic forest domain (Brazil), Based on Molecular and Morphological Evidence. *Systematic Botany*.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, & J.-Y. Dubuisson. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283–301.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, & J.-Y. Dubuisson. 2006b. New insights into the phylogeny of the genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae): revealing the polyphyly of *Mecodium*. *Systematic Botany* 31: 271–284.
- Hennequin, S., A. Ebihara, J.-Y. Dubuisson, & H. Schneider. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 47–59.
- Hicken, C. M. 1921. Las Himenofiláceas argentine-chilenas y los “continentes pacíficos”. *Revista Chilena de Historia Natural* XXV: 253–262.

- Hinojosa, L. F. & C. Villagran. 1997. Historia de los bosques del Sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono Sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225–239.
- IUCN. 2012. *Guidelines for application of IUCN Red List criteria at regional and national levels: version 4.0*. Ed. 2. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.
- IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria*. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Available on: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (acesso em dezembro de 2019).
- Iwatsuki, K. 1985. The Hymenophyllaceae of Asia, excluding Malesia. *Journal of Faculty of Science, University of Tokyo* 12: 501–551.
- JSTOR. 2019. *Global Plants on Jstor*. <http://plants.jstor.org/> (acesso: Fevereiro 2019).
- Katoh, K., J. Rozewicki, & K. D. Yamada. 2017. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics* bbx108. <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/> (acesso dez. 2019).
- Klotzsch, J. F. 1844. Filices. *Linnaea* 18: 525–555.
- Kumar, S., G. Stecher, & K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.
- Kunze, G. 1847. Hooker species filicum. *Botanische Zeitung* 5: 223–227.

- Lacunas de Conhecimento da Flora e dos Fungos do Brasil*. INCT-Herbário Virtual da Flora e dos Fungos. Disponível em: <http://lacunas.inct.florabrasil.net/201907>. Acesso em out. 2019.
- Larsen, C., M. M. Ponce, & M. A. Scataglini. 2013. Revisión de las especies de *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) del sur de Argentina y Chile. *Gayana Botanica* 70:274–329.
- Lellinger D. B. 1989. *The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó*: part I, Psilotaceae though Dicksoniaceae. Series: Pteridologia n. 2A. Washington: American Fern Society.
- Lellinger, D. B. 1994. Hymenophyllaceae. Pp. 1-67 in *Flora of the Guianas. Series B: Ferns and Ferns allies*. Fasc. 3. ed. A. R. A. Görts-Van Rijn Koenigstein, Germany: Koeltz Scientific Books.
- Lellinger, D. B. 2002. *A modern multilingual glossary for Taxonomic Pteridology*. Pteridologia n. 3. Washington, DC: American Fern Society.
- McNeill, J. 2014. Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon* 63: 112–113.
- Mickel J. T. & A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 1–1054.
- Morton, C. V. 1968. The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 153–214.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. da Fonseca, & J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nylander, J. A. A. 2004. *MrModeltest v2*. Program distributed by the author. Evolutionary

Biology Centre, Uppsala University. Disponible at: <https://github.com/nylander/MrModeltest2>.

Pacheco, L. 1995. *Hymenophyllum*. Pp. 63-71 in Flora Mesoamericana, v.1, Psilotaceae a Salviniaceae. ed. R. C. Moran. & R. Riba. Mexico: UNAM.

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

Prado, J. & R. Y. Hirai. 2014. Biogeography of the Brazilian Atlantic forest: evidence from phylogenetic data sets and perspectives for fern and lycophytes studies. *Fern Gazette* 19: 241–257.

Prado, J. F. & R. Y. Hirai, & R. C. Moran. 2015. (046-048) Proposals Concerning Inadvertent Lectotypifications (And Neotypifications). *Taxon* 64: 651.

Proctor, G. R. 1985. *Ferns of Jamaica: a guide to the pteridophytes*. London: British Museum (Natural History).

Proctor, G. R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 53: 1–389.

Pryer, K. M., A. R. Smith, J. S. Hunt, & J.-Y. Dubuisson. 2001. *RbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany* 88: 1118–1130.

Romero, E. J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.

Ronquist F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, & J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematics Biology* 61:539–542.

- Sanmartín, I. & F. Ronquist. 2004. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology*. 53: 216–243.
- Sehnem, A. 1971. *Himenofiláceas*. Pp. 01-98 in Flora Ilustrada Catarinense (Himen). ed. R. Reitz. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Smith, A. R. 1981. *Flora of Chiapas Part 2, Pteridophytes*. San Francisco: California Academic of Sciences.
- Smith, A. 1995. *Hymenophyllaceae*. Pp. 159-185 in Flora of the Venezuelan Guayana. V2. Pteridophytes, Spermatophytes Acanthaceae-Araceae. Ed. P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych. Hong Kong: Timber Press, Inc.
- Stolze R. G. 1976. *Ferns and ferns allies of Guatemala: part I, Ophioglossaceae through Cyatheaceae*. Vol. 39. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Stöver, B. C. & K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Sturm, J. W. 1859. Hymenophyllaceae. Pp. 239–304 in *Flora Brasiliensis*, vol. 1(II), ed. C.V. Martius. Leipzig: Frid. Fleischer in Comm.
- Swartz, O. 1788. *Nova Genera et Species Plantarum seu Prodromus Descriptionum Vegetabilium, Maximam Partem Incognitorum quae sub Itinere in Indiam Occidentalem Anis 1783–1787*. Stockholm: Bibliopoliis Acad. Swederi.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods)*. Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Tardieu-Blot, M. 1937. Sur un Hymenophyllum nouveau de Madagascar. *Bulletin de la Société Botanique de France* 84: 538–540.

- Thiers, B. 2019. [atualizado contantemente] *Index Herbariorum*: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Acesso em janeiro 2019).
- Tryon, R. M. 1972. Endemic areas and geographic speciation in Tropical American Ferns. *Biotropica* 4: 121–131.
- Tryon, R. & A. F. Tryon. 1982. *Ferns and allied plants*. New York: Springer-Verlag New York Heidelberg Berlin.
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F.R. Barrie, W. Greuter, D.L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T.W. May, J. McNeill, A.M. Monro, J. Prado, M.J. Price, & G.F. Smith (eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Vasques, D. T., A. Ebihara, R. Y. Hirai, J. Prado, & M. Ito. 2019. Phylogeny of *Hymenophyllum* subg. *Mecodium* (Hymenophyllaceae), with special focus on the diversity of the *Hymenophyllum polyanthos* species complex. *Plant Systematics and Evolution* 305: 811–825.
- Windisch, P. G. 2014. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no Estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica* 65: 15–48.



APÊNDICE 1. Espécimes (espécie, voucher e país) utilizados na análise filogenética com seus respectivos números de *GenBank* para os marcadores *rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* e *trnG-R*; novas sequências geradas para este estudo são apresentadas com um asterisco; a presença de um traço representa a ausência de dados. (*C.* = *Cephalomanes*; *H.* = *Hymenophyllum*).

*C. javanicum* (Blume) Bosch, *S. Hennequin 2001-7*, Indonésia, AY775453, AY095141, AY775453, GU200696. *H. apiculatum* Mett. ex Kuhn, *J.-Y. Dubuisson HV 1997-23*, Venezuela, AF275642, AY775438, AY775411, GU200697. *H. armstrongii* (Baker) Kirk, *A. R. Smith 2610, s.l.*, AY095109, AY095128. *H. armstrongii* A. Ebihara 01122-03, Nova Zelândia, AB162691, GU200698. *H. asplenioides* (Sw.) Sw., Brasil, XXXXX\*, XXXXX\*. *H. atrovirens* Colenso, A. Ebihara 040119-01, Nova Zelândia, AB496575, AB496595, AB496575, AB496609. *H. barbatum* (Bosch) Baker, A. Ebihara 000319-01, Japão, AB064287, AB064299. *H. barbatum*, *J. Muzinger 297, Laos*, AY095124, GU200699. *H. caudiculatum* Mart., *T.A. Ohsawa 2016*, Chile, AB191442, AY775414. *H. caudiculatum*, *W. C. Taylor s.n.*, Chile, AY775439. *H. crispum* Kunth, *F. Gonzatti 2493*, Brasil, MN257856, MN257878. *H. cruentum* Cav., *M. Wedin H38, s.l.*, AY095107, AY095133. *H. cruentum* Cav., *T.A. Ohsawa 2015*, Chile, AB191455, GU200701. *H. cuneatum* Kunze, *P. Dantum s.n.*, Chile, AY775401, AY775415, AY775440. *H. demissum* (G. Forst.) Sw., *Glasgow B. G. 830*, cult. Royal Botanic Garden of Edinburgh, Nova Zelândia, AY775402, AY775416.1, AY775441, GU200702. *H. digitatum* (Sw.) Fosberg, *J.-Y. Dubuisson HR-1999-11*, La Réunion, AY095114, AY095120, AB162676, GU200705. *H. dilatatum* (G.Forst.) Sw., *P. Brownsey & G. Birchard s.n.*, s.l., AY095111. *H. dilatatum*, *W. C. Taylor 90584, UC*, AY095138. *H. dilatatum*, A. Ebihara 011219-06,

Nova Zelândia, AB191444. *H. dilatatum*, D. Callen s.n., New Zeland, GU200706. *H. flabellatum* Labill., French Polynesia, Tahiti, AY775417. *H. flabellatum*, J. Nitta 63, French Polynesia, Moorea, EU123067. *H. flexuosum* A. Cunn., A. Ebihara 011219-03, Nova Zelândia, AB217850, DQ077943, AB217851. *H. fragile* (Hedw.) C.V. Morton, F. Gonzatti 3560, Brasil, MF144665, MF144634. *H. fuciforme* Sw., A. Ebihara, 021226-0, Chile, AB191446, AY775418, AB191446. *H. fucoides* (Sw.) Sw., Crane 930613-10, s.l., U20933. *H. fucoides*, J.-Y. Dubuisson HV-1997-9, Venezuela, AY775449, GU200710. *H. fucoides*, M. Kessler et al. 7053, s.l., AY095142. *H. heimii* Tardieu, F. Rakotondrainibe 6008, Madagascar, AY775404, AY775419, AY775443, GU200711. *H. hirsutum* (L.) Sw., J.-Y. Dubuisson HR 1999-6, French, La Réunion, AY775407, AY775450, AY775432, GU200712. *H. hirsutum*, F. Gonzatti 3735, Brasil, MN257875, MN257897. *H. hygrometricum* (Poir.) Desv., J.-Y. Dubuisson HR-1999-13, P and F, French, La Réunion, AY095113, AY095118, AY775451, GU200713. *H. inaequale* (Poir.) Desv., J.-Y. Dubuisson, HR 1999-9, La Reunión, AY095112, AY095122, AB217848, GU200714. *H. lanceolatum* Hook. & Arn., T. O'Brien s.n., Hawaii, AF275646, AY095119, AY775452, GU200716. *H. lerati* Ros, G. Muzinger 767, Nova Caledônia, AB191448, AY775421, AY775444. *H. megachilum* C.Presl, F. Gonzatti 3002, Brasil, XXXXX, XXXXX. *H. mnioides* Baker, A. Ebihara 001228-03, Nova Caledônia, AB217849, DQ077944, AB217849. *H. myriocarpum* Hook. F. Gonzatti 4016, Brasil, XXXXX, XXXXX, XXXXX, XXXXX. *H. nebularis* Gonzatti & Windisch, F. Gonzatti 3324, Brasil, XXXX\*, XXXX\*. *H. nephrophyllum* Ebihara & K.Iwats., D. Callen s.n., Nova Zelândia, GU200721. *H. peltatum* (Poir.) Desv., E. Grangaud 1515, La Réunion, GU200665, GU200687, GU200674, GU200718. *H. plumosum* Kaulf., F. Gonzatti 4372, HUCS, Brazil,

São Paulo, MN257869, MN257891. *H. polyanthos* (Sw.) Sw., *F. Gonzatti 3086*, Brasil, XXXXX, XXXXX, XXXXX, XXXXX. *H. polyanthos*, *F. Gonzatti 3869*, XXXXX, XXXXX, XXXXX, XXXXX. *H. rufescens* Kirk, *A. Ebihara 011221-08*, Nova Zelândia, AB496570, AB496591, AB496570, AB496607. *H. sanguinolentum* (Forst.) Sw., *A. Ebihara 011222-02*, Nova Zelândia, AY775446, AY775446, AY775427. *H. scabrum* A.Rich., *A. Ebihara 011223-05*, Nova Zelândia, AB083278, AY775428, AB083278, GU200725. *H. tortuosum* Hook & Grev., *B. Hoshizaki s.n.*, Chile, GU200668, GU200692, GU200677. *H. tunbridgense* (L.) Sm., *S. Hennequin 2004-2*, Portugal, GU200670, GU200679, GU200694, GU200731. *H. villosum* Colenso, *A. Ebihara 011223-01*, Nova Zelândia, AB191454. *H. villosum*, *D. Callen s.n.*, New Zeland, AY775429, GU214753. *H. wilsonii* Hook., *F. Katzer 01*, Escócia, GU200669, GU200679, GU200693, GU200729.

## Capítulo II

**Morphological and Molecular Evidence to Segregate Disjunct  
Species of *Hymenophyllum* subg. *Globosa* (*Hymenophyllaceae*) from  
Southern South America<sup>2</sup>**

---

<sup>2</sup>Manuscrito submetido para publicação no periódico Systematic Botany.

LARSEN ET AL.: NOVELTIES IN DISJUNCT HYMENOPHYLLUM SPECIES

**Morphological and Molecular Evidence to Segregate Disjunct Species of  
*Hymenophyllum* (*Hymenophyllaceae*) from Southern South America**

**Cristian Larsen,<sup>1</sup> Felipe Gonzatti,<sup>2</sup> Juan M. Acosta,<sup>1</sup> and M. Mónica Ponce<sup>1,3</sup>**

<sup>1</sup>Instituto de Botánica Darwinion, Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y CONICET, casilla de correo 22, B1642HYD San Isidro, Argentina. Email: [clarsen@darwin.edu.ar](mailto:clarsen@darwin.edu.ar), [jacosta@darwin.edu.ar](mailto:jacosta@darwin.edu.ar), [mponce@darwin.edu.ar](mailto:mponce@darwin.edu.ar)

<sup>2</sup>Herbário da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul, Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, Rio Grande do Sul, Brasil. Email: [fgonzatti@ucs.br](mailto:fgonzatti@ucs.br)

<sup>3</sup>Author for correspondence ([mponce@darwin.edu.ar](mailto:mponce@darwin.edu.ar))

**Abstract**— Morphological studies and molecular phylogenetic analysis were carried out to assess the taxonomic status of *Hymenophyllum caudiculatum*, a species with a disjunct distribution in South America. The species is found in tropical and subtropical forests of Brazil and in temperate forest of southern Argentina and Chile. Based on the results of morphological, molecular and species delimitation analyses, *Hymenophyllum caudatum* of the Valdivian forest of southern Chile and Argentina is proposed as a species separate from *H. caudiculatum* endemic to Brazil. The two taxa are diagnosed, respectively, as follows: 1–5 cm long non-alate stipes (vs. 0.3–1 cm long non-alate stipes in Brazilian *H. caudiculatum*); stipe wings gradually ending (vs. stipe wings abruptly ending very near the rhizome); margin entire to somewhat undulate (vs. margin undulate to crispate); soriferous segment alate, angostate or null (vs. soriferous segment with laminar constriction at apex); and widely obovoid receptacle with sessile sporangia (vs. flattened obovoid or globose receptacle with shortly pedunculated sporangia). An identification key for the two species recognized here and a map of their geographical distribution are provided, along with nomenclatural revision, descriptions, illustrations and conservation status assessments.

**Keywords**—Atlantic forest, *Hymenophyllum caudatum*, *H. caudiculatum*, phylogeny, subantartic forest, taxonomy.

The genus *Hymenophyllum* comprises 45 species of the Southern Cone of South America (Larsen 2014; Larsen et al. 2017). Among these species, *Hymenophyllum caudiculatum* Mart. has traditionally been considered to have a disjunct distribution in temperate rainforests of southern Argentina and Chile, and in tropical and subtropical forests of the Atlantic Forest biome in Brazil.

The type specimen of *Hymenophyllum caudiculatum* was collected in the Amazonian, however, the species has never been found there since. All other specimens of the species were collected in the Atlantic Forest biome in Brazil. The species was originally considered to be within the genus *Mecodium* C. Presl ex Copel. (Copeland 1938) due to having entire margins of segments and generally glabrous fronds. Hennequin et al. (2006) segregated this taxon to the subgenus *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats., which is characterized by chromosomic number  $n=36$ , dorsiventral or reduced protostele, and often capitate receptacles. The subgenus *Globosa* contains a total of 25 species that occur in temperate and tropical areas of South America, Asia and the Pacific (Ebihara et al. 2006).

Historically, Sturm (1858) considered the true *Hymenophyllum caudiculatum* to be absent from Chile. However, later works, such as Christensen (1910) and Diem & Lichtenstein (1959), accepted that *H. caudiculatum* inhabits southern Chile, but recognized two varieties: *Hymenophyllum caudiculatum* var. *caudiculatum*, which inhabits southern Chile and Brazil, and the var. *productum* which only inhabits Chile. The latter differs from the former by having stipes non-winged at the base, the remainder of the stipe and rachis winged and crispate, and a very contracted fertile segment.

These morphological differences between the varieties notwithstanding, recent taxonomic treatments indicated that the ranges of quantitative traits generally overlapped, without clear morphological evidence to separate the forms of the two taxa (Larsen et al. 2017).

Based on the absence of comprehensive morphological and phylogenetic analyses for this geographically disjunct species, the aims of the present study were to: (1) study the morphology of voucher specimens from tropical and subtropical forests of Brazil and temperate forest of southern Argentina and Chile to evaluate their taxonomic identity; and (2) perform a phylogenetic analysis based on DNA sequence data obtained from several voucher specimens from both parts of the geographical distribution.

## MATERIALS AND METHODS

**Morphology**— Morphological observations were performed on fresh material and herbarium specimens, including types. Collections of the following herbaria were consulted: BA, BAB, BCRU, BHCB, BR, CESJ, CONC, CTES, ESA, FLOR, FURB, HAS, HB, HBR, HRCB, HUCP, HUCS, ICN, IPA, LIL, LP, MBM, MBML, OUPR, P, PACA, RB, R, SI, SJRP, SP, SPF, UEC, UPCB, and VIC (herbarium acronyms follow Thiers 2019, updated continuously). Ecological parameters and field observations were taken during exploratory trips from 2008 to 2018 to the provinces of Chubut and Rio Negro of Argentina, the Chilean Regions of Los Lagos, Los Ríos and Aisén, and the states of Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina Rio Grande do



Sul in southern Brazil. A table comparing morphological characters was made from measurements of fertile and mature fronds. Specimens were selected from the different populations in accordance with the geographic distribution pattern of the species in order to encompass all morphological variation.

**Molecular Phylogeny**— The studied plant material identified as *H. caudiculatum* from Brazil and southern Argentina and Chile was analyzed to assess their phylogenetic placement. A molecular phylogenetic analysis was performed using four chloroplast markers (*rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* and *trnG-R*; see Hennequin et al. 2010). The phylogenetic analysis was performed with new sequences generated here (three samples of *H. caudiculatum* from southern Argentina and Chile and six from southern Brazil, see Appendix 1) included in the matrix published by Hennequin et al. (2010).

Total DNA was extracted from silica gel-dried tissue, following a modification of the total CTAB method used by Doyle and Doyle (1987). Amplifications were carried out following either Hennequin et al. (2003) or Hennequin et al. (2010). Sequencing was performed by Macrogen, Inc. (Seoul, Korea), using ABI PRISM Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kits with Ampli Taq DNA polymerase (Applied Biosystems, Seoul, Korea), following the protocols supplied by the manufacturer. Alignments were generated with Clustal X v. 2 (Larkin et al. 2007) using default settings. The alignments obtained were then checked and improved manually where necessary by visual refinement using the program MEGA v.6 (Tamura et al. 2013).

Bayesian inference (BI) analyses were performed using CIPRES Science Gateway V.3.3 (Miller et al. 2010). The dataset was partitioned according to marker,

and the best-fitting model of nucleotide substitution for each marker was identified using Akaike information criterion (AIC) implemented in jModeltest 2.1.3 (Darriba et al. 2012) (GTR+I+G for all markers). The BI analyses were carried out with Mr Bayes v.3.2.1 (Ronquist et al. 2012), implementing two parallel runs of four simultaneous Markov chains for 10 million generations, with sampling every 1000 generations and using default parameters. Convergence of runs was assessed by checking the status of parameters in Tracer 1.5 (Rambaut and Drummond 2007) to ensure that each run was stationary. Likelihood values for trees produced by each run were analyzed graphically using Tracer v.1.5 (Rambaut and Drummond 2007). After discarding the initial 2500 trees of each run as burn-in (25%), the remaining trees were summarized in a 50% majority consensus tree including posterior probabilities as branch support estimates.

**Species Delimitation**— Because the phylogenetic analysis recovered individuals of *H. caudiculatum* from the two different geographic areas as distinct clades (see results), Bayes factor species delimitation (BFD; Grummer et al. 2014) was used to test among two alternative hypotheses: (1) all individuals of *H. caudiculatum* represent the same species; or (2) individuals from Brazil and individuals from southern Argentina and Chile represent two different species, according to the clades obtained in the phylogenetic analysis and their morphological differences. Analyses included all Hymenophyllum species belonging to the subgenus *Globosa*, plus *H. frankliniae* Colenso from the sister subgenus *Sphaerocionium* as an outgroup taxon. These scenarios were tested using the coalescent species tree algorithm implemented in \*BEAST extension (Heled and Drummond 2010) of BEAST

v.1.8 (Drummond et al. 2012). Coalescent species tree analyses were conducted using all nucleotide substitution, clock, and tree models unlinked across partitions. Nucleotide substitution models were simplified to HKY for each gene partition to avoid over-parameterization. An uncorrelated log-normal clock model (UCLN), a birth-death process for the species tree prior, and the piecewise linear and constant root for the population size model were used. Two runs of 10 million generations were conducted with sampling every 1,000 generations. Convergence and ESS (Evolutionarily Stable Strategy) were estimated using Tracer. For hypothesis testing, Bayes factor (BF) was calculated using marginal likelihood estimations (MLE) obtained by path-sampling (PS; Lartillot and Philippe 2006) and stepping-stone sampling methods (SS; Xie et al. 2010). We used a  $2\ln Bf$  from MLE to compare species grouping scenarios and to choose the most likely scenario following the guidelines of Kass and Raftery (1995) ( $2\ln Bf = 0-2$  “not worth more than a bare mention”,  $2\ln Bf = 2-6$  “positive” support,  $2\ln Bf = 6-10$  “strong” support and  $2\ln Bf > 10$  “decisive” support for distinguishing between competing hypotheses). XML files for species delimitation analyses in BEAST and the trees obtained are available from Dryad Digital Repository (Larsen et al. 2020).

***Conservation Status***— Conservation status was analyzed using the online tool GeoCAT algorithm (Bachman et al. 2011), where extent of occurrence (EOO) and area of occupancy (AOO) were calculated following the IUCN Red List guidelines adapted to local lists (IUCN 2019). A database with geographical coordinates of all herbarium records, obtained from original label data of exsiccates or through of the “GeoLoc” tool available on “SpecieLink” platform were used. Only one record for each location

was considered a representative of a population.

## RESULTS AND DISCUSSION

***Morphological Analyses***— Several morphological differences were found between voucher specimens from Brazil and those from southern Argentina and Chile. On the one hand, observations corroborated the more robust nature of *H. caudiculatum* from Brazil, as mentioned by Hooker (1846) and Diem and Lichtenstein (1959). On the other hand, a greater number of pinnae, pinnae closer each other, and more divided were observed among the Brazilian specimens (treated here after as *H. caudiculatum*) versus the Argentina-Chile specimens (treated hereafter as *H. caudatum*). In addition, the rhizome of *H. caudiculatum* generally has a larger diameter (0.5--0.9 mm, vs. 0.2–0.7 mm in *H. caudatum*), with usually longer hairs (1.2–2.8 mm, vs. 0.2–1.1 mm in *H. caudatum*). The fertile segments of *H. caudiculatum* have a clear constriction in the laminar tissue just below the sorus insertion (vs. fertile segments evenly alated to null in *H. caudatum*). Other significant differences observed were with respect to the stipe wings: while the stipe wings of *H. caudiculatum* abruptly end close to the rhizome (0.3–1 cm), they gradually end 1–5 cm from the rhizome in *H. caudatum*. In addition, the length of the stipe with respect to the total length of the frond is smaller (0.25–0.28) for in *H. caudiculatum* than for *H. caudatum* (0.375–0.5). Receptacle shape and sporangia also differ between the two taxa. A complete morphological comparison is shown in Table 1.

TABLE 1. Morphological diagnostic characters of *Hymenophyllum caudatum* vs. *H. caudiculatum*

Characters	<i>H. caudatum</i>	<i>H. caudiculatum</i>
Rhizomes diameter (mm)	0.2–0.7	0.5–0.9
Length of hairs of rhizome (mm)	0.2–1.1	1.2–2.8
Rhizome hairs colour	Castaneous	Castaneous
Fronde length (cm)	10–40	10–35
Total stipe length (cm)	5–15	2.5–12
Nonalate stipe length (cm)	1–5	0.3–1
Relationship stipe length/fronde length	0.37–0.5	0.25–0.35
Relationship alate stipes length/nonalate stipes length	2–4	7.3–9
Stipe wings ending	Gradually ending, being very narrow until it becomes in a single line of	Abruptly ending very near to the rhizome
Fronde flexuosity	Absent	Costa slightly flexuous
Lamina division	2-4-pinnatifid	3-4-pinnatifid
Pinnae symmetry	Symmetric or	Symmetric
Basal pinnae reduced	Present or absent	Absent
Indusia per segment	1–3	1-2
Soriferous segment	Alate, angostate or null	Alate with a laminar constriction in the apex
Segment apex	Emarginate	Rounded or emarginate
Caudate segments	Present	Present but short

**Molecular Phylogeny**— The length of the total alignment of the four markers (1207 *rbcL*, 1597 *rbcL-accD*, 1120 *rps4-trnS*, 1394 *trnG-R*) was 5318 bp. The Bayesian analysis recovered all specimens of *H. caudiculatum* forming a strongly supported

clade (posterior probability [PP] = 1). However, specimens of *H. caudiculatum* from Brazil were grouped as monophyletic (PP = 1) and were resolved, with high support (PP = 1; Fig. 1), as the sister group of specimens of *H. caudiculatum* from southern Argentina and Chile. Results of the species tree analyses show that BF model selection, both based on PS and SS marginal likelihood estimators, strongly supports a model in which specimens of *H. caudiculatum* included in the Brazilian clade and specimens included in the southern Argentina and Chile clade are treated as different species (PS:  $2\ln\text{BF} = 28.47$ ; SS:  $2\ln\text{BF} = 44.55$ ).

The fact that eastern and western specimens form two sister clades does not a priori indicate that each clade is a distinct species, since this arrangement could also represent a single species with two geographically isolated large populations. Moreover, it has been argued that multispecies coalescent methods can promote taxonomic inflation by over-splitting divergent populations into candidate species (Hedin et al., 2015; Sukumaran and Knowles, 2017). These concerns notwithstanding, the present study used morphological evidence in conjunction with coalescent-based methods to facilitate the recognition of species boundaries between *H. caudiculatum* and *H. caudatum*.

The morphological variation presented above from the morphological analysis of voucher specimens from both geographic areas of the distribution support recognizing them as distinct species. The molecular results provide additional support for the hypothesis that specimens of *H. caudiculatum* from Brazil and specimens from Argentina and Chile (considered above as *H. caudatum*) represent different species, although the two are sister species.

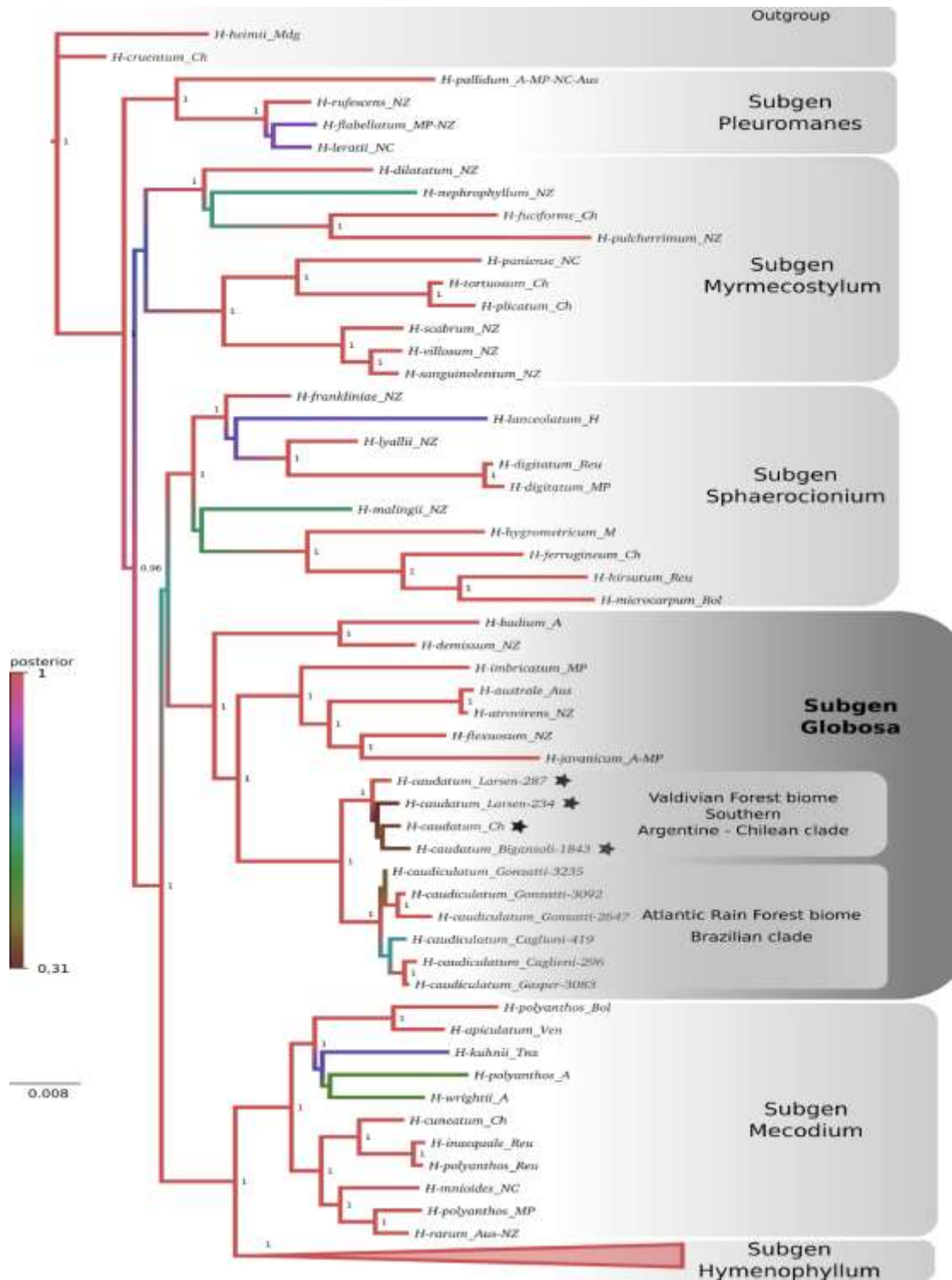


FIG. 1. Bayesian 50% majority-rule consensus tree from 15,002 trees generated by Bayesian inference with MrBayes in the phylogenetic analysis of *Hymenophyllum* species including all subgenera (= Subgen.) using the combined *rbcl*, *rbcl-accD*, *rps4-trnS* and *trnG-R* dataset. Branch colors indicate Bayesian posterior probability (PP) with red highest, brown lowest. Numbers above branches represent PP values (only

PP above 0.90 are reported). Black stars indicate *Hymenophyllum* taxa transferred to *Hymenophyllum caudatum* (see taxonomic treatment section).

*Hymenophyllum* subgenus *Globosa* is geographically distributed in the Pacific belt, where it has high species richness in temperate ecosystems of South America and New Zealand. Molecular dating conducted by Del Rio et al. (2017) showed that many lineages of *Hymenophyllum* that co-occur in Oceania and South America originated from large populations established through the Antarctic land bridge that existed between the two continents in the Eocene. The divergence between American and Oceania lineages of *Globosa* is dated later, in the Oligocene, after the disappearance of the land bridge (Del Rio et al. 2017). The American lineages of *Globosa* probably originated via vicariance of these large populations. Few representatives of the subgenus *Globosa* occur in tropical forests of Australasia (*H. australe* Willd.; *H. badium* Hook. & Grev.; *H. imbricatum* Blume; *H. javanicum* Spreng.), with *Hymenophyllum caudiculatum* being the only species of the subgenus that occurs in tropical forests of Brazil (South America). Many floristic disjunctions can be observed between the Atlantic Forest biome in Brazil and the subantarctic forests of Chile and Argentina that can be explained by the biogeographic history of floristic connections that existed in the Cretaceous to Upper Eocene (Romero 1986; Hinojosa and Villagran 1997). Relict groups are still found in current flora, such as the angiosperm genera *Myrceugenia* O. Berg, *Persea* Mill., and *Azara* Ruiz & Pav., and ferns (Villagran and Hinojosa 1997). A plausible vicariant hypothesis for the origin of the species *H. caudatum* and *H. caudiculatum* is that both belonged to the same large population in South America, when both subantarctic forests of Chile and Argentina and the Atlantic



Forest of Brazil were connected in the Eocene until the late Miocene. Later (late Miocene and Pliocene), these formations were disconnected due to climatic change induced by Antarctic glaciation and the Andes uplift (Villagran and Hinojosa 1997), which gave rise to the arid diagonal of South America that separates tropical and subtropical rainforests from temperate-cold rainforests, and may have given rise to the two distinct and isolated taxa under study here. This possibility, however, has yet to be appropriately tested.

The molecular and morphological evidence presented here indicate that *Hymenophyllum caudiculatum*, traditionally known as native to the Andean-Patagonian region of southern Argentina and Chile (Valdivian Forest), and Atlantic Forest of southeastern Brazil, constitutes two different taxa. The Valdivian species corresponds to *H. caudatum* Bosch, with the name and description being based on material from southern Chile, while *H. caudiculatum* comprises only plants of the Atlantic Forest of southeastern Brazil.

#### TAXONOMIC TREATMENT

***Hymenophyllum caudatum*** Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 4 (4): 394. 1859. nom. nov.

*Sphaerocionium productum* C.Presl, Hymenophyllaceae: 35, 61. 1845.

*Hymenophyllum productum* (C.Presl) J.W. Sturm, Abh. Naturhist. Ges. Nürnberg

2: 193. 1858, *nom. illeg.* non Kunze 1848. *Hymenophyllum caudiculatum* Mart.

var. *caudatum* (Bosch) Hook. & Bak. Syn. Fil.: 61. 1874. *Hymenophyllum*

*caudiculatum* Mart. var. *productum* (C.Presl) C. Chr., Ind. Fil.: 366. 1906.

*Mecodium caudiculatum* (Mart.) Copel. f. *productum* (C.Presl) G. Kunkel, Nova Hedwigia 13: 324. 1967. TYPE: CHILE. Habitat in Chile, *H. Cuming s.n. [s.d.]* (lectotype, W1889-0201809! [designated by Larsen & Ponce (Gayana Bot. 70: 283. 2013)]; isolectotypes OXF00003833!; PRC452907!; PRC452908!). Fig. 2; 4 A, B, E.

*Hymenophyllum patagonicum* Gand. Bull. Soc. Bot. France 60: 28. 1913. TYPE: CHILE. Chile: Patagonia occidental, ad Puerto Chacabuco, *C.J.F. Skottsberg 376* (holotype: S!; isotype UPS!).

*Mecodium caudiculatum* (Mart.) Copel. f. *nanum* G. Kunkel Nova Hedwigia 13: 324. 1967. TYPE: CHILE. Isla Mocha, Cerro Pastene, 250 m, X-1958, *G. Kunkel 6405* (not located).

**Rhizome** filiform, branched, brownish-gray, 0.2–0.7 mm in diameter; trichomes castaneous, simple, paucicellular, 0.2–1.1 mm long, appressed, scarce or absent; **fronds** remote, 10–30(40) cm long; **stipes** castaneous, terete, 0.2–0.9 mm in diameter, 5–15 cm long, alate, gradually reduced to 1–5 cm from the base, wings wider towards the apex, margin entire, with scarce hairs at the base in younger fronds; **laminae** lanceolate or ovate-lanceolate to subtriangular, 2-3(-4)-pinnatifid, (7)10–21 × 3–10 cm, glabrous; **rachises** dark castaneous, to brown or greenish-yellow, green in life, glabrous or rarely with scarce multicellular hairs, terete, alate throughout, wings 0.7–1.1 mm wide, margin entire, plane or some undulated; **pinnae** ovate-lanceolate to subtriangular-lanceolate, 1-2(-3)-pinnatifid, 1–7 × 0.6–3 cm, symmetric or subsymmetric, alternate, veins pale brown to greenish-yellow, generally with the first acroscopic pinnula flabelate, and apical segment a more

developed tail-like appendage; **segments** linear to oblong, (0.8)1.2–2.3 mm wide, apex emarginate, margin entire, occasionally some undulated; **sori** more frequently on median and apical pinnae, over both sides, 1-2(-3) indusia on short segments or sessile, often subaxillary after a division of the costa; **indusia** orbiculate to reniform, not immersed in the lamina, base plane, apex rounded, occasionally emarginate, valves opened to the base; **receptacle** widely obovoid or globose, included, with 30–60 sessile sporangia covering the entire surface; **spores** slightly papillate to echinate,  $35 \times 39 \mu\text{m}$  in size.

***Distribution and Habitat***— In Argentina, the species is found in Chubut Province. In Chile, it occurs in the south of the region of Biobío until the region of Magallanes and Chilean Antarctica, and on the Juan Fernández islands. It is an uncommon species although it is widely distributed in the area, with a mostly terrestrial habitat. It covers the soil in very wet places, spreading on the substrate and at the base of trunks, and occasionally as epiphytic or epipetric. It occurs from 800 to 1,600 m.

***Conservation Status***— The extension of occurrence (E00) and area of occupation (A00) were based on records of 28 populations and correspond to 357,152 km<sup>2</sup> and 428 km<sup>2</sup>, respectively. According to IUCN guidelines, *Hymenophyllum caudatum* could be considered Least Concern (LC) due to its large and continuous distribution throughout its geographic range. However, considering the threat of fragmentation and loss of native forests where this species occurs, and its low A00 of 428 km<sup>2</sup>, criterion B2 of IUCN guidelines could be applied, which considers A00 < 2000 m<sup>2</sup> as Vulnerable (VU). This conservation status agrees with Rodríguez Ríos et al. (2009) for native ferns of Chile.

**Notes**— Chilean specimens of *Hymenophyllum caudatum* were first segregated from *H. caudiculatum* by Presl (1845), under the name *Sphaerocionium productum*, based on plants belonging to H. Cuming's collection. When Sturm (1858) combined the basionym *S. productum* in the genus *Hymenophyllum*, a posterior homonym was created, because Kunze (1848) had already applied the same epithet to material from Java belonging to the collections of Zollinger and Moritz. Therefore, the combination *H. productum* (C.Presl) J.W. Sturm is not valid and is unavailable for use. Later, Bosch (1859) established *H. caudatum* as a substitute name for *Sphaerocionium productum*, making references to Presl's publication, and adding another set of specimens from Chile (collections of W. Lechler and C. Gay). According to Art. 7.4 of the ICN (International Code of Nomenclature) (Turland et al. 2018), the type of a substitute name must be the type specimen of the replaced synonym, so *H. caudatum* Bosch, is recognized here as the correct name for this taxon under specific status.

*Hymenophyllum caudatum* is a beautiful species with large fronds and similar in appearance to *H. fuciforme* Sw., both being notable for their large size among species of *Hymenophyllum*. This latter species differs by having fronds grouped on the rhizome, which is thick and covered with hairs, and sporangia being visible on the exert receptacle and scarcely covered by small, irregularly-edged valves.

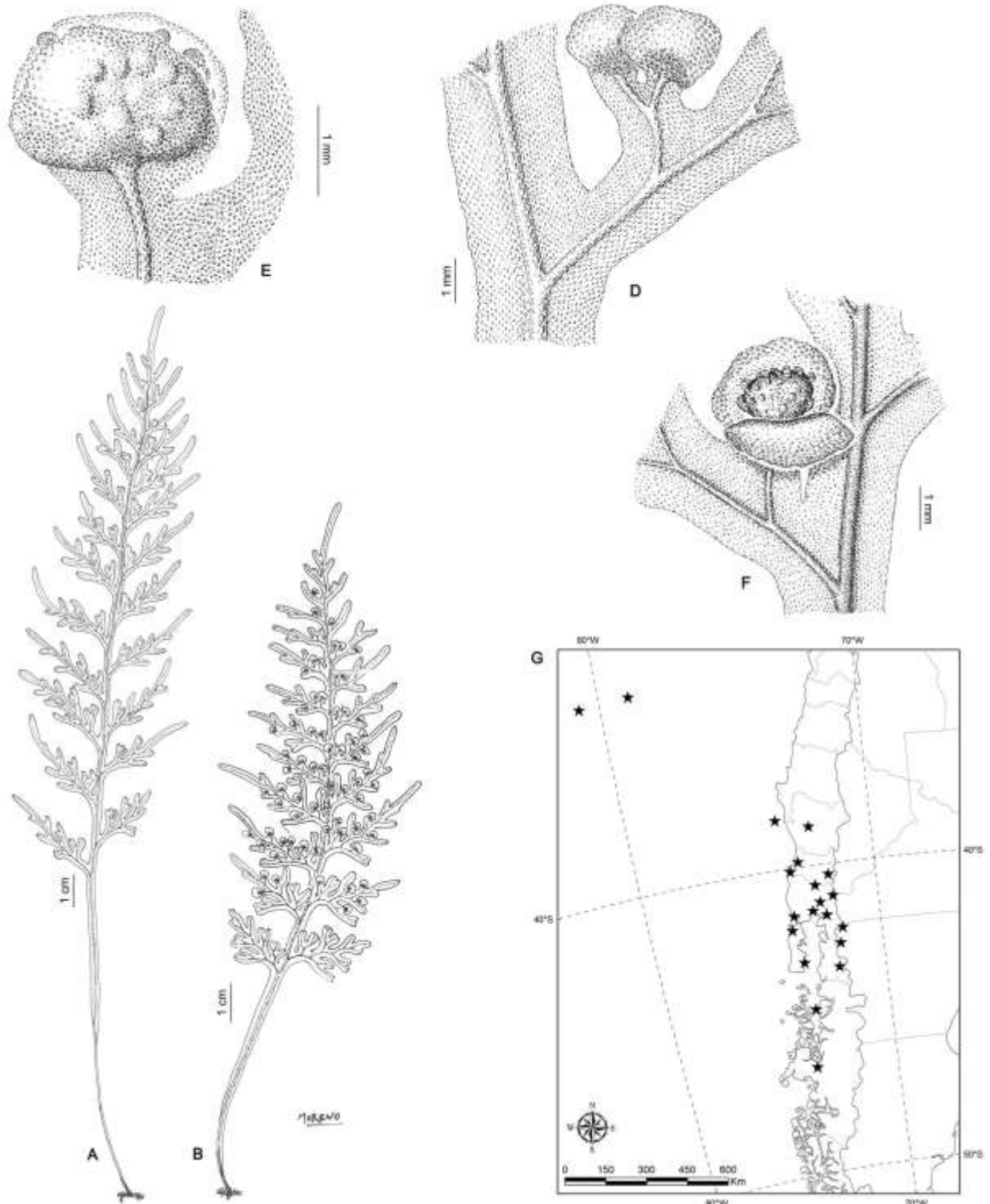


FIG.2. *Hymenophyllum caudatum*. A-B. Habit. C. Detail of a pinna. D-E. Detail of a sorus. F. Detail of a receptacle. G. Distribution map of the species. (Larsen 287, SI).

***Additional Specimens examined—Argentina.***—CHUBUT: Cushamen, Parque Nacional Lago Puelo, Arroyo Melo, 450 m, 7 August 1999, *Vidoz 148* (LP). Futaleufú, Parque Nacional Los Alerces, sendero entre Lago Menéndez y Lago Cisne, 576 m, 30 October 2008, *Biganzoli 1853* (SI).—**Chile.**—REGIÓN DE VALPARAÍSO: Valparaíso, Juan Fernández, 00 October 1872, *Philippi s.n.* (SI 16082); Juan Fernández, Más Afuera, 03 December 1965, *Meyer 9439* (LP). REGIÓN DEL BIOBÍO: Arauco, Isla Mocha, camino entre el Faro Oeste y La Hacienda, Cordón Central, 14 March 1971, *Weldt y Rodríguez R. 1075/370* (LP). REGIÓN DE LA ARAUCANÍA: Cautín, Temuco, 23 January 1937, *Barros 272* (SI); Cautín, Pucón, 15 January 2010, *Michelon 646* (HUCP). Región de Los Ríos, Valdivia, Salto de Pilmaiquén, 19 February 1942, *Kausel s.n. (Diem 627)* (SI); Volcán Calbuco, 08 February 1937, *Barros 271* (SI); Valdivia, Cordillera Pelada, vertiente W, 30 March 1963, *de la Sota 2769* (LP, MBM); Prope Corral in prov. Valdivia, *Lechler 502* (P00622049); Corral, 00 January 1911, *Hauman 6* (LIL 40845). Ranco, Fundo Carrán, cerca del lago Maihué, 414 m, 20 February 2012, *Larsen 234* (SI). REGIÓN DE LOS RÍOS: Ranco, road La Unión to Huicolla, forest remnants, 604 m, 40°14'21"S 73°21'20"W, 3 February 2002, *Weigend 7061* (BCRU). REGIÓN DE LOS LAGOS: Chiloé, Buaúm, 30 January 1937, *Barros 270* (SI); Isla de Chiloé, Queilén, 10 July 1942, *Cárdenas s.n. (Diem 635)* (SI); PN Chiloé, sendero El Tepual, 26 February 2012, *Larsen 287* (SI). Llanquihue, Peulla, cascada de los helechos, 250 m, 28 October 1947, *Diem 1085* (SI); Casa Pangue, camino al Paso Pérez Rosales, 600 m, 21 October 1947, *Diem 1047* (SI); Curso inferior del Río Puelo, *sin colector s.n.* (SI 16086); Boca Río Puelo, January 1916, *Espinosa 9* (SI 17448); Maullín, Las Chilcas, 29 January 1952, *Klenner s.n.* (LIL 391355); Río Tepu, slopes of Volcán Calbuco, ca. 2 km from Lago Llanquihue, ca. 6 km

from Hotel Ensenada, 23 March 1939, *Morrison 17608* (SI; LIL); Valle Cayutué (Lago Esmeralda), 01 January 1912, *Wolffhügel 22* (SI 19949); Ensenada, Lago Llanquihue, 13 January 1951, *Pfister 1122* (LIL 10364); Casa Pangué, camino al Paso Perez Rosales 400-500 m, 21 October 1947, *Diem 1046* (SI); Pto. Varas, 26 January 1909, *Hicken 24* (SI 16567); Puerto Montt, 03 January 1951, *Pfister 1104* (LIL 10252). Osorno, Termas de Puyehue, 27 January 1969, *Cabrera s.n.* (LP); Puyehue, in the moss on the trunks in the shady rainforest round Río Chanleufu, W the hotel, 350 m, 14 January 1947, *Sparre 2101* (LIL). REGIÓN DE AISEN: Palena, Ruta 231 entre Futaleufú y Puerto Ramírez, 165 m, 26 November 2009, *Biganzoli 2205* (SI). Aisen, Ins. Magdalena, Calqueman, ca. 20 m, 13-X-1923, *Werdermann 67* (SI; LIL); Istmo de Ofqui, San Rafael, cascada, 26 January 1921, *Hicken 80* (SI 16570).

***Hymenophyllum caudiculatum*** Mart., Icon. Pl. Crypt. 102, t. 67. 1834.

*Sphaerocionium caudiculatum* (Mart.) C.Presl, Hymenophyllaceae: 35. 1845.

*Mecodium caudiculatum* (Mart.) Copel., Philipp. J. Sci. 67 (1): 27. 1938. TYPE:

BRAZIL. Crescit super arbores semiputridas prope Uarivaú et Manacurú pagos

Indorum e tribu Jurí secundum fluvium Jarupá sitos, *C.F.P. von Martius s.n.*

(lectotype, here designated: BR [BR0000006966133]!, isoelectotype: P

[P00622048]!). Figs. 3; 4 C, D, F.

*Hymenophyllum martii* Sturm in Mart. Fl. Bras. 1(2): 287. 1859. TYPE: BRAZIL, "Habitat

in arboribus prope Rio de Janeiro", *C.F.P. von Martius s.n.* (holotype: M [M-

0186873, photo SI!]).

**Rhizome** filiform, branched, pale brown, 0.5–0.9 mm in diameter; trichomes castaneous, simple, multicellular, 1.2–2.8 mm long, appressed, scarce or absent in mature rhizomes; **fronds** remote, 10–35 cm long; **stipes** dark castaneous, terete, 0.3–1 mm in diameter, 2.5–12 cm long, alate from the base or reduced abruptly or subabruptly to less 1 cm or nearly to the base, wings plane or slightly undulate to crispate, up to 1.2 mm wide, wider toward the apex; **laminae** ovate-lanceolate to subtriangular, 3-4-pinnatifid, (7)14–24 × 3–11 cm, glabrous; **rachises** green to dark castaneous, terete, alate throughout, wings 1.6 mm wide, margin entire, undulated to crispate, sometimes plane; **pinnae** ovate-lanceolate to subtriangular-lanceolate, 2-4-pinnatifid, 3–10 × 1–3.5 cm, symmetric, alternate; **segments** linear, 1.4–2.3 mm wide, apex rounded to emarginate, margin entire, plane, undulated to slightly crispate; **sori** axillary or terminal, distributed all around the pinna, on both sides, more densely adaxially, soriferous segment short, with laminar tissue constricted in the apex; **indusia** orbiculate, sometimes elliptic, 2–3 × 2–4 mm, not immersed in the lamina, base plane, apex rounded, entire or some irregular, sometimes emarginate, glabrous, valve opened to the base; **receptacle** widely obovoid, globose, complanate, included, with 30–60 shortly pedunculated sporangia covering the entire surface; **spores** papillate to echinate, 53 × 73 μm in size.

***Distribution and Habitat***— The species grows throughout the Atlantic Forest domain, which includes the states of Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul. There is also a unique record in the Amazonian biome, state of Amazonas, Brazil. The species inhabits humid forests near streams on trunks or rocks (Sehnem 1971; Windisch



2014, Gonzatti and Windisch 2018), mainly in humus deposits. It can sometimes be found growing on the soil in the understory. It occurs from 100 to 1,700 m.

**Conservation Status**— The EOO and AOO were based on 107 records and correspond to 729,886 km<sup>2</sup> and 428 km<sup>2</sup>, respectively. According to IUCN criteria, the taxa could be considered Endangered (EN) due to the small AOO, however, the wide extension area, the high number of populations and their continuous distribution pattern indicate the species is Least Concern (LC).

**Observation**— According to the original description and label, the type specimen of *H. caudiculatum* was collected in Amazonia by Martius, but has not been found in the region since. In addition to the type of *H. caudiculatum*, Sturm (1858) cited another specimen from the Amazonia biome (Spruce 2244), however, analysis of the specimen in RB herbarium (RB6731) revealed that this material is actually a juvenile plant of a species of *Vandenboschia*, because of the presence of adhesive trichomes on the rhizome. Therefore, it seems possible that an error was made in the description of the type locality or an exchange of labels of Martius' herbarium. So, at the moment, the type is the only record for this biome.

The type specimen of *H. martii* is a juvenile specimen that exhibits the characters defining *H. caudiculatum*.

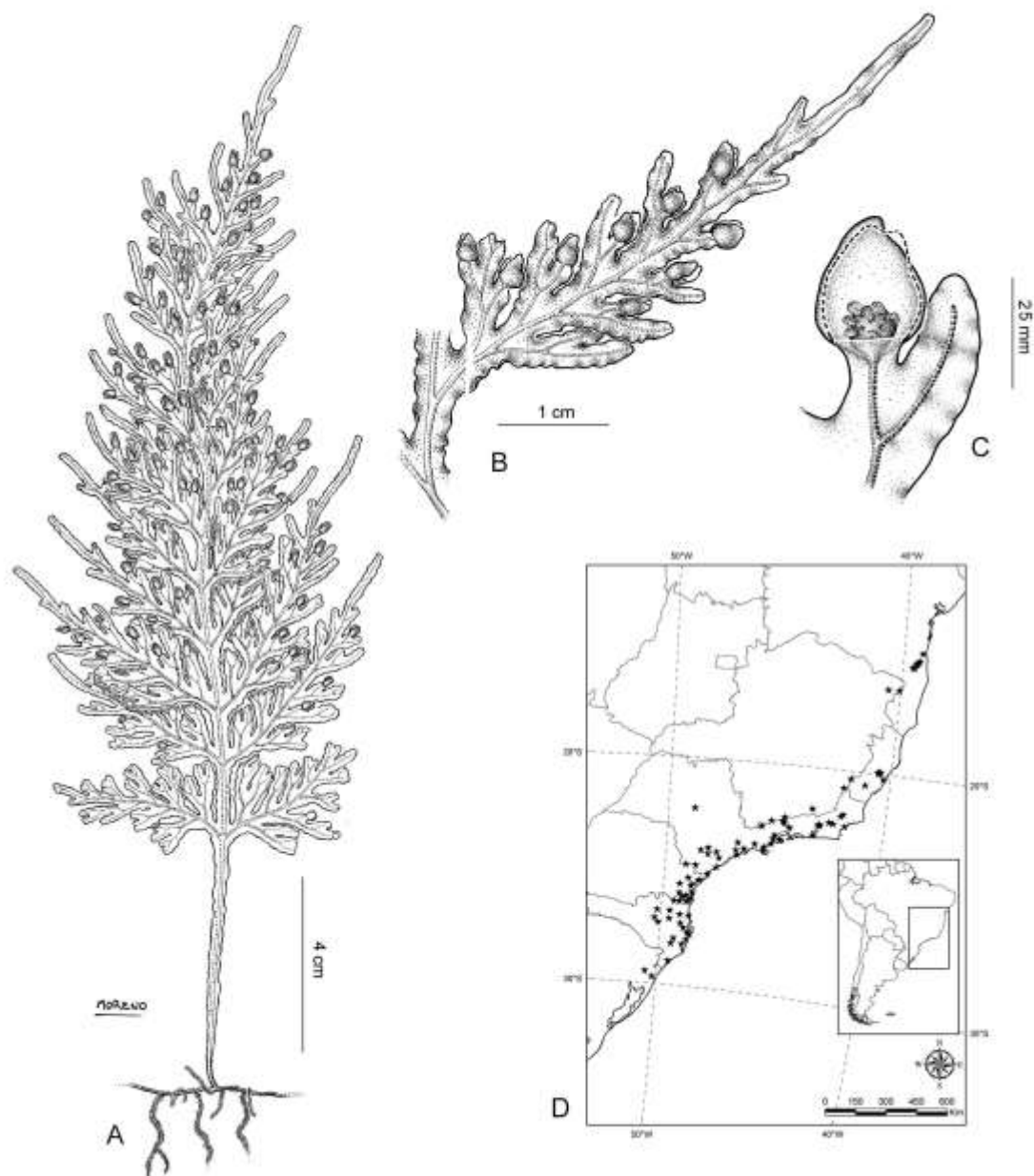


FIG.3. *Hymenophyllum caudiculatum*. A. Habit. B. Detail of a pinna. C. Detail of the indusium and receptacle. D. Distribution map of the species. (*Damasceno 412*, RB 487713).



4. A. Habit of *Hymenophyllum caudatum* population in Parque Nacional Los Alerces, Chubut, Argentina. B. Detail of *Hymenophyllum caudatum* fronds. C. In situ populations of *Hymenophyllum caudiculatum*, in Cambará do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil. D. Detail of crisped frond of *Hymenophyllum caudiculatum*. E. Aspect of sorus and receptacle of *Hymenophyllum caudatum*. F. Aspect of sorus and receptacle of *H. caudiculatum*.

***Additional Specimens examined—Brasil.*** BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça, 900 m, 06 Aug 2006, *Labiak et al. 3650* (CEPEC, UP CB); idem, Serra do Peito de Moça, 1.000 m, 21 Jul 2005, *Matos et al. 746* (CEPEC, MBM, UP CB); idem, Serra do Peito de Moça, 1.000 m, 14 May 2005, *Amorim et al. 4996* (CEPEC, UP CB); idem, Serra Peito de Moça, 900 m, 11 Aug 2009, *Moraes et al. 2717* (CEPEC, HUEF); idem, Serra das Lontras, ca. de 7 km no ramal que liga o povoado de Itatinguí à Serra das Lontras, 600 m, 12 Feb, 2005, *Matos et al. 432* (CEPEC, UP CB); idem, Parque Nacional da Serra das Lontras, Serra do Peito de Moça, 757 m, 09 Dec 2018, *Gonzatti et al. 4712* (HU CS); Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, 900 m, 08 Feb 2005, *Matos et al. 363* (CEPEC, UP CB); idem, Serra da Pedra Lascada, 12 Dec 2014, *Moraes et al. 4520* (HRCB); Camacã, RPPN Serra Bonita, 25 Sep 2012, *Olenscki & Paixão 33* (CEPEC); idem, 820 m, 21 Sep 2004, *Thomas et al. 14204* (BHCB, CEPEC); idem, 835 m, 03 Feb 2005, *Matos et al. 303* (CEPEC, MBM, UP CB); idem, 835 m, 13 Feb 2005, *Matos et al. 450* (CEPEC, UP CB); idem, 1.000 m, 13 Aug 2009, *Moraes et al. 2750* (CEPEC, HUEF); Ribeirão das Palmeiras, Serra Javi, 760 m, 06 Mar 1986, *Santos et al. 4186* (CEPEC); idem, Serra dos Quatis, 600 m, 10 Feb 1994, *Carvalho et al. 4381* (CEPEC, SP); Santa Maria do Salto, divisa entre Bahia e Minas Gerais, Fazenda Duas Barras, Reserva do Alto Cariri, 950 m, 08 Feb 2006, *Matos et al. 919* (CEPEC, SP, UP CB).—MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.385 m, 10 Jul 2009, *Schwartsburd et al. 2045* (VIC); idem, Caparaó, Vale Verde, 27 Sep 1977, *Patricia s.n.* (CESJ 56810); idem, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.400 m, *Salino & Morais 4544* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.200 m, 22 Nov 2006, *Salino et al. 11362* (BHCB); idem, Vale Verde, 1350 m, 13 Nov

2017, *Gonzatti et al. 3908* (HUCS); Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, nas proximidades da Sede, 1.400 m, 10 Jul 1999, *Salino 4940* (BHCB); Belo Vale, 1.300 m, 23 Oct 2001, *Salino & Carvalho 7650* (BHCB); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha para o Alto dos Brejos, 1.700 m, 31 May 2006, *Cordero et al. 39* (RB); Camanducaia, Fazenda Quinzim Beijo, Rio Jaguan, 1.425 m, 19 Aug 2001, *Melo et al. 134* (BHCB); Carangola, Serra do Brigadeiro, Fazenda Neblina, 1.300 m, 28 May 1989, *Salino 777* (UEC); idem, Serra da Araponga, Fazenda Nelina, 1.300 m, 24 May 1992, *Leoni 1874* (HB); Conceição do Mato Dentro, Parque Municipal do Ribeirão do Campo, 01 Aug 2002, *Mota et al. 1512* (BHCB); idem, 08 Nov 2002, *Mota & Viana 1747* (BHCB); Delfim Moreira, Serra da Mantiqueira, Fazenda Boa Esperança, Trilha dos Romeiros, 1.371 m, 19 Mar 2011, *Fernandes et al. 899* (BHCB); idem, Fazenda Boa Esperança, Trilha do Marlon, 1.321 m, 16 Mar 2011, *Almeida et al. 2822* (BHCB); Descoberto, Serra do Relógio, RPPN Alto da Boa Vista, 09 Apr 2010, *Souza et al. 896* (BHCB, CESJ); Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, Estrada para Macieira, 1.643 m, 01 Dec 2010, *Souza et al. 1224* (BHCB); Itamonte, Parque Nacional do Itatiaia, a caminho de Vargem Grande, 1.850 m, 12 Jul 2007, *Salino et al. 12465* (BHCB); Marmelópolis, estrada de terra Delfim Moreira/Marmelópolis acesso a Fazenda Saiqui, 12 Jul 1997, *Pietrobon-Silva 4122* (SJRP); Nova Lima, Mata da Muluca, Córrego da Muluca, 03 Sep 2001, *Carvalho et al. 11* (BHCB); Ouro Preto, Tripuí, s.d., s.c. (OUPR 5932); idem, Tripuhy, s.d., *Damazio 1950* (R); Santa Maria do Salto, divisa entre Bahia e Minas Gerais, Fazenda Duas Barras, 950 m, 08 Feb 2006, *Matos et al. 919* (CEPEC); idem, Distrito de Talismã, Fazenda Duas Barras, 750 m, 10 Oct 2003, *Salino et al. 9256* (BHCB); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, Chapada, 1.536, 14

Jul 2008, *Almeida & Souza 1465* (BHCB); Sete Lagoas, Serra do Cipó, km 152 d estrada de Conceição, alto da Serra da Conceição, 30 Apr 1950, *Duarte 2745* (RB); Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 1.000 m, 19 Sep 2014, *Schwartsburd et al 3358* (VIC); idem, RPPN Mata do Sossego, 1.150 m, 20 May 2006, *Salino et al. 11098* (BHCB); idem, Mata do Sossego, Trilha das Hortências e Trilha 2, 1.298 m, 12 Jun 2012, *Souza & Salino 129* (BHCB); idem, RPPN Mata do Sossego, Trilha 1, 1.339, 17 Nov 2013, *Almeida et al. 3353* (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, Bateias, 1.250 m, 13 Feb 2008, *Labiak, et al. 4577* (CEPEC, MBML, RB, UPCB); idem, Parque Estadual do Forno Grande, 1.400 m, 28 Jun 2008, *Salino et al. 13694* (BHCB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, 1.000 m, 12 Sep 2008, *Salino et al. 13887* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra Escorada, 1.190 m, 10 Feb 2011, *Souza et al. 1.444* (BHCB); Fundão, Gaiopaba-Açu, 670 m, 03 May 2003, *Fontana & Britto 569* (BHCB, HUCCS, MBML); Iúna, Parque Nacional do Caparaó, Região da Cachoeira Bonita, 1.811 m, 03 Dec 2010, *Souza et al. 1235* (BHCB); idem, Serra do Valentim, Propriedade o Senhor Aristides, 04 Jun 2014, *Zorzanelli 1018* (BHCB, VIES); Santa Tereza, Valsugana Velha, propriedade particular do Leonir, 14 Jun 2000, *Demuner et al. 1127* (BHCB, MBML); idem, Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi , trilha da Preguiça, 06 Feb 2003, *Vervloet et al. 1791* (BHCB, MBML); idem, 12 Aug 2003, *Rossini et al. 416* (MBML); idem; Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, trilha da divisa com Goipabo-açu, 21 Aug 2002, *Aquije et al. 341* (BHCB, MBML); idem, Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, Tracomal, 17 Jul 2002, *Vervloet et al. 492* (BHCB, HUCCS, MBML); idem Reserva Biológica Augusto Ruschi, estrada para os municípios de João Neiva e Nova

Lombardia, 22 Aug 2012, *Flores & Romão 1060* (RB); idem, Santa Lúcia, trilha bonita, 650 m, 03 Sep 1998, *Kullmann et al. 458* (MBML); idem, Estação Biológica de Santa Lúcia, 26 Sep 1993, *Aquije & Bausen 171* (BHCB, MBML); idem, Estação Biológica Santa Lúcia, 09 Sep 1993, *Aquije & Bausen 191* (BHCB, MBML); idem, Estação Ecológica Santa Lúcia, 24 Feb 1996, *Salino 2628* (BHCB); idem, Parque Municipal São Lourenço, estrada Santa Teresa/Itarana, entrada para Circuito Caravaggio, 771 m, 09 Dez 2012, *Lombardi et al. 9771* (HRCB); idem, Residência Melo Leitão, 21 Jul 1976, *Barcia & Ruschi 967* (R); Serra, Reserva Biológica Mestre Álvaro 24 Jun 1989, *Pereira 2080* (SJRP, VIES).—RIO DE JANEIRO: s.l., s.d. *Riedel s.n.* (R 1512); Angra dos Reis, Ilha Grande, Vila Dois Rios, Trilha da Jararaca, 15 Dec 1999, *Guerra-Santos et al. 1347* (HB); idem, Ilha Grande, Serra do Papagaio, Bico do Papagaio, 900 m, 29 Jun 1978, *Carauta 2956* (PACA); idem, Ilha Grande, Trilha para Mata da Jararaca, 17 Feb 2001, *Pinheiro et al. 739* (HB); Bocaina, Km 596, Vale do Cariri, 313 m, 17 Nov 2014, *Weigand et al. 104* (UFRN); Guapimirim, Estação Ecológica do Paraíso, próxima a crista da montanha, 1.100 m, 20 Apr 2011, *Engelmann & Wesenberg RE1541* (RB); idem, Parque Estadual dos Três Picos, próximo a trilha entre o Paraíso e o Jacarandá, 900 m, 03 Apr 2011, *Engelmann & Wesenberg RE1577* (RB); Itatiaia, 1.000 m, Mar 1937, *Brade s.n.* (PACA 74721, VIC 3340); idem, Pinheiral nas Pedras, 2.100 m, Mar 1937, *Brade 15555* (RB); idem Planalto do Parque Nacional do Itatiaia, Véu de Noiva, 31 Nov 1967, *Pontual 67-456* (IPA, PEUFR); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Rebouças, próximo ao Abrigo Lamego, 1.400 m, 11 Jun 2009, *Damasceno & Silva 318* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha do Hotel Simon para os 3 Picos, em um trecho logo acima da Lage, 1.540, 30 May 2006, *Cordero et al 20* (RB); idem, Serra do Itatiaia, Mai

1926, *Sampaio 4668* (R); idem, Serra do Itatiaia, 900 m, 17 Aug 1902, *Dusén 696* (R); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Lago Azul, 05 Nov 1977, *Toledo s.n.* (HRCB 361); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Parte Baixa, Cachoeira Maromba, 09 Feb 2013, *Canestraro et al. 495* (MBM); idem, Parque Nacional do Itatiaia, 21 Apr 1972, *Câmara 11690* (BHCB, CESJ, MBM, PACA); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Abrigo III, margem do córrego Tapera, 650 m, 27 Oct 1994, *Braga et al. 1519* (RB); idem, Serra do Itatiaia, Parque, 04 Feb 1967, *Sehnem 9074* (HUCS, PACA); idem, PARNA Itatiaia, Maromba, estrada da Trilha para o Véu de Noiva, 1.150 m, 12 Feb 1990, *Morel et al. 132* (SJRP); idem, Morro dos Três Picos, 1.304 m, 03 Nov 2014, *Weigand et al. 75* (UFRN); idem, 1.280 m, 04 Nov 2014, *Weigand et al. 102* (UFRN); Macaé, Pico do Frade, 900 m, 22 Oct 1985, *Leitman et al. 35* (RB); idem, Serra de Macaé, 1.150 m, 18 Oct 1977, *Maas et al. 3316* (RB); Magé, distrito de Santo Aleixo, Reserva Particular do Patrimônio Natural El Nagual, 21 Apr 2006, *Jascone & Rodrigues 573* (HB); Nova Friburgo, Distrito de Macaé de Cima, Sítio Sofronites, caminho em direção ao Rio das Flores, 1.100 m, 14 Sep 1989, *Fonseca Vaz 690* (HRB, RB); idem, Serra de Macaé, perto de São Pedro, 18 Sep 1978, *Carauta et al. 2711* (HRCB, PACA, RB); idem, São Pedro da Serra, Pedra do Cais, Serra dos Órgãos, 1.300 m, 17 Jul 1998, *Labiak 674* (MBM); idem, Teodoro de Oliveira, Parque Estadual dos Três Picos, 1.243 m, 09 Jun 2013, *Damasceno & Wenderroschy 677* (R); idem, Lumiar, caminho para a Pedra Riscada, 870 m, 28 Mar 1989, *Sylvestre et al. 165* (RB); idem, Estrada Olaria, São Lourenço, Córrego d'Anta, 1.400 m, 29 Mar 1989, *Sylvestre et al. 185* (RB); Paraty, Estrada Rio Santos para Paraty-Mirim, em direção ao Patrimônio, córrego Limeira, 08 May 1991, *Sylvestre et al. 423* (RB); idem, APA Cairuçu, subida para o Morro do Corisco, 1.000 m,



13 May 1991, *Sylvestre et al.* 569 (RB); Petrópolis, Malta, Araras, 23 Oct 1968, *Sucre & Braga* 1118 (RB); Rio de Janeiro, Pico da Tijuca, 02 Jun 1929, *Brade s.n.* (IPA 2529, R); idem, Floresta da Tijuca, 03 Jul 1957, *Emmerich* 28 (R); idem, Corcovado, s.d., *Glaziou s.n.*, in *Her. Schwacke* 2055 (R 1511, RB); idem, Muribeca, 1000 m, 04 Mar 1934, *Brade & Santos Lima* 13119 (RB); Santa Maria Madalena, Parque Estadual do Desengano, Sapucaia das Terras Frias, Ribeirão Vermelho, 18 Mar 1981, *Santos* 07 (HRCB); idem, Parque Estadual do Desengano, Sapucaia das Terras Frias, Ribeira Vermelho, 18 Mar 1981, *Santos* 107 (HB); idem, Parque Estadual do Desengano, Poço do Padre, 25 Jul 2012, *Labiak et al.* 5373 (RB); idem, Matas da Furquilha, 30 Aug 1920, *Santos Lima J.* 06 (R); idem, Vermelho, Jun 1933, *Santos Lima* 160 (RB); Teresópolis, margem do Paquequer, Mar 1918, *Frazão* 3171 (CESJ, RB); idem, Jul 1943, *Lutz* 2021 (R); idem, Jul 1941, *Lutz* 1810 (R); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, caminho Campo das Antas, 05 Apr 1947, *Lutz* 2383 (R); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha Suspensa, 1.190 m, 14 Mai 2011, *Lombardi et al.* 8472 (HRCB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha da Pedra do Sino, próximo à Barragem, 1.200 m, 20 Aug 2010, *Engelmann et al.* RE697 (MBM, RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Alto da Pedra do Sino, 2.034 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 3999 (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 1.500 m, 13 Jan 2008, *Labiak et al.* 4501 (UPCB); idem, Parque Nacional da Serra dos órgãos, Trilha para o Véu de Noiva, 1.587 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 3965 (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Caminho das Orquídeas, 1.920 m, 07 Jul 2010, *Engelmann & Wesenberg* RE720 (RB); idem, Parque Nacional da Sera dos Órgãos, Trilha Mozart Catão, 03 Nov 2004, *Engelmann* RE045 (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio Beijaflor,

1.100 m, 20 Oct 1977, *Maas & Martinelli 3375* (RB); idem, Subida do Frade, Serra dos Órgãos, 11 Jan 1883, *Saldanha 6705* (R); idem, Soberbo, estrada Teresópolis/Bahia, 15 Jun 1968, *Sucre & Braga 3197* (RB); idem, Cascata Feroz, Abr 1917, *Sampaio 2235* (R); idem, Mata da Caixa D'Água, Apr 1917, *Sampaio 2629* (R); idem, Fazenda Cumary à Cachoeira Feroz, 30 Jan 1944, *Lutz 2097* (R).—SÃO PAULO: Bananal, Sítio da Cachoeira Nova Suíça, 26 Sep 1978, *Tosta Silva 126* (SP); idem, arredores do Parque Nacional da Serra da Bocaina, *Brina s.n.* (BHCHN 47909); idem, Estação Ecológica do Bananal, nas trilhas da Estação e da Pedra Vermelha, 1.350 m, 08 Mar 2001, *Salino et al. 6299* (BHCB); Barra do Turvo, Parque Estadual do Jacupiranga, Núcleo Cedro, Trilha do Cedro, 700 m, 24 Mar 2005, *Salino et al. 10205* (BHCB); Boracéia, 03 Dec 1991, *Salino 1203* (UEC); Campos do Jordão, 14 Sep 1923, *Hoehne s.n.* (SP); idem, 30 Mai 1989, *Sossae s.n.* (SJRP 24881); idem, 02 Jun 1984, *Novelino et al. 236* (CESJ, MBM); idem, 5 Feb 1937, *Campos-Porto 3016* (RB); idem, trilha do Bosque Galhada, Parque Estadual de Campos do Jordão, 22 Mar 1996, *Prado & Marcelli 837* (SP); idem, Parque Estadual (Horto Florestal), 1.600 m, 01 Oct 1988, *Salino 556* (UEC); idem, Parque Estadual de Campos do Jordão, Horto Florestal, caminho de São José dos Alpes, 1.600 m, 02 Jun 1984, *Santos et al. 250* (R, SJRP); idem, Horto Florestal, Caminho São José dos Alpes, 1.600 m, 25 Apr 1982, *Santos 56* (R); idem, Horto Florestal, caminho para São José dos Alpes, 02 Jun 1984, *Silva-Oliveira et al. 14* (RB); Cananéia, Ilha do Cardoso, Morro do Cardoso, 700 m, 06 Dec 1990, *Barros & Ribeiro 2086* (SP); idem, Ilha do Cardoso, 14 Oct 1978, *Shepherd et al. 8793* (UEC); Caraguatatuba, Serra do Mar, 700 m, 22 Aug 1976, *Davis 59945* (UEC); Cunha, Serra do Mar, Reserva Florestal de Cunha, 1.100 m, 13 Feb 1987, *Windisch et al. 5000* (PACA, SP, UPCB); idem, Reserva Florestal de Cunha,

rio Bonito, 1.000 m, 12 Aug 1988, *Windisch 5077* (SJRP, SP); Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, trilha da Casa de Pedra, 1.070 m, *Salino 2885* (BHCB, ESA); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Cunha, 11 Sep 2013, *Saka et al 241* (HRCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Cunha, Trilha do Maé, 11 Sep 2013, *Biral et al. 874* (HRCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, Trilha do Ribeirão Bonito, 04 Nov 2015, *Moraes et al. 5023* (HRCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha-Indaiá, Trilha do Rio Bonito, 22 Jun 2006, *Mamede et al. 680* (MBM, SP); idem, Reserva de Cunhas, próximo do Parque da Serra do Mar, 15 Mai 1992, *Pietrobon Silva & Santos 455* (SJRP); Eldorado, Parque Estadual Intervales, Núcleo Barra Grande, Trilha da Cachoeira das Pedrinhas, 790 m, 16 Apr 2003, *Salino et al. 8533* (BHCB); Iguape, Estão Ecológica Juréia-Itatins, Serra da Juréia, trilha da Figueira, 16 Oct 1990, *Cordeiro et al. 728* (BHCB, SP); idem, Estação Ecológica Juréia-Itatins, trilha da Figueira, 24 Apr 1990, *Catharino et al. 1345* (MBM, SP, RB, UPCB); idem, Estação Ecológica Juréia-Itatins, Serra da Juréia, trilha da Figueira, 28 May 1996, *Labiak et al. 334* (UPCB); idem, Reserva Ecológica da Juréia, trilha para o campo do alto do morro próximo ao alojamento, 16 Aug 1990, *Prado et al. 355* (RB); Iporanga/Apiá, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, núcleo Caboclos, 29 Apr 2012, *Mazziero et al. 1026* (SP, UPCB); idem, 16 Aug 2012, *Mazziero & Engels 1166* (UPCB); Jaraguá, 17 Mar 1907, *Usteri s.n.* (SP 22225); Juquitiba, Fazenda Iterei, 21 Nov 1994, *Prado et al. 536* (SP); Mauá, Serra da Mantiqueira, 800 m, Mar 1913, *Toledo 467* (RB); Miracatu, Reserva Votorantim, complexo Juquiá, 411 m, 27 Mar 2013, *Salino et al. 15618* (BHCB, ESA, UEC); idem, BR 116, km 80, Sep 1973, *Windisch s.n.* (MBM, SJRP 1884); Mogi das Cruzes, Vila Casa Grande, 28 May 1980,

*Muniz et al. 152* (SP); Mongaguá, pequena trilha que dá acesso a uma cachoeira da região, 01 Aug 1997, *Athayde-Filho 224* (HB, SP, UEC, RB, SJRP); idem, Vila Atlântica, 25 Nov 1949, *Joly 814* (RB); Salesópolis, Estação biológica de Boracéia, antes de chegar no alojamento, 880 m, 30 Oct 2012, *Prado & Hirai 2266* (SP); idem, estação intermediária do oleoduto da Petrobrás, entre Salesópolis e Caraguatatuba, 24 Jul 1972, *Windisch 111* (HRCB, PACA, UPCB); idem, Estação Experimental de Boracéia, Picada do Castelinho ao Observatório, 04 Mar 1962, *Travassos 329* (RB); Santo André, Reserva Biológica da Paranapiacaba, 800 m, 20 Feb 2008, *Christenhusz et al. 4814* (SP); idem, Paranapiacaba, estrada para Mogi, 08 Sep 1973, *Windisch 467* (HRCB, PACA); idem, Serra da Paranapiacaba, Oct 1925, *Brade 21478* (HB, MBM); idem, Reserva Biológica do Alto da Serra de Paranapiacaba, 14 Jan 1932, *Tosta-Silva 385* (SP); idem, Serra do Mar, Paranapiacaba, 21 Jun 1975, *Windisch 870* (HB, SJRP); idem, Paranapiacaba, Estação Biológica, via férrea São Paulo-Santos, 30 Sep 1966, *Mattos 13892* (SP); idem, Paranapiacaba, mata da Estação Biológica, 29 Mar 1951, *Handro 240* (SP); idem, Paranapiacaba, Alto da Serra, 24 Jun 1968, *Lima 179-68* (IPA); idem, Alto da Serra, Jun 1912, *Luederwaldt s.n.* (SP 22232); idem, Alto da Serra, 03 Nov 1917, *Hoehne s.n.* (SP 837); idem, Reserva Biológica de Paranapiacaba, Alto da Serra, 700 m, 01 Jul 1979, *Windisch 2238* (ICN); Santos, 18 Dec 1874, *Mosén 3105* (R); [São Bernardo do Campo], Estancia do Alto da Serra, Mar 1913, *Toledo 487* (RB); São José do Barreiro, Parque Nacional da Bocaina, Propriedade de Sebastião Arantes e família, 18 Jul 1994, *Catharino & Rossi 1955* (BHCB, SP); [idem], São Francisco dos Campos, Dec 1896, *Lofgren 33* (SP); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Trilha da Pirapitinga, 900 m, 04 Mar 2001, *Salino et al. 6110*

(BHCB); São Miguel Arcanjo, Floresta Estadual Carlos Botelho, 18 Apr 1967, *Hoehne 6197* (SP); idem, 20 Nov 2014, *Moraes et al. 4066* (HRCB); idem, Parque Estadual Carlos Botelho, trilha da Represa, 25 Apr 2002, *Udulutsch et al. 719* (ESA, UEC); idem, Parque Estadual Carlos Botelho, trilha do Açude, 31 Aug 2011, *Moraes et al. 3283* (HRCB); São Paulo, Serra da Cantareira, 31 Jul 1939, *Pickel 4398* (IPA, SP); idem, Mato do Governo, Dec 1912, *Luederwaldt s.n.* (SP); idem, Jardim Botânico de São Paulo, 24 Jul 1933, *Hoehne 278* (CESJ); idem, 10 Oct 1940, *Handro s.n.* (SP44142); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, 19 Oct 1997, *Garcia et al. 1327* (SP); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Trilha do Campo, 800 m, 10 Apr 2001, *Salino 6460* (BHCB, ESA); idem, Serra do Mar, s.d., *Wacket 02* (SP); idem, Pico do Morro Guaraguá, Feb 1912, *Luederwaedt s.n.* (SP 22228); idem, Pico do Morro Guaraguá, 28 Apr 1921, *Hoehne s.n.* (SP 5527); idem, Capão Bonito, Fazenda Intervales, trilha da Cassadinha, 30 Oct 1991, *Salino 1164* (UEC); São Sebastião, Parque Estadual da Serra do Mar, sítio Dito Cachimbo, 600 m, 19 Apr 2000, *Salino et al. 5311* (BHCB, ESA, MBM); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, beira do rio Bonito, 21 Apr 2002, *Udulutsch et al. 576* (ESA, UEC); idem, Parque Estadual Intervales, Base de Saibadela, próx. Rio Saibadela, 13 Nov 2001, *Dittrich 991* (HRCB); Ubatuba, Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), idem, 26 Feb 2003, *Peralta 1438* (SP); idem, Parque Estadual da Ilha Anchieta (PEIA), 23 Jan 2001, *Athayde Filho et al. 901* (PACA); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, 17 Jun 2008, *Nóbrega 662* (UEC); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Pinguaba, Trilha do Pico do Cuscuzeiro, 1.200 m, 07 Aug 2001, *Salino et al. 7308* (BHCB); s.l., Apiahy, s.d., *Puiggari s.n., in Herb. Schwacke 2372* (RB); s.l., Rio Grande,

São Paulo, 1906, *Wacket s.n.*, in *Filices Austrobrasiliensis* 174 (R).—PARANÁ: s.l. 1874, *Schwacke s.n.* (R 1510); Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, Trilha da Anta, 13 Dec 2006, *Matos et al.* 1324 (MBM); idem, Parque Estadual das Lauráceas, 04 Feb 2015, *Voltz & Brotto* 875 (UPCB); Alexandra, PARNA Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 20 May 2005, *Paciencia et al. s.n.* (UPCB); Almirante Tamandaré, Parque Primavera, 04 Apr 1974, *Dombrowski* 5134 (PACA); Bocaiuva do Sul, Morro Capivari Grande, 1.600 m, 30 Apr 2004, *Kersten* 852 (HUCP); Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, 1.300 m, 29 Sep 2007, *Pereira et al.* 48 (UPCB, VIC); idem, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratuva, 1.500 m, 17 Dec 2007, *Pereira et al.* 116 (UPCB, VIC); idem, Pico Camapuã, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al.* 2948 (HUCS); idem, Serra do Capivari Grande, 1.600 m, 04 Mar 2007, *Schwartsburd & Lima* 1211 (MBM, UP CB); idem, Serra Ibitiraquire, subida ao Pico Paraná, 1.500 m, 30 Nov 1996, *Cordeiro & Ribas* 1365 (MBM); idem, Parque Estadual do Pico Paraná, Morro Tucum, 05 Nov 2011, *Canestraro et al.* 236 (HCF); idem, Pico Caratuva, 11 Jun 2009, *Bonan* 15 (HUCP); idem, Pico Caratuva, 12 Jun 2009, *Patriota s.n.* (HUCP 20437); idem, Morro Caratuva, 03 Oct 2009, *Michelon* 521 (HUCP, UP CB); idem, Morro Caratuva, 1.700 m, 17 Jun 1973, *Imaguire* 998 (MBM); idem. Pico do Paraná, 11 Nov 2007, *Jaqueline s.n.* (HUCP 19141); idem, Jaguatirica, 900 m, 10 Sep 1970, *Hatschbach* 24697 (PACA); idem, Pico do Paraná, s.d., *Selusniaki* 1124 (HUCP); idem, Estrada da Graciosa, 08 Apr 2010, *Selusniaki s.n.* (HUCP 21754); idem, estrada para o Parque das Lauráceas, Rio Capivari, 15 Dec 1996, *Cordeiro & Barbosa* 1320 (ESA, FLOR, HUEF, MBM); idem, Serra do Capivari Grande, 1.800 m, 06 Aug 1961, *Hatschbach* 8233 (MBM, PACA); idem, Sítio do Belizário, 07 Apr 1967, *Hatschbach* 16250 (MBM, PACA);

idem, 17 May 1967, *Hatschbach 16418* (MBM, PACA); idem, Pouso da Sorte, Crista Caratua, 1.700 m, *Imaguire 527* (PACA); idem, Serra Ibiteraqueira, 1.200 m, 08 Oct 1967, *Imaguire s.n.* (PACA 74734); idem, Serra do Ibitiraquire, Vale entre os morros Cerro Verde e Tucum, 21 Abr 2016, *Lozano & Broto 3342* (MBM); idem, Rio Samambaiassú, 17 Sep 1967, *Imaguire 191* (PACA); Curitiba, Parque Barigui, 09 Nov 2010, *Lucas & Ludmila s.n.* (HUCP 22428); Guaraqueçaba, Serra Negra, 700 m, 10 Dec 1970, *Hatschbach 25800* (MBM, PACA); Guaratuba, Alto da Serra, 1985, *Kummrow 1907* (ICN, MBM); idem, Alto da Serra, 25 Jul 1960, *Duarte & Hatschbach 5312* (RB); idem, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 17 May 2006, *Matos et al. 1153* (MBM, UPCB); Ipiranga, 28 Jan 1904, *Dusén 3344* (R); Morretes, Parque Estadual Pico do Marumbi, 13 Feb 2000, *Kozera & Kozera 1393* (UEC); idem, Parque Estadual Pico do Marumbi, 650 m, 24 Oct 1998, *Dittrich & Labiak 544* (ICN); idem, Serra da Graciosa, Morro Mãe Catira, 1.400 m, 07 Sep 2005, *Labiak & Paciencia 3569* (UPCB); idem, Pilão de Pedra, 07 May 1961, *Hatschbach 8008* (MBM, PACA); idem, Estação Marubi, 23 Nov 1984, *Kummrow 2530* (MBM, PACA); idem, Estrada da Graciosa, próximo ao alto da serra, 800 m, 09 Apr 1998, *Dittrich & Jorge 339* (MBM); idem, Serra do Marumbi, cabeceiras de afluente do Rio Ipiranga, 1.285 m, 05 Jun 2015, *Völtz 846* (MBM); [Morretes], Estrada da Graciosa, 05 Oct 2002, *Pina 11* (UUCP); Palmas, Refúgio da Vida Silvestre, Oct 2009, *Selusniaki & Ariati 2948* (HUCP); Paranaguá, Ilha do Mel, Morro Bento Alves, 02 May 1999, *Kozera & Kozera 1071* (ESA, MBM, UEC, UPCB); idem, Ilha do Mel, Rio da Caixa D'Água, 29 Mar 1986, *Souza et al. s.n.* (UEC61673, UPCB); idem, Morro do Miguel, Ilha do Mel, 100 m, 14 Mar 1999, *Dittrich & Jorge 611* (ICN); idem, Morro Bento Alves, 11 Oct 1992, *Salino et al. 1471*

(UPCB); Piraquara, Mananciais da Serra, 25 Sep 2008, *Michelon 321* (HUCP); idem, Mananciais da Serra, 07 Feb 1968, *Dombrowski 2859* (PACA); idem, Mananciais da Serra, 21 Apr 1974, *Dombrowski & Kuniyoshi 5188* (PACA); idem, Mananciais da Serra, 12 Aug 2008, *Michelon 197* (HUCP, MBM); idem, Mananciais da Serra, proximidades do Rio Carvalho, 1.100 m, 20 Oct 2001, *Labiak 1970* (UPCB); idem, Haras Santo Antônio, 10 Dec 2003, *Kersten 749* (UPCB); idem, Morro do Canal, 1.200 m, 30 Apr 2009, *Michelon n.s.* (HUCP 20477); idem, Serra Piramirim, estrada Itupava, 19 Dec 1995, *Cordeiro & Poliquesi 1274* (BHCB, ESA, MBM); Quatro Barras, Estrada da Graciosa, 29 Sep 2005, *Gonçalves 01* (HUCP); idem, Morro do Sete, 31 May 2009, *Accordi s.n.* (UCP 20433); idem, Morro Anhangava, 1.400 m, 11 Mar 2004, *Kersten 817* (HUCP); idem, Morro Mãe Catira, 31 Sep 2009, *Ariati 227* (HUCP); Quaratuba, Rio Itararé, 17 Aug 1994, *Silva & Poliquesi 1376* (CESJ, HUEF, MBM); São José dos Pinhais, RPPN Nhandara Guaricana da Usina, 900 m, 15 Mar 2011, *Kersten 1545* (HUCP); ide, RPPN Nhandara Guaricana, 13 Oct 2013, *Lozano et al. 1554* (MBM); idem, Cunhay, 04 May 2008, *Dunaiski et al. 3566* (HUCP); idem, 17 Jun 2005, *Dunaiski et al. 2873* (HUCP); idem, Cunhay, 29 Jan 2005, *Dunaiski Jr. 2644* (UPCB); idem, Rio Pequeno, 900 m, 03 Jun 1970, *Hatschbach 24379 et 24399* (MBM, UEC); idem, Purgatório, 10 Sep 1982, *Hatschbach 45298* (FLOR, HAS, HUCS, MBM); Tibagi, Parque Estadual do Guartelá, 850 m, 08 May 2010, *Michelon et al. 732* (MBM, UPCE); Tijucas do Sul, Ambrósios, 27 Mar 1990, *Silva & Hatschbach 844* (HUEF, MBM); idem, Ambrósios, 13 Mar 1991, *Kummrow & Barbosa 3255* (HUCS; MBM).—SANTA CATARINA: Alfredo Werner, 08 Jan 1982, *Hornung s.n.* (ICN 51832); Antônio Carlos, Reserva Ecológica Caraguatá, trilha dos Xaxins, 700 m, 04 Jun 1992, *Falkenberg & Zanin 5807* (FLOR);



idem, RPPN Caraguatá, 710 m, 10 Jul 2010, *Cadorin et al.* 2953 (FURB); idem, RPPN Caraguatá, 710 m, 08 Jul 2010, *Stival-Santos & Silveira* 3280 (FURB); idem, RPPN Caraguatá, 710 m, 09 Nov 2009, RPPN Caraguatá, *Cadorin et al.* 485 (FURB); Apiúna, Salão, 647 m, 27 Nov 2009, *Korte & Kniess* 958 (BHCB, FLOR, FURB); Araranguá, Serra da Pedra, 1.000 m, 28 Dec 1943, *Reitz* 672 (PACA, RB); Benedito Novo, Fazenda Campo do Zinco, 788 m, 02 Nov 2009, *Schmitt et al.* 470 (FURB); Blumenau, Parque Nacional da Serra de Itajaí, Parque das Nascentes, 150 m, 08 Sep 2007, *Kersten et al.* 1225 (HUCP); idem, Parque Nacional da Serra do Itajaí, 29 Jul 2007, *Gasper* 628 et 629 (FURB, SP); idem, Parque Nacional da Serra do Itajaí, 660 m, 23 Nov 2009, *Cadorin et al.* 674 (FURB); idem, Parque Nacional da Serra do Itajaí, Área Virgem, 13 Dec 2007, *Savegnani s.n.* (FURB 7038); idem, Parque Nacional da Serra do Itajaí, Spitzkopf, 800 m, 17 Mar 2010, *Gasper* 2533 (FURB); idem, Fazenda Faxinal, Vale do rio Júlio, 600 m, 17 Sep 1993, *Falkenberg* 6196 (FLOR, ICN, MBM); idem, Reserva Biológica do Spitzkopf, 560 m, 23 May 2010, *Kieling-Rubio & Motta* 851 (ICN); idem, Spitzkopf, 50 m, 20 Mar 1952, *Smith & Reitz* 6263 (R); idem, Morro do Spitzkopf, 800 m, 03 Mai 2009, *Gasper* 970 (FURB); idem, Forest Spitzkopf, 50 m, 20 Mar 1952, *Smith & Reitz* 6263 (RB); idem, Morro do Baú, 850 m, 29 Jan 1948, *Reitz* 3022 (PACA); Bom Retiro, Água Boa, Riozinho, 1.000 m, 25 Nov 1956, *Smith & Klein* 7899 (R); Bom Retiro, Campo dos Padres, 1.900 m, 20 Dec 1948, *Reitz* 2639 (RB); Botuverá, Localidade de 60, 874 m, 30 Jun 2009, *Verdi et al.* 2463 (BHCB, FURB, ICN, MBM, UEC); idem, RPPN Prima Luna, 1.090 m, 14 Aug 2009, *Cadorin* 22 (FURB); idem, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 1.000 m, 26 Sep 2009, *Cadorin* 39 (FURB); Brusque, 50 m, 27 Oct 1949, *Reitz* 3140 (RB); Campo Belo do Sul, Fazenda Sequoia, km 107, 28 Apr 2008, *Koeler &*

*Zickuhr s.n.* (FURB 8123); Florianópolis, Saco Grande, Unidade de Conservação Desterro, trilha Maike, 227 m, 26 Nov 2015, *Costa & Siqueira 02 et 06* (FLOR); idem, Saco Grande, 31 Mar 1955, Rohr 3009 (HB); idem, Saco Grande, 300 m, 16 May 1957, *Rohr 3064* (HB); idem, Ilha de Santa Catarina, Santo Antônio, 01 May 1946, *Rohr 346* (RB); idem, 29 Jul 2011, *Souza et al. 2036 et 2037* (FLOR); idem, Parque Municipal da Lagoa do Peri, 317 m, 10 Mar 2010, *Cadorin et al. 1624* (FURB); Doutor Pedrinho, Forcação, 25 May 2010, 785 m, *Cadorin et al. 2319* (FURB); Garuva, Morro Monte Crista, 27 Feb 2003, *Ribas et al. 5178* (CESJ, HUICS, ICN, MBM, RB); idem, Estrada Bonita, Serra do Quiriri, 800 m, 24 Nov 2010, *Korte 5873* (FURB); idem, Estrada Bonita, Serra do Quiriri, 800 m, 24 Nov 2010, *Korte 5135* (FURB, HUICS); idem, Alto Quiriri, 1.370 m, 19 Nov 2016, *Gonzatti et al. 3003* (HUICS); idem, Sol Nascente, 13 m, 30 Sep 2009, *Schmitt et al. 108* (FURB); Ibirama, Horto Florestal I.N.P., 700 m, 17 Jul 1956, *Reitz & Klein 3423* (PACA, RB); idem, Horto Florestal Ibirama, 450 m, 12 Nov 1956, *Smith & Klein 7561* (R); Ilhota, Morro do Baú, 08 May 1993, *Falkenberg 6223* (FLOR); idem, Morro do Baú, 230 m, 15 Dec 2016, *Funez et al. 5982* (FURB); idem, Morro do Baú, 800 m, 08 May 1993, *Falkenberg 6239* (FLOR, MBM); idem, Parque Botânico Morro do Baú, Baú Baixo, Morro Filhote, 08 Mar 2001, *Bortoluzzi et al. 924* (FLOR, ICN); idem, Parque Botânico Morro do Baú, 810 m, 02 Jul 2015, *Caglioni 419* (FURB); Imaruí, Forquilha, 666 m, 28 Jan 2010, *Schmitt et al. 1103* (FURB); Itapoá, Reserva Volta Velha, 02 Nov 1995, *Labiak 292* (MBM, UICB); Itajaí, Morro do Baú, 29 Jan 1948, *Reitz C20096* (RB); Joinville, Comfloresta, 822 m, 26 Nov 2009, *Dreveck & Carneiro 1454* (FURB); idem, Rio Manso, 770 m, 02 Feb 2010, *Cadorin et al. 1127* (FURB); idem, 29 May 2010, *Cadorin et al. 2450* (FURB); idem, Serra Queimada,

1.1250 m, 21 Apr 2010, *Vieira et al. 2178* (FURB); idem, Cubatão, 1.100 m, 06 Jul 2010, *Cadorin et al. 2907* (FURB, HUICS); idem, Barragem Lajes, 950 m, 10 Jan 1951, *Sehnem 5517* (HUICS, PACA); idem, Barragem do 8° Salto, Serra do Piraí, 698 m, 18 Aug 2010, *Korte & Kniess 4092* (FURB); Lauro Muller, Pinhal da Campanha, 300 m, 12 Jun 1959, *Reitz & Klein 8873* (HB, PACA); Nova Trento, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 1.097 m, 15 Jun 2010, *Cadorin et al. 2551* (FURB); Mirim Doce, Morro do Funil, 1.131 m, 06 Oct 2009, *Cadorin et al. 150* (FURB); Orleans, Rio Mirador, 445 m, 23 Apr 2010, *Schmitt et al. 1719* (FURB); Papanduva, Caçador, 682 m, 24 Jun 2008, *Gasper & Paoli 1828* (FURB); Paulo Lopes, Bom Retiro, 350 m, 27 Jun 1973, *Bresolin 759* (FLOR, ICN, PACA); Palhoça, Morro do Cambirela, 800 m, 24 Jun 1971, *Klein 9560* (FURB, FLOR, MBM, PACA, R); idem, Morro do Cambirela, 960 m, 16 Dec 1971, *Bresolin 449* (FLOR, PACA); idem, Enseada de Brito, 200 m, 12 Sep 1957, *Rohr 3101* (HB); Ponte Alta, Morro do Funil, 113 m, 06 Oct 2009, *Cadorin et al. 150* (HCF); Presidente Nereu, Braço do Salão, Fazenda Sabiá, 533 m, 27 Oct 2009, *Schmitt et al. 437* (FURB); Rio do Sul, Fazenda Mirador, 787 m, 09 Jun 2010, *Schmitt et al. 2678* (FURB); idem, Fazenda Mirador, 787 m, 17 Feb 2010, *Schmitt et al. 1379* (FURB); idem, Mirador, 792 m, 10 Dec 2009, *Korte & Kniess 1506* (FURB); Rodeio, São Pedro, 611 m, 30 Mar 2010, *Korte & Kniess 2418* (FURB); São Bento do Sul, após 8 km, em direção a Copupá, 1.200 m, 19 Jan 1986, *Windisch 4173* (SJRP, SP, UPCB); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 1.200 m, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3717* (HUICS); São Francisco do Sul, Monte Crista, Garuva, 900 m, 08 Oct 1960, *Reitz & Klein 10050* (HB, MBM, PACA); São José, Serra da Boa Vista, 1.000 m, 07 Sep 1960, *Reitz & Klein 9886* (PACA); Taió, Laranjeira, 1.055 m, 26 Feb 2008, *Gasper & Brogni 1516* (FURB, UPCB); Urubici, 1.139 m, 03 Apr 2009, *Verdi*

*et al.* 1990 (FURB); idem, Parque Nacional de São Joaquim, Campos de Santa Bárbara, Morro do Baú, 1.605 m, 11 Dec 2016, *Gonzatti et al.* 3161 (HUCS); Urupema, Fazenda Farofa, trilha do Rio Caveira, 1.360 m, 05 Apr 2007, *Salino et al.* 11989 (BHCB, ESA, MBM); idem, Morro da Antena, Cascata que congela, 1.600 m, 12 Dec 2016, *Gonzatti* 3235 (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, Serra do Faxinal, 10 Apr 1982, *Stehmann s.n.* (ICN 85310); idem, Itaimbezinho, 11 May 1990, *Senna* 21 (ICN); idem, Parque Nacional dos Aparados da Serra, Itaimbezinho, 918 m, 08 Dec 2016, *Gonzatti* 3092 (HUCS); idem, Pousada João de Barro, 1.004 m, 02 Sep 2016, *Gonzatti* 2696 (HUCS); idem, Fazenda Irmãos Nunes, 1.031 m, 01 Sep 2006, *Gonzatti* 2647 (HUCS); idem, Serra do Faxinal, 04 Jan 1981, *Sobral s.n.* (ICN 85301); idem, Serra do Faxinal, 1.000 m, 19 Dec 1950, *Sehnem* 5092 (HUCS, PACA); idem, topo do morro da Serra do Faxinal, 959 m, 16 Jan 2017, *Gonzatti & Valduga* 3318 (HUCS); Caraá, Fraga, APA Municipal de Caraá, 04 Nov 2009, *Senna & Stringhi* 1454 (HAS); idem, nascente do Rio dos Sinos, 23 Jul 2013, *Graeff et al.* 72 (PACA); idem, nascente do Rio dos Sinos, 01 Jun 2001, *Bayer* 06 (PACA); idem, nascentes do Rio dos Sinos, 06 Aug 1999, *Windisch* 9300 (HUCS); Caxias do Sul, Cânion dos Palanquinhos, 450 m, 20 Jun 2014, *Gonzatti* 1283 (HUCS); Dom Pedro de Alcântara, 17 m, 14 Jan 2014, *Machado & Gonzatti* 141 (ICN); Gravataí, Barro Vermelho, s.d., *Dutra* 70 (ICN); Morrinhos do Sul, Vale do Paraíso, Serra da Tajuva, 750 m, 14 Jan 2017, *Gonzatti & Valduga* 3278 (HUCS); Santo Antônio da Patrulha, Fraga, 18 Aug 1993, *Bueno & Reis s.n.* (ICN 107033); Maquiné, Reserva Biológica da Serra Geral, 05 Nov 2003, *Bencke* 563 (HAS); idem, Reserva Biológica da Serra Geral, 12 Apr 2005, *Senna* 835 (HAS); idem, Reserva Biológica da Serra Geral, 28 Jan 2005, *Schmidt* 981 (HAS); Rolante, Rio Rolante, 25 Sep 2013, *Graeff et al.* 14

(PACA); Santo Antônio da Patrulha, Fraga, 17 Jan 1997, *Pes s.n.* (PACA 104971); idem, Fraga, 19 Aug 1993, *Bueno et al. 4368* (PACA); São Francisco de Paula, 03 Sep 1999, *Silva Jr. s.n.* (PACA 8893); São Francisco de Paula, Jan 1935, *Beuveu s.n.* (ICN 14835); idem, 10 Jan 1964, *Camargo 3935* (PACA); idem, *Dutra 835* (R); idem, Instituto Nacional do Pinho, 06 Oct 1967, *Irgang 198* (ICN); idem, Parque das Cachoeiras, 900 m, 19 Apr 1997, *Windisch 9721* (ICN); idem, Flona, Estrada do Macaco Branco, Feb 2013, *Silva s.n.* (PACA 114645); idem, Floresta Nacional do Ibama, Apr 1997, *Bergamaschi s.n.* (PACA 104970); idem, Flona, 07 Apr 2000, *Coutinho s.n.* (PACA 104969); idem, Flona, 930 m, 20 Apr 2002, *Lehn 239* (PACA); idem, Flona, 907 m, *Lehn 134* (PACA); idem, Parque das Cachoeiras, 900 m, 19 Apr 1997, *Windisch 8720 et 8721* (PACA, RB, SJRP); idem, Tainhas, Serra do Pinto, 975 m, 05 May 2002, *Lehn 373* (PACA); idem, Serra do Pinto, 29 Jun 2002, *Lehn 387* (PACA); idem, Tainhas, Serra do Pinto, 975 m, *Lehn et al. 405* (PACA); idem, Parque Municipal de Ronda, 06 May 2007, *Fleck 349* (PACA); idem, Taimbé, 700 m, 17 Feb 1953, *Sehnem 6329* (PACA); idem, Fazenda Englert, 15 Jan 1935, *Buck a.n.* (PACA 1850); idem, Estrada para o Cânion Josafá, passando o Banhado Amarelo, 10 Jul 2016, 940 m, *Gonzatti 2522* (HUCS); idem, Serra do Corvo Branco, antes da Flora, 926 m, 29 May 2016, *Gonzatti & Machado 2454* (HUCS); São José dos Ausentes, Monte Negro, Rio Ressaca, 19 Sep 2004, *Gigante s.n.* (HAS 42599); idem, Potreirinhos, 15 Jan 1963, *Camargo 3844* (PACA); idem, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 1.000 m, 03 Feb 1953, *Sehnem 6273* (PACA); idem, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 1.000 m, 14 Jan 1942, *Sehnem 979* (PACA); idem, 1 km ao Sul do trevo de acesso à estrada da Rocinha, 1.078 m, 09 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3105* (HUCS); idem, Fazenda Potreirinhos, 1.200 m, 15 Oct 2016, *Gonzatti et al. 2775*

(HUCS); idem, Pico Montenegro, 1.247 m, 16 Oct 2016, *Gonzatti et al. 2825* (HUCS); São Leopoldo, Pedreira de São Borja, Jan 1939, *Rohr s.n.* (PACA 113500); idem, Fazenda Pedreira, 02 Oct 1935, *Sehnem 677* (PACA); Sapiranga, Picada Verão, May 1992, *Curra s.n.* (PACA 104 972, 104973); idem, 04 Oct 1989, *Silva Jr. et al. s.n.* (PACA 104964); s.l., Fazenda Pedreira, 02 Oct 1935, *Rohr 677* (PACA).

#### ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank; the staff of the cited herbaria for their welcoming assistance; our colleague André L. de Gasper for provided the DNA material; Marcelo Moreno for the illustrations; and Universidade de Caxias do Sul (UCS) and Instituto de Botánica Darwinion for the use of their facilities. Funding was provided by CONICET - PIP 00537, Argentina.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

Cristian Larsen, Felipe Gonzatti, Juan Acosta and Mónica Ponce performed the investigation. Cristian Larsen and Juan M. Acosta performed the molecular and bioinformatics analyses. Mónica Ponce provided management and funding.

#### LITERATURE CITED

- Bachman, S., J. Moat, A.W. Hill, J. de la Torre, and B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
- Bosch, R.B. 1859. Synopsis Hymenophyllacearum. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 4: 341–419.
- Christensen, C. 1910. On some species of ferns, collected by Dr. Carl Skottsberg in Temperate South America. *Arkiv för Botanik* 10: 1-32.
- Copeland, E. B. 1938. Genera Hymenophyllacearum. *The Philippine Journal of Science* 67: 1–121.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo, and D. Posada. 2012. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772–772.
- Del Rio, C., S. Hennequin, G. Rouhan, A. Ebihara, P. P. Lowry II, J.-Y. Dubuisson, and M. Gaudeul. 2017. Origins of the fern genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) in New Caledonia: Multiple independent colonizations from surrounding territories and limited in situ diversification. *Taxon* 66: 1041–1064.
- Diem, J. and J. S. de Lichtenstein. 1959. Las Himenofiláceas del área argentino-chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611–760.
- Doyle, J. J. and J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19:11–15.
- Drummond, A. J., M. A. Suchard, D. Xie, and A. Rambaut. 2012. Bayesian Phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29: 1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>.

- Ebihara, A., J.-Y. Dubuisson, K. Iwatsuki, S. Hennequin, and M. Ito. 2006. A taxonomic revision of the Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280.
- Gonzatti, F. and P. G. Windisch. 2018. Flora of Espírito Santo: Hymenophyllum (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia* 69: 611–629.
- Hedin, M., D. Carlson, and F. Coyle. 2015. Sky island diversification meets the multispecies coalescent divergence in the spruce-fir moss spider (*Microhexura montivaga*, Araneae, Mygalomorphae) on the highest peaks of southern Appalachia. *Molecular Ecology* 24: 3467–3484. <http://doi.org/10.1111/mec.13248>
- Heled, J. and A. J Drummond. 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular Biology and Evolution* 27: 570–580. <https://doi.org/10.1093/molbev/msp274>.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuisson. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283–301. [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00404-9](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00404-9).
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuisson. 2006. Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette* 17: 247–257. <https://doi.org/10.1600/036364406777585775>.
- Hennequin, S., A. Ebihara, J.-Y. Dubuisson, and H. Schneider. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special



reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 47–59. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.001>.

Hinojosa, L. F. and C. Villagran. 1997. Historia de los bosques del Sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono Sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 225-239.

Hooker, W. J. 1846. *Species Filicum. Vol. 1*. London: William Pamplin.

IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. *Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14*. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Available on: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed December 2019).

Kass, R. E. and A. E. Raftery. 1995. Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association* 90: 773–795.

Kunze, G. 1848. Filices Javae Zollingerianas: observationes continuate Kunzii, Lipsiensis. *Botanische Zeitung* 6: 305–306.

Larkin, M. A. G., N. P. Blackshields, R. Brown, P. A. Chenna, H. Mc Gettigan, F. McWilliam, I. M. Valentin, A. Wallace, R. Wilm, J. D. Lopez, T. J. Thompson, and D. G. Higgins. 2007. Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics* 23: 2947–2948. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btm404>

Larsen, C. 2014. *Estudios Sistemáticos y Biogeográficos en Hymenophyllum (Hymenophyllaceae) en Sudamérica Subtropical y Templada*. Tesis Doctoral. Buenos Aires: Universidad Nacional de La Plata.

- Larsen, C., M. D. Arana, J. M. Acosta, and M. M. Ponce. 2017. Two new species segregated from *Hymenophyllum tunbrigense* (Hymenophyllaceae) in southern South America, based on morphological, anatomical, molecular and distributional evidences. *Phytotaxa* 303: 218–232.  
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.303.3.2>
- Lartillot, N. and H. Philippe. 2006. Computing Bayes Factors Using Thermodynamic Integration. *Systematic Biology* 55: 195–207.  
<https://doi.org/10.1080/10635150500433722>.
- Miller, M. A., W. Pfeiffer, and T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. Pp. 1–8 in: *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. New Orleans: Gateway Computing.  
<https://doi.org/10.1109/GCE.2010.5676129>
- Presl, C. 1845. *Hymenophyllaceae*. *Abhandlungen der Königlichen Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften von den Jahren*: 5(3): 93–162.
- Rambaut, A. and A. Drummond. 2007. Tracer, version 1.4. Computer program and documentation distributed by the author. Available from: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer> (accessed 6 march 2019).
- Rodríguez Ríos., D. Alarcón, and J. Espejo. 2009. Helechos Nativos del Centro y Sur de Chile. *Guía de Campo*. Concepcion, Chile: Ed. Corporación Chilena de la Madera.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals Missouri Botanical Garden* 73: 449-461.
- Ronquist, F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, and J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian

phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539–542.

Sehnm, A. 1971. Himenofiláceas. Pp. 01–98 in: *Flora Ilustrada Catarinense (Himenofiláceas)*, ed. R. Reitz. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.

Sturm, J. W. 1858. Enumeratio plantarum vascularium cryptogamicarum Chilensium. *Abhandlungen der Naturhistorischen Gesellschaft zu Nürnberg* 1: 151-202.

Sukumaran, J., and L. L. Knowles. 2017. Multispecies coalescent delimits structure, not species. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 114: 1607–1612. <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.1607921114>

Tamura, K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski, and S. Kumar. 2013. MEGA6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30: 2725–2729. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst197>

Thiers, B. 2019. *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (accessed June 2017).

Turland, N. J., J.H. Wiersema, F. R. Barrie, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P. S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T. W. May, J. McNeill, A.M. Monro, J. Prado, M. J. Price and G. F. Smith (eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.

Villagran, C. and L. F. Hinojosa. 1997. Historia de los bosques del Sur de Sudamérica, II: Análisis fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural* 70: 241-267.

Xie, W., P. O. Lewis, Y. Fan, L. Kuo, and M. H. Chen. 2011. Improving marginal likelihood estimation for Bayesian phylogenetic model selection, *Systematic Biology* 60: 150–160. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syq085>.

Windisch, P. G. 2014. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, botânica* 65: 15–48.

APPENDIX 1. Genbank accessions numbers for *rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* and *trnG-R* region for voucher specimens of *Hymenophyllum caudiculatum* and *H. caudatum* generated in the present work. The remain vouchers are corresponding to those used in the matrix published by Hennequin et al. (2010). New accessions are indicated with an asterisk, and a dash indicates missing data. For the new accessions generated in the presented work their corresponding voucher, herbarium acronym and locality data are reported.

*Hymenophyllum caudatum* Bosch, Chile, AB191442, AY775439, AY775414, --; *H. caudatum Biganzoli 1853* (SI), Argentina, Chubut, Parque Nacional Los Alerces; \*, \*, \*, \*; *H. caudatum, Larsen 234* (SI), Chile, Los Ríos, Fundo Carrán, \*, \*, \*, \*; *H. caudatum, Larsen 287* (SI), Chile, Los Lagos, Parque Nacional Chiloé, \*, \*, \*, \*; *H. caudiculatum Mart., Gasper 3083* (FURB), Brazil, SC, Parque Ecológico do Spitzkopf, \*, \*, \*, \*; *H. caudiculatum, Caglioni 294* (FURB), Brazil, SC, Serra do Itajaí, \*, \*, \*, \*; *H. caudiculatum, Caglioni 419* (FURB), Brazil, SC, Parque Botânico Morro do Baú; \*; *H. caudiculatum, Gonzatti 3235* (HUCS), Brazil, SC, Morro da Antena, \*, \*, \*, \*; *H. caudiculatum, Gonzatti 2647* (HUCS), Brazil, RS, Cambará do Sul, Fazenda Irmãos Nunes, \*, \*, \*, \*; *H. caudiculatum, Gonzatti 3092* (HUCS), Brazil, RS, Itaimbezinho, \*, \*, \*, \*.

## Capítulo III

### **O complexo *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. no domínio da Mata Atlântica: sistemática e revisão taxonômica <sup>3</sup>**

---

<sup>3</sup>Manuscrito a ser enviado para publicação no periódico Systematic Botany.

GONZATTI ET AL.: O COMPLEXO *HYMENOPHYLLUM POLYANTHOS* (Sw.) Sw.  
(HYMENOPHYLLACEAE) NO DOMÍNIO MATA ATLÂNTICA, BRASIL

**O complexo *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw. no domínio da Mata  
Atlântica: sistemática e revisão taxonômica**

**Felipe Gonzatti<sup>1, 2, 5</sup>, Diego T. Vasques<sup>3</sup>, Paulo G. Windisch<sup>2</sup>, Mara R. Ritter<sup>2</sup>,  
Motomi Ito<sup>4</sup>**

<sup>1</sup> Herbário da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul – UCS.

Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brazil,

[fgonzatti@ucs.br](mailto:fgonzatti@ucs.br).

<sup>2</sup> Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul-UFRGS, Campus do Vale Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>3</sup> Center of Global Communication Strategies, College of Arts and Sciences, the University of Tokyo, 3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902, Japão.

<sup>4</sup> Department of General System Studies, College of Arts and Sciences, the University of Tokyo, 3-8-1 Komaba, Meguro-ku, Tokyo 153-8902, Japão.

<sup>5</sup> Autor para correspondência.

**Abstract**— The *Hymenophyllum polyanthos* complex belongs to the subgenus *Mecodium*, one of the richest subgenera in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae). The complex has a neotropical distribution and the species in this area are still poorly known taxonomically. Our study aims to study of the species of *Mecodium* in the Atlantic Rainforest domain, both morphologically and phylogenetically. For this purpose, specimens from 49 herbaria were studied using stereomicroscopy and Scan Electron Microscopy. Additionally, phylogenetical analyzes of IB and MP were performed, using plastidial data of six markers: *atpB*, *atpB-rbcL*, *rbcL*, *rbcL-accD* and *rps4-trnS*. Seven independent lineages were identified in the study area. The morphological analysis supported the recognition of six taxa, being: *Hymenophyllum apiculatum*, *H. polyanthos*, *H. schomburgkii*, *H. undulatum*, *H. viridissimum*, and *H. sturmii*. The later, remained as a cryptic species, formed by two independent lineages. A taxonomic revision is presented, including new lectotypifications and an identification key to the species. Data on geographical distribution and conservation status of the taxa were also included.

**Keywords**— Atlantic Forest, film-ferns, Hymenophylloideae, species complex, Neotropics, cryptic species.

**Resumo**— *Mecodium* é um dos subgêneros de *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) de maior riqueza florística no Neotrópico, no entanto a delimitação taxonômica das diferentes linhagens ainda não é clara. Nosso estudo objetivou analisar morfologicamente e filogeneticamente as diferentes espécies do



grupo ocorrentes no domínio da Mata Atlântica, incluindo uma proposta taxonômica para o grupo. Espécimes de diversos herbários foram estudados morfológicamente através de estereomicroscopia e microscopia eletrônica de varredura. Análises filogenéticas de IB e MP foram realizadas com dados plastidiais dos marcadores moleculares *atpB*, *atpB-rbcL*, *rbcL*, *rbcL-accD* e *rps4-trnS*. Sete linhagens distintas de *Mecodium* foram identificadas na área de estudo. As análises morfológicas sustentaram a delimitação de cinco taxa, sendo *Hymenophyllum apiculatum*, *H. polyanthos*, *H. schomburgkii*, *H. undulatum* e *H. viridissimum*. *H. sturmii* permaneceu como uma espécie críptica, formada por duas linhagens evolutivas distintas. Uma revisão taxonômica para o grupo para a área de estudo é apresentada, incluindo novas lectotipificações e uma chave de identificação das espécies. Atualização sobre o padrão de distribuição geográfica e status de conservação dos taxa também foram inclusas.

**Palavras-chave**—Floresta Atlântica, film-ferns, *Hymenophylloideae*, complexo de espécies, Neotrópico, espécies crípticas.

*Hymenophyllum* Sm. é o único gênero da subfamília Hymenophylloideae Burnett (Hymenophyllaceae) e concentra a maior riqueza de espécies da família, ca. de 250 das 434 existentes (PPG I 2016). Atualmente o gênero está segregado em nove subgêneros com base em caracteres morfológicos, cariológicos e relações evolutivas, dos quais inclui *Mecodium* C. Presl ex Copel. (Ebihara et al. 2006, Hennequin et al. 2006).

O reconhecimento de *Mecodium* como um grupo formal dentro de *Hymenophyllum* foi proposto originalmente por Copeland (1937) no tratamento das espécies de himenofiláceas para o Velho Mundo. Copeland reconheceu *Mecodium* como um subgênero com cerca de 50 taxa para aquela região, incluindo taxa com morfologias bastante distintas, como plantas com tricomas, margens denteadas ou então com tecido laminar formado por mais de uma célula de espessura. Além disto, o mesmo autor indicou como espécie tipo de *Mecodium* a espécie neotropical *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw., descrita por Swartz (1788), com base em espécime coletado na Jamaica.

Posteriormente, Copeland (1938) eleva *Mecodium* a nível de gênero em seu tratado “Genera Hymenophyllacearum”, incluindo cerca de 100 espécies. Nesta circunscrição, Copeland restringiu a delimitação de *Mecodium* a plantas com margens inteiras e glabras. No entanto várias espécies denominadas por ele como “aberrantes” tratadas neste gênero, incluindo espécies com margens recortadas, que atualmente são consideradas pertencentes aos subgêneros *Fuciformia* Ebihara & K. Iwats, *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats, *Hymenoglossum* (C. Presl) R.M. Tryn & A.F. Tryon, *Hymenophyllum*, *Myrmecostylum* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats, *Pleurmanes* (C. Presl)

Ebihara & K. Iwats e *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr.

Já no sistema taxonômico proposto por Morton (1968), *Mecodium* é tratado como subgenero em *Hymenophyllum*, dividido ainda em três subseções (subsec. *Mecodium*, subsec. *Amphipteum* (Copel.) Morton, e subsec. *Diplophyllum* (Bosch) Morton). Morton (1968) exclui várias das espécies “aberrantes” consideradas por Copeland, incluindo em *Mecodium* somente taxa com margens inteiras e totalmente glabras, mas que também é polifilético (no senso atual), por reunir integrantes de outros subgêneros como *Globosa*, *Hymenoglossum*, *Pleuromanens* e *Fuciformia*.

Atualmente, *Mecodium* é reconhecido como um grupo monofilético, que inclui cerca de 35 espécies de distribuição cosmopolita, e correlatas morfológicamente à espécie tipo *Hymenophyllum polyanthos*. A sinapomorfia atrelada a *Mecodium* é o número cromossômico básico = 28 (Ebihara et al. 2006), além de possuírem lâminas geralmente glabras e margens do tecido laminar inteira.

*Hymenophyllum polyanthos* tem sido tratada como um complexo de espécies desde muito tempo. Embora muitos nomes tenham sido publicados para variações locais da espécie, a falta de caracteres morfológicos diagnósticos e a sobreposição dos mesmos, devido às variações locais das populações, impossibilitam o reconhecimento seguro dos taxa (Copeland 1937). Neste sentido, muitos taxonomistas têm aplicado o nome *H. polyanthos* em um senso bastante amplo para as populações de *Mecodium*, mesmo reconhecendo que o táxon não representa um grupo natural (Iwatsuki 1985). Somente no Velho Mundo, *Hymenophyllum polyanthos* reúne mais de 20 nomes em sinonímia (Copeland 1937, Iwatsuki 1985).

No Neotrópico, *Mecodium* (senso Copeland.) inclui cerca de 35 espécies (Tryon

& Tryon 1982). No entanto, nas diferentes floras tem sido reconhecidas entre três a 10 espécies (Sturm 1859, Lellinger 1989, 1994, Proctor 1977, 1985, 1989, Tryon & Stolze 1989, Windich 2010, Teixeira & Pietrobon 2015, Kessler & Smith 2017), onde o nome *Hymenophyllum polyanthos* tem sido aplicado de uma forma mais ampla ou por vezes com o reconhecimento de taxas infra específicos. O complexo *H. polyanthos* s.l. na região neotropical tem incluído basicamente quatro padrões morfológicos básicos e seus múltiplos variantes, representados pelos taxa: *Hymenophyllum polyanthos*, *H. axilare* Sw. *H. microphyllum* Mett. e, *H. undulatum* Sw. Para o domínio da Mata Atlântica, além de *Hymenophyllum polyanthos*, poucas espécies de *Mecodium* têm sido reconhecidas nas floras locais, além dos nomes *Hymenophyllum imbricatum* Kunze, *H. pusillum* Schott ex Sturm e, *H. myriocarpum* Hook. (Sturm 1959, Sehnem 1971, Windisch 1992, 2014, Hirai & Prado 2011, Gonzatti & Windisch 2018).

Desde as primeiras análises baseadas em filogenia molecular envolvendo o subgênero *Mecodium*, *Hymenophyllum polyanthos* é reconstruído como polifilético (Hennequin et al. 2006a; Hennequin et al. 2006b, Hennequin et al. 2010). Reconstruções biogeográficas têm apontado que *H. polyanthos* s.l. é composto por várias linhagens de histórico evolutivo e biogeográfico bastante distintos (Del Rio et al. 2017). As relações filogenéticas entre as diferentes linhagens de *H. polyanthos* e taxas relacionados, têm sido elucidadas por Vasques et al. (2019). Com uma ampla amostragem em nível global estes autores estabeleceram três grandes linhagens evolutivas em *Mecodium*, sugerindo que *H. polyanthos* é um táxon restrito à região Neotropical. Este fato supõe uma revisão global da taxonomia do complexo *H. polyanthos* buscando caracteres diagnósticos para o reconhecimento das linhagens

evolutivas ao invés da aplicação de conceitos muito amplos sobre as espécies (Hsu et al. 2019).

Neste sentido, os objetivos do presente estudo são: I – elucidar as relações filogenéticas entre as linhagens de *Hymenophyllum* subg. *Mecodium* encontrados no domínio da Mata Atlântica com as demais linhagens do subgênero; II – investigar o nível de variação morfológica das espécies dentro do padrão geográfico da Mata Atlântica; III – buscar caracteres morfológicos diagnósticos para o reconhecimento das linhagens de *Mecodium* ocorrentes na área de estudo; IV – propor uma revisão taxonômica para os taxa da área de estudo, incluído uma revisão nomenclatural e chaves de identificação das espécies.

#### MATERIAL E MÉTODOS

**Amostragem e tratamento taxonômico**— A área de estudo delimitou-se ao domínio da Mata Atlântica, desde o Rio Grande do Sul ao Ceará, incluindo os campos rupestres da Cadeia do Espinhaço (Minhas Gerais e Bahia). Durante um período de quatro anos, diferentes fitofisionomias do domínio da Mata Atlântica foram amostradas, incluindo florestas ombrófilas densas, mistas (Mata de Araucária), campos de altitude e campos rupestres, dos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Bahia e Pernambuco. As atividades foram conduzidas principalmente em unidades de conservação federais ou estaduais, mas também em áreas naturais fora das UCs. Durante os trabalhos de campo, amostras das diferentes populações das espécies de *Hymenophyllum* subg.

*Mecodium* foram coletadas e herborizadas conforme as técnicas usuais de preparação de material botânico. Os espécimes testemunho foram tombados no herbário HUCS, com duplicatas no ICN (acrônimos conforme Thiers 2019, atualizado constantemente. Adicionalmente, anotações acerca da ecologia e distribuição geográfica, registros fotográficos e amostras de DNA foram coletadas. As amostras de DNA foram coletadas de frondes jovens, isentas de detritos ou algas, e armazenadas em sacos de papel contendo sílica gel, e posteriormente estocadas em freezer.

Revisões de amostras em herbários foram realizadas, através de visitas presenciais, pedidos de empréstimo ou então consultas de imagens de alta resolução em bancos de dados virtuais. Materiais depositados nos seguintes herbários foram consultados: B, BHCB, BM, CEPEC, CESJ, ESA, FLOR, FURB, GH, HB, HBRA, HRB, HRCB, HUCS, HUCP, HUEFS, HUEM, HUMC, ICN, IPA, K, L, LD, LINN, MBM, MBML, MEL, MO, OUPR, P, PACA, PEUFR, R, RB, RBR, S, SBT, SJRP, UB, UEC, UFP, UFRN, UPCB, UPS, US, VIC, VIES, W, YU (acrônimos conforme Thiers 2019). Bases de dados virtuais como INCT-Herbário Virtual (<http://www.splink.org.br/index>) e Herbário REFLORA (<http://reflora.jbrj.gov.br/reflora/herbarioVirtual/ConsultaPublicoHVUC/ConsultaPublicoHVUC.do>) foram utilizados para conferência de informações relacionados aos vouchers ou então para a visualização das exsicatas. Para a busca dos tipos, além do uso da base de dados virtual do TL II (Taxonomic Literature, disponível em <https://www.sil.si.edu/DigitalCollections/tl-2/search.cfm>), utilizou-se a base virtual do JStor Types (*Global Plants digital database*, JSTOR 2019). Decisões nomenclaturais foram tomadas com base nas orientações propostas pelo Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas (Turland et al. 2018).

**Análises morfológicas**— Os espécimes foram estudados morfológicamente através de observações diretas ou então por meio de técnicas de microscopia. Amostras representativas de cada espécie foram selecionadas entre os materiais obtidos *in situ* e os materiais consultados nos herbários, visando abarcar toda a variação morfológica possível dentro de cada táxon. Os espécimes dos quais foram obtidas as sequências de DNA também foram inclusos na análise morfológica. Medições das estruturas vegetativas e reprodutivas foram realizadas por meio de régua ou então com o auxílio de paquímetro. Para cada estrutura, foram tomadas, no mínimo, três medidas de cada amostra, sendo que foram apresentados nas descrições os valores máximos e mínimos referentes a cada uma. Dados como diâmetro do estipe, largura da lâmina e dimensões do soro foram obtidos da região mais ampla da estrutura. A terminologia morfológica seguiu Lellinger (2002). Uma tabela resumizando os principais caracteres diagnósticos presentes nas espécies ocorrentes na área de estudo foi compilada. Os seguintes caracteres foram inclusos: diâmetro do rizoma, diâmetro do estipe, comprimento do estipe, presença da ala do estipe, dimensões da fronde, razão entre o comprimento do estipe  $\times$  comprimento da lâmina, forma da lâmina, segmentação da lâmina, forma da raque, presença ou ausência ala da raque, forma da ala da raque, largura do segmento, forma dos segmentos, forma do involúcro, razão entre o comprimento  $\times$  largura do involúcro e a distribuição dos esporângios sobre o receptáculo.

Detalhes macroscópicos foram visualizados e fotografados através de estereomicroscópio Leica EZ4D com câmera acoplada. As imagens foram posteriormente tratadas no software Adobe Photoshop C6 Portable. Detalhes ultra

estruturais foram observados através de Microscopia Eletrônica de Varredura por Emissão de Campo (MEV/FEG). Para tanto, fragmentos de esporófitos herborizados foram selecionados e fixados em *stubs* contendo fita adesiva de carbono. Os *stubs* foram submetidos a metalização com deposição de uma fina camada de ouro (15 nm, por 60 s, corrente elétrica de 35 mA) em metalizador Denton Vacuum, Desk V. As análises de MEV/FEG foram conduzidas no Laboratório de Microscopia Eletrônica Professor Israel Baunvol, da Universidade de Caxias do Sul. O microscópio utilizado foi marca Tescan, modelo Mira 3. As imagens obtidas foram tratadas e montadas em pranchas através do software Adobe Photoshop C6 Portable.

***Mapeamento e definição do status de conservação***— As localidades de ocorrência das populações dos taxa foram obtidas através dos registros de herbários, bem como dos registros dos autores através das atividades de campo. Para cada localidade de ocorrência, coordenadas geográficas foram atribuídas. Os dados das coordenadas foram obtidos diretamente da etiqueta do espécime, ou então foi consultado em uma base de dados disponível na rede *SpeciesLink*, chamada GeoLoc (<http://splink.cria.org.br/geoloc>). Por vezes, coordenadas aproximadas foram atribuídas, devido a falta de dados disponíveis para muitas localidades. Ocorrências com localidades repetidas (ocorrências com registro no mesmo ponto, ou dentro de um grid de 4 km<sup>2</sup>) foram descartadas. Somente os pontos de ocorrência para a área de estudo (domínio da Mata Atlântica) foram considerados, mesmos para as espécies com padrões geográficos mais amplos. Mapas do padrão geográfico das espécies foram produzidos através do software ArcMap 10.1 (ESRI 2010).



O status de conservação para cada espécie foi definido a partir do cálculo da Área de Extensão de Ocorrência (EEO) e da Área de Ocupação da Espécie (AEO), conduzidos no software virtual GeoCat (Bachman et al. 2011). Para o cálculo, foram compiladas todas as localidades de ocorrência dos taxa (conforme descrito no mapeamento das espécies) e atribuídas as respectivas coordenadas geográficas. Para o cálculo da AEO um grid de 4 km<sup>2</sup> foi utilizado como área de ocupação do táxon. A delimitação do status de conservação foi através da aplicação dos subcritérios estabelecidos na categoria B2 da International Union for Conservation of Nature (IUCN) (IUCN 2019), que é baseada nos valores de EEO e AEO. Conforme recomendações da IUCN (2012), para espécies de amplitude geográfica maior aos limites geográficos avaliados (listas locais), a redução de uma categoria de menor ameaça à categoria calculada é indicada.

***Sequenciamento de DNA e análises filogenéticas*** — Para os estudos filogenéticos foram selecionadas amostras de representantes do subgênero *Mecodium* de diferentes populações ao longo do gradiente geográfico da Mata Atlântica. Todos os taxa ao longo da área foram inclusos, com números variados de amostras para cada espécie, em função da disponibilidade de amostras, nível de variação morfológica e do padrão geográfico dos taxa. Para as espécies *Hymenophyllum apiculatum*, *H. undulatum*, *H. polyanthos* somente uma amostra da área de estudo foi inclusa, devido à falta de material adequado para a extração do DNA. As espécies *H. viridissimum*, *H. schomburgkii*, *H. sturmii* foram incluídas duas, três e oito amostras respectivamente. No total 15 novas amostras foram sequenciadas

para este estudo. Os materiais testemunho das amostras encontram-se nos herbários HUCS e SP com duplicatas no TNS.

A análise filogenética baseou-se em seis marcadores plastidiais: sendo quatro regiões codificantes, *atpB*, *rbcl*, *matK* e *rps4*, incluindo o espaçador *trnS*, e duas regiões espaçadoras, *atpB-rbcl* e *rbcl-accD*, conforme já utilizados por Hennequin et al. (2003, 2010) e Vasques et al. (2019). A matriz de dados incluiu 15 amostras provenientes da área de estudo e outras 52 amostras já sequenciadas para outros estudos com Hymenophyllaceae (Hennequin et al. 2010, Vasques et al. 2019, Gonzatti et al., in prep. foram obtidas das bases dos *GeneBank*, totalizando 67 terminais. O grupo interno (“*Mecodium*”) foi composto por 52 amostras, outras 15 amostras pertencentes aos subgêneros *Hymenophyllum*, *Globosa*, *Myrmecostylum*, *Hymenoglossum* e *Sphaerocionium* foram inclusos como grupos externos.

As técnicas utilizadas para a extração do DNA plastidial, bem como os marcadores utilizados para a amplificação das regiões e o sequenciamento das amostras seguiram os procedimentos descritos por Vasques et al. (2019). Uma vez obtidas as sequências, estas foram manualmente conferidas com base nos eletroferogramas através do software BioEdit 7.0.5.3 (Hall 1999). Para cada marcador, as sequências foram agrupadas em arquivo de texto FASTA e foram submetidas ao alinhamento no software virtual MAFFT 7 (Kato et al., 2017). Os alinhamentos foram manualmente revisados através do programa MEGA 7 (Kumar et al., 2016). Eventos de deleção (gaps) foram considerados como dados perdidos e não foram codificados.

A partir dos seis conjuntos de dados, análises de Máxima Parcimônia (MP) e Inferência Bayesiana (IB) foram realizadas. Para a análise de MP, os alinhamentos foram convertidos em arquivos em formato PAUP.3 no software MEGA 7 e uma matriz de evidência total contendo os dados dos seis marcadores foi elaborada, com posterior análise no software PAUP\* 4.0b10 (Swofford 2002). Os parâmetros utilizados na análise da MP foram: a árvore do consenso estrito obtida a partir das árvores mais parcimoniosas; a robustez dos clados foi inferida com base em 1000 réplicas e buscas heurísticas. A árvore de consenso estrito resultante foi sobreposta à árvore contendo os valores de *Bootstraps* (BS), e os valores foram manualmente sobrepostos somente nos clados que não apresentaram nenhuma ambiguidade. A árvore da MP foi editada e no software TreeGraph (Stöver & Müller 2010).

A análise de IB consistiu na estimativa dos modelos evolutivos para cada partição dos dados através do software MrModeltest 2.3 (Nylander 2004), com posterior seleção do melhor modelo através da análise do Critério de Akaike (AIC). Os modelos selecionados foram GTR+I para *atpB*, GTR+G para *atpB-rbcL*, *rbcL-accD* e *rps4-trnS* e GTR+I+G para *matK* e *rbcL*. Uma matriz de dados de evidência total contendo as sequências nucleotídicas, bem como os modelos evolutivos foi submetida para análise de IB no software MrBayes v.3.2.6 (Ronquist et al., 2012). Os parâmetros para a análise de IB foram os seguintes: duas Cadeias Monte Carlo simultâneas e independentes, com quatro Cadeias de Markov iniciando com uma árvore aleatória, gerando simultaneamente  $10^7$  gerações, com amostragem a cada 100 gerações. As primeiras árvores geradas de cada geração (25% de *burning*) foram descartadas; e a confiabilidade dos clados foi inferida com base nas probabilidades

posteriores (PP). A árvore resultante contendo os valores de probabilidade posterior (PP) foi editada no programa TreeGraph (Stöver & Müller 2010).

## RESULTADOS

**Análises filogenéticas**— O conjunto de dados resultou em uma matriz contendo 5006 pb (*atpB* = 459, *atpB-rbcL* = 769, *matK* = 710, *rbcL* = 1198, *rbcL-accD* = 1385, *rps4-trnS* = 485) dos quais 4016 conservados e 990 variáveis. Os caracteres patrimonialmente informativos foram 492 (*atpB* = 14, *atpB-rbcL* = 60, *matK* = 78, *rbcL* = 96, *rbcL-accD* = 170, *rps4-trnS* = 74), apresentando uma média de 8% (*atpB* = 8%, *atpB-rbcL* = 7,8%, *matK* = 10%, *rbcL* = 8%, *rbcL-accD* = 12%, *rps4-trnS* = 15%). A máxima parcimônia resultou em uma árvore mais parcimoniosa contendo 1709 passos e índice de Consistência (IC) de 0.668 e índice de Retenção (IR) de 0.778. As árvores resultantes das análises de IB e MP estão sumarizadas nas figuras 1 e 2 respectivamente.

O subgênero *Mecodium* foi reconstruído como um grupo monofilético com bom suporte tanto na IB (PP = 1) quanto na MP (BS = 98%). As duas análises apresentaram algumas incongruências em relação ao agrupamento de alguns clados, devido à baixa resolução de muitos clados na análise de IB (Fig. 2). Na análise de IB, sete clados principais puderam ser identificados dentro de *Mecodium*, dos quais seis agruparam alguma amostra proveniente da área de estudo. Os mesmos grupos não foram reconstruídos da mesma forma na análise MP, no entanto eles foram plotados da mesma forma sobre a árvore da MP. Os grupos identificados em ambas as análises

foram nomeados de I a VII, e estão indicados respectivamente nas figuras 1 e 2. Os clados como I, II, III, IV e V formam um grupo de espécies/amostras de distribuição puramente neotropical, fortemente suportados pelos valores de PP (PP = 1), mas não foi igualmente reconstruído na análise de MP.

O grupo I reuniu duas amostras de *Hymenophyllum apiculatum*, uma proveniente da Venezuela e outra da área de estudo (FG3520, Pernambuco). O clado foi sustentado na IB com valores máximos de PP (1). O clado definido como II, foi reconstruído somente na IB (PP = 0.97), e incluiu amostras de *H. schomburgkii* e *H. polyanthos* provenientes do domínio da Mata Atlântica e amostras nomeadas como *H. myriocarpum*, *H. polyanthos*, *H. undulatum* e *H. decurrens* provenientes do norte da América do Sul e América Central (Bolívia, Guiana Francesa e Costa Rica). As três amostras de *H. schomburgkii* formaram um clado bem suportado pela IB (PP = 0.9), que é irmão de um clado que inclui amostras de *H. polyanthos* da área de estudo, e outras amostras identificadas como *H. undulatum*, *H. myriocarpum* e *H. polyanthos* da Bolívia e Costa Rica. O clado identificado como III incluiu quatro amostras identificadas como *H. undulatum*, sendo uma proveniente da área de estudo (DP – Brasil) e outras três provenientes da Costa Rica. Este clado foi recuperado somente na análise de IB (PP = 0.97). Com exceção do clado I, os clados II e III não foram igualmente reconstruídos na análise de MP, a qual formou uma politomia que incluiu os clados I, II e III reconstruídos na IB, suportada por 97 % de BS.

Os grupos IV e V juntos formaram um clado suportado pela IB (PP = 0.99). Essa mesma reconstrução não foi obtida na MP, no entanto, os clados IV e V foram reconstruídos individualmente com suporte em ambas as análises (IV: PP = 1, MP =

99; V: PP = 1, MP = 97). O clado denominado como IV incluiu quatro amostras de *Hymenophyllum sturmi* provenientes de diversas localidades da Mata Atlântica (FG3968: Rio de Janeiro, FG2994: Santa Catarina, FG3086: Rio Grande do Sul, JP2415: São Paulo). Já o clado V agrupou amostras de *H. viridissimum* da Mata Atlântica e amostras de *H. myriocarpum* da Bolívia e Costa Rica. O clado contendo as amostras de *H. viridissimum* foi suportado por ambas as análises (PP = 0.98; MP = 80), como um clado irmão das amostras identificadas como *H. myriocarpum*.

No clado VI foram agrupadas amostras de distribuição Asiática e Africanas, contendo espécies do Japão, Taiwan e Tanzânia. O clado foi reconstruído com suporte na IB (PP = 0.97). Na análise de MP o grupo não foi reconstruído como monofilético, e sim como uma politomia na base do clado "*Mecodium*" (identificado como grupo VII na árvore da MP).

O clado denominado como VII foi reconstruído como monofilético sendo bem suportado em ambas as análises (PP = 1, BS = 99%) e inclui amostras do domínio Mata Atlântica, bem como amostras provenientes da América do Sul, África, Ásia e Oceania, agrupadas em três subclados principais. O clado contendo as amostras provenientes da Mata Atlântica foi suportado somente pela análise de IB (PP = 1, MP = 66%) e incluiu quatro amostras identificadas como *Hymenophyllum sturmi* (FG2916: Paraná; FG3869: Minas Gerais; FG4019 e FG4018: Rio de Janeiro). O subclado de *H. sturmi* formou um grupo irmão ao clado contendo amostras das espécies *H. cuneatum* Kunze (Chile), *H. inaequale* (Poir.) Desv. (Taiwan), *H. polyanthos* (L.) Sw. (La Reunión) e *H. parvum* C. Chr. (Madagascar). Em ambas as análises (IB, MP)



*Myrmecostylum* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats.; Glo. = *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats; Sph. = *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr.; Hym. = *Hymenophyllum*.

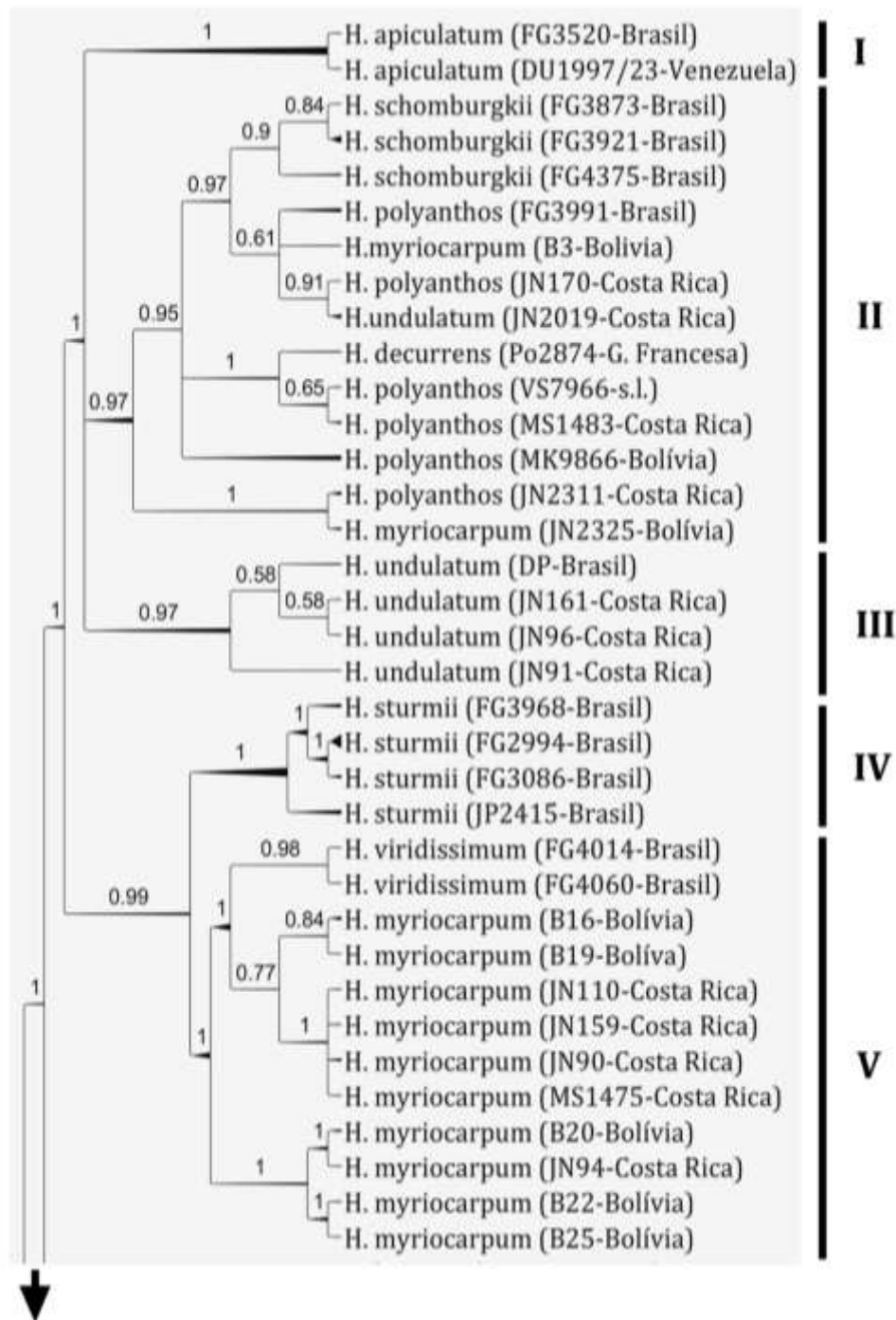


Fig. 1. Continuação.



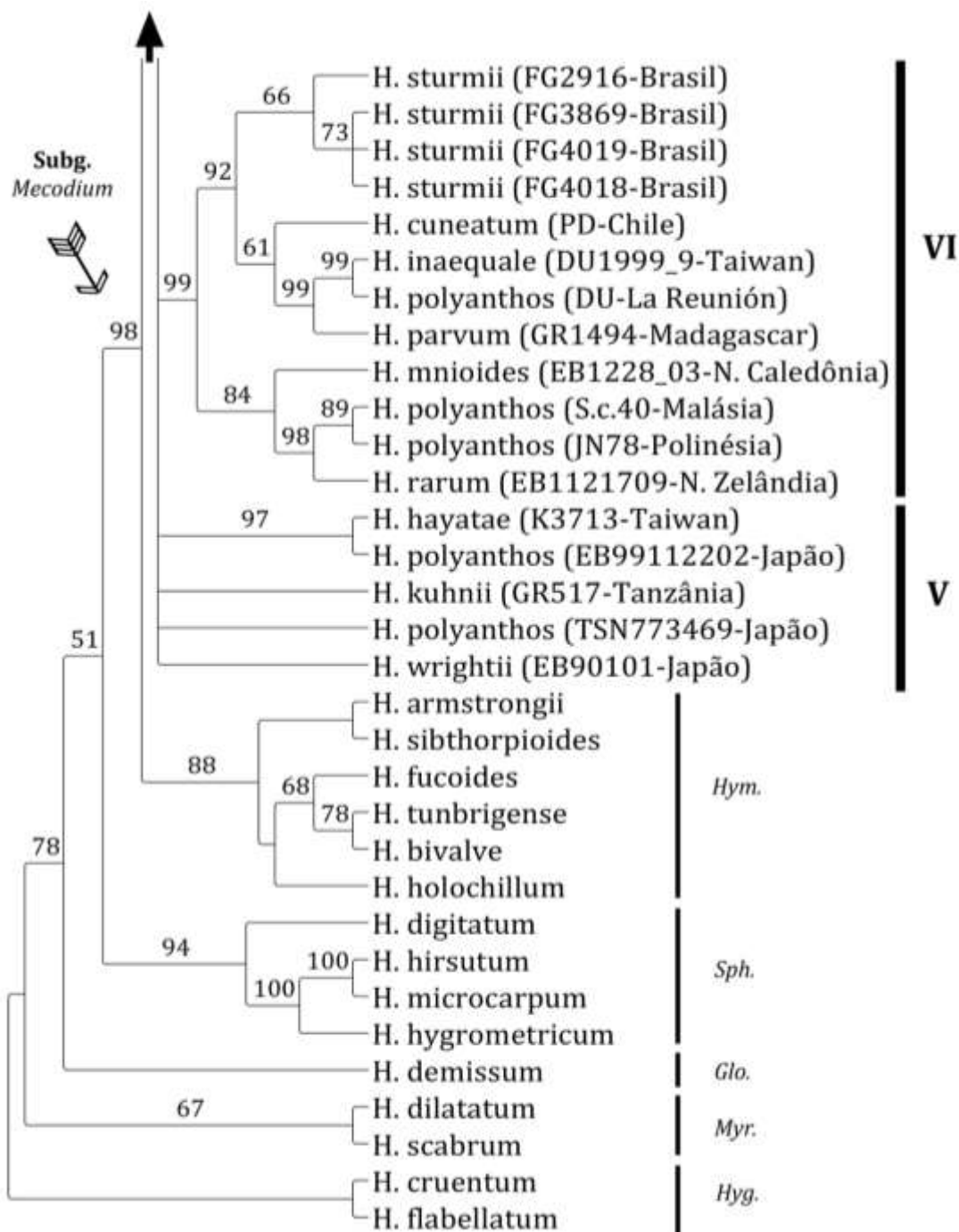


Fig. 2. Árvore do consenso estrito da análise de MP obtida pela análise combinada dos marcadores *atpB*, *atpB-rbcl*, *rbcl*, *rbcl-accD*, *rps4-trnS* e *matK*. Os valores de BS (bootstrap) são apresentados sobre os ramos. A espessura dos ramos da árvore representa a distância filogenética entre os taxa. I: clado *H. apiculatum*; II: clado *H. schomburgkii*/*H. polyanthos*/*H. undulatum*; III: clado *H. sturmii*; IV: *H. myriocarpum*/*H. viridissimum*; V: clado Asiático-Africano; VI: clado Pacífico. Hyg. = *Hymenoglossum* (C. Presl) R.M. Tryon & A.F. Tryon; Myr. = *Myrmecostylum* (C. Presl)

Ebihara & K. Iwats.; Glo. = *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats.; Sph. = *Sphaerocionium* (C. Presl) C. Chr.; Hym. = *Hymenophyllum*.

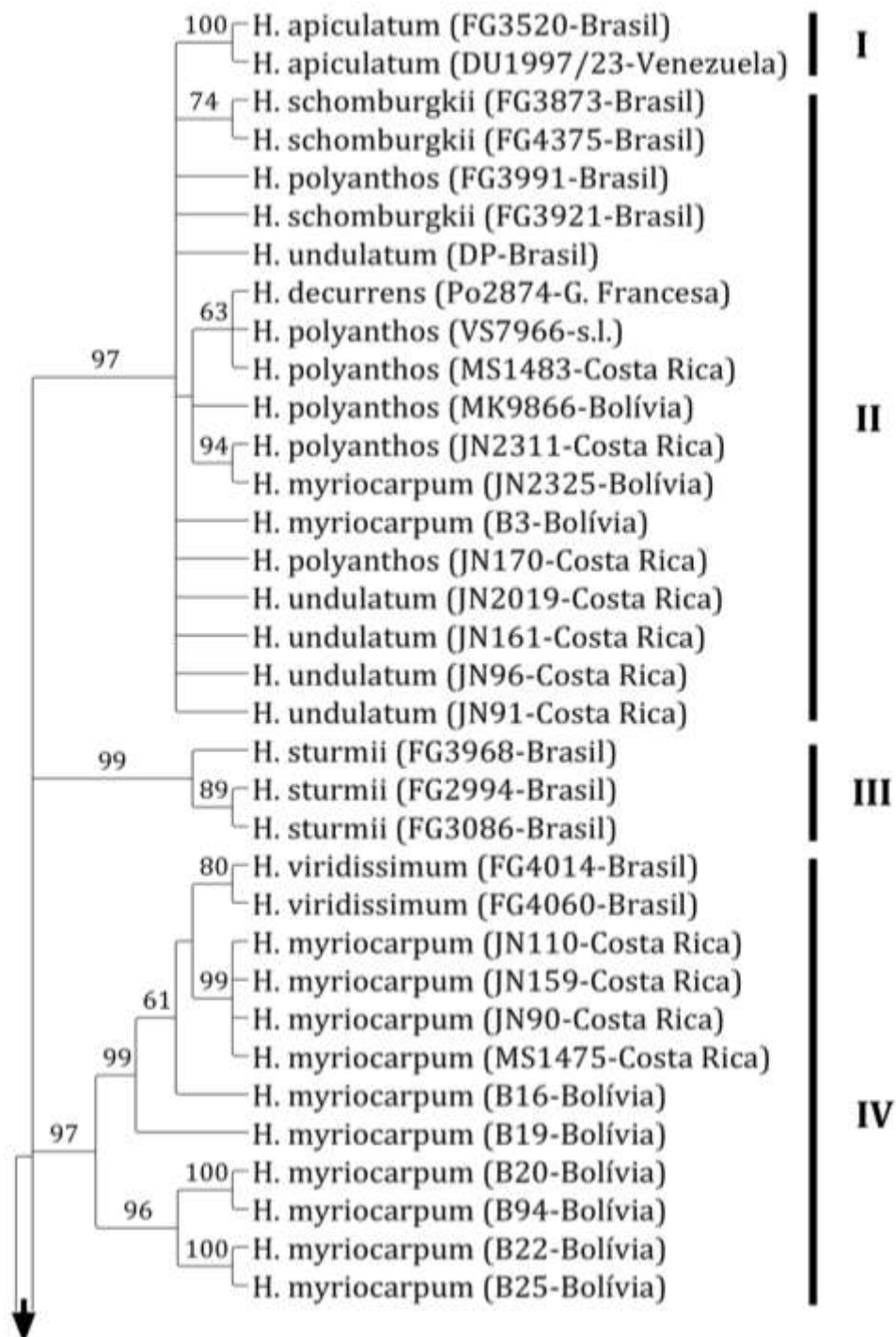


Fig. 2. Continuação.

*H. sturmi* é reconstruído como um grupo polifilético, com suporte significativo de PP e BS.

**Análises morfológicas**— Apesar de pouco variáveis, as espécies do subgênero *Mecodium* ocorrentes na área de estudo apresentam alguns caracteres informativos do ponto de vista taxonômico. As principais evidências morfológicas encontrados nas análises morfológicas foram sumarizados na Tabela 1 e na Figura 3. Os dados morfológicos não sustentam todos os cladogramas reconstruídos na análise da IB, por serem homoplásicos, no entanto são úteis para a delimitação dos taxa encontrados na área de estudo.

Os principais caracteres evidenciados são a presença de tricomas glandulares capitados presentes sobre as nervuras e base dos involúcros das faces abaxial e adaxial da lâmina (Fig. 3 A, B), e foram evidenciados nas espécies *Hymenophyllum viridissimum* e *H. polyanthos*. Estes tricomas não são facilmente perceptíveis em aumento inferior a 20 ×, e em frondes mais velhas, no entanto em frondes jovens os mesmos são aparentes por apresentar inclusive coloração amarelada.

Outro caractere identificado em algumas espécies, como *Hymenophyllum schomburgkii*, *H. polyanthos* e *H. apiculatum*, é o desenvolvimento de esporângios ao longo de todo o comprimento do receptáculo, que por vezes se torna excerto ao involúcro (Fig. 3C), diferentemente do que ocorre nas espécies *H. sturmi*, *H. undulatum* e *H. viridissimum*, onde a região meristemática do receptáculo restringe-se ao ápice do mesmo (Fig. 3D). Este caractere também parece ser homoplásico dentro de *Mecodium*, visto que está presente na linhagem neotropical, bem como na linhagem pacífica.

Com base nos dados morfológicos, alguns agrupamentos podem ser delimitados, principalmente levando em consideração os caracteres do diâmetro do rizoma, diâmetro do estipe, comprimento do estipe e forma da lâmina foliar. Há nitidamente dois grupos de espécies na área de estudo: I - formado por *H. apiculatum*, *H. sturmii* e *H. undulatum* e o grupo II - formado pelas espécies *H. polyanthos*, *H. schomburgkii* e *H. viridissimum*.

Embora pouco relacionadas filogeneticamente, as espécies do grupo I compartilham rizomas mais finos (0.1–0.3 mm), estipes de menor diâmetro (0.1–0.3 mm), estipes mais curtos (até 3.7 cm) e lâminas foliares lineares ou lanceoladas. Além disso, apresentam lâmina mais estreita, variando de 0.9 cm a 4.3 cm. Dentre as espécies, *Hymenophyllum apiculatum* distingue-se por apresentar soros elípticos a rombiformes, duas vezes mais longos que largos (proporção comp. × larg. do soro = 1:0.5), além de apresentar soros restritos aos segmentos apicais da lâmina. Já *H. undulatum* apresenta estípite não alado e raque foliar não alada na base e todo o tecido laminar e raques fortemente ondulado crispados, caracteres que não foram evidenciados nas demais espécies da área de estudo. Em relação aos hábitos, *Hymenophyllum apiculatum* apresenta hábito ereto, tal como as demais espécies de *Mecodium* da área de estudo (*H. polyanthos*, *H. schomburgkii* e *H. viridissimum*), enquanto que *H. undulatum* e *H. sturmii* as são plantas pendentes (Tab 1).

*Hymenophyllum sturmii* é o táxon que apresenta maior variação morfológica dentro do conjunto de espécies estudadas. Os rizomas variam desde muito finos (0.1 mm) até espessos (0.3 mm), estipes curtos (0.1 cm) ou longas (3.7 cm), totalmente aladas ou não. Entretanto, a proporção média entre o comprimento da lâmina e o

comprimento do estipe é bastante alta (1: 6.9), sendo a lâmina quase sete vezes mais longa que o comprimento do estipe. As demais espécies apresentam uma razão menor entre essas duas medidas (1: 2.3–1: 5.9). As lâminas foliares são desde lineares a lanceoladas ou elípticas, de pinado-pinatífidas a bipinado-pinatífidas, pendentes ou eretas dependendo do ambiente e do substrato no qual a espécie cresce. Os segmentos laminares também são bastante variáveis, desde planos, ondulados, crispados ou fortemente involutos (Tab 1.). Esta variação morfológica encontrada nos espécimes de *H. sturmii* foi evidenciada nos espécimes de ambos os clados recuperados pelas análises filogenéticas de IB e MP.

No grupo II, encontram-se as espécies de aspecto robusto, sendo *Hymenophyllum polyanthos*, *H. schomburgkii* e *H. viridissimum*. Estas taxa compartilham rizomas espessos (0.3–0.5 mm), estipes com maior diâmetro (0.3–0.6 mm) e frondes mais amplas (até 7.5 cm larg.) e de formato triangular a elíptico. *H. polyanthos* difere das demais por apresentar estipe não alada, raque não alada na base, e soros orbiculares, mais largos que longos (proporção comp. × larg. do involúcro = 1:1.1). Os espécimes estudados de *H. schomburgkii* apresentam raque fortemente flexuosa, estipes completamente alados ou raramente alados somente no ápice, lâminas fortemente triangulares a lanceoladas, soros com involúcos triangulares a lanceolados, mais longos que largos (proporção comp. × larg. do involúcro = 1:0.7) e receptáculos de igual tamanho ao involúcro ou exsertos na maturação. Em espécimes de *H. viridissimum* podem ser observados as frondes de formato ovado a elíptico, alas da raque e segmentos planos ou ondulados, e involúcos

orbiculares (proporção comp. × larg. do involúcro = 1:1). De *H. polyanthos* difere pela presença de ala no estipe, e de *H. schomburgkii* devido a forma do involúcro sorífero.

Outros caracteres morfológicos evidenciados dentro do grupo II são os tricomas capitados que ocorrem sobre as nervuras e base do involúcro nas faces abaciais e adaxiais da lâmina. Estes foram evidenciados nas espécies *Hymenophyllum polyanthos* e *H. viridissimum* (Tab 1, Fig. 3C). Outro caractere importante é a distribuição dos soros ao longo do receptáculo. As espécies *H. apiculatum*, *H. polyanthos* e *H. schomburgkii* apresentam o desenvolvimento de esporângios por todo o comprimento do receptáculo, enquanto que *H. sturmii*, *H. undulatum* e *H. viridissimum* apresentam o desenvolvimento de esporângios somente no ápice do receptáculo (Fig. 3D).

Tab. 1. Tabela comparativa entre os taxa de *Mecodium* encontrados na área de estudo em relação aos principais caracteres morfológicos utilizados para a delimitação das espécies.

<b>Caractere</b>	<b><i>H. apiculatum</i></b>	<b><i>H. polyanthos</i></b>	<b><i>H. schomburgkii</i></b>	<b><i>H. sturmii</i></b>	<b><i>H. undulatum</i></b>	<b><i>H. viridissimum</i></b>
Diam. rizoma (mm)	0.2–0.3	0.3–0.6	0.3–0.4	0.1–0.3	0.1–0.2	0.3–0.5
Diam. estipe (mm)	0.2–0.3	0.3–0.5	0.4–0.6	0.2–0.3	0.1	0.4–0.5
Comp. estipe (cm)	0.2–1.9	1.3–5.8	1.4–4.5	1.0–3.7	0.2–3.5	2.2–7.5
Ala do estipe	Alado	Não alado	Alado	Alado ou não	Não alado	Alado
Fronde	1.1–5.2 × 0.9–2.5	11.5–27 × 2.5–6	3.3–15.5 × 2.2–7.2	4.4–29 × 1.1–4.3	1.6–21 × 1.0–3.9	10–24 × 3.6–7.5
Razão comp. estipe × lâmina (cm)	1: 2.3	1: 4.2	1: 3.1	1: 6.9	1: 5.9	1: 2.4
Forma da lâmina	Lanceolada a linear	Ovada a lanceolada	Triangular a lanceolada	Linear a lanceolada	Linear a lanceolada	Triangular a lanceolada
Segmentação da lâmina	2-pinado-pinatífidas	2-pinado-pinatífidas	2-3-pinado-pinatífidas	1,2-pinado-pinatífidas	2,3-pinado-pinatífidas	2,3-pinado-pinatífidas
Tricomas capitados	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes
Raque (reta vs. flexuosa)	Reta a flexuosa	Reta a flexuosa	Flexuosa	Reta a flexuosa	Flexuosas	Reta a flexuosa
Ala da raque	Alada	Alada a partir do 2º terço distal	Alada	Alada	Alada a partir do 2º terço distal	Alada

Forma da ala da raque	Plana a ondulada	Plana	Plana	Plana, ondulada, crispada ou involuta	Crispada	Plana a ondulada
Larg. do segmento (mm)	0.7 –1.5	0.8 –1.2	0.9–1.4	0.6–1.4	0.5–1.1	1.0–1.3
Forma dos segmentos	Ondulados	Planos	Planos	Planos, ondulados a conduplicados	Ondulados a crispados	Plano a ondulado
Forma do invólucro	Elípticos a rombiformes	Orbicular	Triangulares a lanceolados	Ovados a orbiculares	Orbiculares a obovados	Orbiculares
Razão comp. × larg. do invólucro (mm)	1:0.5	1:1.1	1:0.7	1:1	1: 1.16	1:1
Distribuição dos esporângios	Ao longo de todo o receptáculo	Ao longo de todo o receptáculo	Ao longo de todo o receptáculo	Restritos ao ápice dos receptáculos	Restritos ao ápice dos receptáculos	Restritos ao ápice dos receptáculos
Receptáculos na maturação	Iguais ao invólucro ou exsertos	Insertos	Iguais ao invólucro ou exsertos	Insertos	Insertos	Insertos



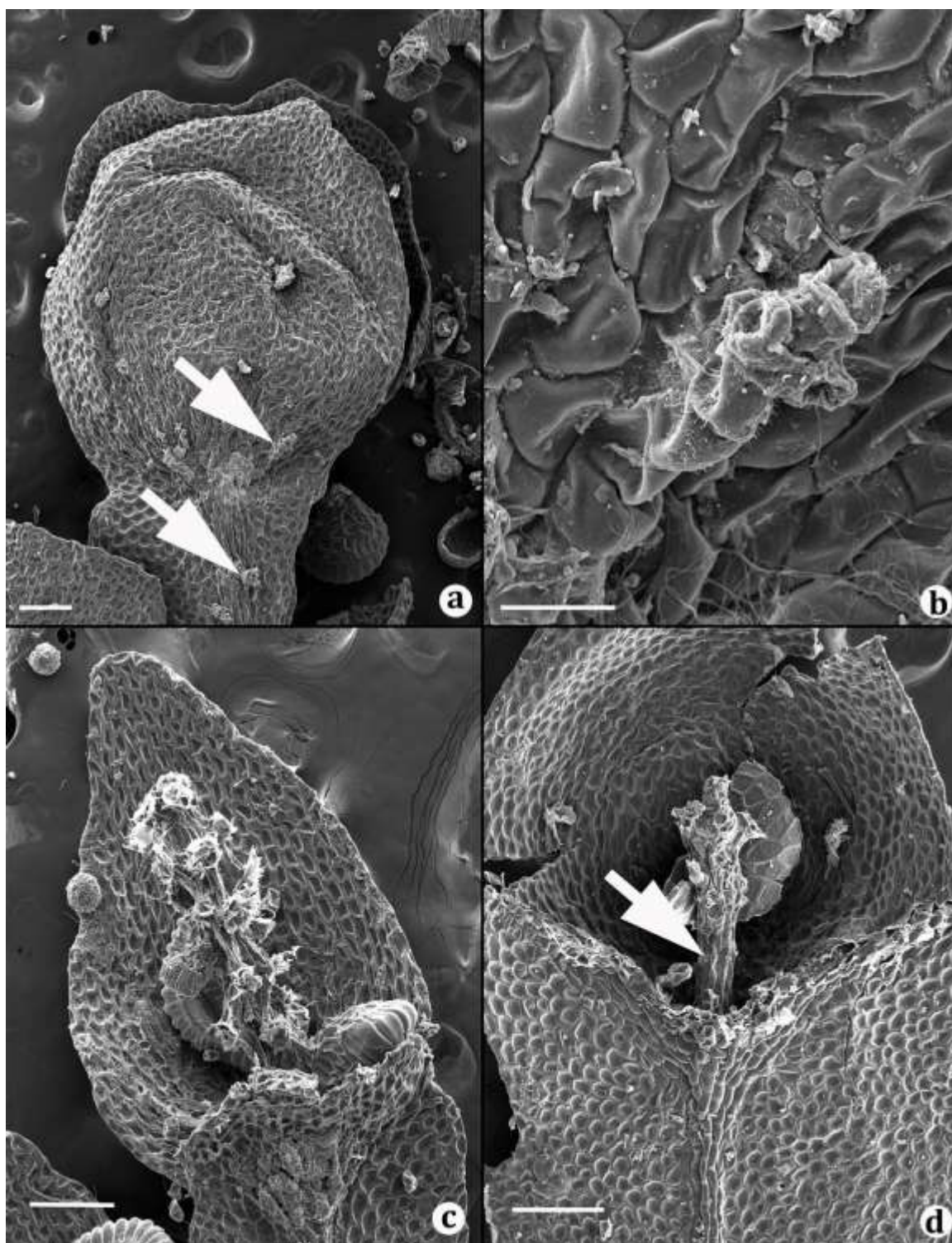


Fig. 3. A–B. Vista geral de um soro de *Hymenophyllum viridissimum* evidenciando a disposição dos tricomas capitados na base do involucre e sobre a nervura, em B, a ampliação do tricoma. Voucher *F. Gonzatti 4060* (HUCS). C. Vista geral de um soro aberto de *H. schomburgkii*, evidenciando a presença de esporângios ao longo de todo o receptáculo. Voucher: *F. Gonzatti 3873* (HUCS). D. Vista interna de um soro aberto

de *H. sturmii*, apresentando esporângios somente no ápice do receptáculo. Voucher: *F. Gonzatti 2994* (HUCS).

#### DISCUSSÃO

Uma das principais contribuições deste manuscrito é a inclusão de novas amostras de *Mecodium* na filogenia geral do subgênero, o que permite uma melhor compreensão acerca da diversidade de linhagens evolutivas ocorrentes na região Neotropical, da variação morfológica destas linhagens, e dos seus padrões biogeográficos.

*Hymenophyllum* subg. *Mecodium* claramente representa uma linhagem evolutiva própria dentro de *Hymenophyllum*, como já apontado por vários autores que têm utilizado abordagens filogenéticas (Hennequin et al. 2003, 2010). Todas as amostras testadas no nosso estudo foram congruientemente posicionadas dentro de *Mecodium*, e morfológicamente todas compartilham destes mesmos caracteres sinapomórficos do subgênero. Entretanto dentro do subgênero as relações entre as diferentes linhagens ainda não são totalmente claras e de difícil elucidação.

Embora muitos autores tem sustentado que a taxonomia de *Mecodium* é ambígua devido à falta de caracteres morfológicos (Morton 1968), nossas análises morfológicas com novos recursos, como a microscopia eletrônica de varredura, têm demonstrado que uma investigação mais aprofundada acerca da anatomia dos esporófitos pode trazer luz na sustentação/reconhecimento de alguns clados dentro do grupo. Geralmente, às espécies do subgênero *Mecodium*, não são relatadas a presença de tricomas (Copeland 1938, Morton 1968, Hennequin et al. 2006b, Ebihara

et al. 2006, Valques et al. 2019, Hsu et al. 2019). Além disso, a anatomia dos receptáculos não tem sido utilizada como caractere taxonômico para as espécies neotropicais. Possivelmente uma análise mais ampla sobre estes caracteres pode auxiliar no entendimento das relações evolutivas das espécies.

As três grandes linhagens existentes dentro do subgênero *Mecodium*: I - Neotropical, II - Asiático-Africana, e III - Pacífica (América do Sul, África, Oceania e Ásia) propostas por Vasques et al. (2019) foram reconstruídas em nossas análises baseadas em IB. Utilizando uma amostragem menos abrangente, Vasques et al. (2019) identificaram que as amostras provenientes do Brasil pertenciam à linhagem de *Mecodium* Pacífica. Nossos resultados indicam que pelo menos cinco outras linhagens distintas, pertencentes ao grupo Neotropical, estendem sua distribuição geográfica para o domínio da Mata Atlântica, além da linhagem Pacífica indicada por Vasques et al. (2019). Segundo a amostragem dos autores, o clado neotropical apresentaria distribuição restrita a região que compreende desde a Bolívia, Venezuela e Guiana Francesa até a Costa Rica e possivelmente inclui amostras de *Hymenophyllum polyanthos* s.s., cujo o tipo da espécie é originário da Jamaica.

Embora as três grandes linhagens do subgênero *Mecodium* sejam bem suportadas por análises filogenéticas, tanto neste estudo como por Vasques et al. (2019), sinapomorfias morfológicas que sustentem estes cladogramas não são claras e fixas suficientemente para que sejam utilizadas como diagnósticas no reconhecimento das linhagens. No entanto, dentro dos grandes cladogramas, variações morfológicas podem sustentar o reconhecimento de grupos taxonômicos menores e serem úteis na delimitação de algumas espécies dentro do complexo *Hymenophyllum polyanthos*.

Apesar da identificação das amostras dentro dos clados, como o neotropical (grupos I, II, III, IV e V da Fig. 1), seja ainda bastante confusa, a associação dos dados morfológicos com as evidências filogenéticas encontradas em nossas análises permitiram a delimitação de alguns taxa para a área de estudo.

Uma espécie bem definida por ambas as abordagens (filogenética e molecular) é *Hymenophyllum apiculatum*. Este táxon é exclusivo da região neotropical, com distribuição ampla no norte da América do Sul (Tryon & Stolze 1989, Lellinger 1989, 1994, Kessler & Smith 2017) e disjunto no sudeste do Brasil. As amostras provindas da Mata Atlântica e Venezuela apresentam-se filogeneticamente bastante distantes das demais espécies de *Mecodium* neotropicais (Fig. 1, 2). Morfologicamente distingue-se das demais pelo porte pequeno (até 5.2 cm), presença de soros restritos aos segmentos apicais da lâmina, e involúcrulos bastante amplos, elípticos a romboides, imersos até a metade do comprimento. Analisando ambas amostras inclusas na análise filogenética, sendo que o tipo da espécie provém da Venezuela, não há dúvidas de que os materiais pertencem ao mesmo táxon. Na área de estudo, variações morfológicas na espécie são observadas entre as diferentes populações ocorrentes. Os espécimes registrados nas florestas ombrófilas do Sul da Bahia apresentam um porte maior, com estipes mais longos e maior número de soros no ápice da fronde, características compatíveis com o isolecótipo depositado em YU (YU000641).

O clado *Hymenophyllum apiculatum* pode representar no Neotrópico um complexo de espécies ainda pouco compreendido, com diversos nomes aplicados a morfologias similares, como *Hymenophyllum microphyllum* Mett, *H. brevifrons* Kunze, *H. siliquosum* Christ, e *H. macrothecium* Fée, citados para o norte da América do Sul e

a América Central (Mettenius 1864, Lellinger 1989, Proctor 1977, 1989, Sánches & Calluf 1996). Dentre as espécies do complexo *H. apiculatum*, variações na composição das alas do estipe, na forma do ápice da fronde e no número de soros são observados nos materiais originais.

O clado definido nas análises filogenéticas como II inclui uma série de nomes que geralmente são amplamente utilizados para os representantes do subgênero *Mecodium*, como *Hymenophyllum polyanthos*, *H. decurrens* (Jacq.) Sw., *H. undulatum* Sw. e *H. myriocarpum* Hook. Uma análise detalhada sobre a morfologia dos materiais inclusos nas análises filogenéticas, permite inferir que este clado possivelmente representa o senso estrito de *H. polyanthos*. O material original de *H. polyanthos* pertence ao Herbário O. Swartz, e foi coletado na Jamaica (Swartz 1788). Várias duplicatas deste material estão distribuídas em herbários ao redor do mundo, e abarcam uma certa variação morfológica dentre os espécimes, principalmente pela mistura com espécimes de *H. decurrens*. No entanto, alguns caracteres são fixos dentre os materiais originais, o que incluem: plantas robustas, eretas, frondes amplas (8.6–17.2 × 3.8–4.7 cm), estipes não aladas, raque alada, segmentos todos planos, os férteis contritos na base do soro, soros distribuídos em todos os segmentos, pouco imersos e invólucros ovados ou completamente orbiculares (isolectótipo LD 1759608). Estes caracteres são compatíveis com os encontrados no espécime FG3991, incluso em nossa amostragem (Tab. 1), bem como pelos demais espécimes associados a ele (*H. myriocarpum* – Bolívia, *H. polyanthos* – Costa Rica e *H. undulatum* – Costa Rica).

Os materiais identificados em nosso estudo como *Hymenophyllum*

*schomburgkii*, formam um clado irmão do clado *H. polyanthos* s.s. Morfologicamente os dois grupos de espécies compartilham alguns caracteres, como porte robusto, tricomas do rizoma peltados, raque flexuosa e alada, e alas da raque e segmentos planos. Embora a distinção filogenética dos dois grupos tenha sido reconstruída somente na análise de IB (PP = 0.97), a separação de *H. schomburgkii* de *H. polyanthos* s.s. é sustentada por uma série de evidências morfológicas que incluem: a presença de estipes completamente alados, lâminas de contorno triangular, soros restritos à metade superior da fronde e involúcros triangulares a lanceolados (Tab. 1). Espécimes com morfologia similar a *H. schomburgkii* têm sido identificados como *H. trichomanoides* Bosch, no entanto o tipo deste táxon apresenta estipes muito mais longas (igual ou maior que o tamanho da lâmina), segmentos mais estreitos e distribuição geográfica mais ampla (mais comentários na revisão taxonômica).

Várias amostras da região neotropical inclusas no clado II permanecem com identidade incerta. Outros nomes, como *H. trichomanoides* e *H. costaricanum* Bosch, são aplicados aos materiais neotropicais deste complexo. Futuramente, uma amostragem mais ampla neste grupo, associado a revisões taxonômicas podem elucidar a delimitação destas espécies e suas relações em reação ao senso estrito de *H. polyanthos*.

Outro táxon reconhecido dentro do grupo neotropical é *Hymenophyllum undulatum*, que corresponde ao grupo III da análise IB (PP = 0.97). Embora este clado não tenha sido reconstruído na análise MP, evidências morfológicas permitem o reconhecimento do grupo com um táxon próprio. *H. undulatum* é caracterizado por apresentar frondes delicadas, pendentes, estipes não alados, tecido laminar

fortemente undulado-crispado, com células grandes, circulares e lustrosas, soros circulares, com esporângios grandes e em número reduzido (-10). O material tipo da espécie pertence também ao herbário Swartz, e coletado na Jamaica. Ao longo da distribuição geográfica do táxon variações morfológicas têm sido evidenciadas, como raque mais ou menos alada, e ondulação das alas da raque (planas vs. crispadas). Devido a estas variações, distintos taxa têm sido reconhecidos, como *H. fendlerianum* J.W. Sturm e *H. amoenum* J.W. Sturm. Os espécimes estudados na área de estudo mostraram uma variação quanto a estes caracteres (Tab. 1), principalmente entre amostras de *habitat* diferentes (campos rupestres vs. florestas ombrófilas). Uma amostra identificada como *H. undulatum* inclusa na análise filogenética (Nitta 2019 – Costa Rica) foi inclusa no clado II, entretanto a amostra não compartilha dos caracteres relacionados ao tipo de *H. undulatum*, e a polifilia da espécie é descartada.

No clado V foram inclusas somente amostras de identificadas como *Hymenophyllum myriocarpum* (Norte da América do Sul e América Central) e *H. viridissimum* (Mata Atlântica). Este clado tem sido reconstruído com bom suporte em ambas as análises filogenéticas (PP = 0.99, BS = 97). Morfologicamente este grupo compartilha de caracteres como hábito robusto e ereto e soros sustentados por um segmento solitário, contrito no ápice, invólucros orbiculares e com densos tricomas capitados (Fig. 3A, 8I) sobre as nervuras e base dos invólucros. Entretanto, o clado apresenta subgrupos, evidentes tanto nas análises filogenéticas como na morfologia das amostras. A distribuição geográfica deste grupo de espécies, que inclui também *H. axillare*, ocorre em todo o norte da América do Sul, desde a Bolívia até a Jamaica (Proctor 1985, Kessler & Smith 2017) e no sudeste do Brasil (Gonzatti & Windisch

2018). Vários nomes têm sido aplicados aos materiais relacionados às morfologias similares, como *Hymenophyllum axillare* Sw., *H. myriocarpum*, *H. matthewsii* Bosch, *H. ferax* Bosch e *H. nigrescens* Liebm., *H. contextum* Rosenst., *H. carnosum* Christ tem sido aplicados a espécimes do norte da América do Sul e América Central, e *H. viridissimum* Fée, no Sudeste do Brasil. Os espécimes brasileiros pertencentes a este complexo, inclusos na filogenia, formam claramente um clado distinto das demais amostras extra atlânticas (Fig. 1, 2). Morfologicamente, o reconhecimento de *H. viridissimum* dentro do complexo *H. myriocarpum* se dá, além da disjunção, pela arquitetura da fronde lanceolada, estipes completamente alados, pinas imbricadas sobre a raque, e principalmente pelos depósitos farináceos alvos sobre os rizomas jovens, caracteres estes que não são relatados nas outras espécies do complexo.

*Hymenophyllum sturmii* permanece como um grupo ainda pouco compreendido neste estudo. Com base em nossos dados morfológicos (Tab. 1) e filogenéticos (Figs. 1, 2) descarta-se totalmente a aplicação do nome *H. polyanthos* a estes materiais, como vem sendo aplicado em vários estudos florístico-taxonômicos na área de estudo (Sehnem 1971, Windisch 2010, 2014, Gonzatti & Windisch 2018).

Nossas reconstruções filogenéticas têm recuperado este táxon como polifilético, apresentando um clado como grupo-irmão do complexo *H. myriocarpum* dentro da linhagem Neotropical de *Mecodium* (amostras FG3968, FG2994, FG3086 e JP2415), e outro clado dentro do grupo de espécies de distribuição pacíficas, compondo um grupo-irmão de espécies do extremo Sul da América do Sul, Ásia e África (amostras FG2916, FG3869, FG4019 e FG4018). Estas duas linhagens de *H. sturmii* são bastante distintas filogeneticamente, e foram suportadas



significativamente em ambas as análises (IB e MP) (Fig. 1, 2), o que não deixa dúvidas de que se tratam dois grupos evolutivos independentes. A relação de linhagens brasileiras às linhagens de distribuição pacífica, já havia sido apontada por Vasques et al. (2019), entretanto somente três amostras de *Mecodium* da área de estudo haviam sido inclusas na amostragem.

As amostras de *Hymenophyllum sturmii* inclusas em nossa amostragem filogenética provém de diferentes localidades dentro do padrão geográfico da espécie (clado neotropical da Fig. 1: Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina e Rio Grande do Sul; clado Pacífico da Fig. 1: Minas Gerais, Rio de Janeiro e Paraná) (Anexo 1), que vai desde o Rio Grande do Sul até a Bahia. Uma correspondência geográfica para separação dos dois clados de *H. sturmii* em dois taxa distintos não foi claramente evidenciada.

Morfologicamente, as amostras testadas na filogenia apresentam uma variação bastante significativa dentro dos dois clados evidenciados na filogenia. Os espécimes FG2994, FG3968, FG3086 e JP2415 (clado Neotropical) apresentam frondes longas (até 20 cm long.), pendentes, estipes curtas, aladas, raque alada, plana ou involuta, tecido laminar plano a levemente ondulado e soros ovados com receptáculos inclusos. Estes caracteres são compartilhados pelo espécime FG4018 do clado Pacífico. Já, dentro do clado pacífico, as variações morfológicas evidenciadas também são muito acentuadas. Os exemplares FG3869 (MG) e FG4019 (RJ) compartilham os estipes não aladas, hábito rupestre, e alas da costa e segmentos fortemente imbricado-involutos, o que diferem das demais amostras do mesmo clado, a amostra FG2916 do Paraná apresenta estipes aladas e a amostra FG4018 (RJ)

apresenta hábito epifítico e segmentos pouco involutos. Uma prancha contendo as variações morfológicas dentro de *H. sturmii* é apresentada na figura 4, onde então representados algumas das amostras inclusas na filogenia e também outros morfotipos encontrados na área de estudo.

Em nossa amostragem taxonômica, cerca de 420 amostras de *H. sturmii* provenientes de toda a área de distribuição da espécie foram analisadas. Complementarmente, atividades de campo foram realizadas ao longo de toda a área de distribuição da espécie. Observações de campo, associadas ao estudo dos espécimes, pode inferir que *H. sturmii* é altamente variável (Fig. 4). Na área de distribuição, ocorre desde como epífita em florestas ombrófilas densas de terras baixas até como plantas rupestres em campos nebulares de altitude. Os esporófitos variam desde alguns centímetros de comprimento (4 cm) até 29 cm, de crescimento ereto a pendente. As frondes apresentam estipes totalmente não alados a alados, tecido laminar plano a fortemente ondulado-crispado a involutos e imbricados. Os soros variam desde orbiculares a ovado, e os receptáculos sempre imersos, com região meristemática restrita ao ápice (Tab. 1) (Fig. 4). Por vezes estas variações são evidenciadas em um mesmo rizoma, dependendo do estágio de crescimento das plantas ou do nível de exposição solar e de humidade.

A hipótese de que as duas linhagens de *Hymenophyllum sturmii* sejam dois taxa distintos e independentes não é descartada, entretanto, com as ferramentas utilizadas e os caracteres morfológicos explorados neste estudo tal distinção não foi possível. Em Hymenophyllaceae, outros caracteres, como a disposição do xilema das raízes tem sido um caractere útil no reconhecimento de algumas linhagens em *Trichomanes* L.

(Ebihara et al. 2007). No subgênero *Hymenophyllum*, o padrão morfológico das células do colênquima é variável a nível específico (Larsen et al. 2017). Entretanto, alguns caracteres anatômicos devem ser considerados com cuidado pois podem representar convergências adaptativas de linhagens distintas, principalmente quando compartilham do mesmo nicho ecológico (Dubuisson 1997).

Outra hipótese plausível é que se trata de uma espécie críptica. De acordo com Paris et al. (1989), espécies crípticas em samambaias são relativamente comuns são reconhecidas quando linhagens evolutivas distintas e isoladas reprodutivamente apresentam convergências morfológicas muito fortes, impossíveis de separação pelos caracteres morfológicos usuais em taxonomia. Espécies crípticas têm sido reportadas em diferentes grupos de samambaias como no complexo *Alplenium nidus* L. (Yatabe et al. 2001, 2009), e em *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Masuyama & Watano 2005, Adjie et al. 2007). No gênero *Hymenasplenium* Hayata, Xu et al. (2018) relatam a existência de várias espécies crípticas, algumas como *H. unilaterale* (Lam.) Hayata formados por até 13 linhagens evolutivas distintas, e discutem que estes taxa crípticos são mais comuns em grupos taxonômicos que apresentam limitado número de caracteres morfológicos.

Por outro lado, não está descartada a possibilidade de *Hymenophyllum sturmii* ser resultante de um processo de evolução reticulada. As incongruências morfológicas existentes dentro dos clados, principalmente pelas combinações e sobreposição dos caracteres, podem indicar que determinadas populações dentro da área de estudo podem ter origem híbrida pelo cruzamento de diferentes linhagens simpátricas. Eventos de evolução reticulada têm sido evidenciados em complexos de

espécies de outros grupos, como em Aspleniaceae (Dyer et al. 2012, Chang et al. 2013), Polypodiaceae (Haufler et al. 1995), Dryopteridaceae (Sessa et al. 2012, Hori et al. 2014). Em Hymenophyllaceae, eventos de evolução reticulada são reportados nos complexos *Vandenboschia radicans* (Sw.) Copel. (Ebihara et al. 2009) e no complexo *Crepidomanes minutum* (Blume) K. Iwats. (Nitta et al. 2011). No entanto, somente um estudo investigando os níveis de ploidia e o DNA nuclear poderá elucidar a presença de híbridos neste complexo de espécies.

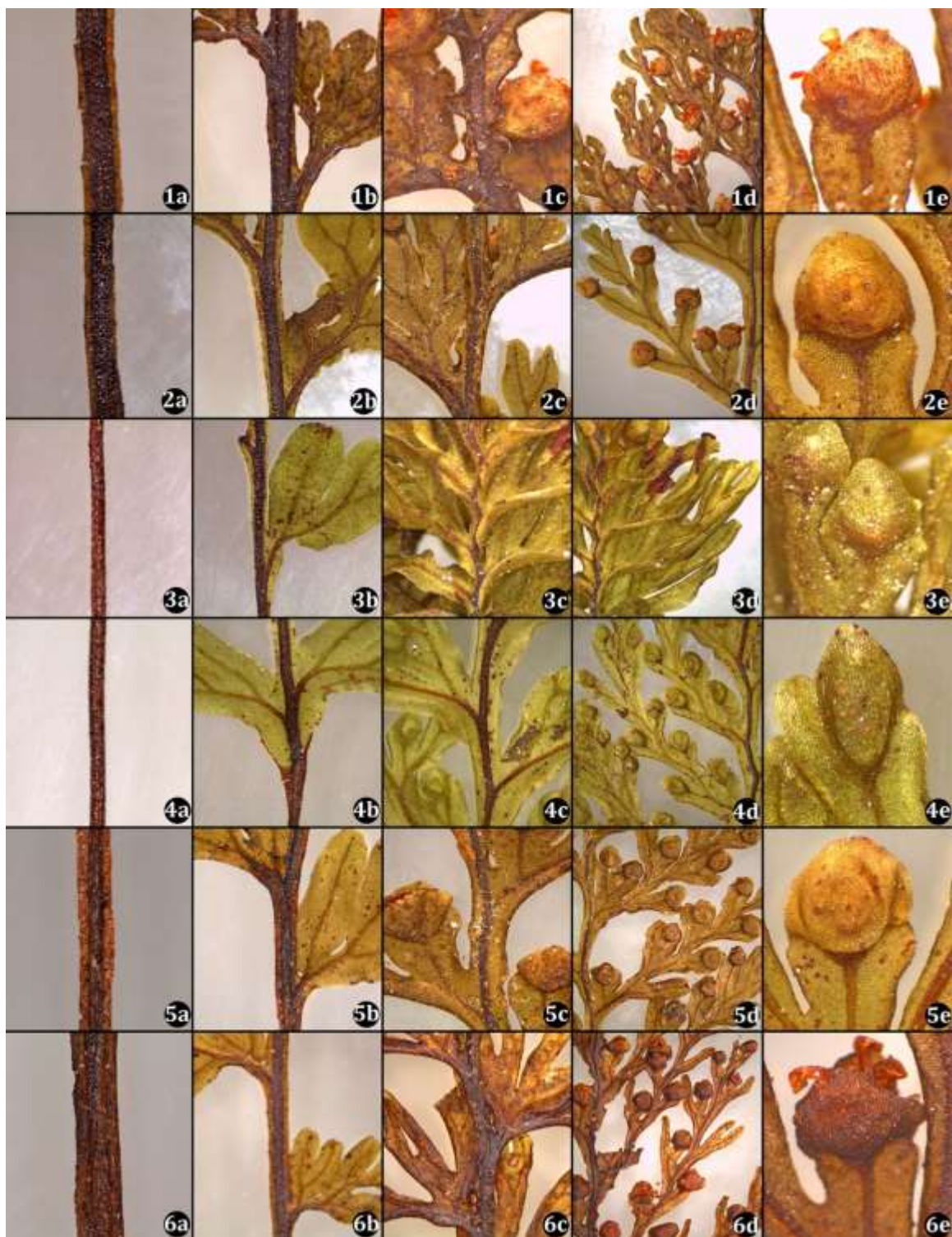


Fig. 4. Variações morfológicas de diferentes populações de *Hymenophyllum sturmii* ao longo do padrão geográfico da espécie. Para todas as imagens: A = região mediana do estipe; B = base da lâmina; C = região mediana da raque foliar; D = pinas da região mediana da lâmina foliar; E = segmento fértil com o soro. 1A–E: Voucher FG2916, origem Paraná. 2A–E. Voucher FG3086, origem Rio Grande do Sul. 3A–E. Voucher

FG4019, origem Rio de Janeiro. 4A–E. Voucher FG3997, origem Minas Gerais. 5A–E. Voucher FG2765, origem Rio Grande do Sul. 6A–E. Voucher FG2995, origem Santa Catarina.

#### TRATAMENTO TAXONÔMICO

##### CHAVE PARA A IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DO COMPLEXO *HYMENOPHYLLUM POLYANTHOS* (L.)

##### SW. NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, BRASIL

1. Plantas robustas, eretas; rizomas e estipes 0,3–0,6 mm diam.; lâmina triangulares, ovadas ou lanceoladas, até 7,5 cm larg. 2
1. Plantas delicadas, eretas ou pendentes; rizomas e estipes com menos de 0.3 mm diam.; lâminas lineares ou lanceoladas, até 4,3 cm larg. 4
2. Rizomas com depósitos farináceos alvo; estipes completamente alados; soros orbiculares, sustentados por um segmento fértil inteiro e solitário. *H. viridissimum*
2. Rizomas sem depósitos farináceos; estipes completamente alados ou não; soros orbiculares ou triangulares-lanceolados, sustentados por um segmento fértil furcado, flabelado ou pinatífido. 3
3. Estipes não alados; segmento foliares férteis com uma constrição abaixo do invólucro; soros orbiculares. *H. polyanthos*
3. Estipes completamente alados, ou alados somente no ápice; segmentos foliares férteis não constrictos abaixo do invólucro; soros triangulares a lanceolados. *H. schomburgkii*
4. Estipes não alados; raque não alada na base; alas da raque e do tecido laminar completamente ondulado-crispados. *H. undulatum*

4. Estipes alados ou não; raque totalmente alada; alas da raque e do tecido laminar planos, ondulados ou involutos, se crispados, somente junto à raque. 5
5. Soros confinados aos segmentos apicais da fronde; em número de 1–10; involúcro rombiformes 1,6–2,5 mm longo. *H. apiculatum*
5. Soros desenvolvendo-se desde a metade superior da lâmina foliar; abundantes; involúcro ovados a orbiculares, 1,0–2,2 mm longo. *H. sturmii*

1. HYMENOPHYLLUM APICULATUM Mett. ex Kuhn, Linnaea 35(5): 391. 1868. *Mecodium apiculatum* (Mett. ex Kuhn) Vareschi, Fl. Venez. 1 (1): 198 (1969). TYPE: VENEZUELA. Prope colonian Tovar, Mai 1854, A. Fendler 32 (Lectótipo, designado por Tryon & Stolze 1989: B [B200100162a]!, isoelectótipos: MO [MO-255685]!, GH [GH00021333]!, P [P00170395, em parte, misturado com *H. fendlerianum* J.W. Sturm]!, YU [YU000641]!, US [US00067521]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.2–0.3 mm diam, castanhos, recoberto por tricomas simples, catenados, castanhos, 0.4–1.0 mm long., multicelular (3–8 cel.), peltados, mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Frondes** eretas, contíguas, 1.1–5.2 × 0.9–2.5 cm. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.2–0.3 mm diam., 0.2–1.9 cm comp., recobertos por tricomas iguais aos do rizoma (1 mm comp.), mais densos na base, completamente alados, ala 0.2 mm (6–10 fil. cel.), estreitando-se em direção à base. **Lâminas** lanceoladas a lineares, 1.0–3.9 × 0.9–2.5 cm, 2-pinado-pinatífidas. **Raque** reta a flexuosa, completamente alada, ala 0.1–0.2 mm, planas a ondulada, margem inteira,

revestida por esparsos tricomas multicelulares iguais aos do estipe. **Pinas** pinado-pinatífidas, 5–9 pares, subopostas a alternas, 0.5–1.2 × 0.3–1.1 cm, determinadas, completamente adnatas à raque, simétricas, no plano da raque, patentes a ascendentes. **Segmentos** simples, flabelados a pinatífidos, glabros, 0.7 –1.5 mm, planos, planos a ondulados, fortemente imbricados, ápice arredondado. **Soros** terminais, restritos às pinas apicais e na pina terminal da lâmina, 1.6–2.5 × 0.9–1.5 mm, no plano da fronde, imersos no tecido laminar até a metade. **Invólucros** elípticos a rombiformes, base aguda a cuneada, visivelmente delimitada por uma nervura, ápice agudo, margem lisa a levemente recortada pela margem ondulado-crispada, fendidos até a base, alados na base. **Receptáculos** cilíndricos, lineares, 0.2–0.3 mm diam., insertos a exsertos, mais longos que o invólucro na maturidade, esporângios desenvolvendo-se ao longo de todo o receptáculo. Figuras 5A–D, 6A.

**Distribuição geográfica e habitat** — *Hymenophyllum apiculatum* ocorre disjuntamente no norte da América do Sul, desde a Colômbia até as Guiana e Bolívia, e no Sudeste do Brasil. No domínio da Mata Atlântica ocorre pontualmente nos estados de Pernambuco e Bahia, nas cadeias de Montanhas da Serra das Lontras (BA), Cadeia do Espinhaço (Chapada Diamantina, BA) e Serra do Quengo (PE). A espécie cresce preferencialmente como epífita de ramos finos da copa externa de árvores em florestas montanas e altomontanas, sempre associada a musgos, raramente ocorre como rupestre em fendas de rochas úmidas montanas, acima de 600 m alt.

**Status de Conservação**— A espécie é registrada para a área de estudo em seis localidades, apresentando uma EOO de 159,373 km<sup>2</sup> e AOO de 24 km<sup>2</sup>. Embora a espécie seja amplamente distribuída na América do Sul, no domínio da Mata Atlântica



ocorre restritamente em poucas localidades conhecidas, possivelmente o táxon é pouco amostrado por ocorrer principalmente no alto das árvores. Nas localidades de ocorrência, apesar de formar populações densas, geralmente são pequenas, recobrando pequenas superfícies, e sua conservação está intimamente relacionada à conservação dos forófitos. Aplicando os critérios da IUCN (2019), é sugerido que a espécie seja considerada como VU, devido a reduzida área de ocupação do táxon.

**Notas** — Embora um espécime original de *Hymenophyllum apiculatum* esteja em B, e que possivelmente foi o material utilizado por Kuhn, na validação do nome, o lectótipo escolhido para esta espécie é o material depositado no MO. O espécime MO 255685, além de ser mais representativo do espécime existente em B, apresenta em uma das etiquetas uma anotação original de Mettenius. Além disto, grande parte dos materiais originais da coleção A. Fendler estão depositados no MO.

Outros nomes são amplamente aplicados em trabalhos florísticos na América Central (Panamá, Costa Rica e Antilhas) para materiais com morfologia similar a *Hymenophyllum apiculatum*, como *H. siliquosum* Christ, (Lellinger 1989) e *H. macrothecium* Fée (Proctor 1977, 1989). Entretanto, os espécimes da América Central apresentam um porte maior, ápice da lâmina foliar bastante alongado, pinatífido, com soros desenvolvidos ao longo de toda a metade superior da lâmina, diferentemente dos materiais ocorrentes na área de estudo, que apresentam porte reduzido, ápice truncado e com soros restritos às pinas apicais.

*Hymenophyllum brevifrons* Kunze também é um nome que tem sido aplicado a materiais similares a *H. apiculatum*. Entretanto, *H. brevifrons* apresenta estipes não alados ou alados somente no ápice e com distribuição restrita à América Central,

enquanto que *H. apiculatum* apresenta estipe completamente alado.

**Material examinado—Brasil.**— PERNAMBUCO: Jaqueira, RPPN Frei Caneca, Mata do Quengo, 753 m, 13 Abr 2017, *Gonzatti & Santiago 3520* (HUCS); idem, Usina Colônia, Serra do Quengo, 713 m, 06 Dez 2001, *Lopes & Pietrobon 517* (MBM, RB, UFP). BAHIA: Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,8 km de Barro Preto, na estrada que passa pela Fazenda São Miguel, em direção à serra, 900 m, 13 Jul 2005, *Matos et al. 669* (CEPEC, UPCB); Camacã, Fazenda Serra Bonita, 9,7 km W de Camacã, na estrada para Jacareci, daí 6 km SW na estrada para RPPN Serra Bonita e torre da Embratel, 835 m, 10 Jul 2005, *Matos et al. 663* (CEPEC, UPCB); Mucugê, cerro atrás do Cemitério Bizantino, 1.000 m, 17 Dez 2018, *Gonzatti et al. 4856* (HUCS); Palmeiras, trilha para a Cachoeira da Fumaça, 1.266 m, 10 Fev 2007, *Ferreira et al. 343* (HUEFS); Una, 8,5 km E of BR 101 on road to São José, then S on logging ed ca. 2 km, near top of hill, 610 m, 10 Fev 1994, *Thomas et al. 10357* (CEPEC).

**Material examinado adicional—Brasil.**—AMAZONAS: Barcelos, Parque Estadual da Serra do Aracá, Cachoeira Eldorado, 1.000 m, 21 Abr 2014, *Labiak 5737* (UPCB). **Venezuela.**—AMAZONAS: Atabapo, Cerro Marahuaca, cumbre, sección norccidental, 2.500 m, 16 Feb 1981, *Steyermark et al. s.n.* (RB 319263).

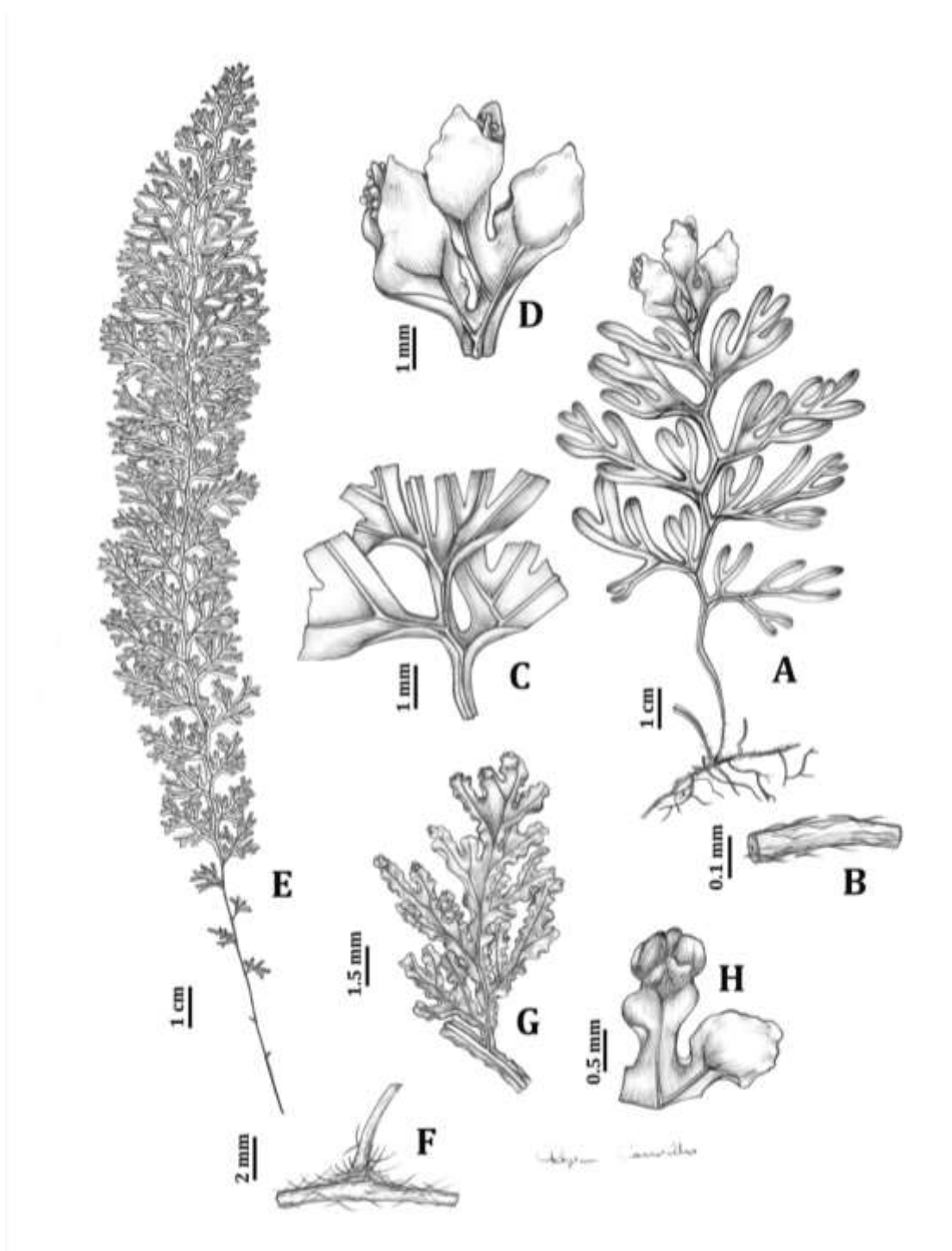


FIG. 5. A—D: *Hymenophyllum apiculatum*. A. Hábito. B. Detalhe do rizoma. C. Região mediana da lâmina. D. Ápice da lâmina, com os segmentos férteis e soros. Voucher: F. Gonzatti 4856 (HUCS). E—H: *H. undulatum*. E. Hábito. F. Detalhe do rizoma. G. Pina fértil. H. Segmentos fértil e soro. Voucher: F. Gonzatti 5407 (HUCS).

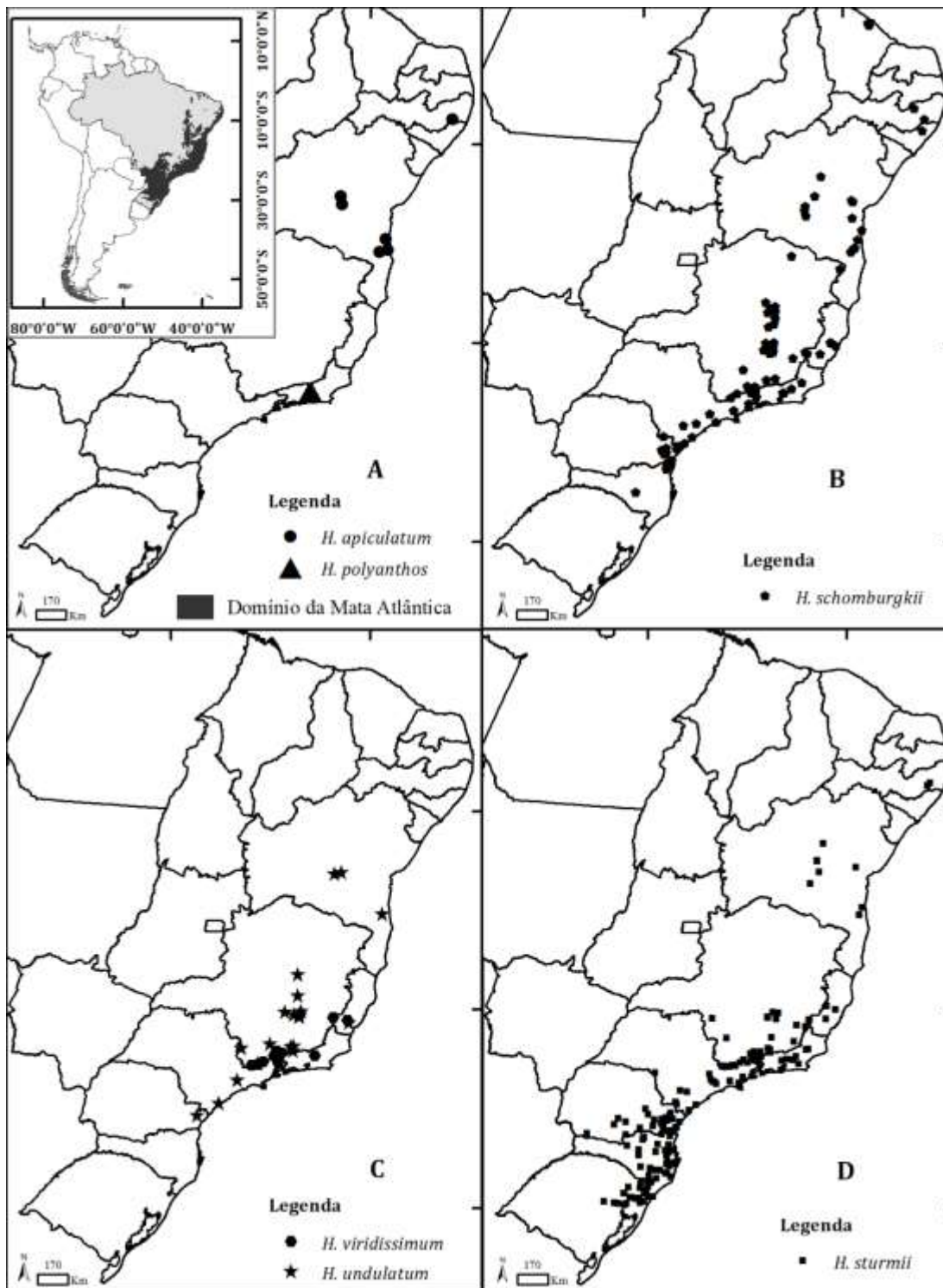


Fig. 6. Mapas de distribuição geográfica das espécies de *Mecodium* ocorrentes no domínio da Mata Atlântica. A. Abrangência da área de estudo em hachurado. Pontos de ocorrência das espécies *Hymenophyllum apiculatum* e *H. polyanthos*. B. Padrão de distribuição geográfico de *H. schomburgkii*. C. Pontos de ocorrência de *H. viridissimum* e *H. undulatum*. D. Distribuição geográfica de *H. sturmi*.

2. HYMENOPHYLLUM POLYANTHOS (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 102. 1801.

*Trichomanes polyanthos* Sw., Prodr. [O. P. Swartz] 137. 1788. *Mecodium polyanthos* (Sw.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 19. 1938. TYPE: JAMAICA. Jamaica, s.d., O. Swartz s.n. (lectótipo, primeira etapa, designada por Smith [1981: 134]: BM, segunda etapa aqui designado: BM [BM000936765]!; isolectótipos: BM [BM000936766]!, S [S06-1597]!, S [S-R-6211]!, SBT [SBT10581]!, LD [LD1759608]!, MEL [MEL659091]!).

HYMENOPHYLLUM PRODUCENS Fée, Crypt. Vasc. Bresil 1: 196, t.71, f.4 (1869). TIPO: BRASIL.

[Rio de Janeiro] Habitat in Brasilia fluminensi, Serra dos Órgãos, A.F.M. Glaziou 3349 (lectótipo, primeira etapa designado por Morton [1967: 48]: P, segunda etapa aqui designado: P [P00622163]!; isolectótipos: P [P01328255, P01566168]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.3–0.6 mm diam, castanho-escuro, recoberto por tricomas simples, catenados, castanhos, 0.6–2.0 mm long., multicelular (2–9 cel.), peltados, nas gemas basifixos, mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Fronde**s eretas, espaçadas, 11.5–27 × 2.5–6 cm. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.3–0.5 mm diam., 1.3–5.8 cm comp., recobertos na base por tricomas iguais aos do rizoma, glabros na porção mediana e apical, não alados. **Lâminas** ovadas a lanceoladas, 10–20 × 2.5–6 cm, 2-pinado-pinatífidas. **Raque** reta a flexuosa, não alada no primeiro terço basal, alada em direção ao ápice, ala 0.3–0.5 mm, planas, margem inteira, glabra. **Pinas** pinatífidas a pinado-pinatífidas, 14–20 pares, alternas, 2.1–7.2 × 1.1–2.1 cm, determinadas,

completamente adnatas à raque, simétricas, no plano da raque, ascendentes a arqueadas, costa fortemente flexuosa, primeiro par basal reduzido. **Segmentos** simples a pinatífidos, 0.8–1.2 mm larg., planos, revestidos nas nervuras da face abaxial por tricomas capitados, os estéreis retos, com ápice emarginado, os férteis estreitando-se em direção ao ápice, formando uma forte contração logo abaixo a inserção do soro. **Soros** axilares, orbiculares, 1.2–1.5 × 1.3–1.8 mm, crescendo nos dois lados da pina, no plano da fronde, não imersos no segmento fértil. **Invólucros** orbiculares, convexos, revestidos na base da margem abaxial por tricomas capitados, margem lisa a levemente recortada pela margem ondulado, base arredondada, ápice arredondado, fendidos até a base. **Receptáculos** cilíndricos, lineares, 0.3 mm diam., insertos, esporângios desenvolvendo-se ao longo de todo o receptáculo. Figuras 6A, 7F–I.

**Distribuição geográfica e habitat** — *Hymenophyllum polyanthos*, na delimitação aqui adotada, apresenta distribuição restrita às florestas ombrófilas montanas e altomontanas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos (RJ), na Serra do Mar, onde cresce como epífita ou rupestre, acima de 1.400 m alt.

**Status de Conservação**— Espécie conhecida na área de estudo somente para o Parque Nacional da Serra dos Órgãos, onde vem sendo coletada em várias regiões do Parque. A EOO máxima é de 110 km<sup>2</sup> (área total do Parque) e 28 Km<sup>2</sup> de AOO, baseados em sete localidades de ocorrência. Embora a espécie seja presente ampla distribuição em toda a América Tropical, na área de estudo tem área de ocupação e extensão de ocorrência bastante reduzidos. No entanto as populações são registradas em uma unidade de conservação, e impactos diretos à população não foram

observados em campo. Aplicando os critérios da IUCN (2019), a espécie poderia ser considerada como VU.

**Notas** — Assim como *Hymenophyllum viridissimum*, *H. polyanthos* apresenta tricomas glandulares capitados presentes sobre as nervuras e base dos invólucros das faces abaxial e adaxial da lâmina (Fig. 3 A, B). Estes tricomas não são facilmente perceptíveis em aumento inferior a 20 ×, e em frondes mais velhas, no entanto em frondes jovens os mesmos são aparentes por apresentar inclusive coloração amarelada.

**Material examinado—Brasil.**— RIO DE JANEIRO: Teresópolis, Serra dos Órgãos, PARNASO, alto da Trilha do Sino, 2.034 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3991* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha do Papudo, próximo a trilha da Pedra do Sino, 2.080 m, 19 Jul 2010, *Engelmann et al. RE0839* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha Mozart Catão, 13 Nov 2004, *Engelmann RE085* (RB); idem, Serra Cavalo, 1.400 m, 12 Nov 1929, *Brade 9988* (R); idem, Serra dos Órgãos, 2.100 m, 20 Mar 1932, *Brade 11528* (R); idem, Flora da Serra dos Órgãos, Pedra Assú, 31 Jul 1940, *Brade 16530* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha do Papudo, próximo à trilha da Pedra do Sino, 2.080 m, 19 Jul 2010, *Engelmann et al. RE0839* (RB).

**Material examinado adicional** — **Jamaica.** Steep forest slope between eastern Blue Mountain Peak and Sugarloaf, 2.200 m, 08 Jul 1926, *Maxon 9970* (RB, US).

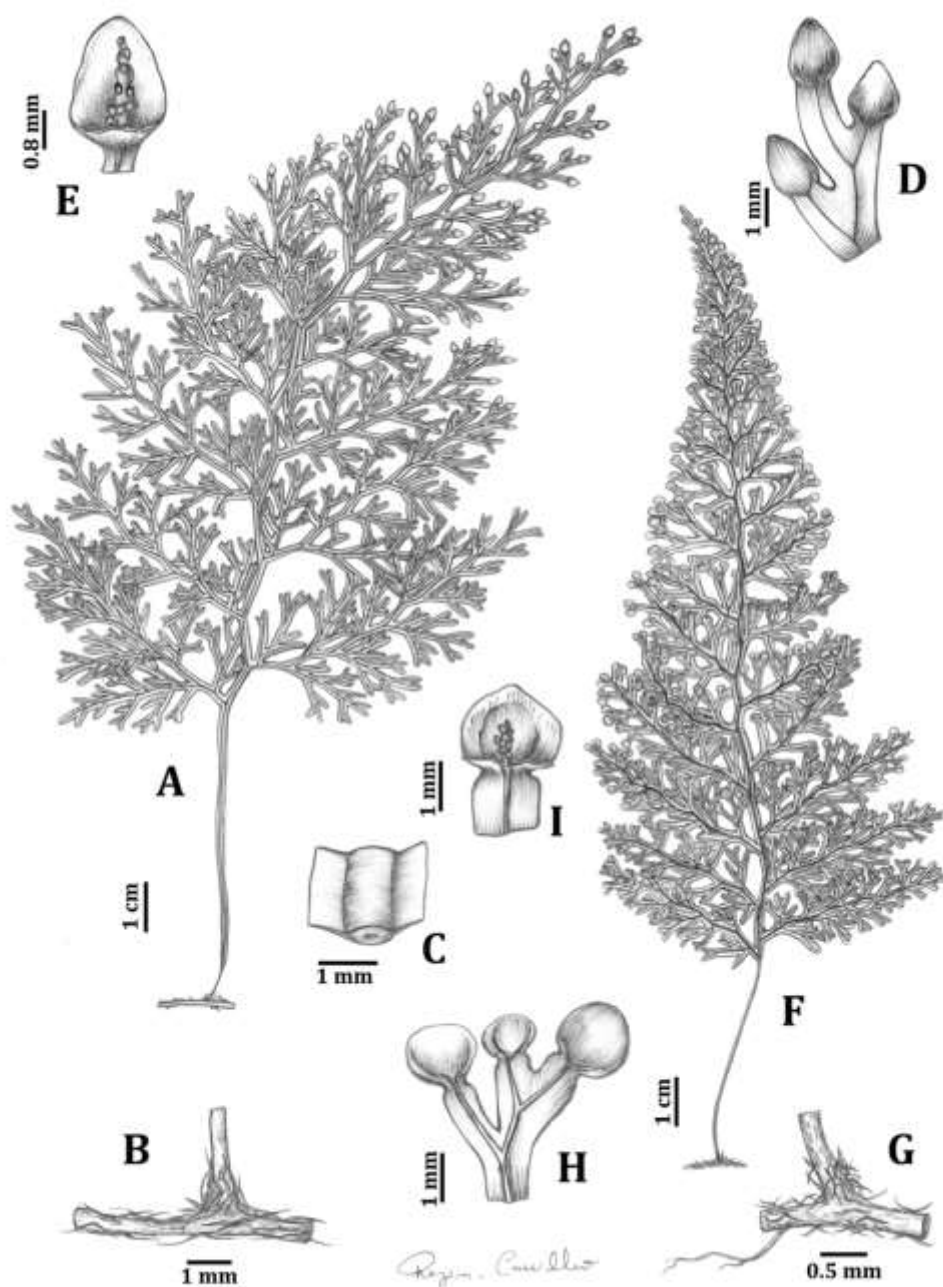


FIG. 7. A—E: *Hymenophyllum schomburgkii* A. Hábito. B. Detalhe do rizoma. C. Corte transversal do estipe. D. Segmento fértil. E. Vista interna do soro. Voucher: F. Gonzatti 3873 (HUCS). F—I: *H. polyanthos*. F. Hábito. G. Detalhe do rizoma. H. Pínula fértil e soros. I. Vista interna do soro, evidenciando o receptáculo. Voucher: F. Gonzatti 3991 (HUCS).



3. HYMENOPHYLLUM SCHOMBURGKII C.Presl ex J.W. Sturm., Fl. Bras. 1(2): 290. 1859.

*Neuromanes schomburgkianum* (C.Presl ex J.W. Sturm.) Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5(2): 139. 1861. TYPE: GUIANA. Guiana Anglica, s.d., *R. Schomburgk 509* (lectótipo, aqui designado: B [B 20 0088294]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.3–0.4 mm diam, esverdeados a castanhos, recoberto por tricomas simples, catenados, castanho-escuros, 0.7–1.5 mm long., multicelular (5–12 cel.), peltados, mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Frondes** eretas, contíguas a curto espaçadas, 4.8–20 × 2.2–7.2 cm, arqueadas. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.4–0.6 mm diam., 1.4–4.5 cm comp., recobertos na base por tricomas iguais aos do rizoma, glabros na porção mediana e distal, completamente alados, por vezes alado somente no ápice, ala 0.2–0.4 mm larg., estreitando-se em direção à base. **Lâminas** triangulares a lanceoladas, 3.3–15.5 × 2.2–7.2 cm, 2-3-pinado-pinatífidas. **Raque** flexuosa, completamente alada, ala 0.3–0.6 mm, planas, margem inteira, recoberta na face abaxial por esparsos tricomas capitados. **Pinas** 1-2-pinado-pinatífidas, 7–20 pares, alternas, 1.1–5.2 × 0.9–2.1 cm, determinadas, completamente adnatas à raque, simétricas, no plano da raque, patentes a ascendentes, por vezes com base imbricas e sobrepostas à raque. **Segmentos** simples, flabelados a pinatífidos, revestidos nas nervuras da face abaxial por esparsos tricomas capitados, estéreis 0.9–1.4 mm larg., planos, ápice emarginado, concentrados na metade inferior da lâmina, férteis mais estreitos, 0.5–0.9 mm, concentrados na metade superior na lâmina, terminando em um soro. **Soros**

terminais, um por segmento, em ambos os lados da pina, concentrados na metade superior da lâmina, 1.2–2.0 × 0.8–1.5 mm, no plano da fronde, não imersos. **Invólucros** triangulares a lanceolados, verdes, base obtusa, ápice cuneada, margem lisa, por vezes pouco ondulada, fendidos até a base. **Receptáculos** cilíndricos, filiformes, 0.1–0.2 mm diam., insertos a exsertos, mais longos que o invólucro na maturidade, esporângios desenvolvendo-se ao longo de todo o receptáculo. Figuras 3C, 6B, 7A–E.

**Distribuição geográfica e habitat** —Espécie de ampla distribuição na América Tropical, desde a Costa Rica e Antilhas até Colômbia, Venezuela e Guianas. No Brasil ocorre no domínio Amazônico e na Mata Atlântica, onde distribui-se desde Santa Catarina até o Ceará. Habita florestas ombrófilas de terras baixas a nível do mar até florestas altomontanas (acima de 1.500 m alt.) associadas a campos rupestres, onde cresce como epífita em base de troncos de árvores ou então como rupestre em rochas úmidas.

**Status de Conservação**— Os dados de EOO e AOO calculadas com base e 83 localidades são respectivamente: 1,234,058 km<sup>2</sup> e 316 km<sup>2</sup>. A espécie apresenta ampla e contínua dispersão ao longo de várias formações vegetacionais da América Tropical, principalmente a partir do Sul do Brasil até a América Central. Na área de estudo, é uma das espécies do subg. *Mecodium* mais amostradas, devido sua ampla ocorrência em várias fitofisionomias dentro do domínio Mata Atlântica. Neste sentido, embora os valores de área de ocupação condizem com a categoria VU (IUCN 2019), a espécie pode ser considerada como pouco preocupante (LC).

**Notas** — Em muitas revisões taxonômicas o nome *Hymenophyllum decurrens*

(Jacq.) Sw. tem sido aplicado para espécimes com morfologia parecida ao material pertencente a este grupo. Entretanto há muitas dúvidas da aplicação deste nome dentro do subgênero *Mecodium*. *Hymenophyllum decurrens* foi descrito originalmente por Jacquin (1789) no gênero *Adiantum* L., sendo corretamente combinado no gênero *Hymenophyllum* por Swartz (1802). Embora haja um espécime com anotações de Swartz no herbário BM, o espécime original utilizado por Jacquin e Swartz (inclusive com anotações originais de ambos autores no espécime), está no herbário S (S-R-2967) e nitidamente corresponde a um espécime de *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw. (subg. *Sphaerocionium*). Na publicação original realizada por Jacquin (Collectanea 2: 103, pl. 2. 1788), o autor apresenta também uma prancha com o hábito e alguns detalhes da espécie, como tricomas longos e densos nos rizomas e base do estípite, fronde elíptica, pinas imbricadas, segmentos curtos, e soros semicirculares diminutos. Caracteres que são compatíveis com o espécime presente no S (S-R-2967). A única informação conflitante é o indumento, que no espécime está presente em toda a lâmina e não é indicado no protólogo e nem na ilustração da prancha (Jacquin indica que a espécie apresenta fronde glabra: "*Tota plantula glabra*"). No entanto, há indícios que a ilustração tenha sido produzida com base no espécime depositado em S. Proctor (1985), no tratado das samambaias da Jamaica, indicou a prancha publicada por Jacquin como lectótipo de *Adiantum decurrens*. Pelos elementos analisados, exclui-se totalmente a possibilidade da aplicação deste nome aos taxa de *Mecodium*, principalmente nos materiais existentes no domínio da Mata Atlântica.

O nome *Hymenophyllum trichomanoides* tem sido aplicado em muitas floras no

norte da América do Sul (Peru: Tryon & Stolze 1989, Guianas: Lellinger 1994, Bolívia: Kessler & Smith 2017) para materiais relacionados a *H. schomburgkii*. Apesar de *H. trichomanoides* apresentar lâmina triangular lanceolada e soros ovado-lanceolados como *H. schomburgkii*, apresenta estipes mais longos (do comprimento da lâmina) e segmentos mais estreitos e longos. Entretanto, espécimes das florestas nebulares da Venezuela e Guianas deixam dúvidas quanto os limites das duas espécies.

**Material examinado—Brasil.**— CEARÁ: Maranguape, Serra de Maranguape, Morro da Pedra Rajada, 750 m, 08 Abr 2011, *Schwartsburd 2470* (VIC); idem, Serra de Maranguape, trilha para a Pedra Rajada, 650 m, 18 Fev 1998, *Almeida-Neto 382, 384 et 391* (HUEFS, SJRP, PACA); Pacatuba, Serra de Pacatuba, 900 m, 22 Jul 1997, *Almeida-Neto & Meirelles 262 et 266* (PACA). PERNAMBUCO: Brejo da Madre de Deus, Bituri Grande, Mata da Rita, 110 m, 13 Nov 1991, *Santos s.n.* (PEUFR 14841); Jaqueira, RPPN, Frei Caneca, Mata do Quengo, 753 m, 13 Abr 2017, *Gonzatti & Santiago 3515* (HUCS); idem, Usina Colônia, Serra do Quengo, 713 m, 03 Abr 2002, *Lopes & Pietrobom 551* (MBM, RB, UFP); idem, Usina Colônia, Serra do Quengo, 713 m, 04 Abr 2002, *Lopes et al. 546* (HUEFS, RB, UFP); idem, Usina Colônia, Serra do Quengo, 713 m, 03 Abr 2002, *Lopes et al. 532* (HUEFS, MBM, UFP). ALAGOAS: Murici, Estação Ecológica de Murici, 650 m, 11 Mai 2010, *Pereira & Silva 212* (UFP). BAHIA: Abaíra, Mata do Barbado, 1.600 m, 02 Jan 1992, *Harley et al. 50628* (HUEFS); idem, Campo de Ouro Fino, 1.700 m, 25 Jan 1992, *Harley et al. 50951* (HUEFS); Arataca, Parque Nacional da Serra das Lontras, Serra do Peito de Moça, 760 m, 09 Dez 2018, *Gonzatti et al. 4732* (HUCS); idem, Serra das Lontras, ca. de 7 km no ramal que liga o povoado de Itatingui à Serra das Lontras, 800 m, 12 Fev 2005, *Matos et al. 435* (CEPEC); idem,

Serra do Peito de Moça, RPPN Caminho das Pedras, 1.000 m, 21 Jul 2005, *Matos et al. 747* (CEPEC, UPCB); idem, Serra do Peito de Moça, estrada Arataca-Una, com estrada no assentamento Sant Antônio, ca. 22,4 km de Arataca, RPPN Caminho das Pedras, 1.000 m, 21 Jul 2005, *Matos et al. 751* (BHCB, CEPEC, MBM, UPCB); Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, na estrada que passa pela Faz. São Miguel em direção à serra, 900 m, 08 Fev 2005, *Matos et al. 358* (CEPEC, MBM, UPCB); idem, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, na estrada de acesso à serra, 900 m, 11 Nov 2004, *Fiaschi et al. 2650* (CEPEC); idem, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, na estrada que passa pela Fazenda São Miguel, em direção à serra, 900 m, 13 Jul 2005, *Matos et al. 671* (CEPEC); Camacan, RPPN Serra Bonita, 10 km W de Camacan na estrada para Jacareci, 6 km SW na estrada para a RPPN e torre de transmissão, 850 m, 11 Ago 2006, *Labiak et al. 3712* (CEPEC, UPCB); idem, Fazenda Serra Bonita, 9,7 km W de Camacan na estrada para Jacareci, dai 6 km SW na estrada para RPPN Serra Bonita e torre da Embratel, 835 m, 09 Jul 2005, *Matos et al. 645* (CEPEC); idem, RPPN Serra Bonita, 9,8 km W de Camacan na estrada para Jacareci, 25 Jul 2012, *Olenski & Paixão 6 et 7* (CEPEC); Itacaré-Camamu, Ago 2007, *Góes Neto 24* (HRB); Lençóis, 30 Jun 1979, *Nobega s.n.* (HUCS); idem, Cacheira do Glass, 29 Jun 1979, *Noblack 1405* (IPA); Morro do Chapéu, Morrão, próximo à Torre, 1.304 m, 04 Apr 2002, *Correia et al. 122* (HUEFS); Piatã, Cachoeira do Patrício, 1.000 m, 30 Mar 2014, *Silva s.n.* (HUEFS 217073); Piemonte da Diamantina, Miguel Calmon, Sete Passagens, 1.139 m, 16 Jun 2006, *Sousa et al. 36* (CEPEC); Rio de Contas, Pico das Almas, vertente leste, 1.500 m, 23 Nov 1988, *Harley et al. 26251* (CEPEC, HUEFS); idem, 21 Dez 1988, *Harley et al. 27329* (CEPEC, HUEFS, PACA); Santa Terezinha, Serra

da Jiboia, mata após campo rupestre, ao sul da torre, 760 m, 07 Jul 2001, *Nonato 823 et 824* (CEPEC, HUEFS); idem, Serra da Jiboia, 696 m, 30 Jul 2009, *Macedo 115* (HUEFS); idem, Serra da Jiboia, próximo à torre da Telebahia, 02 Set 1995, *Melo 1301* (HUEFS); idem, Serra da Jiboia, ápice do Morro, 750 m, 05 Oct 1996, *Melo 2661* (HUEFS); idem, Serra da Pioneira, 3 km de P. Branca, 06 Jun 1984, *Noblick et al. 3339* (HUEFS); Wenceslau Guimarães, ca. 3 km W ok Nova Esperança, W edge of Reserva Estadual Wenceslau Guimarães, 600 m, 14 Mai 1992, *Thomas et al. 9302* (CEPEC).

MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.320 m, 18 Nov 2013, *Almeida et al. 3369* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.350 m, 13 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3898* (HUCS); Alvorada de Minas, distrito de Itapanhoacanga, córrego Campinas, Cachoeira Campinas, 16 Set 2007, *Almeida et al. 1271* (BHCB); Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Pico do Boné, 1.700 m, 23 Fev 2015, *Schwartsburd et al. 3078* (VIC); idem, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Pico do Boné, 26 Mai 1998, *Valente 341* (BHCB, VIC); idem, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, nas proximidades da Sede, 1.400 m, 20 Jul 1999, *Salino 4943* (BHCB); idem, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Pico do Boné, 1.700 m, 23 Fev 2014, *Schwartsburd et al. 3072* (HUCS, VIC); Baependi, Parque Estadual da Serra do Papagaio, Chapadão, 1.900 m, 13 Jun 2013, *Furtado & Neto 256* (CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, 2.000 m, 08 Dez 2012, *Furtado et al. 185* (CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, margens do Rio Charco, 1.640 m, 19 Mai 2012, *Furtado & Neto 51* (CESJ); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Alto dos Brejos, n 2ª trilha que desce para o rio, 1.600 m, 31 Mai 2006, *Cordero et al. 25, 27, 31 et 34* (RB); Buenópolis, Parque Nacional das Sempre

Vivas, campos de São Domingos, Cabeceira dos Córrego São Domingos, 1.323 m, 28 Abr 2007, *Almeida et al. 805* (BHCB); [Catas Altas] Serra do Caraça, ca. 70 km a sudeste de Belo Horizonte, em direção à Carapuça, 1.700 m, 11 Nov 1978, *Cruz et al. 6422* (UEC); idem, Cadeia do Espinhaço, Serra da Caraça, RPPN Caraça, 1.300 m, 02 Jun 2008, *Schwartsburd et al. 1801* (VIC); idem, Serra do Caraça, s.d., *Damazio 379* (OUPR); idem, Parque natural do Caraça, no alto do Pico do Inficcionado, 2.030 m, 25 Mai 2004, *Salino & Mota 9583* (BHCB); Conceição do Mato Dentro, Rodovia MG-2, Rio Santo Antônio, 08 Ago 1972, *Hatschbach 30088* (MBM, PACA); Delfim Moreira, Fazenda Boa Esperança, trilha do Marlon, 1.317 m, 16 Mar 2011, *Almeida et al. 2825* (BHCB); Diamantina, Serra do Espinhaço, 9 km by road of Mendenha and the Rio Jequiti on rad to Diamantina, 1150 m, 14 Abr 1973, *Anderson et al. 8872* (UB); Itabirito, Área da Serra da Moeda, 1.450 m, 14 Mai 2001, *Salino 7109* (BHCB); Gouveia, estrada Gouveia-Diamantina, próximo ao trevo Datas, Cadeia do Espinhaço, 1.240 m, 17 Mar 2007, *Salino et al. 11875* (BHCB); Juiz de Fora, Rio do Peixe, 18 Jun 1981, *Krieger 2611* (BHCB, CESJ, UEC); Lavras, Parque Florestal Quedas do Rio Bonito, trilha do Sauá, 1.000 m, 17 Jun 2007, *Salino et al. 12171* (BHCB); [Lima Duarte] Parque Estadual do Ibitipoca, 26 Fev 1977, *Coons 77-329* (HUCS, VIC); idem, Serra de Ibitipoca, 26 Jul 1979, *Krieger 3549* (CESJ, MBM, PACA); idem, Lima Duarte-Olaria, 27 Mar 1989, *Krieger & Brugger 24332* (CESJ); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, atrás do paredão da entrada da Gruta, 1.490 m, 29 Mai 1993, *Oliveira et al. 291* (CESJ); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta e Pico do Pião, 1.664 m, 21 Jun 2007, *Almeida et al. 1185* (BHCB); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, centro de estudos, numa gruta antes dos coelhos, 1.400 m, 11 Set 1993, *Oliveira & Xavier 363* (CESJ); idem, Parque

Estadual do Ibitipoca, 01 Jan 1993, *Salino 1629* (BHCB); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, no trilho à direita da Cacheira do Macacos, descendo o Rio do Salto, 1.150 m, 15 mai 1993, *Novelino et al. 1047* (CESJ); Mariana, Parque Estadual do Itacolomi, Serrinha, 07 Fev 2003, *Messias 762* (OUPR); idem, Parque Estadual do Itacolomi, Sertão, 1.350 m, 05 Abr 2006, *Rolim et al. 287b* (BHCB); Nova Lima, Serra da Mutuca, near “Vargem de Ouro Podre”, 1.500 m, 11 Mar 1945, *Williams & Assis 6199* (RB); Ouro Branco, Serra de Ouro Branco, 1.300 m, 19 Set 1998, *Salino & Moraes 4343* (BHCB); Ouro Preto, Parque Estadual do Itacolomi, 10 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3873* (HUCS); idem, Serra de Ouro Preto, 1950, *Badini s.n.* (OUPR 20320); idem, Serra de Ouro Preto, 23 Out 1975, *Badini s.n.* (OUPR 22767); idem, Serra de Ouro Preto, Jan 1892, *Ule s.n.* (R); idem, Camarinhas, 23 Out 1975, *Badini s.n.* (OUPR 22766); idem, Camarinhas, 1937, *Badini 52* (OUPR); idem, Planalto do Itacolomi, *Damazio 219* (OUPR); idem, Morro de São Sebastião, s.d., *Damazio 378* (OUPR); idem, Camarinhas, 11 Mai 1971, *Badini s.n.* (OUPR 11093); idem, 1904, *Schawacke 11599* (BHCB); idem, Itacolomi, 25 Fev 1987, *Grandi et al. 2383* (BHCB); Rio Pardo de Minas, Distrito de Serra Nova, Parque Estadual da Serra Nova, Cadeia do Espinhaço, 810 m, 12 Mar 2007, *Salino 11706* (BHCB); Rio Preto, Serra do Funil, complexo das cachoeiras Água Vermelha e Ninho da Égua, 1.000 m, 12 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5413* (HUCS); idem, Serra Negra, região Burro de Ouro, 26 Fev 2006, *Viana & Mota 1915 et 1929* (CESJ, MBM); Santa Bárbara, Serra do Caraça, próximo ao rio, 06 Dez 1989, *Oliveira 05* (SJR); Santa Maria do Salto, divisa entre Bahia e Minas Gerais, Fazenda Duas Barras, Reserva do Alto Cariri, trilha da Caixa d’Água, 950 m, 08 Fev 2006, *Matos et al. 926* (CEPEC, HUCS, RBR, UPCB); Santana do Riacho, estrada Lagoa Santa- Conceição do



Mato Dentro, km 135, Serra do Cipó, 07 Jun 1989, *Ranal 530* (PACA); idem, estrada de Lagoa Santa a Conceição do Mato Dentro, Serra do Cipó, antigo km 110, Chapéu de Sol, 1.200 m, 02 Fev 1987, *Parado et al. 96* (SJRP); Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, subida para o Pico do Itambé, a partir da Fazenda do seu Joaquim, 1.810 m, 05 Out 2006, *Almeida et al. 626* (BHCB); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, 770 m, 07 Dez 2013, *Schwartsburd et al. 2870 et 2875* (VIC); Serra, Distrito de Milho Verde, Cachoeira do Moinho, 26 Fev 2000, *Salino & Morais 5111* (BHCB). ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, na vertente conhecida como Balança, 1.200 m, 28 Jun 2008, *Salino et al. 13685* (BHCB); Ibitirama, Parque Nacional do Caparaó, base de Pedra Roxa, ao longo do rio Pedra Roxa, 1.140 m, 13 Set 2008, *Salino et al. 13920* (BHCB); Santa Teresa, Estação Biológica Santa Lúcia, 26 Ago 1993, *Aquije 144 et 146* (HUCS, MBML); idem, Estação Biológica Santa Lúcia, 24 Fev 1996, *Salino 2625* (BHCB); idem, Estação Biológica de Santa Lúcia, 04 Mar 1997, *Silva et al. 1946* (BHCB, VIC); idem, Estação Biológica Santa Lúcia, trilha de acesso ao túmulo do Augusto Ruschi, 27 Out 1999, *Aquije et al. 279 et 280* (BHCB, HUCS, MBML); idem, estrada do Espírito Santo, 28 Set 1993, *Aquije et al. 203 et 205* (HUCS, MBML); idem, Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, trilha da divisa com Goipabo-açú, 21 Ago 2002, *Aquije et al. 340* (MBML); idem, Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, 800 m, 04 Oct 2001, *Kollmann & Bausen 4800* (BHCB, MBML); idem, São Lourenço, Estação Biológica Caixa D'Água, 05 Mai 2000, *Koelher 17* (MBML). RIO DE JANEIRO: Guapimirim, Estação Ecológica do Paraíso, próximo a crista da montanha que coincide com o limite municipal entre Guapimirim e Teresópolis, 1.100 m, 03 Abr 2011, *Engelmann et al. RE1570* (RB);

Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, parte baixa, trilha para as cachoeiras do Maromba e Véu de Noiva, 1.033 m, 07 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5224* (HUCS); idem, Parque Nacional do Itatiaia, início da trilha para a cachoeira Véu da Noiva, 100 m após o início da trilha, 990 m, 18 Mai 2019, *Külkamp et al. 838* (HUCS, RB); idem, Trilha dos Três Picos, 1.292 m, 03 Nov 2014, *Weigand et al. 93* (UFRN); idem, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Cachoeira Poranga, 06 Nov 1995, *Braga et al. 2932* (RB); Nova Friburgo, Rio Bonito de Lumiar, Pousada dos Cristais, 721 m, 01 Mar 2004, *Forzza et al. 2756* (RB); Rio de Janeiro, pedras entre Tijuca e Pico do Papagaio, Jun 1929, *Brade s.n.* (R); idem, Morro Queimado, 08 Out 1946, *Apparicio & Edmundo 359* (RB); Santa Maria Madalena, 2.000 m, Mar 1954, *Santos Lima Jr. & Brade 13121* (ICN); idem, encostas da Pedra da República, no segundo norte, 03 Set 1930, *Santos Lima Jr. 13* (R); idem, Rio Vermelho, Jun 1933, *Santos Lima Jr. 155* (RB); Teresópolis, Serra dos Órgãos, Pedra Santo Antônio, 1.200 m, 09 Jul, 1940, *Brade 16327* (RB). SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, na trilha entre a sétima e a sexta cachoeira do córrego das Cobras, 1.200 m, 10 Mar 2001, *Salino et al. 6359 et 6379* (BHCB); Campos da Bocaina, Serra do Mar, Rio das Pedras, 1.600 m, 04 Mar 1992, *Windisch 6862* (PACA, SJRP); Campos do Jordão, Parque Estadual de Campos do Jordão, São José dos Alpes, 1.900 m, 11 Out 1996, *Rodrigues & Coral 1289* (BHCB); idem, 20 Fev 1937, *Campos Porto 3031* (RB); Cananéia, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, 25 Mai 2002, *Breier & Andrade 92* (UEC); Iguape, Serra da Paranapiacaba, Out 1925, *Brade 8362* (MBM, SJRP); Miracatu, Reserva Votorantim, complexo Juquiá, trilha dezembro entre UHE Alecrim e a UHE Porto Rao, 411 m, 23 Mar 2013, *Almeida et al. 3201* (BHCB, ESA, UEC); Natividade da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Santa Virgínia,

trilha para o Pico do Corcovado, 1.150 m, 01 Nov 2001, *Salino et al. 7805* (BHCB); Santo André, distrito de Paranapiacaba, entre Paranapiacaba e Mogi das Cruzes, Alto da Serra, 08 Set 1973, *Windisch 465b* (SJRP); São José do Barreiro, Trilha para a Fazenda Pinheirinho, a partir do alojamento do PNSB, 1.513 m, 30 Abr 2018, *Gonzatti et al. 4375* (HUCS); [idem], Campos da Bocaina, 1.800 m, s.d., *Windisch & Ghillány 565* (HB); Santos, 20 Dez 1894, *Mósen 3103* (R); São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, trilha do Campo, 800 m, 10 Mai 2001, *Salino 6464* (BHCB, ESA); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Curucutu, em afluyente do rio Capivari, 800 m, 11 Abr 2001, *Salino 6489* (BHCB, ESA); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras, 27 Set 2002, *Breier & Dittrich 686* (UEC); idem, Parque Estadual Carlos Botelho, núcleo de Sete Barras, 120 m, 27 Set 2002, *Dittrich & Breier 1216* (HRCB); Ubatuba, Morro Corcovado, 08 Set 1998, *Ribas & Dittrich 2722* (MBM); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Picinguaba, trilha do Picadão da Barra, 05 Mai 2001, *Salino et al. 6746* (BHCB). PARANÁ: Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, trilha da Anta, 13 Dez 2006, *Matos et al. 1313* (MBM, UPCB); idem, Parque Estadual das Lauráceas, 850 m, 13 Jan 2000, *Dittrich et al. 736* (CESJ); Campina Grande do Sul, Pico Camapuã, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2960 et 2965* (HUCS); idem, próximo ao Rio do Luar, 08 Out 1967, *Imaguire 247* (PACA); Guaraqueçaba, caminho ao Piraquara, 50 m, 28 Out 1971, *Hatschbach 27678* (MBM, PACA); Guaratuba, Piçarras, Baía de Guaratuba, Jul 1951, *Frenzel 644* (HUCP); idem, 26 Jul 1974, *Krieger 13343* (CESJ); Morretes, Serra da Graciosa, 800 m, 20 Jun 2005, *Labiak et al. 3532* (UPCB); idem, Serra da Graciosa, Morro Mãe Catira, 1.000 m, 15 Dez 2005, *Labiak et al. 3610* (UPCB); idem, Parque Estadual do Marumbi, 1.000 m, 15 Out

2004, *Labiak et al. 3428* (UPCB); idem, escalada Est. Marumbi ao Olimpo, 1.300 m, 13 Fev 1951, *Frenzel 490* (HUCP); Piraquara, Mananciais da Serra, 07 Fev 1968, *Dombrowski 2862* (MBM); Quatro Barras, Estrada da Graciosa, Morro do Sete, Campina Grande do Sul/Quatro Barras, 1.100 m, 09 Fev 2008, *Maarten et al. 4711* (UPCB); idem, Serra da Mãe Catira, vertentes do Rio Corno, 18 Mar 1991, *Oliveira 86* (SJRP). SANTA CATARINA: Garuva, Sol Nascente, 13 m, 07 Apr 2010, *Cadorin et al. 1903* (FURB); idem, Sol Nascente, 13 m, 30 Set 2009, *Schmitt et al. 126* (BHCB, FURB); Itapoá, Reserva Volta Velha, 20 Mar 1993, *Negrelle & Londero A877* (UPCB); idem, Reserva Volta Velha, 21 Abr 1994, *Labiak 117* (MBM, UPCE); Joinville, Rio Manso, 770 m, 29 Mai 2010, *Cadorin et al. 2491* (FURB); Ponte Alta, Morro do Funil, 1.131 m, 06 Out 2009, *Cadorin et al 151* (BHCB, FURB).

**Material examinado adicional —Brasil.** AMAPÁ: Rio Oiapoque, Rio Ingarari, 0-3 km from its confluence with Rio Oiapoque, 15 Set 1960, *Irwin et al. 48278* (UB). MATO GROSSO: Chapada dos Guimarães, perto do arroio que forma o Véu de Noiva, 15 Jul 1991, *Pivetta 1501* (HB); Cuiabá, complexo da Chapada dos Guimarães, Cachoeirinha, rio Coxipozinho, 600 m, 25 Jan 1989, *Windisch 5393* (HB); Vila Bela da Santíssima Trindade, Fazenda Cabixi, junto ao Rio Cabixi, ca. 12 km da divisa com Rondônia, 14 Jan 1987, *Prado & Salino 02 et 04* (HB, UEC). PARÁ: Faro, Floresta Estadual de Faro, margem esquerda do Rio Nhamundá, 98 m, 22 Jan 2008, *Pietrobon & Teixeira 7424* (HUCS, HBRA). RONDÔNIA: Colorado do Oeste, Vila Norte Sítio Lavorati, 28 Mai 1992, *Pivetta 1520* (HB).—**Guiana.** Pakaraima Mounts, Kamarang River, forest near Itawubia falls, 11 Out 1981, *Maas et al. 5582* (HB); Vegetation rupicola au bord de l'Armontabo afluente de l'Oyapock, 20 Mai 1985, *Prevost 1920* (HB).—**Guiana**

**Francesa.** Région de L'Inini, Mont Atachi Bacca, Plateau sommitale, 650 m, *Cremers et al. 10254* (SJRP); Saül, L'éaux Claires, ca. 7 km de Saül, 300 m, 22 Jan 1988, *Windisch 5286* (SJRP).—**Panamá.** along newly cut road from El Llano to Carti-Tupile, 12 mi above Pan-Am Highway. 500 m, 13 Mar 1973, *Liesner 681* (RB). —**Suriname.** In Surinam, s.d., *Hostmann, 05* (P [P00622079]!), sítipo adicional de *H. schomburgkii*).

5. HYMENOPHYLLUM STURMII Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5(3): 152. 1863. TIPO: BRASIL. Rio de Janeiro, Serra dos Órgãos, s.d., *A. C. Vauthier 673* (Lectótipo, aqui designado: P [P01328379]!), isolectótipos: P [P01328090, P00882251]!, L [L3557192, L3611860]. Síntipos remanescentes: Brasil. s.l., s.d., *C. Gaudichaud s.n.* (possível em P [P01328097]!). Brasil. s.l., s.d., *H. K. Beyrich s.n.* (possível em P [P01328800]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.1–0.4 mm diam, glabrescente, com esparsos tricomas castanhos, 0.3–0.7 mm long., multicelular (1–7 cel.), mais densos nas gemas, decíduos e ralos nos entrenós. **Frondes** pendentes ou eretas, contiguas a curto espaçadas, 4.4–29 × 1.1–4.3 cm, retas a arqueadas. **Estipes** cilíndricos, castanho a castanho-escuros, 0.2–0.4 mm diam., 1.0–3.7 cm comp., uniformes, recobertos na base por esparsos tricomas iguais aos do rizoma, alados até a base, ou ao menos nos dois terços apicais, raramente não alados, ala até 0.5 mm. **Lâminas** lineares a lanceoladas, 2.5–25.5 × 1.1–4.3 cm, 1-2-pinado-pinatífidas completamente glabras. **Raque** retas a flexuosas, completamente aladas, ala 0.2–0.8 mm, planas, involutas ou crispadas. **Pinas** pinatífidas a pinado-pinatífidas, 7–28

pares, 0.8–3.1 × 0.4–1.6 cm, indeterminadas, completamente adnatas à raque, simétricas, no plano da raque ou um pouco reflexas, ascendentes, primeiros 1–3 pares reduzidos, inseridos por um pecíolo excurrente sobre a raque, as demais pecíolo reto, costa flexuosa, completamente alada, ala plana, ondulada, crispada ou fortemente involuta, pínulas proximais por vezes sobrepostas à raque na face abaxial. **Segmentos** simples, pinatífidos ou flabelados, 0.6–1.4 mm larg., os férteis assimétricos, com o lado externo mais desenvolvido, planos, ondulados, por vezes fortemente imbricados, os estéreis conduplicados, no plano da fronde ou reflexos, ápices arredondados a emarginados. **Soros** axilares e terminais, um por segmento, desenvolvendo-se em ambos os lados da pina, 1.0–2.2 × 0.9–1.5 mm, no plano da fronde ou por vezes inclinados para a face abaxial, imersos no tecido laminar na base, por vezes alados nas margens. **Invólucros** ovados a orbiculares, ápice e base obtusos a agudos, por vezes arredondados, margem inteira, glabros, válvulas abrindo-se até a base. **Receptáculos** capitados, 0.1–0.2 mm diam., insertos, mais curtos que os invólucros na maturidade, esporângios restritos a porção apical, excertos na maturidade. Figuras 3D, 4, 6D, 8A–E.

**Distribuição geográfica e habitat** — Apesar de ser endêmica do domínio da Mata Atlântica, *Hymenophyllum sturmii* é a espécie de distribuição geográfica mais ampla dentro da área de estudo. Ocorre desde o Rio Grande do Sul até Pernambuco onde habita as florestas ombrófilas desde terras baixas até florestas nebulares, ou campos rupestres, no entanto é mais comum nas Florestas Ombrófilas Mistas (Mata de Araucária). Cresce basicamente como epífita de base tronco de árvores, bem como na copa interna e externa, onde desenvolve extensas populações. Por vezes pode

crescer como rupestre em fendas de rochas úmidas, recobertas por depósitos húmicos ou musgos. Desde o nível do mar até 2.500 m alt.

**Status de Conservação**— Os dados de EOO e AOO baseados em 161 ocorrências são, respectivamente: 1,323,420 km<sup>2</sup> e 628 km<sup>2</sup>. Apesar de ser endêmica da área de estudo, a espécie apresenta uma extensão de ocorrência bastante ampla e contínua dentro do padrão geográfico de distribuição. As populações de *Hymenophyllum sturmii* são sempre bastante extensas recobrando uma variedade de *habitat* e substratos o que possibilita, segundo os critérios da IUCN (2019), a indicação da categoria de pouco preocupante (LC) para a espécie.

**Notas**— Embora a maioria dos tipos nomenclaturais de R.B. van den Bosch estarem no herbário L, após ampla consulta dos sítipos citados no protólogo de *Hymenophyllum sturmii* observou-se que os materiais originais estudados por Bosch estão em P. Particularmente a exsicata P01328379, aqui lectotipificada, apresenta anotações originais de Bosch que antecedem a data da publicação da espécie. Do contrário, as duplicatas do herbário L não apresentam qualquer elemento que expresse que Bosch as tenha utilizado para a proposição da nova espécie.

Sturm (1859) na Flora Brasiliensis de C. von Martius, valida o nome *Hymenophyllum imbricatum* Kunze ex Sturm, com base no material do herbário Kunze (Her. Reg. Monacensi). Apesar de Sturm ter aplicado o nome a espécimes aqui considerados como *H. sturmii*, o nome não pode ser incluso na lista de sinônimos, pois é ilegítimo por homonímia posterior ao nome *Hymenophyllum imbricatum* Blume (Enum. Pl. Javae 2: 220. 1828).

Outro nome validado por Sturm (1859) é *Hymenophyllum pusillum* Schott ex

Sturm, baseado no nome de um espécime coletado por J.E. Pohl, pertencente ao Herbário Schott (Herb. Mus. Palat. Vindb., atualmente no BR [BR0000006959951!]). O espécime coletado por Pohl, compreende um exemplar de *Hymenophyllum trichomanoides* Bosch. O material citado por Sturm (1959) (quatro síntipos) inclui desde espécimes de *H. sturmi* (Insula S. Catharina: L.A. von Chamisso; in monte Cubatão: F. Sellow), como materiais correlatos a *H. trichomanoides* (in sylva Mato Grosso et ad Anicuns, prov Goyaznsis: J.E. Pohl 1419; in Guiana Anglica, in monte Kanuku: R. Schomburgk 1180). Neste sentido, embora dois síntipos sejam *H. sturmi*, exclui-se *H. pusillum* da sinonímia, pois entendemos que o senso da espécie pertence a *H. trichomanoides* Bosch.

**Material examinado—Brasil.**— PERNAMBUCO: Bonito, Brejo de Altitude, Mata da Colônia, 800 m, 08 Abr 2000, *Santiago 135* (PEUFR, UFP); Lagoa dos Gatos, RPPN Pedra D’Antas, *Farias et al. 139* (UFP). BAHIA: Arataca, Parque Nacional da Serra das Lontras, Serra Peito de Moça, 760 m, 09 Dez 2018, *Gonzatti et al. 4695, 4696* (HUCS); idem, Serra do Peito de Moça, estrada Arataca-Uma, com estrada no assentamento Santo Antônio, ca. 22,4 km de Arataca, RPPN Caminho das Pedras, trilha para a serra, 1.000 m, 21 Jul 2005, *Matos et al. 768* (UPCB); Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, na estrada que passa pela Fazenda São Miguel, em direção à serra, 900 m, 13 Jul 2005, *Matos et al. 672* (CEPEC, UPGB); Morro do Chapéu, Morão, 1.100 m, 20 Dez 2018, *Gonzatti et al. 4939* (HUCS); idem, estrada para o Morão, 1.114 m, 05 Ago 2001, *Nonato et al. 981 et 987* (CEPEC, HUEFS); idem, Morro do Chapéu, torre da Telebahia, ca. 6 km do morro, 1.000 m, *Boom & Mori 1252* (CEPEC); Mucugê, Guiné, Serra do Esbarrancado, 23 Ago 2009, *Moraes & van der Werff 2877* (HUEFS);



Palmares, Pai Inácio, BR 242, W of Lençóis at km 232, 12 Jun 1981, *Boom & Mori 1186* (CEPEC); idem, Morro do Pai Inácio, 750 m, 17 Dez 2018, *Gonzatti et al. 4903* (HUCS); Rio de Contas, Pico das Almas, 25 km do centro da cidade em direção ao Campo do Queiroz, 1.050 m, 20 Fev 2006, *Matos et al. 1046* (CEPEC); idem, 26 Fev 2006, *Matos et al. 1048* (CEPEC, UPCB); Santa Terezinha, Serra da Jiboia, Morro da Pioneira, 696 m, 12 Jun 2009, *Macedo 108* (HUEFS). MINAS GERAIS: Aiuruoca, Parque Estadual da Serra do Papagaio, picada para o pico do Papagaio, 1.700 m, 11 Mai 2014, *Dittrich et al. 1901* (CESJ); Alagoa, Parque Estadual da Serra do Papagaio, bairro rural Campo Redondo, Serra dos Costa, 1.793 m, *Mota et al. 1012* (BHCB); Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira Bonita, 13 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3921* (HUCS); idem, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.350 m, 13 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3911* (HUCS); idem, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.350 m, 13 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3897* (HUCS); idem, Parque Nacional do Caparaó, Região da Cachoeira Bonita, 1.811 m, 03 Dez 2010, *Souza et al 1236* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Região da Cachoeira Bonita, 1.050 m, 23 Nov 2006, *Salino et al. 11443* (BHCB); Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, Totem, 1.600 m, 27 Abr 2013, *Schwartsburd et al. 2782* (VIC); idem, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, Totem, 1.600 m, 27 Abr 2013, *Schwartsburd et al. 2796* (HUCS, VIC); idem, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, 1.700 m, 16 Set 2000, *Valente 568a* (HUCS); Baependi, entornos da sede do Parque Estadual da Serra do Papagaio, 1.646 m, 21 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4061* (HUCS); idem, entornos da sede do Parque Estadual da Serra do Papagaio, 1.646 m, 21 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4059* (HUCS); idem, Parque Estadual da Serra do

Papagaio, Chapadão, 1.900 m, 13 Jun 2013, *Furtado & Neto 258* (CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, próximo a estrada entre o Garrafão, 1.600 m, 13 Out 2012, *Furtado et al. 152* (CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, mata de araucária em encosta, 2.000 m, 22 Set 2012, *Furtado & Neto 134* (CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, margens do Rio Charco, próximo ao Centro de Apoio, 06 Jul 2012, *Furtado & Neto 64* (CESJ); Caeté, Serra da Piedade, 07 Jun 1997, *Salino 3130* (BHCB); Camanducaia, Vila Monte Verde, Serra da Mantiqueira, subida para a Pedra Partida, 2.000 m, 19 Jan 1996, *Windisch et al. 8778* (HB); idem, 26 Oct 1981, *Krieger 2638* (CESJ, VIES); idem, nascente do Rio Camanducaia, 1.900 m, 20 Jun 2000, *Salino 5606* (BHCB); Camanducaia, Matão, 08 Dez 200, *Melo 55* (BHCB); Carangola, Fazenda Santa Rita, 670 m, 26 Mai 1989, *Salino & Cosenza 712* (UEC); Catas Altas, Cadeia do Espinhaço, Serra da Caraça, RPPN Caraça, 1.300 m, 02 Jun 2008, *Schwartsburd 1799* (VIC); idem, Caraça, Gruta de Lourdes, 28 Fev 1976, *Windisch & Ghillany 476* (HB); Itabirito, Área da Serra da Moeda, 1.450 m, 14 Jun 2001, *Salino 7115* (BHCB); Itamonte, Parque Estadual do Papagaio, bairro rural Colina, no Alto da Boa Vista, 2.150 m, *Mota et al. 975* (BHCB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a cacheira do Aiuruoca saindo da portaria Marcão, passando pela região dos sete lagos, 2.372 m, 08 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5270* (HUCS); idem; Parque Nacional do Itatiaia, trilha para a Cachoeira do Aiuruoca saindo da portaria Marcão, 2.372 m, 08 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5279* (HUCS); Delfim Moreira, Fazenda da Onça, trilha do pico do Carrasco, 1.687 m, 17 Mar 2014, *Gasper et al. 2649* (BHCB, FURB); Leopoldina, 20 Set 1979, *Brugger s.n.* (CESJ 16670a); Liberdade, Caminho entre a BR 494 e município de Passa Vinte, 1.268 m, 15 Fev 2009, *Almeida & Souza 1825* (BHCB); Lima Duarte,

Serra Negra, Fazenda Serra Negra, 31 Mai 2009, *Ribeiro & Souza 137 et 147* (CESJ); Mariana, Mina de Alegria, 18 Out 2006, *Mota 3234* (BHCB); Marmelópolis, Serra da Mantiqueira, estrada de terra Delfim Moreira – Marmelópolis, Pico dos Marins, 1.650 m, 12 Jul 1997, *Pietrobon & Windisch 4129* (SJRP); idem, Pico do Itaguaré, APA Serra da Mantiqueira, 1.500 m, 04 Set 2013, *Fernandez et al. 60* (RB); Moeda, Serra da Moeda, 1.300 m, 25 Mai 2006, *Heringer & Palmeira 64* (BHCB); Monte Verde, Serra da Mantiqueira, 28 Mar 2003, *Meireles & Shepherd 1305* (UEC); idem, Mata e afloramento rochoso do Pico do Bispo, 1.890 m, 20 Ago 2001, *Melo et al. 155* (BHCB); Olaria, Serra das Flores, Br 162 Km 163, 06 Set 1979, *Salimena 44* (CESJ, UEC); idem, *Brugger 2779* (CESJ); idem, Serra do Cruz, 1.500 m, 21 Dez 2011, *Alves et al. 175* (CESJ); idem, Serra das Flores, São Francisco do Prata, BR 262, km 163, 1.500 m, 06 Set 1979, *Almeida-Lafetá 30* (CESJ); Ouro Preto, Parque Estadual do Itacolomi, 10 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3869 et 3871* (HUCS); idem, Parque Estadual do Itacolomi, Lagoa Seca. 1.600 m, *Rolim et al. 302* (BHCB, UB); idem, Serra das Camarinhas, s.d., *Damazio 424* (OUPR); idem, Serra de Ouro Preto, 1892, *Ule 275* (R); Rio Preto, Serra Negra, região Burro de Ouro, 26 Fev 2006, *Viana & Mota 1916 et 1926* (CESJ, MBM); idem, Serrado Funil, complexo das Cachoeiras Água Vermelha e Cachoeira Ninho da Égua, 1.000 m, 12 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5414 et 5416* (HUCS); idem, Serra Negra, cachoeira Ninho da Égua, 01 Abr 2006, *Viana et al. 2018* (CESJ); Serra do Caparaó, 19 Mar 1988, *Camargo et al. 11* (CESJ); Santa Bárbara, Serra Gandarela, Projeto Mina Apolo, 1.596 m, *Tameirão Neto & Mansur 4983* (BHCB, UFP); [Santana do Riacho] Serra do Cipó, próximo a estátua da Joaquina, 01 Out 1999, *Salino 4978* (BHCB); Sapucaí Mirim, propriedade do Sr. Germano, 1.430 m, 19 Jul 2007, *Salino et al. 12809* (BHCB). ESPÍRITO

SANTO: Domingos Martins, São Paulo do Aracá, Entorno do Parque Estadual da Pedra Azul, 1.085 m, 06 Dez 2008, *Salino et al. 14191* (BHCB); Itaguaçu, Morro do Caparaó, 1.360 m, 17 Jul 2007, *Labiak et al. 4174* (HUCS, CEPEC, MBML, UPCB); Santa Teresa, Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, trilha da divisa com Goipabo-açu, 21 Ago 2002, *Aquije et al. 338* (HUCS, MBML); idem, Nova Lombardia, Reserva Biológica Augusto Ruschi, divisa trilha da Tronqueira, 820 m, 04 Set 2002, *Vervloet et al. 831* (BHCB, MBML). RIO DE JANEIRO: Cachoeiras de Macacu, Boa Vista, Santa Fé, 04 Jul 2014, *Schwartsburd et al. 3342* (VIC); Itatiaia, at km 12 on road to shelter “Abrigo Rebouças”, 2.240 m, 06 Nov 1965, *Tryon & Tryon 6731* (HB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, subida para o Marcão, 2.200 m, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4018* (HUCS); idem, Parque Nacional do Itatiaia, subida para o Marcão, 2.200 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4012* (HUCS); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Maromba e Véu de Noiva, 1.033 m, 07 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5222* (HUCS); idem, Parque Nacional do Itatiaia, início da trilha para a cachoeira Véu de Noiva, 100 m após o início da trilha, 990 m, *Külkamp et al. 837* (HUCS, RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, trilha doo Hotel Simon para os Três Picos, próximo à Lage, 1.560 m, 30 Mai 2006, *Cordero et al. 17* (RB); idem, Serra do Itatiaia, Parque, 04 Fev 1967, *Sehnem 9071* (PACA); idem, Serra do Itatiaia, 18 Jun 1930, *Brade 10071* (R); idem, Parque Nacional do Itatiaia, 8 km acima da Maromba, 1.330 m, 01 Nov 1965, *Tryon & Tryon 6663* (HB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4018, 4019* (HUCS); idem, Parque Nacional do Itatiaia, planalto, 2.100 m, Mar 1037, *Brade 15549* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia Vale do Aiuruoca, 2.400 m, 12 Jun 2005, *Condack & Cortines 414* (RB); idem, Itatiaia, Road to Plateau, 2.333 m, 06 Nov 2014, *Weigand 137* (UFRN);

idem, Itatiaia, estrada d Planalto, 05 Dez 1964, *Strang 620* (PACA); Nova Friburgo, Macaé de Cima, 1.200 m, 13 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5470* (HUCS); idem, Mury, Cotovelo São João, 1.800 m, *Windisch & Ghillany 595*, 12 Nov 1976 (HB); idem, Macaé de Cima, 1.200 m, 13 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5472* (HUCS); Petrópolis, Rocio, 700 m, 16 Mar 1968, *Sucre & Braga 2463* (RB); Resende, Parque Nacional do Itatiaia, na divisa entre Minas Gerais e Rio de Janeiro, na estrada para o abrigo Rebouças, 1.785 m, 10 Jul 2007, *Salino et al. 12435* (BHCB); idem, proximidades do Parque Nacional de Itatiaia, Vale das Flores, 04 Dez 1983, *Sylvestre 52* (R); Rio de Janeiro, Tijuca, 21 Set 1928, *Brade s.n.* (R); idem, Bico do Papagaio, 900 m, 09 Jun 1929, *Brade s.n.* (R 20609); idem, Serra da Estrela, 1911, *Luetzelburg 212* (W); Santa Maria Madalena, encostas da Pedra da República, no segundo norte, 1.300 m, 03 Set 1930, *Santos Lima Jr. 24* (R); idem, Alto do Desengano, 1.800 m, 03 Mar 1934, *Brade & Santos Lima Jr. 13120* (RB); Silva Jardim, Reserva Biológica de Poço d'Anta, 05 Mai 1979, *Bautista 1401* (HRB); Teresópolis, Mai 1917, *Sampaio 2450* (HB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha para o Alojamento 04 e a Pedra do Sino, 2.130 m, 13 Abr 2011, *Lombardi et al. 8407* (HRCB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha para Pedra do Sino, à direita depois do antigo abrigo, 2.061 m, 07 Out 2013, *Costa et al. 39* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio Beija Flor, 1.100 m, 20 Out 1977, *Maas & Martinelli 3377* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, parte baixa, trilha suspensa, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3968 et 3997* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, subida para o Sino, 2.034 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3990 et 3994* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Caminho das Orquídeas, 2.000 m, 09 Jul 2010, *Engelmann et al. RE0742* (RB); idem, Parque Nacional da Serra

dos Órgãos, trilha para a Pedra do Sino, 1.800 m, 13 Mar 2008, *Mynssen et al. 1104* (RB). SÃO PAULO: Atibaia, Parque Municipal da Grota Funda, Pico da Pedra Grande, 1.500 m, 14 Set 1991, *Salino 1099* (UEC); Bananal, Estação Ecológica do Bananal, nas trilhas da Estação e da Pedra Vermelha, 1.350 m, 08 Mar 2001, *Salino et al. 6240* (BHCB); idem, Estação Ecológica do Bananal, trilha para o Pico do Caracol, 13 Set 2001, *Salino et al. 7586* (BHCB); Campos do Jordão, 21 Set 1974, *Windisch 227* (HB); idem, Parque Estadual, Horto Florestal, 01 Out 1988, *Salino 560* (BHCB); idem, divisa com Pindamonhangaba, Serra da Mantiqueira, São José dos Alpes, 1.700 m, 15 Mai 1999, *Windisch et al. 9134* (PACA); idem, Caldas, 1.650 m, 27 Oct 1992, *Curra et al. s.n.* (HUCS 9332); idem, Reserva do Instituto Florestal, estrada do Moreira para São José dos Alpes, perto da colônia, 1.700 m, 29 Set 1976, *Davis et al. 3058* (UEC); idem, estrada desde Monteiro Lobato, perto do Hotel Toriba, 1.700 m, *Davis et al. 2957* (UEC); idem, São José dos Alpes, 02 Jun 1984, *Novelino 235* (CESJ); Cananéia, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, 06 Mai 2003, *Breier & Singer 1002* (UEC); idem, *Breier & Singer 992* (UEC); idem, 20 Mai 2002, *Breier & Andrade 71* (UEC); Capão Bonito, Fazenda Intervalles, trilha da Cassadinha, 30 Out 1991, *Salino 1166* (UEC); Caraguatatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, estrada intermediária, km 30,5, 600 m, 18 Abr 2000, *Salino et al. 5300* (BHCB, ESA); Cruzeiro, Serra dos Marins, trilha para o Pico dos Marins, a partir do acampamento base, 1.580 m, 10 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5370, 5372* (HUCS); Cunha, rodovia Cunha-Parati, estrada para a Pedra da Macela, 17 Dez 1996, *Salino 2931* (ESA); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, trilha do Rio Bonito, 1.150 m, 25 Out 2017, *Grupo Verde 115* (HRCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, 03 Nov 2015, *Moraes et al. 4977* (HRCB); Iguape, Serra

da Paranapiacaba, Out 1925, *Brade 8430* (MBM, PACA); Iporanga, Iporanga/Apiaí, Parque Estadual Turístico do Alto do Ribeira, (PETAR), Casa de Pedra, 30 Abr 2012, *Mazziero et al. 1056* (UPCB); idem, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), Núcleo Ouro Grosso, 15 Fev 2012, *Mazziero et al. 964* (UPCB); Jundiaí, Serra do Japi, 1.233 m, 16 Out 2009, *Hirai et al. 642* (SP, UEC); Santo André, Serra do Mar, Paranapiacaba, 700 m, 21 Jun 1975, *Windisch 877* (SJRP); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, trilha para a cachoeira San Isidro, 1.513 m, 29 Mai 2018, *Gonzatti et al. 4342* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra da Bocaina, trilha para o rio, a partir dos banheiros, 1.513 m, 01 Mai 2018, *Gonzatti et al. 4413* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra da Bocaina, estrada após guarita de acesso, 1.374 m, 04 Out 2011, *Mynssen et al. 1254* (RB); idem, Parque Nacional da Serra da Bocaina, trilha para a cachoeira San Isidro, 1.513 m, 29 Mai 2018, *Gonzatti et al. 4337 et 4405* (HUCS); idem, Parque Nacional da Serra da Bocaina, trilha para a Fazenda Pinheirinho, a partir do alojamento do PNSB, 1.513 m, 30 Abr 2019, *Gonzatti et al. 4378* (HUCS); São Luiz do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Santa Virgínia, trilha da Pirapitinga, 950 m, 04 Mar 2001, *Salino et al. 6169* (BHCB); São Miguel Arcanjo, Parque Estadual Carlos Botelho, trilha d Açude, 31 Ago 2011, *Moraes et al. 3261* (HRCB); São Paulo, Jaraguá, in Mooswald, 22 Dez 1912, *Brade s.n.* (SJRP 6262); São Paulo, Rio Grande, Prope São Paulo, wald, 800 m, Ago 1913, *Brade 6616* (MBM); Salesópolis estrada para a estação intermediária do oleoduto da Petrobrás, entre Salesópolis e Caraguatatuba, 24 Jul 1972, *Windisch 110* (MBM, PACA, UP CB); Ubatuba, Serra do Mar, 700 m, 22 Ago 1976, *Davis et al. 59948* (MBM, UEC); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, 1.000 m, 18 Jun 2008, *Nóbrega 626*

(UEC); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Picinguaba, trilha do Pico do Cuscuzeiro, próximo ao marco da divisa entre Rio de Janeiro e São Paulo, 07 Ago 2001, *Salino et al. 7303* (BHCB). PARANÁ: Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, 850 m, 11 Jan 2000, *Dittrich et al. 681* (HRCB); Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira (SPVS), Faisqueira, 20 m, 09 Out 2005, *Matos & Schwartsburd 879* (UPCB); Balsa Nova, São Luiz do Purumã, 03 Set 2008, *Selusniaki 2716* (HUCP); idem, Tamanduá, 09 Out 2009, *Michelon & Selusniaki 549* (HUCP); idem, Serra São Luiz, 18 Set 1970, *Hatschbach 24718* (MBM, PACA, UPGB); Bocaiúva do Sul, Morro Capivari Grande, 30 Abr 2004, *Kersten 853* (HUCP); idem, Serra de Santana, 30 Jan 1996, *Ribas et al. 1088* (ESA, CESJ, MBM); Carambeí, Fazenda São Daniel, 1.100 m, 20 Mar 2013, *Michelon et al. 1798* (UPCB); idem, Campos Gerais da Província de Paraná, 1874, *Schwacke s.n.* (R); Campina Grande do Sul, Pico Paraná, trilha de acesso ao pico, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2976* (HUCS); idem, Guaguatirica, 10 Set 1970, *Hatschbach 24682* (MBM, PACA); idem, Campina Grande do Sul, Pico Camapuã, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2947* (HUCS); idem, Parque Estadual Pico do Paraná, 1.400 m, 29 Set 2007, *Pereira et al. 69* (UPCB, VIC); idem, Pico Caratuva, 1.500 m, 15 Nov 1967, *Hatschbach 17861* (MBM, PACA); idem, Pico Camapuã, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2968 et 2969* (HUCS); idem, Pico do Paraná, 11 Nov 2007, *Jaqueline s.n.* (HUCP 19188); Campo Alegre, Serra do Quiriri, Rio dos Alemães, 14 Jan 1998, *Ribas et al. 2293* (MBM); Curitiba, Bom Retiro, 04 Jan 1951, *Frenzel 355* (HUCP); idem, Capão da Imbuia, Mar 1966, *Dombrowski 1835* (PACA); idem, Parque Barigui, 19 Set 1996, *Dittrich & Kozera 184* (UPCB); Fazenda Rio Grande, Fazenda Gralha Azul, 07 Out 2009, *Souza 77* (HUCP); Guarapuava, Passo do Jacu, 18 Out 1973, *Hatschbach 32714* (MBM,



PACA); Guaratuba, Piçarras, Baía de Guaratuba, Jul 1951, *Frenzel 643* (HUCP); Inácio Martins, 05 Fev 1973, *Hatschbach 30295* (PACA); Lapa, Fazenda do Uruguai, 23 Mai 1984, *Campanholo & Rubia 57* (MBM); Marmeleiro, estrada Marmeleiro-Campo Erê, 02 Fev 1971, *Hatschbach 26393* (MBM, PACA); Matinhos, Parque Florestal do Rio da Onça, restinga, 5 m, 08 Dez 2004, *Matos et al. 99* (UPCB); Morretes, Serra da Graciosa, Morro Mãe Catira, 1.000 m, 15 Dez 2005, *Labiak et al. 3601* (HUEFS, UPCB); idem, Serra da Graciosa, 800 m, 05 Set 1997, *Almeida-Neto et al. 302* (HUEFS); idem, Serra da Graciosa, Casa de Pedra, antiga estrada da Serra da Graciosa, 912 m, 21 Fev 2011, *Kieling-Rubio P10* (ICN); Paranaguá, Pontal do Sul, 12 Nov 1991, *Motta 2310* (MBM); Pinhão, Jardim Botânico Faxinal do Céu, distrito de Faxinal do Céu, Trilha da Sapopema, 11 Set 2006, *Lemos 01* (HUCS, HUEM); idem, Faxinal do Céu, Trilha da Sapopemas, 28 Apr 2006, *Milaneze-Gutierrez 759* (HUCS, HUEM); Piraquara, Morro do Canal, 05 Jun 2009, *Selusniaki & Moledo 2784* (HUCP); idem, Morro do Canal, 22 Nov 2008, *Michelon 353* (HUCP); idem, Mananciais da Serra, 01 Dez 1972, *Dombrowski & Kuniyoshi 4454* (PACA); idem, Roça Nova, 21 Ago 1974, *Hatschbach & Kumrow 34447* (MBM, PACA); idem, Mananciais da Serra, 07 Fev 1968, *Dombrowski 2903* (PACA); idem, 13 Dez 1972, *Dombrowski & Kuniyoshi 4479* (PACA); Ponta Grossa, Parque Estadual de Vila Velha, 13 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2916* (HUCS); idem, Parque Estadual de Vila Velha, 870 m, 13 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2915* (HUCS); idem, Vila Velha, on sandstone, 150 m, 19 Set 1976, *Davis & Shepherd 61004a* (UEC); idem, Parque Estadual de Vila Velha, 07 Jan 2004, *Labiak & Schwartsburd 3068* (UPCB); Quatro Barras, Anhangava, 22 Ago 2008, *Michelon 258* (HUCP); idem, Morro Anhangava, 11 Mar 2004, *Kersten 809* (HUCP); idem, Estrada da Graciosa, 11 Nov

2000, *Shirata 4264* (HUCP); idem, Morro Sete, 27 Mar 1990, *Ribas & Cervi 306* (HUEFS, MBM); Roça Nova, 24 Nov 1903, *Dusén 2305* (R); São José dos Pinhais, Pequeno, 18 Out 1998, *Ribas 2752* (MBM); São Mateus do Sul, 25 Jun 1969, *Hatschbach 21666* (MBM, PACA, UPCB); idem, Fazenda do Durgo, 25 Fev 1987, *Brites et al. 1355* (MBM); Tijucas do Sul, Fazenda da PUC, 12 Out 1998, *Shirata & Santos 3859* (HUCP); idem, atrás do alojamento, 18 Fev 2000, *Vodonis 93* (HUCP); idem, Morro Araçatuba, Campo de altitude, 1.600 m, 01 Jan 2005, *Matos & Silva 172* (UPCB). SANTA CATARINA: Angelina, Linha do Chaves, 718 m, 06 Abr 2010, *Stival-Santos et al. 2354* (FURB); idem, Rio Fortuna, 822 m, 26 Out 2009, *Cadorin et al. 297* (FURB); Antônio Carlos, Reserva Ecológica Caraguatá, próximo da casa do seu Ari, 700 m, 04 Jun 1992, *Falkenberg & Zanin 5813* (FLOR); Blumenau, Parque Nacional da Serra do Itajaí, Morro do Spitzkopf, 249 m, 16 Fev 2010, *Cadorin et al. 1313* (FURB); idem, RPPN Bugenkopf, topo, 510 m, 21 Mar 2012, *Funez 1952* (FURB); Bom Jardim da Serra, na boca da Serra do Rio do Rastro, 26 Mar 1981, *Mattos & Mattos 22335* (HAS); Bom Retiro, Campo dos Padres, 1.600 m, 16 Jan 1957, *Sehnem 6969* (PACA); idem, Fazenda Campo dos Padres, 1.650 m, *Smith et al. 7740* (R); Botuverá, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 1.000 m, 26 Set 2009, *Cadorin 110* (FURB); Brusque, Morro da Bateia, 350 m, *Reitz 3056* (PACA); Caçador, Rio dos Bugres, 800 m, 13 Jul 1962, *Reitz & Klein 13179* (PACA); Campo Alegre, Campos do Quiriri, 20 Fev 2015, *Funez et al. 3753* (FLOR, FURB); idem, Serra do Quiriri, 1.400 m, 03 Mar 2001, *Ribas et al. 3358* (MBM, HUEFS, UB); Camboriú, caminho para a Pedra da Guarita, 575 m, 21 Set 1996, *Cervi 6173* (UPCB); Doutor Pedrinho, Forçação, 785 m, 25 Mai 2010, *Cadorin et al. 2332* (FURB); Garuva, Alto Quiriri, 1.370 m, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2994* (HUCS); idem, Alto Quiriri, 1.200

m, 20 Fev 2015, *Funez 2015* (FURB); idem, Alto Quiriri, 1.370 m, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2995* (HUCS); idem, Monte Crista, São Francisco do Sul, 900 m, 08 Out 1960, *Reitz & Klein 10093* (PACA); Ilhota, Morro do Baú, ao longo da trilha para o topo, 740 m, 09 Abr 1994, *Falkenberg & Iza 6589* (FLOR); Imaruí, Forquilha, 666 m, 12 Out 2010, *Schmitt & Caglioni 3089* (FURB); Itajaí, s.d., *Müller 96* (R); Itapoá, Reserva Volta Velha, 24 Set 1994, *Labiak 216* (UPCB); Joinville, Rio Manso, 770 m, 29 Mai 2010, *Cadorin et al. 2491* (FURB, UEC); idem, Barragem do 6º Salto, Serra do Piraí, 698 m, 16 Ago 2010, *Korte & Kniess 4080* (FURB); idem, Cubatão, 1.169 m, 06 Jul 2010, *Cadorin & Lopes 2910* (FURB); Lages, 950 m, 10 Jan 1951, *Sehnem 5437* (PACA); Luís Alves, Braço Joaquim, 450 m, 21 Jun 1956, *Reitz & Klein 3318* (MBM, PACA); Monte Castelo, Campo do Areião, 11 Dez 2007, *Gasper et al. 1117* (FURB, UPCB); Palhoça, Pilões, 200 m, -5 Abr 1956, *Reitz & Klein 3062* (PACA); Papanduva, Serra do Espigão, 1.000 m, 10 Jul 1962, *Reitz & Klein 13052* (PACA); Porto União, Imbuial, 800 m, 22 Abr 1962, *Reitz & Klein 12779* (PACA); Rancho Queimado, Mato Francês, 992 m, 27 Abr 2009, *Dreveck & Carneiro 856* (FURB); Rio do Sul, Fazenda Mirador, 787 m, 17 Fev 2010, *Schmitt et al. 1431* (FURB); idem, Mirador, 702 m, 10 Dez 2009, *Korte & Kniess 1508* (FURB); Rio Fortuna, Canyon do Espreado, Campo dos Padres, 1.450 m, 09 Mar 2010, *Verdi et al. 3829 et 3861* (FURB); Rio Rufino, Morro das Torres, 1.432 m, 07 Mai 2009, *Gasper & Verdi 1883* (BHCB, FURB); Santa Cecília, 1.100 m, 25 Out 1962, *Reitz & Klein 13551* (PACA); Santo Amaro da Imperatriz, Caldas, 28 Mar 1993, *Wasum et al.* (HUCS 9056); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 1.200 m, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3737* (HUCS); São Cristóvão do Sul, Caraguatá, 19 Mar 2008, *Gasper et al. 1627* (BHCB, FURB, UPCB); São Joaquim, Fazenda Velha, Fev 1954, *Mattos 1983* (PACA); idem,

Urupema, 1.200 m, 15 Jul 1963, *Reitz & Klein 15814* (PACA); São Martinho, Chicão, 526 m, 26 Jan 2010, *Schmitt et al. 1055* (FURB); São José, Serra da Boa Vista, 1.000 m, 07 Set 1960, *Reitz & Klein 9881* (PACA); idem, 14 Dez 1960, *Reitz & Klein 10238* (PACA); Urubici, Morro da Igreja, 1.703 m, 11 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3180, 3182 et 3185* (HUCS); idem, Parque Nacional de São Joaquim, Campos de Santa Bárbara, Morro do Baú, 11 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3158* (HUCS); idem, Parque Nacional São Joaquim, 1.566 m, 08 Dez 2013, *Trevisan 1418* (FLOR); idem, Campo dos Padres, 1.606 m, 13 Nov 2011, *Gasper et al. 2976* (FURB); idem, Parque Nacional São Joaquim, estrada para os campos de Santa Bárbara, 1.566 m, 08 Dez 2013, *Fiaschi 4136* (FLOR); Urupema, Morro da Antena, 1.646 m, 12 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3233* (HUCS); idem, Fazenda Farofa, trilha do meio, antes do campo drenado, m direção ao campo de altitude, 1.535 m, 04 Abr 2007, *Salino et al. 11958* (BHCB, ESA, UEC); idem, São Joaquim, 1.200 m, 15 Jul 1963, *Reitz & Klein 15865* (PACA); Vidal Ramos, Sabiá, 750 m, 18 Jul 1957, *Reitz & Klein 4547* (PACA); idem, 15 Jun 1957, *Reitz & Klein 4338* (PACA). RIO GRANDE DO SUL: Bagé, Casa de Pedra, 03 Nov 1989, *Fernandes 709* (ICN, PACA); Bom Jesus, Fazenda Caraúno, 985 m, 28 Mai 2016, *Gonzatti & Machado 2442* (HUCS); idem, Fazenda Caraúno, s.d., *Dutra 394* (R), idem, Arroio das Capoeiras, 1.000 m, 16 Jan 1942, *Sehnem 952* (PACA); idem, Serra da Rocinha, 1.000 m, 18 Jan 1950, *Sehnem 4359 et 4360* (PACA); idem, Serra da Rocinha, 1.000 m, 18 Jan 1950, *Sehnem 4361* (HUCS, PACA); idem, Serra da Rocinha, 04 Nov 1991, *Bueno s.n.* (ICN 171172); idem, 05 Nov 1991, *Bueno s.n.* (ICN 171178); idem, 15 Jan 1963, *Camargo 3834* (PACA); idem, Passo da Guarda, 900 m, 16 Jan 1952, *Sehnem 5849* (PACA); Cambará do Sul, Parque Nacional dos Aparados da Serra, Cânion do Itaimbezinho, 918 m, 08

Dez 2016, *Gonzatti 3086* (HUCS); idem, próximo ao Parque Nacional dos Aparados da Serra, 09 Nov 2006, *Schwartsburd et al. 1161* (UPCB); idem, Parque Nacional dos Aparados da Serra, próximo ao arroio Perdiz, 23 Jun 1980, *Waechter 1624* (ICN); idem, 20 Jan 1982, *Hornung s.n.* (ICN 51835); idem, topo do morro da Serra do Faxinal, campo e mata à direita (Malacara) da estrada, 959 m, 16 Jan 2017, *Gonzatti & Valduga 3317* (HUCS); idem, Parque Nacional dos Aparados da Serra, Cânion do Itaimbezinho, 08 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3089* (HUCS); idem, 969 m, *Gonzatti 2250* (HUCS); idem, Pedra do Segredo, 1.050 m, 08 Nov 1986, *Wasum et al.* (HUCS 2439); idem, estrada para o arroio Reserva, 943 m, 01 Set 2016, *Gonzatti 2662* (HUCS); idem, Fazenda Irmãos Nunes, 1.031 m, 01 Fev 2016, *Gonzatti 2617 et 2650* (HUCS); idem, Itaimbezinho, 969 m, 05 Dez 2015, *Gonzatti 2245* (HUCS); idem, Itaimbezinho, 11 Mai 1990, *Senna s.n.* (ICN 171159); idem, Fortaleza, 09 Abr 1982, *Bueno s.n.* (ICN 85306); idem, Parque Nacional dos Aparados da Serra, 22 Jun 1980, *Waechter 1617* (ICN, PACA); idem, Taimbezinho, matinha no início do itaimbé, 03 Dez 1971, *J. C. et al. s.n.* (ICN 9342); Campo Bom, 19 Dez 2012, *Quevedo & Becker 4* (PACA); idem, bairro Mônaco, 04 Mar 2010, *Nervo 653* (PACA); Canela, Parque do Caracol, 22 Mai 1995, *Daniel 47* (PACA); idem, Cascata do Caracol, 02 Jan 1964, *Camargo 3919* (PACA); Caxias do Sul, Santa Lúcia do Piaí, Água Azul, 19 Fev 2019, *Gonzatti & Minello 4963* (HUCS); idem, Criúva, Cascata da Mulada, 640 m, 28 Jun 2015, *Gonzatti 1930* (HUCS); idem, Criúva, 780 m, 14 Set 2012, *Gonzatti 573* (FURB, HUCS, MBM); idem, Vila Oliva, 700 m, 23 Jan 1947, *Sehnem 2576* (HUCS, PACA); idem, Horto Municipal, 08 Mai 1969, *Selbach s.n.* (PACA); Erechim, Gourama, 04 Jul 1956, s.c. (ICN 2908); Gramado, 15 Mai 1965, *Vianna s.n.* (ICN 28844); idem, Serra Grande, 2004, *Marschner 145* (PACA);

Jaquirana, Mata da Recosta, 900 m, 19 Ago 2000, *Wasum et al.* 638 (HUCS, PACA); idem, Fazenda Boa Vista, 900 m, 20 Set 2000, *Wasum et al.* 666 (HUCS); idem, Fazenda Boa Vista, 900 m, 23 Abr 1988, *Wasum et al.* (HUCS 3996); Montenegro, São Salvador, 600 m, 04 Mai 1947, *Sehnem* 2785 (PACA); idem, Estação São Salvador, 10 Dez 1935, 500 m, *Sehnem* 733 (PACA); idem, Estação São Salvador, 600 m, 20 Dez 1935, *Sehnem* 710 (PACA); idem, Estação São Salvador, 20 Dez 1938, *Rohr* 710 (PACA); Morrinhos do Sul, Pixirica, 2 m, 14 Abr 2014, *Machado & Gonzatti* 202 (HUCS, ICN); Morro Reuter, São José do Herval, potreiro Kieling, 720 m, *Kieling* 101 (PACA); Riozinho, Cascata do Chuvisqueiro, 20 Jul 1994, *Ohlweiler* 36 (PACA); Santa Cruz do Sul, Herval do Paredão, 1905, *Jürgens in Rosenstock, Fil. Austr. Exsic.* 158 (W); São Francisco de Paula, Centro de Pesquisas Pró-Mata, 867 m, 07 Dez 2016, *Gonzatti et al.* 3032 (HUCS); idem, Instituto Nacional do Pinho, 800 m, 14 Fev 1952, *Sehnem* 5875 (PACA); idem, Fazenda Eglert, 03 Fev 1934, *Buck s.n.* (PACA 1673); idem, Josafá, Banhado Amarelo, 17 Out 2006, *Windisch* 10058, 10059 et 10060 (PACA); idem, Parque Municipal da Ronda, 06 Mai 2007, *Fleck* 349 (PACA); idem, Tainhas, Serra do Pinto, 975 m, 05 Mai 2002, *Lehn* 371 (PACA); idem, Taimbé, 900 m, 16 Nov 1953, *Sehnem* 6322 (PACA); idem, próximo a Alpes de São Francisco, entroncamento da estrada para Canela, 960 m, 15 Out 2002, *Windisch et al.* 9807 (ICN); idem, RS 235, 830 m, 28 Abr 2002, *Wasum* 1480 (HUCS); idem, Taimbé, 900 m, 16 Fev 1953, *Sehnem* 6322 (HUCS, PACA); idem, Alpes de São Francisco, sítio Bruno Irgang, 1.000 m, 10 Mar 1997, *Windisch* 8713 (ICN, PACA, SJRP); idem, ECOSIS, perto do arroio, 01 Jul 2007, *Windisch* 10086 (PACA); idem, Tainhas, Potreiro Novo, 850 m, 22 Fev 1978, *Sehnem* 15889 (PACA); idem, prope urbem, 800 m, 15 Ago 1965, *Sehnem* 8450 (PACA); idem, Aratinga, 760 m, 01 Set 2015, *Gonzatti*

2075 (FURB, HUCS); idem, Alpes de São Francisco, 30 Out 2005, *Scherer s.n.* (ICN 141591); idem, estrada para o Cânion Josafaz, 940 m, 08 Jul 2016, *Gonzatti 2499* (HUCS); São Leopoldo, Quinta São Manoel, s.d., *Dutra 40* (ICN); São José dos Ausentes, Pico Montenegro, 1.247 m, 16 Out 2016, *Gonzatti et al. 2824* (HUCS); idem, Fazenda Potreirinhos, 1.200 m, 15 Out 2016, *Gonzatti et al. 2765* (HUCS); idem, estrada do Silveira, 1,225 m, 15 Out 2016, *Gonzatti 2816* (HUCS); idem, Monte Negro, 1.100 m, 27 Mai 2005, *Marchett 245* (HUCS, MBM, PACA, RB); idem, Pico Montenegro, 1.350 m, 27 Abr 1997, *Windisch 8750* (ICN, SJRP); idem, Serra da Rocinha, 1.000 m, 11 Abr 1997, *Windisch 8716* (ICN, PACA, SJRP); idem, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 1.000 m, 16 Jan 1961, *Sehnem 7808a* (PACA); idem, Serra da Rocinha, platô e descida da RS, 2.260 m, 09 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3118* (HUCS); idem, Fazenda Potreirinhos, 1.200 m, 15 Out 2016, *Gonzatti et al. 2776* (HUCS); idem, a 1 km ao Sul do turvo de acesso à estrada da Rocinha, mata à direita, 1.078 m, 09 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3103* (HUCS); idem, Mai 2014, *Ariati et al. 1012* (MBM); Tabai, Balneário Pedra Branca, 26 Set 2004, *Steffens 224* (PACA); Torres, Faxinal, 21 Jul 1978, *Waechter 878* (ICN); idem, Lageadinho, 16 Jan 1980, *Waechter 1533* (ICN).

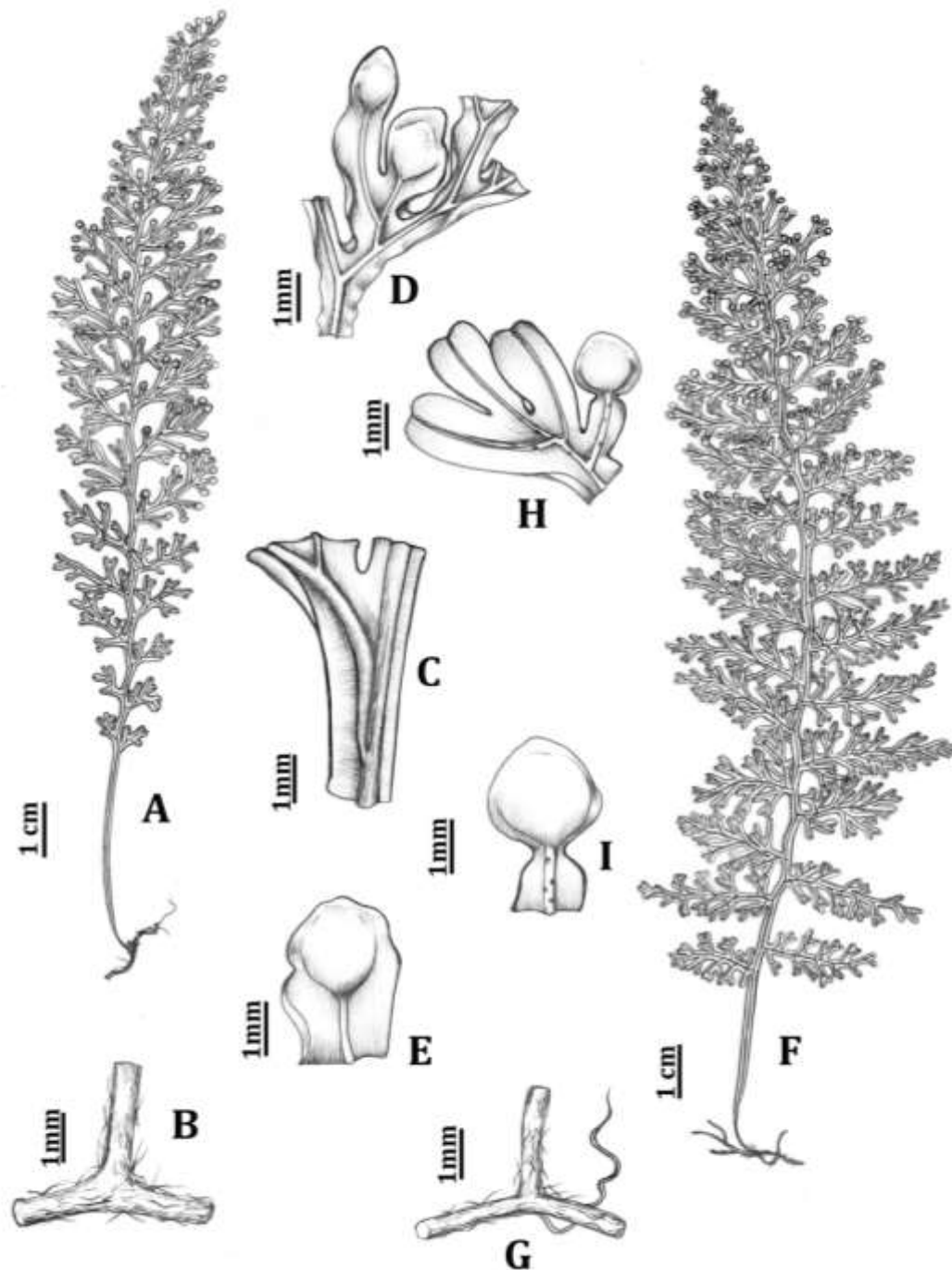


FIG. 8. A—E: *Hymenophyllum sturmii*. A. Hábito. B. Detalhe do rizoma. C. Inserção das pinas basais. D. Pina fértil. E. Segmento fértil. Voucher: F. Gonzatti 2765 (HUCS). F—I: *H. viridissimum*. F. Hábito. G. Detalhe do rizoma. H. Pínula fértil e soros. I. Segmento fértil com soro. Voucher: F. Gonzatti 4014 (HUCS).



6. HYMENOPHYLLUM UNDULATUM (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 1800(2): 101 (1801).

*Trichomanes undulatum* Sw., Prodr. [O. P. Swartz] 137 (1788). *Mecodium undulatum* (Sw.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1): 26. 1938. TIPO: JAMAICA. s.d., *O.P. Swartz s.n.* (lectótipo, primeira etapa designado por Tryon & Stolze [1989: 64]: S, segunda etapa aqui designado: S [S-R-6227]!, isolectótipos: S [S-P-5271], B [B-W20238-010]!, BM [BM000936745, BM000936748]!, LD [1226106!, 1959035], LINN [HS1640-15]!, MEL [MEL659092]!, SBT [SBT10585]!, UPS [V-167130].

HYMENOPHYLLUM CRISPUM var. AMOENUM Klotzsch, Linnaea 18: 537. 1847.

*Hymenophyllum amoenum* (Klotzsch) Sturm, Fl. Bras. 1(2): 291. 1859. TIPO: GUIANA. Habitat in Guiana Anglica, s.d., *R. Schomburgk 1663* (Lectótipo, designado por Lellinger [1994: 10]: B [três exsicatas: B200088219, B200088243 e B200088218]; isolectótipos: K [K 000589610] e P [P00622063].

HYMENOPHYLLUM FENDLERIANUM J.W. Sturm, Fl. Bras. 1(2): 291. 1859. *Mecodium*

*fendlerianum* (J.W. Sturm) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 26 (1938). *Hymenophyllum undulatum* var. *fendlerianum* (J.W. Sturm) Stolze, Fieldiana, Bot. 20: 64 (1989).

TIPO: VENEZUELA. Prope colonian Tovar, Mai 1854, *A. Fendler 35* (lectótipo, designado por Lellinger [1984: 12]: US [US00067535], isolectótipos: B [B 200095667, B200095668]!, BR [BR0000006965655, BR0000006966010]!, BM [BM000936763, GH [não localizado], L [L3557080]!, MO [MO-2204516]!, P [P00622165, P00622166]!. Síntipo remanescente: VENEZUELA. Prope colonian Tovar, 00.00.1865, *J.W.K. Moritz 450* (BM [BM000936762]!, P [P00622064]!).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.1–0.2 mm diam, castanho, recoberto por tricomas simples, catenados, castanhos, 0.5–1.1 mm long., multicelular (2–7 cel.), peltados, nas gemas basifixos, mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Frondes** pendentes, contíguas, 1.6–21 × 1.0–3.9 cm, retas. **Estipes** cilíndricos, castanhos, 0.1 mm diam., 0.2–3.5 cm comp., recobertos na base por tricomas iguais aos do rizoma, glabros na porção mediana e apical, não alados. **Lâminas** lineares a lanceoladas, 1.0–20 × 1.0–3.9 cm, 2,3-pinado-pinatífidas, indeterminadas. **Raque** flexuosa, alada nos dois terços superiores, terço basal não alada ou com alas estreitas (1–2 fil. Cel.) formadas pela base decorrente das pinas superiores, ala 0.3–0.5 mm, onduladas a fortemente crispadas, margem inteira. **Pinas** pinado-pinatífidas a bipinadas, 6–30 pares, alternas, 0.6–5.1 × 0.4–1.6 cm, indeterminadas, as basais pecioladas, sésseis e adnatas em direção ao ápice, simétricas, no plano da raque, ascendentes a arqueadas, costa fortemente flexuosa, primeiros pares basais geralmente senescentes antes dos demais, costa e cóstulas completamente crispado aladas. **Segmentos** simples, ondulados a crispados, glabros, 0.5–1.1 mm larg., estéreis com ápice emarginado, férteis terminando em um soro. **Soros** axilares, orbiculares a obovados, 0.5–0.9 × 0.4–0.8 mm, crescendo nos dois lados da pina, no plano da fronde, não imersos no segmento fértil. **Invólucros** orbiculares a obovados, convexos, glabros, margem lisa a levemente recortada pela margem crispada, base aguda, ápice agudo a arredondado, fendidos até a base. **Receptáculos** cilíndricos, lineares, 0.2–0.2 mm diam., insertos, esporângios restritos ao último terço do receptáculo, em número reduzido, 2–5.

Figuras 5E–H, 6C.

***Distribuição geográfica e habitat*** — Espécie de distribuição disjunta entre o norte da América do Sul e América Central e Sudeste do Brasil. Ocorre desde a Jamaica, Antilhas, Costa Rica, Colômbia até a Bolívia e Guianas. No Brasil ocorre nas florestas altomontanas do domínio Amazônico e no domínio Atlântico. Na área de estudo ocorre desde a Bahia até o Paraná, onde habita florestas ombrófilas densas montanas e altomontanas, nebulares e campos rupestres, principalmente nas montanhas da Serra do Mar, Serra da Mantiqueira e Cadeia do Espinhaço. Cresce frequentemente como rupestre em fendas de rochas úmidas em vales encaixados, onde forma densas populações que formam tapetes sobre as rochas. Menos frequentemente, ocorre como epífita de base de arbustos ou como epífita em troncos na copa de árvores. Quando epífita, muitas vezes associada à musgos. Acima de 800 m alt.

***Status de Conservação***— São registradas 21 ocorrências da espécie na área de estudo, resultando em um EOO de 451,620 km<sup>2</sup> e AOO de 84 km<sup>2</sup>. Apesar de baixa área de ocupação, a espécie apresenta distribuição contínua na área de estudo, principalmente nos estados de Minas Gerais e Bahia, onde a espécie é abundante. Nas localidades de ocorrência, forma populações extensas, geralmente formadas por uma quantidade expressiva de indivíduos. Utilizando os critérios estabelecidos pela IUCN, a espécie pode ser considerada como pouco preocupante (LC) na área de estudo.

***Material examinado***—**Brasil.**— BAHIA: Arataca, Parque Nacional da Serra das Lontras, Serra do Peito de Moça, 760 m, 09 Dez 2018, *Gonzatti et al.* 4733 (HUCS); Mucugê, Serra do Gobira, ca. 8,4 km ao sul de Mucugê na linha reta, 1.555 m, 19 Jan

2005, *Harley 55390* (HUEFS); Palmeiras, Pai Inácio, BR 242 W de Lençóis, km 232, 12 Jun 1981, *Boom & Mori 1185* (CEPEC); idem, Pai Inácio, BR 242, 1.060 m, 19 Nov 1983, *Boblick & Pinto 2798 et 2799* (CESJ, CEPEC, HUEFS, SJRP); Piatã, trilha para a Serra de Santana, 13 Jul 2005, *Miranda et al. 1240* (HUMC). MINAS GERAIS: Brumadinho, Inhotim, paredão rochoso da Montanha Dolomita, 1.022 m, 03 Dez 2009, *Costa & Mota H33* (BHCB); Caldas, Pocinhos do Rio Verde, Serra da Pedra Branca, 14 Set 2008, *Souza et al. 564* (CESJ); Catas Altas, Cadeia do Espinhaço, Serra da Caraça, RPPN Caraça, 1.300 m, 02 Jun 2008, *Schwartsburd et al. 1799* (VIC); idem, Parque Natural da Caraça, Bocaina, 08 Mar 2002, *Salino 7932* (BHCB); Diamantina, 02 Ago 2005, s.d., s.c. (HUMC 4761); Itabirito, 09 Out 2003, *Carvalho et al. 140* (BHCB); [Lima Duarte], Parque Estadual do Ibitipoca, Mai 1979, *Krieger 18824* (CESJ, HUUCS, RB); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, 05 Abr 1993, Oliveira & idem, Lima Duarte, 11 Out 1989, *Krieger & Brugger s.n.* (CESJ 24237); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta e pico do Pião, 1.664, 21 Jun 2007, *Almeida et al. 1169* (BHCB); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, 15 Mai 1993, 1.150 m, *Novelino et al. s.n.* (CESJ 27429); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, trilha Monjolinho-Piã, 09 Ago 2005, *Mynssen et al. 796* (RB); idem, nascentes do Pirapitinga, 11 Out 1989, *Krieger & Brugger s.n.* (CESJ 24238); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, 01 Mai 1979, *Krieger 16379* (CESJ); Ouro Preto, Camarinhas, 25 Out 2002, *Messias 720* (OUPR); idem, Camarinhas, 18 Set 1989, *Novelino et al. 705* (CESJ); idem, Serra do Frasnão, Jun 1907, *Damazio 1369* (OUPR); idem, Serra do Frasnão, 1904, *Schwacke 15054* (BHCB); idem, Serra de Ouro Preto, 28 Set 1896, *Schwacke 9478* (RB); idem, Morro de São Sebastião, s.d., *Damazio 370 et 485* (OUPR, R); idem, Morro de São Sebastião, Jul 1896, *Silveira 20* (R); idem, Velloso,

s.d., *Damazio 218* (OUPR); Rio Preto, Serra do Funil, Ninho da Égua, Abr 2006, *Abreu & Viana 114* (BHCB, CESJ, MBM); idem, Serra do Funil, subida do Vilarejo do Funil até o Ninho da Égua, 09 Abr 2007, *Almeida et al. 750* (BHCB, CESJ); idem, Serra do Funil, Complexo Cachoeira Água Vermelha e Cachoeira Ninho da Égua, 1.000 m, 12 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5407* (HUCS); idem, Serra Negra, Cachoeira da Água Amarela, 15 Out 2008, *Abreu & Matozinhos 291* (CESJ); idem, Serra Negra, Fazenda da Água Amarela, Cachoeira da Água Vermelha, 26 Mar 2003, *Alves 8882* (R); São Francisco do Prata, Serra das Flores, s.d., *Brugger 23391* (CESJ); São Tomé das Letras, trilha ao lado de um paredão de arenito, próximo a pirâmide, vegetação de cerrado, 1.300 m, 01 Fev 2019, *Peralta s.n.* (HUCS); Serra do Cipó, afloramento das “Vellozias Gigantes”, 30 Mai 1996, *Salino 2772* (BHCB). ESPÍRITO SANTO: Cachoeirão do Itapemirim, Vargem Alta, Córrego do Ouro, 600 m, 23 Mai 1949, *Brade 19884* (HUCS, RB). SÃO PAULO: Campos do Jordão, 20 Fev 1937, *Campos Porto 3028* (RB); Iguape, Serra da Paranapiacaba, Rio Caçador, Out 1925, *Brade 8363* (MBM, R); São Paulo, Serra do Mar, 1096, *Wacket, in Fil. Austr. Exsic. 379* (R). PARANÁ: Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira (SPVS), trilha do Gervásio, 100 m, 07 Set 2006, *Matos et al. 1243* (MBM, UPGB).

**Material examinado adicionado—Brasil.**—AMAZONAS: Barcelos, Parque Estadual da Serra do Aracá, Acampamento do Fosso, 1.050 m, 19 Abr 2014, *Labiak et al. 5637* (CEPEC, RB, UPGB); idem, Parque Estadual da Serra d Aracá, acima da Cachoeira do Desabamento, 1.140 m, 2 Nov 2011, *Martinelli et al. 17294* (RB); Rio Negro, summits of Serra Curicuriari, 05 Nov 1971, *Prance et al. 16096* (HB). — **Equador.**—PASTAZA: Madre Tierra, between Hda. Zulay and Rio Pastaza, 1.000 m, 22

Jan 1992, *Ollgaard 9585* (SJRP). —**México**.— PUEBLA: Cuetzalan, Alepatãhua, Salto de Las Glondrinas, 700 m, 2014, *Salino et al. 15710 et 15711* (BHCB).

7. HYMENOPHYLLUM VIRIDISSIMUM Fée, Crypt. Vasc. Bresil 1: 194, t.49, f.3 (1869). TIPO:

BRASIL. [Rio de Janeiro] Habitat in Brasilia fluminensi, *A.F.M. Glaziou 2050* (lectótipo, aqui designado: P [P00622058]!; isolectótipos: P [P00637558, P00622135, P01470770]!, K [K000589600]!, S [S06-1165]).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.3–0.5 mm diam, esbranquiçado por indumento farinoso esbranquiçado, recoberto por tricomas simples, catenados, castanhos, 0.9–2.0 mm long., multicelular (4–12 cel.), peltados, basifixos nas gemas, mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Fronde**s eretas, espaçadas, 10–24 × 3.6–7.5 cm, retas ou arqueadas. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.4–0.5 mm diam., 2.2–7.5 cm comp., recobertos na base por tricomas iguais aos do rizoma, glabros na porção mediana e apical, completamente alados, por vezes somente uma ala vestigial no último terço basal. **Lâminas** triangulares a lanceoladas, 7.3–16 × 3.6–7.5 cm, 2 a 3-pinado-pinatífidas. **Raque** reta a flexuosa, completamente alada, ala 0.3–0.5 mm, planas, onduladas, a involuta, margem inteira, glabras ou recobertas por tricomas capitados na face abaxial. **Pinas** pinatífidas a pinado-pinatífidas, 12–22 pares, alternas, 1.7–5.9 × 0.6–2.2 cm, completamente adnatas à raque, simétricas, no plano da raque, ascendentes a arqueadas, costa fortemente flexuosa, primeiro par basal levemente reduzido, pínulas proximais imbricadas e sobrepostas à raque na face

abaxial. **Segmentos** simples a pinatífidos, planos a levemente ondulados, revestidos nas nervuras da face abaxial e adaxial por tricomas capitados, os estéreis retos, com ápice emarginado, 1.0–1.3 mm, os férteis mais estreitos, 0.6–1.0 mm, assimétricos, lado externo mais desenvolvido, formando uma aurícula que se estende até a base do soro, lado interno do segmento constricto. **Soros** axilares, orbiculares, 1.3–1.6 × 1.2–1.7 mm, crescendo nos dois lados da pina, no plano da fronde, não imersos no segmento fértil. **Invólucros** orbiculares, convexos, revestidos na base da margem abaxial por tricomas capitados, margem lisa a levemente recortada pela margem ondulado, base arredondada, ápice arredondado, fendidos até a base. **Receptáculos** cilíndricos, lineares, 0.2–0.3 mm diam., insertos, esporângios desenvolvendo-se somente no último terço do receptáculo. Figuras 3A–B, 6C, 8F–I.

**Distribuição geográfica e habitat** — Espécie endêmica do sudeste do Brasil, onde ocorre nos estados de Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo, nas cadeias de montanhas da Serra do Mar e da Mantiqueira. Habita as formações da Floresta Ombrófila Densas e Mista, montanas e altomontanas, acima de 1.600 m alt. Cresce como epífita em base de troncos ou copa interna, junto a formações de musgos, por vezes pode ocorrer como rupestre em rochas com depósitos húmicos e com capas de briófitas.

**Status de Conservação**—Os dados de EOO e AOO baseados em 15 pontos de ocorrência da espécie são: 68,432 km<sup>2</sup> e 60 km<sup>2</sup>, respectivamente. Apesar de ampla distribuição geográfica, as localidades de ocorrência da espécie são bastante disjuntas. Onde ocorre, forma pequenas populações com um número reduzido de indivíduos. Possivelmente a espécie é pouco amostrada, devido assemelhar-se com

as demais espécies do subg. *Mecodium*. Dentro do padrão geográfico da espécie, tem sido coletada principalmente nas unidades de conservação, talvez por depender de *habitat* mais conservados. Utilizando os critérios da IUCN (2019) sugere-se a aplicação da categoria VU para este táxon.

**Material examinado—Brasil.**— MINAS GERAIS: Alagoa, 2.225 m, 10 Nov 2007, *Mota et al. 1037* (BHCB); Baependi, Parque Estadual da Serra do Papagaio, trilha da sede à Serra da Carreta, 1.956 m, 21 Mar 2015, *Dittrich et al. 1989* (BHCB, CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, 2.000 m, 22 Set 2012, *Furtado & Neto 128* (CESJ); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, Alto dos Brejos, fragmento 1 PMB, 1.900 m, 29 Dez 2004, *Condack & Cortines 299* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Alto dos Brejos, fragmento 4 PMA, 1.900 m, 31 Mar 2005, *Condack 335* (RB); Camanducaia, Serra da Mantiqueira, Vila Monte Verde, 1.900 m, 24 Set 1979, *Windisch et al. 2503* (PACA); idem, Bairro do Mato, Sítio do Mato, Mata da Nascente o Rio Camanducaia, 1.950 m, 30 Mar 2001, *Salino & Melo 6423* (BHCB); Delfim Moreira, Fazenda da Onça, trilha para o Pico do Carrasco, 1.965 m, 17 Mar 2011, *Gasper et al. 2667* (BHCB, FURB); Itamonte, entornos da sede do Parque Estadual da Serra do Papagaio, mata ciliar junto ao rio Baependi, 1.646 m, 21 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4060* (HUCS); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, bairro rural Colina, no Alto da boa Vista, 2.150 m, 07 Nov 2007, *Mota et al. 970 et 976* (BHCB); Ouro Preto, Planalto do Itacolomi, s.d., *Damazio 221 et 1225a* (OUPR, R, RB). ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 1.700 m, 18 Jul 2007, *Labiak et al. 4234* (HUCS, MBML, UPCB); idem, Parque Estadual do Forno Grande, Forninho, 1.600 m, 05 Set 2004, *Kollmann & Kollmann 7018* (MBML); Iúna, Parque Nacional do Caparaó,



Arrozal, mata ciliar do Rio Claro, 18 Fev 2000, *Souza et al. 23429* (ESA). RIO DE JANEIRO: Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, parte alta, 2.200 m, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4014* (HUCS); idem, Itatiaia, Road to plateau, 2.218 m, 07 Nov 2014, *Weigand et al. 150* (UFRN); idem, Parque Nacional do Itatiaia, margem do rio Campo Belo, entre o Lago Azul e o rio Taquaral, abrigo IV, 740 m, 28 Set 2005, *Sylvestre et al. 1819* (RB); idem, Parque Nacional de Itatiaia, estrada para o Pico das Agulhas Negras, 1.900 m, *Braga et al. 3896* (RB); idem, Serra de Itatiaia, idem, Jul 1913, *Toledo & Brade 781* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, trilha Rui Barbosa, Rebouças/sede, próximo ao abrigo Rebouças, 24 Nov 2009, *Damasceno 370* (RB); Parque Nacional do Itatiaia, estrada Nova, km 6, 25 Mar 1942, *Barros 736* (RB); idem, Itatiaia, Planalto, 2.100 m, 28 Mai 1935, *Brade 14525* (RB); Nova Friburgo, Parque Estadual dos Três Picos, Três Picos, Vale dos Deuses, trilha para a Cabeça do Dragão, 1.832 m, 21 Jun 2014, *Damasceno & Campos 840* (R); Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha da Pedra do Sino, próximo ao Abrigo, 1.900 m, 21 Ago 2010, *Engelmann et al. RE0917* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 08 Fev 2005, *Engelmann RE181* (RB). SÃO PAULO: Campos do Jordão, Reserva do Instituto Florestal, São José dos Alpes, ao lado de Guaratinguetá, 2.000 m, 20 Set 1976, *Davis et al 2976* (UEC); idem, São José dos Alpes, junto ao Parque Estadual Campos do Jordão, 1.800 m, 11 Abr 1981, *Vieira 11B* (HRCB); idem, Horto Florestal, caminho São José dos Alpes, 1.800 m, 16 Fev 1982, *Santos 27* (R); Pindamonhangaba, divisa com Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira, São José dos Alpes, 1.800 m, 15 Mai 1999, *Windisch et al. 9118* (PACA); idem, Campos do Jordão, Jan 1939, *Lauro s.n.* (RB 135471); [São José do Barreiro] Serra da Bocaina, 1.800 m, 30 Abr 1957, *Brade 20804* (RB).

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores e as equipes dos herbários citados pelo auxílio durante o estudo dos espécimes. Também agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro nos trabalhos de campo. Ao Rodrigo Barbieri do laboratório de Microscopia Eletrônica da Universidade de Caxias do Sul pelo auxílio nas análises de MEV.

## CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

O primeiro autor delineou o trabalho, realizou os trabalhos de campo e revisões taxonômicas e as análises filogenéticas. Diego T. Vaques e Motomi Ito providenciaram a extração de DNA, purificação e sequenciamento das amostras, bem como a organização dos dados e discussões. Mara Ritter e Paulo G. Windisch providenciaram muitos contatos os herbários, coleta de amostras, descrição das espécies e redação do manuscrito.

## LITERATURA CITADA

Adjie, B., S. Masuyama, H. Ishikawa, & Y. Watano. 2007. Independent origins of tetraploid cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides*. *Journal of Plant Research* 120: 129–138.

- Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de la Torre, & B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
- Chang, Y., J. Li, S. Lu, & H. Schneider. (2013). Species diversity and reticulate evolution in the *Asplenium normale* complex (Aspleniaceae) in China and adjacent areas. *Taxon* 62: 673–687.
- Copeland, E. B. 1937. Hymenophyllum. *Philippine Journal of Science* 64: 1–188.
- Copeland, E. B. 1938. Genera Hymenophyllacearum. *Philippine Journal of Science* 67:1–110.
- Del Rio, C., S. Hennequin, G. Rouhan, A. Ebihara, P. P. Lowry II, J.-Y. Dubuisson, & M. Gaudeul. 2017. Origins of the fern genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) in New Caledonia: Multiple independent colonizations from surrounding territories and limited in situ diversification. *Taxon* 66: 1041–1064.
- Dubuisson, J. Y. 1997. Systematic relationships within the genus *Trichomanes* sensu lato (Hymenophyllaceae, Filicopsida): cladistic analysis based on anatomical and morphological data. *Botanical Journal of the Linnean Society* 123: 265–296.
- Dyer, R. J., V. Savolainen, & H. Schneider .2012. Apomixis and reticulate evolution in the *Asplenium monanthes* fern complex. *Annals of Botany* 110: 1515–1529.
- Ebihara, A., J.-Y. Dubuisson, K. Iwatsuki, S. Hennequin, & M. Ito. 2006. A taxonomic revision of the Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280.
- Ebihara, A., K. Iwatsuki, M. Ito, S. Hennequin, & J.-Y. Dubuisson. 2007. A global molecular phylogeny of the fern genus *Trichomanes* (Hymenophyllaceae) with

special reference to stem anatomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 155: 1–27.

ESRI. 2010. *ArcMap 10.1*. Redlands, California: Environmental Systems Research Institute.

Gonzatti, F. & P. G. Windisch. 2018. Flora of Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia* 69: 611–629.

Hall, T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.

Haufler, C. H., M. D. Windham, & E. W. Rabe. 1995. Reticulate evolution in the *Polypodium vulgare* complex. *Systematic Botany* 20 (2): 89–109.

Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki & J.-Y. Dubuisson. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283–301.

Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, & J.-Y. Dubuisson. 2006a. Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette* 17: 247–257.

Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, & J.-Y. Dubuisson. 2006b. New insights into the phylogeny of the genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae): revealing the polyphyly of *Mecodium*. *Systematic Botany* 31: 271–284.

Hennequin, S., A. Ebihara, J.-Y. Dubuisson, & H. Schneider. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special

reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 47–59.

Hirai, R. Y. & J. Prado. 2011. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil: Pteridophyta: 10. Hymenophyllaceae. *Hoehnea* 38: 501–510.

Hori, K., A. Tono, K. Fujimoto, J. Kato, A. Ebihara, Y. Watano, & N. Murakami. 2014. Reticulate evolution in the apogamous *Dryopteris varia* complex (Dryopteridaceae, subg. *Erythrovariae*, sect. *Variae*) and its related sexual species in Japan. *Journal of Plant Research* 127: 661–684.

IUCN. 2012. Guidelines for application of IUCN Red List criteria at regional and national levels: version 4.0. Ed. 2. Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN.

IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Available on: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed December 2019).

Iwatsuki, K. 1985. The Hymenophyllaceae of Asia, excluding Malesia. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo* sect. III, 8: 501–551.

Jacquin, N. J. Von. 1788. Collectanea ad botanicam, chemiam et historiam naturalem, spectantia cum figuris. *Collectanea* 2: 1–374.

Kessler, M. & A. R. Smith. 2017. Prodromus of a fern flora for Bolivia. X. Hymenophyllaceae. *Phytotaxa* 328: 201–226.

- Katoh, K., J. Rozewicki, & K. D. Yamada. 2017. *MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization*. Briefings in Bioinformatics bbx108. <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/> (accessed Dec 2018).
- Kumar, S., G. Stecher, & K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.
- Larsen, C., M. D. Arana, J. M. Acosta, & M. M. Ponce. 2017. Two new species segregated from *Hymenophyllum tunbrigense* (Hymenophyllaceae) in southern South America, based on morphological, anatomical, molecular and distributional evidence. *Phytotaxa* 303: 218–232.
- Lellinger, D. B. 1984. Hymenophyllaceae. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 38: 12.
- Lellinger, D. B. 1989. *The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó*: part I, Psilotaceae though Dicksoniaceae. Series: Pteridologia n. 2A. Washington: American Fern Society.
- Lellinger, D. B. 1994. Hymenophyllaceae. In Görts-Van Rijn, A.R.A. *Flora of the Guianas*. Series B: Ferns and Ferns allies. Fasc. 3. Germany: Koeltz Scientific Books.
- Lellinger, D. B. 2002. *A modern multilingual glossary for Taxonomic Pteridology*. Pteridologia n. 3. Washington: American Fern Society.
- Masuyama, S. & Y. Watano. 2005. Cryptic species in the fern *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongn. (Parkeriaceae). II. Cytological characteristics of three

cryptic species. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 56: 231–240.

Mettenius, G. H. 1864. Florae Novo-Granatensis: Filices. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* 5(2): 193–271.

Morton, C.V. 1968. The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 153–214.

Nylander, J. A. A. 2004. *MrModeltest v2*. Program distributed by the author.

Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Disponible at: <https://github.com/nylander/MrModeltest2>.

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

Proctor, G. R. 1977. Pteridophyta. Pp. 1-414 in *Flora of the Lesser Antilles*, vol. 2. Massachusetts: Jamaica Plain.

Proctor, G. R. 1985. *Ferns of Jamaica: a guide to the Pteridophytes*. Dorchester: The Dorset Press.

Proctor, G. R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 53: 1–389.

Ronquist F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, & J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematics Biology* 61: 539–542.

Sánchez, C. & M. G. Calluf. 1996. The genus *Hymenophyllum* Sm. in the Greater Antilles. Pp. 61–73. In *Pteridology in perspective*. ed. J. M. Camus, M. Gibby & R. J. Johns. London: Royal Botanic Gardens, Kew.

- Sessa, E. B., E. A. Zimmer, & T. J. Givnish. 2012. Unraveling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *BMC Evolutionary Biology* 12: 104.
- Sehnm, A. 1971. Himenofiláceas. Pp. 01-98 in Flora Ilustrada Catarinense (Himen). ed. R. Reitz. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- JSTOR. 2018. Global Plants on Jstor. <http://plants.jstor.org/> (acesso Nov. 2019).
- Stöver, B. C. & K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Sturm, J. W. 1859. Hymenophyllaceae. Pp. 239–304 in Flora Brasiliensis, vol.1(II), ed. C.V. Martius. Leipzig: Frid. Fleischer in Comm.
- Swartz, O. 1788. *Nova Genera et Species Plantarum seu Prodrromus Descriptionum Vegetabilium, Maximam Partem Incognitorum quae sub Itinere in Indiam Occidentalem Anis 1783–1787*. Stockholm: Bibliopoliis Acad. Swederi.
- Swartz, O. 1802. Genera et species Filicum: ordine systematico redactarum. *Journal für die Botanik* 1800(2): 1–135.
- Swofford, D. L. 2002. *PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods)*. Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Teixeira, G., & M. R. Pietrobon. 2015. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) na Mesorregião Metropolitana de Belém, Estado do Pará, Brasil. *Rodriguésia* 66: 807–827.
- Thiers, B. 2019. [continuously updated] *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (last accessed January 2019).



- Tryon, R. M. and R. G. Stolze. 1989. Pteridophyta of Peru, Part I. *Fieldiana Botany* 20: 1–145.
- Tryon, R. & A. F. Tryon. 1982. *Ferns and allied plants*. New York: Springer-Verlag New York Heidelberg Berlin.
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T. W. May, J. McNeill, A. M. Monro, J. Prado, M. J. Price, & G. F. Smith (eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Vasques, D. T., A. Ebihara, R. Y. Hirai, J. Prado, & M. Ito. 2019. Phylogeny of *Hymenophyllum* subg. *Mecodium* (Hymenophyllaceae), with special focus on the diversity of the *Hymenophyllum polyanthos* species complex. *Plant Systematics and Evolution* 305: 811–825.
- Xu, K-W., X-M. Zhou, Q-Y. Yin, L. Zhang, N. Thi Lu, R. Knapp, T. Tam Luong, H. He, Q. Fan, W.-Y. Zhao, X-F. Gao, W-B. Liao, L-B. Zhang. 2018. A global plastid phylogeny uncovers extensive cryptic speciation in the fern genus *Hymenasplenium* (Aspleniaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127: 203–216.
- Windisch, P.G. 1992. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Hymenophyllaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 13: 133–139.
- Windisch, P. G. 2010. Hymenophyllaceae. Pp. 538–540. In *Catálogo de plantas e fungos do Brasil-Vol. 1*. ed. R. C. Forzza et al. Rio de Janeiro: Instituto Andrea Jakobsson Estúdio, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

- Windisch, P. G. 2014. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no Estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica* 65: 15–48.
- Yatabe, Y., S. Masuyama, D. Darnaedi, & N. Murakami. 2001. Molecular systematics of the *Asplenium nidus* complex from Mt. Halimun National Park, Indonesia: evidence for reproductive isolation among three sympatric *rbcl* sequence types. *American Journal of Botany* 88: 1517–1522.
- Yatabe, Y., W. Shinohara, S. Matsumoto, & N. Murakami. 2009. Patterns of hybrid formation among cryptic species of bird-nest fern, *Asplenium nidus* complex (Aspleniaceae), in West Malesia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 160: 42–63.

APÊNDICE 1. Espécimes (espécie, voucher e país) utilizados na análise filogenética com seus respectivos números de *GenBank* para os marcadores *atpB*, *atpB-rbcL*, *rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* e *matK* respectivamente; novas sequências geradas para este estudo são apresentadas com um asterisco; a presença de um traço representa a ausência de dados. (*H.* = *Hymenophyllum*).

*H. apiculatum* Mett. ex Kuhn, *J.-Y. Dubuisson HV 1997-23*, Venezuela, EF463457, –, AF275642, AY775438, AY095131, –. Idem, *F. Gonzatti 3520*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. *H. armstrongii* (Baker) Kirk, *A. Smith 2610*, s.l., EF463458, –, –, –, AB162691, –. Idem, *A. Ebihara 01122\_03*, Nova Zelândia, –, –, AB162691, AB162691, –, –, *H. bivalve* Sw., *A. Ebihara 011216\_05*, Nova Zelândia, –, –, AB496573, AB496573, AB496593, –. *H. cruentum* Cav., *T.A. Ohsawa 2015*, Chile, –, –, AB191455, AB191455, –, –, *M. Wedin H38*, s.l., EF463460, –, –, –, AY095133, –. *H. cuneatum* Kunze, *P. Danton s.n.*, Chile, –, –, AY775401, AY775440, AY775415, –. *H. decurrens* (Jacq.) Sw., *Poncy 2874*, Guiana Francesa, –, –, MF144657, MF144625, MF144593, –. *H. demissum* (G. Forst.) Sw., *Glasgow 830*, Nova Zelândia, –, –, AY775402, AY775441, AY775416, –. *H. digitatum* (Sw.) Fosberg, *A. Ebihara 000224\_016*, Malásia, –, –, AB162680, AB162680, –, –. Idem, *J.-Y. Dubuisson HR-1999-11*, s.l., –, –, –, –, AY095120, –. Idem, *Game 86/08*, s.l., EF463461, –, –, –, –, –, *H. dilatatum* Sw., *Ebihara 011219-06*, Nova Zelândia, –, –, AB191444, AB191444, –, –. Idem, *W. C. Taylor 90584*, s.l., AY095138, –. Idem, *Brownsey s.n.*, s.l., EF463462, –, –, –, –, –, *H. flabellatum* Labill., *J. Nitta 63*, Tahiti, –, AB083279, EU122981, AB083279, AY775417, –. *H. fucooides* (Sw.) Sw., *Crane 930613-10*, s.l., –, –, U20933, –, –, –, Idem, *J.-Y. Dubuisson HV-1997-9*, Venezuela, EF463463, –,

–, AY775449, –, –, Idem, *M. Kessler et al. 7053*, Venezuela, –, –, –, –, –, AY095142. *H. hayatae* Masam., *Knapp 3713*, Taiwan, –, –, MF144666, MF144635, MF144603, –, *H. hirsutum* (L.) Sw., *J.-Y. Dubuisson HR-1999-6*, La Reunión, –, –, AY775407, AY775450, AY775432, –, Idem, *M. Kessler 9756*, EU352274, –, AF275645, –, –, –, *H. holochilum* (Bosch) C. Chr., *Kuo 4290*, Taiwan, NC\_039753, –, –, NC\_039753, NC\_039753, NC\_039753. *H. hygrometricum* (Poir.) Desv., *J.-Y. Dubuisson HR\_1999\_13*, La Reunion, EF463464, –, AY095113, AY775451, AY095118, –, *H. inaequale* (Poir.) Desv., *J.-Y. Dubuisson HR\_1999\_9*, La Reunión, EF463465, –, AY095112, AB217848, AY095122, –, *H. kuhnii* C. Chr., *G. Rouhan 517*, Tanzânia, –, –, AB496577, AB496577, AB496597, –, *H. microcarpum* Desv., *T. Asakawa 178\_6*, –, AB083289, AB083289, AB083289, –, –, *H. mnioides* Baker, *A. Ebihara 001228\_03*, –, –, AB217849, AB217849, DQ077944, –, *H. myriocarpum* Hook., *T. A. Ohsawa 174-4*, Bolívia, MN266845, MN266667, MN266576, MN266756. Idem, *J. Nitta 2325*, Costa Rica, –, MN266633, MN266542, –, Idem, *T. A. Ohsawa 180-3*, Bolívia, MN266765, MN266584, MN266493, MN266675. Idem, *T. A. Ohsawa 184-1*, Bolívia, MN266766, MN266585, MN266494, MN266676. Idem, *J. Nitta 110*, Costa Rica, MN266805, MN266623, MN266532, MN266715. Idem, *J. Nitta 159*, Costa Rica, MN266811, MN266629, MN266538, MN266720. Idem, *J. Nitta et al. 90*, Costa Rica, MN266830, MN266650, MN266559, MN266739. Idem, *M. Sundue & J. Nitta 1475*, Costa Rica, MN266838, MN266658, MN266567, MN266747. Idem, *T. A. Ohsawa 184-2*, Bolívia, MN266767, MN266586, MN266495, MN266677. Idem, *J. Nitta et al. 94*, Costa Rica, MN266831, MN266651, MN266560, MN266740. Idem, *T.A. Ohsawa 196-2*, Bolívia, MN266768, MN266587, MN266496, MN266678. Idem, *T.A. Ohsawa 208-3*, Bolívia, MN266769, MN266588, MN266497, MN266679. *H.*

*paniculiflorum* C. Presl, Knapp 2721, Taiwan, -, -, MF144680, MF144649, -, -. *H. parvum* C. Chr., G. Rouhan 1434, Madagascar, -, -, MF144681, MF144650, MF144618, -. *H. polyanthos* (Sw.) Sw., J.-Y. Dubuisson s.n., La Reunión, -, -, AY775405, AY775445, AY775424, -. Idem, A. Ebiahara 991122\_01, Japão, -, AB083276, AB083276, AB083276, AY775423, -. Idem, M. Kessler 3866, Venezuela, EF463467, -, AF275647, AB217847, AY095139, -. Idem, unknow 40, Polinésia Francesa, -, -, AY775406, AB217846, AY775425, -. Idem, J. Nitta 78, Polinésia Francesa, -, -, EU122986, -, -, -. Idem, S.c., VS7966, s.l., -, -, KM495204, -, -, -. S.c., TNS773469, Japão, -, -, AB574722, -, -, -. Idem, J. Nitta 170, Costa Rica, MN266812, MN266630, MN266539, MN266721. Idem, M. Sundue & J. Nitta 1483, Costa Rica, MN266839, MN266659, MN266568, MN266748. Idem, J. Nitta 2311, Costa Rica, MN266814, MN266632, MN266541, MN266723. Idem, F. Gonzatti 3991, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. *H. rarum* R. Br., A. Ebihara 011217-09, Nova Zelândia, -, -, AB496571, AB496571, GU200689, -. *H. scabrum* A. Rich., A. Ebihara 011223\_05, Nova Zelândia, -, AB083289, AB083289, AB083289, -. *H. schomburgkii* J.W. Sturm, F. Gonzatti 3873, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, F. Gonzatti 3968, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, F. Gonzatti 3921, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. *H. sibthorpioides* (Bory ex Willd.) Mett. ex Kuhn, J.-Y. Dubuisson HR\_1999\_1, La Reunion, EF463468, -, AB162688, AB162688, AY095127, -. *H. tunbrigense* (L.) Sm., Karzer 03, s.l., EF463469, -, -, -, -. Idem, A. Ebihara 021227-04, Chile, -, -, AB496579, AB496579, AY095123, -. *H. undulatum* (Sw.) Sw., J. Nitta & D. Barrington 2019, Costa Rica, MN266833, MN266653, MN266562, MN266742. Idem, J. Nitta 161, Costa Rica, MN266832, MN266652, MN266561, MN266741. Idem,

*J. Nitta et al. 96*, Costa Rica, MN266832, MN266652, MN266561, MN266741. Idem, *J. Nitta et al. 91*, Costa Rica, MN266834, MN266654, MN266563, MN266743. Idem, *D. F. Peralta s.n.*, Brasil, -, -, -, -, XXXX, -. *H. viridissimum* Fée, *F. Gonzatti 4014*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 4060*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. *H. sturmii* Bosch, *F. Gonzatti 2916*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 2994*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 3086*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 3869*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 4019*, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 4375*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. Idem, *F. Gonzatti 4018*, Brasil, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX, XXXX. *H. wrightii* Bosch, *A. Ebihara 000901\_01*, Japão, -, AB083277, AB083277, AB083277, AY775430, -.

## Capítulo IV

**Revision of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* (Hymenophyllaceae) in the  
Atlantic forest domain (Brazil), Based on Molecular and Morphological  
Evidence<sup>4</sup>**

---

<sup>4</sup>Manuscrito submetido para publicação no periódico Systematic Botany.

GONZATTI ET AL.: *HYMENOPHYLLUM* SUBG. *SPHAEROCIONIUM* IN ATLANTIC FOREST DOMAIN

**Revision of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* (Hymenophyllaceae) in the Atlantic forest domain (Brazil), Based on Molecular and Morphological Evidence**

**Felipe Gonzatti,<sup>1,2,4</sup> Paulo G. Windisch,<sup>2</sup> Fernando J. Scariot,<sup>3</sup> Sergio Echeverrigaray,<sup>3</sup> and Mara R. Ritter<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Herbário da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul – UCS. Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brazil, [fgonzatti@ucs.br](mailto:fgonzatti@ucs.br).

<sup>2</sup>Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul-UFRGS, Campus do Vale Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brazil.

<sup>3</sup>Laboratório de Microbiologia Aplicada da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul- UCS, Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brazil.

<sup>4</sup>Author for correspondence.



**Abstract**—The subgenus *Sphaerocionium* comprises the largest number of species of *Hymenophyllum* and occurs mainly in cloud forests of the Neotropical region. In Brazil, the species of *Hymenophyllum* are still poorly known especially due to the absence of recent monographies. Our aim was to perform a synopsis of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* in the Atlantic forest domain based on morphological and molecular data. Field samples and herbarium specimens were morphologically analyzed using stereomicroscope, optical microscopy and scanning electron microscopy, while phylogenetic relationships were evaluated by sequence comparison of plastidial *trnG-R* and *rps4-trnS* regions. The morphological and phylogenetic evidences led to the recognition of 14 taxa along the Atlantic forest, five of them endemic. An identification key to all species is included. A taxonomic and nomenclatural revision resulted in 16 new lectotypifications. We updated the conservation status and the geographical distributions patterns of all species.

**Keywords**— Brazilian Atlantic Forest, endemism, fern systematics, Hymenophylloideae, *Hymenophyllum vestitum*, taxonomy, trichome morphology.

**Resumo**— *Sphaerocionium* representa o subgênero com maior riqueza florística dentro do gênero *Hymenophyllum*, e distribui-se principalmente nas florestas tropicais da região Neotropical. No Brasil, as espécies de *Hymenophyllum* ainda são pouco conhecidas, devido à falta de estudos detalhados para delimitação dos taxa. Nosso objetivo é apresentar uma revisão das espécies de *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* ocorrentes no domínio da Floresta Atlântica brasileira, baseada em dados morfológicos e moleculares. Para tanto, amostras de campo e de herbários

foram analisadas morfológicamente através de estereomicroscopia, microscopia óptica e microscopia eletrônica de varredura. As relações filogenéticas entre as espécies foram testadas através da análise das regiões plastidiais *trnG-R* e *rps4-trnS*. As evidências morfológicas e moleculares permitiram o reconhecimento de 14 espécies para o domínio da Floresta Atlântica, cinco delas endêmicas. Uma revisão taxonômica e nomenclatural está sendo apresentada, na qual são propostas 16 novas lectotipificações. Nós atualizamos o status de conservação e o padrão de distribuição geográfica para todas as espécies. Uma chave dicotômica para a identificação das mesmas também é apresentada.

**Palavras-chave**—Endemismos, Floresta Atlântica Brasileira, *Hymenophylloideae*, *Hymenophyllum vestitum*, morfologia de tricomas, sistemática de samambaias.

Hymenophyllaceae is considered an early-diverged group of leptosporangiate ferns, that includes about 430 species and commonly called of filmy ferns (PPGI 2016). Its diversification from Gleicheniales is dated to the Permian, with later divergence in two major lineages during the Jurassic period (Pryer et al. 2004; Hennequin et al. 2008). Currently, the filmy ferns are classified into two subfamilies: *Trichomanoideae* C. Presl, that includes nine genera with tubular involucre (campanulate), and *Hymenophylloideae* Burnett. with a single genus *Hymenophyllum* Sm., characterized by bivalvate indusia (PPGI 2016). The family Hymenophyllaceae is monophyletic (Hasebe et al. 1995; Pryer et al. 2001; Ebihara et al. 2006; Kuo et al. 2018; Shen et al. 2018) and characterized by peculiar morphological traits like a laminar tissue with one cell thick, the absence of stomata and cuticles, and sporangia with oblique annulus and green spores (Copeland 1938; Tindale 1963; Morton 1968; Tryon and Tryon 1982; Tryon and Lugardon 1991).

The genus *Hymenophyllum* includes about 250 species widely distributed in tropical and temperate forests of the world (Ebihara et al. 2006), occurring essentially as epiphytes in hygrophilous environments of highland forests (usually upper 1300 m sea level) (Hennequin et al. 2008; Krömer and Kessler 2006). Several phylogenetic studies sustained the monophyly of the genus *Hymenophyllum*, based mainly by the synapomorphy of the bivalve involucre (Pryer et al. 2001; Hennequin 2003; Hennequin et al. 2003, 2006a, 2006b). Within *Hymenophyllum*, ten monophyletic subgenera are recognized based on morphologic and molecular data (Ebihara et al. 2006; Del Rio et al. 2017). Three of them [*Pleuromanetes* (C.Presl) Ebihara & K.Iwats., *Diploöphyllum* (Bosch) Ebihara & K.Iwats. and *Cardiomanetes* (C.Presl.) Ebihara &

K.Iwats.] with few representatives and restricted to the Paleotropics. Subgenus *Fuciformia* Ebihara & K.Iwats. presents two species distributed in temperate forests of South America (Chile) and New Zealand. The other subgenera *Hymenophyllum*, *Sphaerocionium* (C.Presl) C.Chr., *Mecodium* C.Presl ex Copel., *Globosa* (Prantl) Ebihara & K.Iwats., *Myrmecostylum* (C.Presl) Ebihara & K.Iwats. and *Hymenoglossum* (C.Presl) R.M. Tryon & A.F. Tryon, are all lineages with representatives in the Neotropical flora.

Subgenus *Sphaerocionium* diversified 37.2 Mya, at the Eocene period (Del Rio et al. 2017), and constitute a very characteristic group within *Hymenophyllum*, due to the trichomes on rhizomes and laminar surfaces, which can range from simple and unicellular to different compositions and ramification ranks (Copeland 1938; Morton 1947). The homogeneity of *Sphaerocionium* remained doubtful for a long time, because the uncertain position of *Microtrichomanes* (Mett.) Copel., a genus that presents intermediary morphological features between *Trichomanoideae* and *Hymenophylloideae* subclade (Iwatsuki 1975). *Microtrichomanes* comprises about 14 paleotropical species and shares with *Hymenophyllum* the segmentation pattern in the fronds and the presence of simple/stellate reddish trichomes. However, it differs from *Hymenophyllum* by the conical shape of the involucre, which resembles those of species within the *Trichomanoideae* subclade (Iwatsuki 1975, 1982). Phylogenetic approaches have recovered the species of *Microtrichomanes* as sister to the Paleotropic species of *Sphaerocionium* (Ebihara et al. 2004), that together with Neotropical species of *Sphaerocionium*, comprises a monophyletic subgenus of *Hymenophyllum*, including about 65 species (52 in Neotropics and 13 in Paleotropics) (Iwatsuki 1982, Ebihara et al. 2004, Ebihara 2006; Hennequin et al. 2003, 2006b).

The first infra subgeneric classification of *Sphaerocionium* was established by Presl (1845), who segregated the species in three main groups: *Stellata*, *Pilosa* and *Glabra*, based on the trichomes density of the fronds. This classification included species of other subgenera such as *Myrmecostylum*, *Mecodium*, and *Globosa*. In the Neotropical revision of *Sphaerocionium*, Morton (1947) presented an informal classification based on trichome distribution patterns, segregating the taxa in two groups *Ciliata* and *Lanata*. Later, in his taxonomic system to Hymenophyllaceae, Morton (1968) proposed a formal classification of subgenus *Sphaerocionium*, recognizing two sections: sect. *Sphaerocionium* for the many Neotropical taxa, and sect. *Apteropteris* (Copel.) Morton, that included the single species *Hymenophyllum malingii* (Hook.) Mett., from New Zealand. In *Sphaerocionium* sect. *Sphaerocionium*, Morton (1968) included four subsections: subsect. *Ciliata* Prantl (species with trichomes only on veins and on frond margins), subsect. *Plumosa* Prantl (species with perpendicular wings on veins), subsect. *Hirsuta* Prantl (species with trichomes over the entire laminar surface), and subsect. *Leptocionium* (C.Presl) Morton (which included only one species, *Hymenophyllum dicranotrichum* (C.Presl) Sadeb., nowadays belonging to subg. *Hymenophyllum*).

The tropical regions of New World present the highest species richness of *Sphaerocionium* (Copeland 1937). In the New World, there are three main centers of diversity of *Hymenophyllum*: one composed of the tropical forests of Central America, from southern Mexico and the Caribbean Islands to Bolivia and the Guiana plateau, where the type of *Sphaerocionium* comes from (Kramer 1978; Proctor 1985; Tryon and Stolze 1989; Lellinger 1994; Mickel and Smith 2004; Kessler and Smith 2017);

the second composed of tropical forests (rainforest and mixed forest) of the Atlantic forest domain of Brazil (Sehnem 1971; Windisch 2014; Gonzatti and Windisch 2018); and the third covering from the subtropical forests of Southern Chile (Coquimbo) and Neuquén and Rio Negro in Argentina, to the temperate forests of Tierra del Fuego in the extreme south of South America (Diem and Lichtenstein 1959; Larsen et al. 2014). In general, *Sphaerocionium* is more diverse in tropical forests of Central America and of the Atlantic forest domain. In the southern portion of South America, only *Hymenophyllum ferrugineum* Colla has been recorded (Larsen et al. 2014).

The Atlantic forest is one of the Neotropical centers of diversity and endemism of ferns and lycophytes (Tryon 1972; Salino and Almeida 2008). This formation extends from Rio Grande do Sul (30° S) to Rio Grande do Norte (05° N), and comprises an assemblage of tropical and subtropical forests that includes many phytophysiognomies like rainforest, mixed forest [with presence of *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntz.], deciduous forest, semideciduous forest, “restinga”, highland grassland and “campos rupestres” (Fiaschi and Pirani 2009). These phytophysiognomies range from the sea level to 2,000 m, and cover the main mountains chain of Serra Geral, Serra do Mar, Serra da Mantiqueira, Serra do Espinhaço, and many other minor mountains along the Brazilian east border.

The first floristic study of *Hymenophyllum* from the Atlantic forests was compiled by Johann W. Sturm for Martius’s *Flora Brasiliensis* (1859), who treated the reduced number of samples available at that time and that were collected by naturalists such as C.V. Martius, F. Sellow, G. Gardner, H.K. Beyrich, G.H. Langsdorff, G.A. Lindberg, L.A. Chamisso, J. Pohl (in Atlantic forest), O. Swartz, J.W.K. Moritz, A.

Fendler, R. Spruce, R. Schomburgk and others (Amazonian forest and Central America). In the treatment Sturm proposed nine species within the *Sphaerocionium* group occurring in the Brazilian territory and adjacent areas, three of them new. Féé (1869) proposed additions of occurrences and new taxa in the monumental “Cryptogames Vasculaires du Brésil”, based on the novelties collected by A.F.M. Glaziou mainly in Rio de Janeiro. In this compilation, Féé considered 15 species of *Sphaerocionium*, with the taxon *Hymenophyllum rufum* Féé as new.

Morton (1947) proposed a wide revision of subg. *Sphaerocionium* of the Neotropical region, recognizing twelve taxa in the Atlantic forest. Unfortunately, some taxa such as *Hymenophyllum silveirae* Christ, *H. venustum* Desv., *H. sampaioanum* Brade & Rosenst. and related species, remained poorly clarified due to the low sampling available. Lately, increasing of sampling, new taxa descriptions and local floristics surveys were performed in Atlantic forest giving raise doubts about the delimitation of the current Brazilian species within subg. *Sphaerocionium* (Brade 1951; Sehnem 1956; Sehnem 1971; Lorscheitter et al. 1999; Christenhusz et al. 2009; Windisch 1992a, 2014; Gonzatti & Windisch 2018). Herbarium specimens of many groups such as *H. pulchellum*/*H. rufum*/*H. plumosum*, *H. fragile*/*H. venustum*, *H. elegans*/*H. crispum* still remain confused at major herbaria because of their similarities in fronds shape, indument, and habitat. The identity of and biogeographic distribution in the Atlantic forest of other species such as *Hymenophyllum caparaoense* Brade, *H. delicatulum* Sehnem, *H. filmenofilicum* Christenh. & Schwartsb., remains doubtful because it was never studied taxonomically after the original description.

*Hymenophyllum hirsutum*, however is perhaps the most difficult species, because it has a wide geographical distribution and substantial morphological variation. Its delimitation has been questioned for a long time, because many related names such as *H. vestitum* (C.Presl) Bosch, *H. ulei* Christ & Giesenh., *H. elatius* Christ, *H. caulopteron* Fée, *H. garderianum* Sturm, *H. microcarpum* Fée (not Desv.), *H. ciliatum* var. *tuberosum* Rosenst., and *H. ciliatum* var. *abbreviatum* Rosenst. have been generally attributed to robust forms of *H. hirsutum* from the Atlantic forest. In Morton's treatment (1947), those species were precipitate synonymized in *H. hirsutum* due to the lack of good morphological characters granting their separation. Later, Lellinger (1991) segregated the populations of *H. hirsutum* from southeast of Brazil to *H. vestitum*, based on the fronds size and the more branched trichomes, instead of shorter fronds and less branched trichomes in *H. hirsutum*, that remained restrict to Central America and Amazonian domain. This propose was little applicable to Atlantic forest population due to the features overlap between both taxa and its geographical co-occurrence, giving rise to many confusions in the herbarium specimens.

Currently, with more samples and other tools available, we are proposing a review of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* of the Atlantic forest domain, that includes the following specific objectives: to infer the phylogenetic relationships of *Sphaerocionium* Atlantic species; to test if the morphological grouping proposed and by Morton (1968) (*Ciliata*, *Hirsuta* and *Plumosa*) corresponds to a natural grouping; to propose useful morphological characters to recognize the taxa, especially for the *Hymenophyllum hirsutum* complex. Also, we present an identification key based on



vegetative characters, morphological descriptions, and illustrations for all the species, as well as data on their geographical distributions and conservation status.

## MATERIALS AND METHODS

***Taxon Sampling and Taxonomic Treatment*** — Herbaria revisions were performed through visits, loans or virtual access. The following herbaria collections were studied: B, BHCB, BM, BOTU, BR, CEPEC, CESJ, ESA, FI, FLOR, FURB, G, GH, GOET, HAL, HAS, HB, HRCB, HUCP, HUCS, HUEFS, ICN, IPA, K, LD, LE, MBM, MBML, MEL, MO, MPU, NY, OURP, P, PACA, PEUFR, PI, R, RB, S, SBT, SI, SJRP, SP, SPF, UC, UEC, UFP, UFRN, UPCB, UPS, US, VIC, VIES, VT, and W (herbarium acronyms follow Thiers 2019, updated continuously). Literature was revised to identify potential localities and to direct the field collections. Field trips were carried out during 2016 to 2018 in Atlantic forest formations from the following Brazilian states: Pernambuco, Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, and Rio Grande do Sul. In the field, herbarium vouchers and silica material for later DNA isolation were collected with ecological information and photos. All samples were deposited in the HUCS Herbarium, with duplicates at ICN. Lectotypifications were proposed only when all specimens were available to consult, following the rules of the ICN (International Code of Nomenclature) (Turland et al. 2018) and recommendations proposed by McNeill (2014) and Prado et al. (2015). The specimens cited in the taxonomic treatment are limited to two or three for each Brazilian state, the complete list of material examined can be consulted in the Appendix 2.

**DNA Sequencing and Phylogenetic Analyses**— The molecular phylogenetic analysis included 37 DNA sequences. Twenty-two were obtained of samples collected along the Atlantic Forest, and 15 obtained from Hennequin et al. (2003, 2010) available in the GenBank (Appendix 1). The ingroup was composed by species of the subgenus *Sphaerocionium*, while the subgenus *Hymenophyllum*, *Mecodium*, and *Globosa* were included as outgroups (Appendix 1). Species with well-defined taxonomy were represented by single sequences (*Hymenophyllum crispum* Kunth, *H. delicatulum* Sehnem, *H. fragile* (Hedw.) C.V. Morton, *H. venustum* Desv., *H. rufum* Fée, *H. trichophyllum* Kunth, *H. pulchellum* Schltld. & Cham., and *H. plumosum* Kaulf., while two to six samples of *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw., *H. elegans* Spreng., *H. vestitum* (C. Presl) Bosch, and *H. microcarpum* Desv., were analyzed. The included species represent the morphological and geographical range along the distribution pattern of the taxon in the Atlantic forest domain. The species *H. glaziovii* Baker and *H. trapezoidale* Lienb. were not included in the molecular analysis because available populations were not found in the field.

Total DNA of the 22 specimens was extracted from samples stored in silica gel using the CTAB protocol proposed by Doyle and Doyle (1987). The plastid coding region *rps4* gene plus the intergenic spacer *rps4-trnS*, and the non-coding region *trnG* plus the *trnG-trnR* intergenic spacer, were amplified by PCR using the primer pairs *rps5-trnS* (Souza-Chies et al. 1997, Pryer et al. 2001, Hennequin et al. 2003) and *trnG1F-trnR22R* (Nagalingum et al. 2007, Hennequin et al. 2010), respectively. PCR conditions were those adopted by Hennequin et al. (2003) with some modifications: *trnG-R* region- denaturation for 1 min at 94°C, 35 cycles of 15s at 94°C, 30s at 54°C,

and 1 min at 72°C, followed by an extension step of 7 min at 72°C and 5 min at 4°C; and *rps4-trnS* region- denaturation for 1 min at 90°C, 35 cycles of 1 min at 94°C, 1 min at 52°C, and 1 min at 72°C, with an extension for 10 min at 72°C followed by 5 min at 4°C. Amplifications products obtained by PCR were enzymatically purified by ExoI/Sap (Thermo Fisher®, Santa Clara, California, USA) treatment, and sequenced, on a ABI 3500 genetic analyzer using primers *rps5*, *trnS*, *trnG2F*, and *trnR22R*, and the BigDye terminator cycle sequencing kit (Thermo Fisher®, Santa Clara, California, USA). High quality forward and reverse sequences were aligned to obtain a consensus sequence using BioEdit software (Hall 1999).

The alignments of DNA sequences were conducted with the MAFFT 7 software (Kato et al. 2017), and manually revised in MEGA 7 (Kumar et al. 2016). Each region was treated individually for alignment, gap coding, and evolutionary model estimation, and Bayesian inference (BI) and maximum parsimony (MP) analysis were performed with the combined data. All length mutations were coded automatically with SeqState 1.4.1 (Müller 2005), applying the modified complex indel coding method (Simmons et al. 2007). The indel matrix was appended to the sequence matrix for Bayesian (BI) analyses.

The MP analysis was conducted in PAUP\* 4.0b10 (Swofford 2002). The strict and majority-rule consensus trees were obtained from all most-parsimonious trees and the robustness of nodes was inferred using MP with 1000 bootstrap replicates of heuristic searches (100 random addition replicates, tree-bisection-reconnection–TBR branch swapping and multrees on). For BI analyses, the most appropriate evolutionary model for each partition data was implemented by MrModeltest 2.3

(Nylander 2004). The best model indicated for both regions, in the Akaike information criterion (AIC), was GTR + G. The BI analyses were run using the MrBayes v.3.2.6 program (Ronquist et al. 2012), with the following parameters: two simultaneous and independent Markov Chain Monte Carlo (MCMC) runs, each with four Markov chains starting with a random tree, performing simultaneously  $10^7$  generations and sampling trees every 100 generations; the first 25 % trees from each run were discarded as burning; the 50% majority-rule consensus tree produced by the resulting trees from the two independent runs; and Bayesian posterior probabilities (PP) for the resulting tree. Phylogenetic consensus trees resulting from MP and BI analyses were outgroup-rooted (in the subgenus *Globosa*) and edited with TreeGraph (Stöver and Müller 2010). Bootstraps value (BS) were reported on the BI topology to summarize the results of all analyses at once.

***Morphologic and Ultrastructural Analyses***—Specimens were examined using a stereomicroscope and measurements were taken with a ruler or using a pachymeter. Measurements were made considering wider measure of any given structure. The terminology follows Lellinger (2002), and the term involucre was used instead of indusium. Scanning Electron Microscopy by field emission gun (SEM/FEG) was performed to describe the indument patterns of the laminar margin and veins. All species were studied, with the exception *Hymenophyllum glaziovii* Baker and *H. trapezoidale* Liebm. which were analyzed only optically as were not available for SEM. Type material was studied through personal visits or analyzing high resolution images. Fragments of herborized samples were selected and fixed in stubs using adhesive carbon strip, with posterior gold deposition (15 nm, for 60 s, with current

of 35 mA) in coater Denton Vacuum, Desk V. The microscopy was carried out in the Laboratory of Electron Microscopy “Professor Israel Baumvol” (Caxias do Sul University) in a Tescan, Mira3 microscope. A comparative table summarizing the patterns of the trichomes on the different frond parts was prepared. Specimens of different populations along the geographical distribution pattern were analyzed, in order to cover all morphological variation. The following characters: presence or absence of wings on stipite and rachis, segmentation pattern of pinnae, and position of the taxa in Morton’s classification, were analyzed. The spore morphology was not considered as a useful character due to the low variation of the ornamentation (Morbelli et al. 2010).

**Conservation Status** — The suggestions about the threatened status was inferred following the IUCN Red List guidelines adapted to local lists (IUCN 2019). The status was defined through the online tool GeoCAT algorithm (Bachman et al. 2011), where were estimated the extent of occurrence (EOO) and occupancy area (AOO) based in the occurrences in the study area. A database with the geographical coordinates of all herbarium records that represented a local population was compiled (Rivers et al. 2010). Geographical coordinates were obtained from original data of exsiccate label or through of “GeoLoc” tool, available on “SpecieLink” (<http://www.splink.org.br/index>) platform. The coordinates search was performed using the specific localities or the municipality name. For disjunct species was used only the AOO despite EOO, and the grid of occupation of the subpopulations was 2 km<sup>2</sup>, according to recommended by IUCN (2019) and Rivers et al. (2010).

## RESULTS

***Molecular Phylogenetic Analyses*** — The combined aligned sequences yield 1949 bp, corresponding to 554 bp, 380 bp, and 1015 bp of the *rps4*, *trnS* and *trnG-R* regions, respectively. The overall combined sequences allowed to identify 1348 conserved characters (471 bp in *rps4*, 380 bp in *trnS*, and 661 bp in *trnG-R*), 596 low informative variations (83 bp in *rps4*, 164 bp in *trnS*, and 349 bp in *trnG-R*) and 292 parsimony informative characters (33 bp in *rps4*, 88 bp in *trnS*, and 171 in *trnG-R*). The informative positions represented 15% of the combined sequences (6% in *rps4*, 23% in *trnS*, and 17% in *trnG-R*). Indels coding resulted in 44 characters (13 within *trnS*, and 31 within *trnG-R*).

The MP analysis resulted in two most parsimony trees with 967 steps, consistency index (CI) of 0.756, and a retention index (RI) of 0.827. The MP and BI topologies were highly similar, showing no incongruences between them. Because this, we opted to present the topologies (phylogram and rectangular cladogram) obtained by the IB analysis, and map the support values of MP summarized on the branches of the cladogram (Fig. 1).

The outgroups were retrieved in two paraphyletic clades. The species of the subgenus *Globosa* (*Hymenophyllum demissum* (G.Forst.) Sw., and *H. atrovirens* Colenso) formed a well-supported clade with posterior probability (PP = 1.0) and bootstrap support (BS = 97%) values. The other clade was formed by two groups that include the representatives of the subgenus *Mecodium* and *Hymenophyllum*,

respectively. These subgenera (*Mecodium* and *Hymenophyllum*) were supported by high PP (1.0) and BS (99%) values.

The internal group composed by the species of the subgenus *Sphaerocionium* formed a monophyletic group with PP and BS values of 1.0 and 94%, respectively. The species of the subgenus *Sphaerocionium* were recovered in three main clades. One of them, supported by PP (0.99) and BS (66%), included *Hymenophyllum frankliniae* Colenso, *H. lanceolatum* Hook. & Arn., *H. lyallii* Hook. f., and *H. digitatum* (Sw.) Fosberg, from Asia and Oceania continents. The second clade was formed by a single sequence corresponding to *Hymenophyllum hygrometricum* (Poir.) Desv, from continental Africa, and supported by PP (1.0) and BS (100%). The third, and largest clade, was formed by representatives of twelve species from the Neotropical region, among which are all the specimens collected along the Atlantic forest and sequenced in the present study. This large monophyletic group, supported by PP (1.0) and BS (100%), was further subdivided in three subclades (I, II and III).

The clade I is a well-defined group (PP = 1.0; BS = 100%) formed by a mix of *Ciliata* and *Hirsuta* species. This subclade is further divided in two clades, one well-supported (PP=1.0; BS= 98%) composed by *Hymenophyllum rufum*, *H. trichophyllum*, *H. pulchellum*, and another formed by the four samples of *H. vestitum*. *H. rufum* was defined as a distinct taxon with full support in IB and 98% in MP analysis. *Hymenophyllum trichophyllum* and *H. pulchellum* are recovered as sister species (PP = 1.0; BS = 99%), and only two mutations between these species were observed across the sequences of both markers. The four samples of *Hymenophyllum vestitum* were recovered in two main sister clades, one well-supported (PP = 0.99; BS = 61%)

that clade two samples from nebular forest (*H. vestitum* I and *H. vestitum* II), and another also well-supported (IB = 1.0; BS = 84%) that includes two samples from rainforests (*H. vestitum* III and *H. vestitum* IV) (Fig. 1). Across the 1949 bp analyzed, the two main clades of *H. vestitum* differ by only 6 bp.

The clade II includes *Hymenophyllum crispum* Kunth, *H. delicatulum* Sehnem, *H. elegans* Spreng., *H. fragile* (Hedw.) C.V. Morton, *H. venustum* Desv., *H. microcarpum* Desv., and *H. plumosum* Kaulf., only well supported in IB analysis (PP = 0.98). This clade includes *Ciliata*, *Hirsuta* and *Plumosa* species in three main clades: one formed by the *Plumosa* species *Hymenophyllum plumosum*; one by the two samples of the *Ciliata* species *H. microcarpum* (PP=1.0; BS=100%); and a last clade (PP=1.0; BS=77%) which is a polytomy that includes three subclades with *Hirsuta* and *Ciliata* species. One of the subclades is well-supported (PP=1.0; BS=100%) and includes the *Hirsuta* species *H. fragile* and *H. venustum*, the other two subclades recovered *Ciliata* species, one of them *H. delicatulum* and *H. crispum* (PP=1.0; BS=94%), and other including the three *H. elegans* samples included in this study (PP=1.0; BS=100%). No mutations were observed across the sequences of *H. fragile* and *H. venustum*. The three samples of *H. elegans* were recovered together, in two clades. The sample *H. elegans* I (from Paraná, Parque Estadual de Vila Velha) was recovered sister to the other samples *H. elegans* II and *H. elegans* III (from Santa Catarina and São Paulo, respectively).



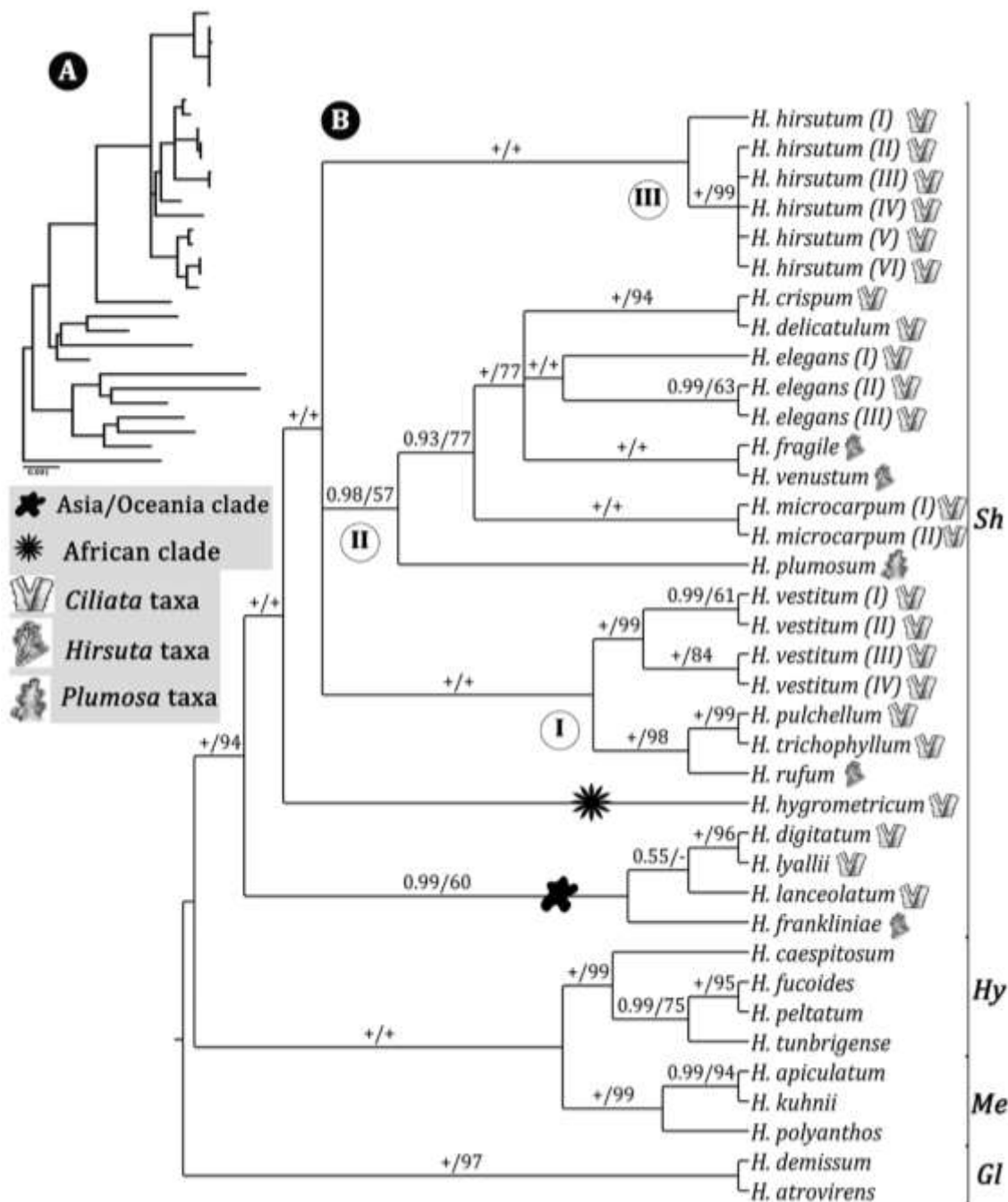


FIG. 1. Phylogenetic relationship among the *Sphaerocionium* species from the Atlantic forest domain, based on the combined *rps4-trnS* and *trnG-R* dataset. A. Phylogram of the 50% majority-rule consensus tree obtained by Bayesian Inference (BI). B. Rectangular cladogram of consensus tree obtained by Bayesian Inference (BI) and maximum parsimony (MP) analysis, with support values presented above the branches. Posterior probabilities (PP) and bootstrap support (BS) values are separated by a slash respectively. The plus sign represents 1.0 of PP and 100% of BS.

The dash sign represents BS values below 50%. *Sh*: subgenus *Shaerocionium*; *Hy*: subgenus *Hymenophyllum*; *Me*: subgenus *Mecodium*; *Gl*: subgenus *Globosa*.

The clade III is strongly supported (PP=1.0; BS=100%) and composed by Atlantic forest samples and an African sample of *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw (Fig. 1). The African sample is sister to the five Atlantic specimens of *H. hirsutum*, which formed a polytomy (PP = 1.0; BS = 99%). We found some genetic differentiation between the Neotropical samples and African samples of *H. hirsutum* that includes 34 mutations (substitutions, inversions and insertions events) across the 1949 bp analyzed.

**Morphologic and Ultrastructural Analyses**— A comparative table presents a summary of several morphological characters of all the species in study area (Table 1). Scanning electron microscopy (SEM) reveals that all species studied present stellate trichomes, a synapomorphy of the *Sphaerocionium* subgenus (Ebihara et al. 2006). The trichomes found in the 14 Atlantic species studied, range from simple to dendritic (Fig. 2 A–H), and can be grouped morphologically in three main groups according to their distribution on the fronds: one composed by species with trichomes only on veins, laminar margins and involucre margins (*Ciliata*), including *Hymenophyllum crispum*, *H. delicatulum*, *H. elegans*, *H. glaziovii*, *H. hirsutum*, *H. microcarpum*, *H. pulchellum*, *H. trapezoidale*, *H. trichophyllum*, and *H. vestitum*; the second group of species with trichomes spread on all laminar surface (*Hirsuta*), including: *H. fragile*, *H. rufum* and *H. venustum*, and the third group composed by the species that present perpendicular wings on veins (*Plumosa*) that includes only *H. plumosum*.

In the ciliate group, two main patterns could be observed: I, a mix of simple, furcate/stellate and basally twice bifurcate trichomes, present in the species *H. crispum* (Fig. 3A), *H. elegans* (Fig. 3B) and *H. microcarpum* (Fig. 3C); II, a mix of furcate, stellate, basally twice furcate, basally twice stellate and dendritic present in *H. delicatulum* (Fig. 3D), *H. hirsutum* (Fig. 3F), *H. glaziovii*, *H. pulchellum* (Fig. 4A), *H. trapezoidale*, *H. trichophyllum* and *H. vestitum* (Fig. 3E). All species, with exception *H. pulchellum* and *H. trichophyllum* present very distinct trichome composition patterns, that can be used as diagnostic characters for the recognition of the taxa. *H. vestitum* trichomes differs strongly from *H. hirsutum* because the number and length of branches cells range from two to four times longer than the stalk cell, and frequently in greater number (3–8), forming a denser and less harsh indument (Fig. 3E). Instead of, the *H. hirsutum* trichomes presents stalks cells, so longer than branch cells, or at most two times longer, and branches number of two or three (-4) (Fig. 3F).

The lanate species group present two main trichomes patterns, one formed by sessile or stalked stellate trichomes that include *H. fragile* (Fig. 4B) and *H. venustum*, and a second group including *H. rufum* (Fig. 4C), with stellate and dendritic trichomes. *H. plumosum* of *Plumosa* group, is distinctive by presence of perpendicular wings on veins in adaxial surface (Fig. 4D) covered with stellate and dendritic trichomes.

TABLE 1. Comparative table among the fourteen taxa of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* occurring in Atlantic forest domain. The characters include the presence and type of trichomes on stipes, veins and laminar margin and surface. Also, presence of wings on stipes and rachis, segmentation pattern of pinnae and position in Morton's classification (Morton 1968).

Taxa	Trichomes on stipes	Trichomes distribution on lamina	Trichomes composition on laminar margin	Trichomes composition on axes and veins	Laminar trichomes density	Stipes wings	Rachis wings	Pinnae segmentation pattern	Position on Morton's classification
<i>H. crispum</i> Kunth	Simple	Margin and veins only, on both surfaces	Simple or basally bifurcate	Stellate (1–4 branches), stalked.	Puberulus	Absent	Non-winged	1-2-pinnatifid. Patents	<i>Ciliata</i>
<i>H. delicatulum</i> Sehnem	Simple at base, stellate toward the apex	Margin and veins only, on both surfaces	Basally twice-bifurcate or basally twice-stellate	Bifid or stellate (3–5 branches), long stalked.	Tomentose	Absent	Completely winged	Simple or furcate	<i>Ciliata</i>
<i>H. elegans</i> Spreng.	Simple	Margin and veins only, on both surfaces	Basally twice-bifurcate, basally bifurcate, or one bifurcate more one simple	Simple or bifurcate, rarely stalked stellate.	Puberulus	Absent	Winged toward the apex	1-pinnatifid, patents	<i>Ciliata</i>
<i>H. fragile</i> (Hedw.) C.V. Morton	Simple at base, stellate toward apex	Scattered on both surfaces	Stellate (4–8 branches), sessile or very short stalked	Stellate (4–8 branches), sessile and short stalked mixed	Tomentose	Absent or vestigial in the apex	Completely winged	Pinnatifid	<i>Hirsuta</i>
<i>H. glaziovii</i> Baker	Furcate at base, stellate toward apex	Margin and veins only, on both surfaces	Basally furcate, basally twice stellate	Furcate, stellate and twice stellate	Tomentose	Absent	Winged toward the apex	Pinnatifid	<i>Ciliata</i>
<i>H. hirsutum</i> (L.) Sw.	Simple at base. Stellate/dendritic toward the apex	Margin and veins only, on both surfaces	Basally furcate-stellate, basally twice furcate or one stellate with one simple branch	Basal twice-bifurcate, stellate, basally twice stellate or dendritic. Stelle with 1–3 (-4) branches (Equal or 2 time longer than stalk).	Hirsute	Winged since proximal first third	Completely winged	Pinnatifid to 2-pinnatifid. Patents	<i>Ciliata</i>

<i>H. microcarpum</i> Desv.	Simple at base, stellate/dendritic toward the apex	Margin and veins, only in abaxial surface. Glabrescent on adaxial surface	Simple, appressed	Furcate, stellate (1– 3 branches) or dendritic on rachis and costa. Simple appressed on veins	Strigose	Present in the apical third	Completely winged	1-pinnate- pinnatifid	<i>Ciliata</i>
<i>H. plumosum</i> Kaulf.	Simple to dendritic, glabrescent toward the apex	Scattered on both surfaces	Stellate (5–10 branches), sessile	Stellate (5–10 branches) to dendritic, shortly stalked	Lanose	Absent	Non- winged	Pinnatifid. Slightly ascendants	<i>Plumosa</i>
<i>H. pulchellum</i> Schltdl. & Cham.	Simple at base, stellate/dendritic toward the apex	Margin and veins only, on both surfaces	Stellate (5–8), sessile to short stalked	Stellate (4–8 branches) to dendritic, sessile	Tomentose	Absent	Non- winged	1-2-pinnatifid. Ascendants	<i>Ciliata</i>
<i>H. rufum</i> Fée	Simple at base, stellate/dendritic toward the apex	Scattered on both surfaces	Stellate (4–7 branches), sessile	Stellate (4–7 branches) to dendritic, sessile	Tomentose	Absent	Winged toward the apex	1-2-pinnatifid. Ascendants	<i>Hirsuta</i>
<i>H. trapezoidale</i> Liebm.	Simple at base, dendritic toward the apex	Margin and veins only, on both surfaces	Simple or stellate (5– 7 branches), stalked	Stellate (5–7 branches) to dendritic, stalked	Hirsute	Absent	Winged toward the apex	2-pinnatifid	<i>Ciliata</i>
<i>H. trichophyllum</i> Kunth	Simple or furcate	Margin and veins only, on both surfaces	Stellate (4–9 branches), sessile	Stellate (5–10 branches) to dendritic, sessile	Tomentose	Absent	Non- winged	Pinnatisect to Pinnate- pinnatifid	<i>Ciliata</i>
<i>H. venustum</i> Desv.	Simple and furcate at base, stalked-stellate toward the apex	Scattered on both surfaces	Stellate to basally twice stellate (5–8 branches), clearly stalked	Stellate (4–8 branches), clearly stalked	Tomentose	Absent	Completely winged	Simple, hardly bifid or pinnatifid. Ascendant	<i>Hirsuta</i>
<i>H. vestitum</i> (C. Presl) Bosh	Simple or dendritic at base, stellate toward the apex	Restrict to margin and veins, in both surfaces	Basally twice-stellate or basally furcate- stellate	Stellate to dendritic (3–8 branches, 3–5 times longer than stalk), shortly stalked.	Tomentose	Winged in the last distal third	Completely winged	2-3-pinnatifid. Ascendants	<i>Ciliata</i>

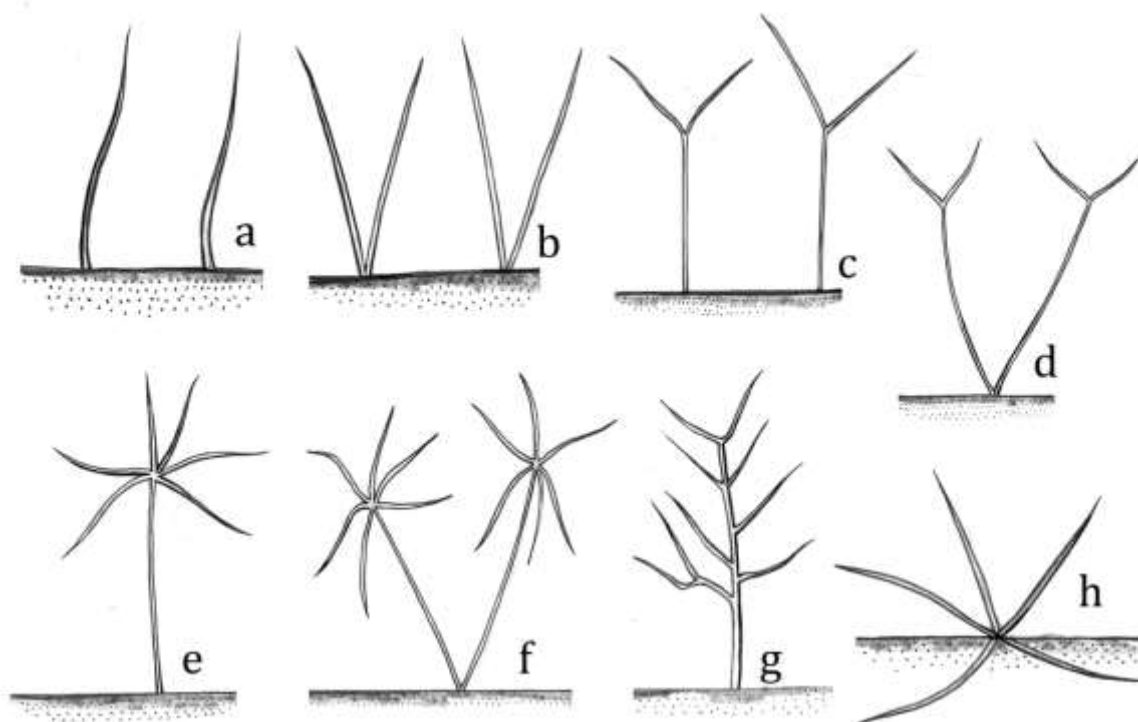


FIG. 2. Trichomes types found in the species of *Hymenophyllum* subgenus *Sphaerocionium* from the Atlantic Forest domain. A. Simple. B. Basally bifurcate. C. Bifurcate. D. Basally twice-bifurcate. E. Basally twice-stellate. F. Stellate stalked. G. Dendritic. H. Stellate sessile.

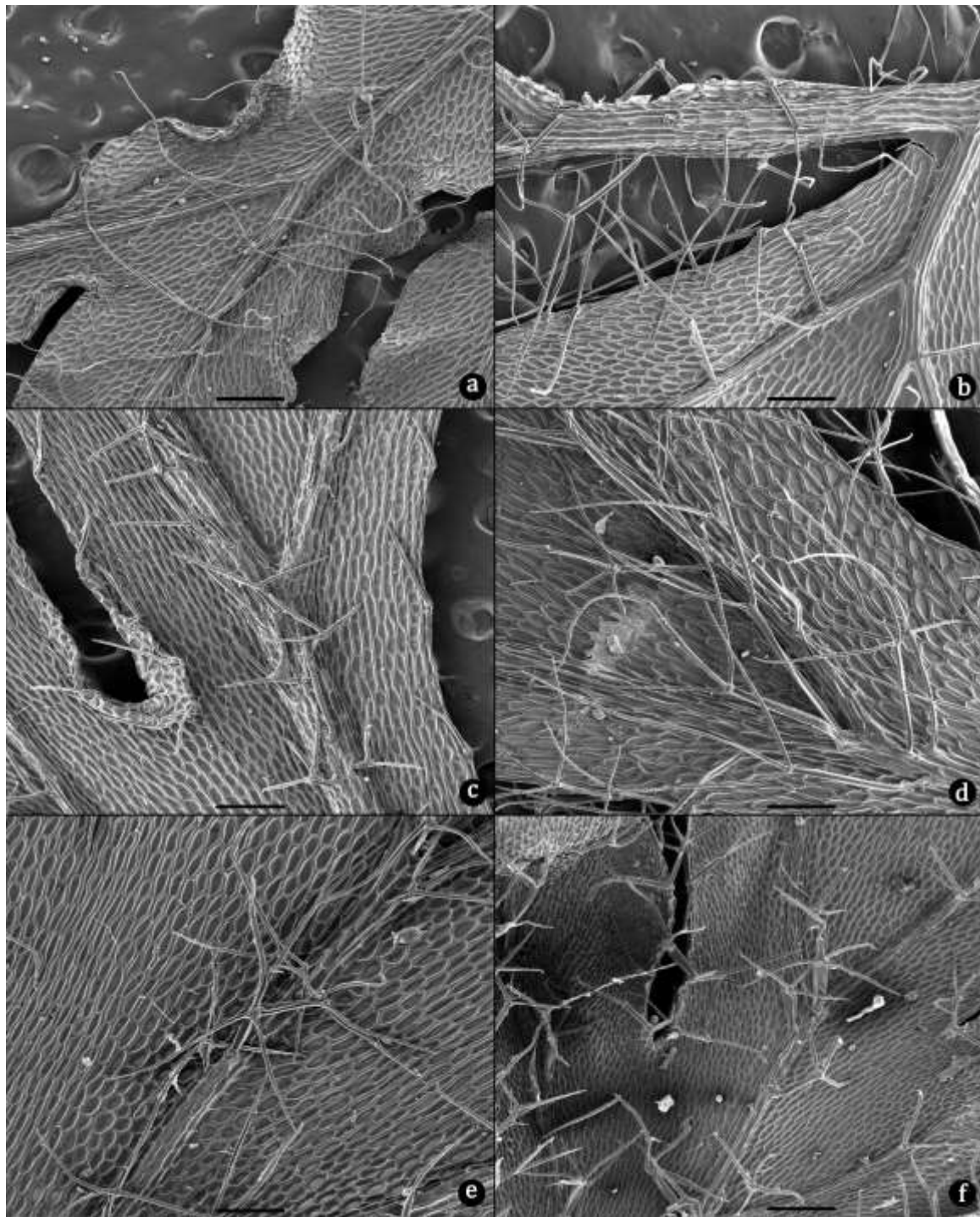


FIG. 3. Scanning Electron Microscopy (SEM) analysis of main trichome patterns present in some *Sphaerocionium* species from Atlantic forest domain. A. *Hymenophyllum crispum*. Ciliate pattern: stellate on veins and simple on laminar margin; voucher: *F. Gonzatti 2705* (HUCS). B. *H. elegans*. Ciliate pattern: furcate/stellate trichomes on veins and simple/furcate on laminar margin; voucher: *F. Gonzatti and E. Valduga 3632*. C. *H. microcarpum*. Ciliate pattern: simple/furcate/stellate on veins and simple on laminar margin; voucher: *F. Gonzatti et al. 3700* (HUCS). D. *H. delicatulum*. Ciliate pattern: stellate on veins and basally twice- stellate on laminar margin; voucher: *F. Gonzatti 2652* (HUCS). E. *H. vestitum*. Ciliate pattern: stellate on vein and laminar margin, with long branches and short

stalk; voucher: *F. Gonzatti 4177* (HUCS). *H. hirsutum*. Ciliate pattern: stellate trichomes on veins and laminar margin, with short branches and long stalk; voucher: *F. Gonzatti 3970* (HUCS). Scale bar = 200  $\mu$ m.

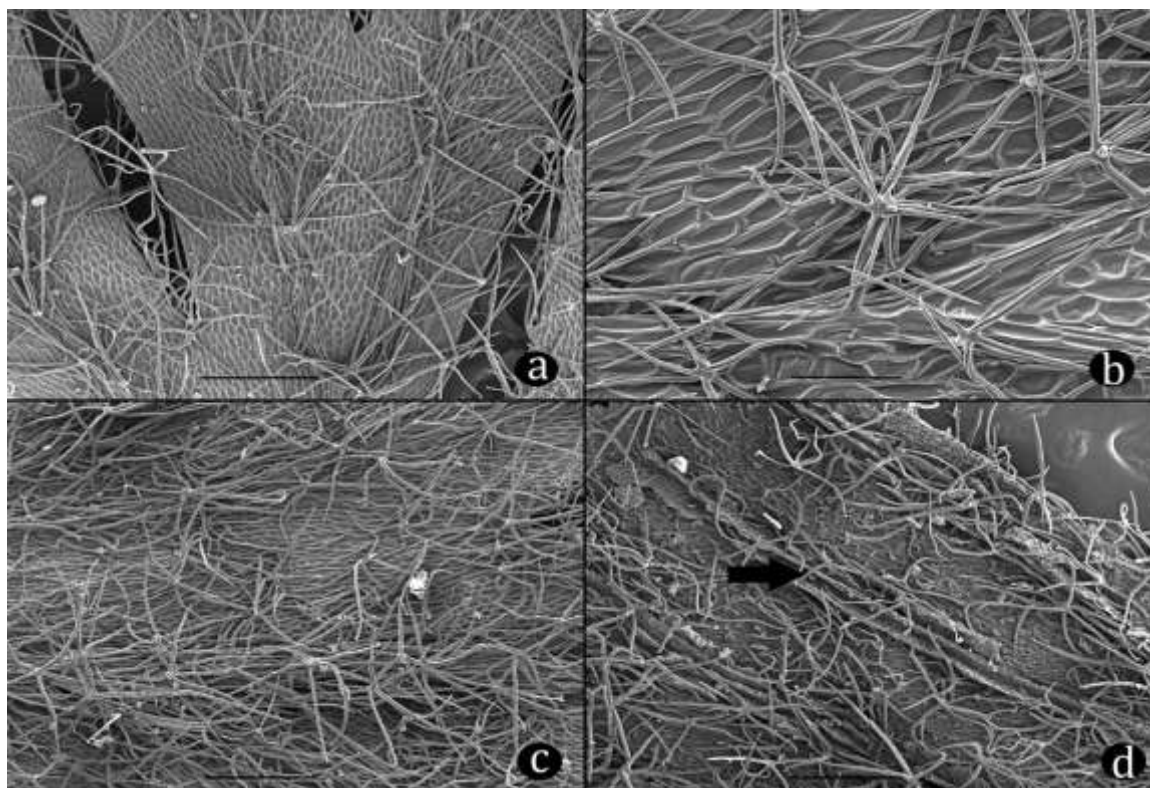


Fig. 4. A—D. SEM microphotographs of the main trichome patterns present in some *Sphaerocionium* species from the Atlantic forest domain. A. *Hymenophyllum pulchellum*. Ciliate pattern: stellate trichomes on veins and laminar margin; voucher: *F. Gonzatti 2685* (HUCS). B. *Hymenophyllum fragile*. *Hirsuta* pattern: stalked stellate trichomes on veins and sessile stellate trichomes on laminar surface; voucher: *F. Gonzatti et al. 2964* (HUCS). C. *Hymenophyllum rufum*. *Hirsuta* pattern: stellate trichomes on veins and laminar surface; voucher: *F. Gonzatti et al. 3969* (HUCS). D. *Hymenophyllum plumosum*. *Plumosa* pattern: stellate trichomes spread on veins and laminar surface, in evidence (black arrow) the perpendicular wings on laminar nervures; voucher: *F. Gonzatti 4372* (HUCS). Scale bar = 200  $\mu$ m.

## DISCUSSION

The phylogenetic reconstruction inferred in this study supported the monophyly of *Sphaerocionium*, which coincides with previous analyses (Hennequin et al. 2010, Larsen et al. 2017, Del Rio et al. 2017). The main morphological



synapomorphy for *Sphaerocionium* is the presence of stellate trichomes on the margins or on the laminar tissue (Ebihara et al. 2006). We confirmed that this character is present in all the species included in our analysis (Tab 1.). Although we could find some species, as *H. crispum*, *H. elegans* and *H. microcarpum*, with simple trichomes on the laminar margin or sometimes on the veins, in these taxa, furcate and stellate trichomes were found on some part of frond structure, mainly on stipes and rachis (Figs. 3–C, Table 1). Although sometimes doubtful, these species were also correctly positioned by Morton (1947) in the subgenus *Sphaerocionium*.

Within *Sphaerocionium*, our results show that species from Asia/Oceania appears as a paraphyletic group of African/American taxa, a similar pattern found by Del Rio et al. (2017). This clade includes *H. lyallii* and *H. digitatum* which were placed in the old genus *Microtrichomanes* (Copeland 1938), now understood as a well-defined group among the traditional paleotropical *Sphaerocionium* species [*Microtrichomanes* used to be placed as an own genus (Copeland 1938, Pichi-Sermolli 1977) or as a section under the genus *Trichomanes* (Morton 1968, Iwatsuki 1984)]. *Hymenophyllum hygrometricum* is a species that occur in East African Islands (Christensen 1912) and appear as a sister clade of Brazilian species of *Sphaerocionium*. The phylogenetic similarity between African/American species was pointed out by Del Rio et al. (2017), however the clear relationship among the species remain poorly defined in many clades (see discussion below).

The morphologic patterns found through SEM do not reflect the relationships recovered in the phylogenetic analysis of subgenus *Sphaerocionium*. The “lanate” trichomes composition was found in three distinct clades of the neotropical species of *Sphaerocionium* (*Hymenophyllum rufum*, *H. fragile* and *H. venustum*), and is also present in the Oceanian taxon *H. frankliniae*. On the same hand, the “ciliate” species

appear in many distinct clades in our topology, including neotropical taxa and Asian/Oceanian taxa *H. hygrometricum*, *H. digitatum* and *H. lyallii*. The *Plumosa* pattern remained exclusive to *H. plumosum*.

The presence of trichomes spread on all laminar tissue or restricted on the veins seems not matter in the species grouping in our results. The main morphologic groups *Ciliata* and *Hirsuta* seems to be polyphyletic and can represent distinct events of trichomes evolution in the *Sphaerocionium*. This fact indicates that the previous subclassifications proposed by Presl (1845) (*Stellata*, *Pilosa*, and *Glabra*) and Morton (1968) (*Ciliata*, *Hirsuta*, and *Plumosa*) (Table 1), based on this morphological character, do not reflect a natural grouping. This is a tendency already indicated by Ebihara et al. (2006) based on molecular data, that suggest that relationships within the *Sphaerocionium* do not reflect trichome patterns or morphology congruences but instead they reflect geographic distribution patterns. However, a wider sampling that includes more taxa, is still necessary to clarify the evolution of this character in *Sphaerocionium*.

As to the Atlantic forest species, our most relevant result is the placement of *Hymenophyllum vestitum* in the clade I, as a sister clade of *H. pulchellum*, *H. trichophyllum* and *H. rufum* species, and unrelated to *H. hirsutum* samples. This phylogenetic relationship of *Hymenophyllum vestitum* is completely unusual according the traditional placement, based on morphological characters only, that have been used to be related to *H. hirsutum*. Many different opinions about the identity of these two taxa had been expressed by pteridologists, since the publication of *Sphaerocionium vestitum* by Presl (1945). Morton (1947) included *H. vestitum* as a synonym of *H. hirsutum*. Although this author indicated that a set of samples from Atlantic forest domain present robust fronds, he did not segregate the

two taxa because of the lack of diagnostic characters. Lellinger (1991) also recognized the differences between *H. hirsutum* and *H. vestitum*, and proposed their segregation, based on the trichome structure on the laminar margin, frond size, and segment width. In our morphological data, *H. vestitum* presents stalked stellate trichomes with branches 3–5 times longer than the stalk cell (Table 1), instead of stalked stellate trichomes with branches equal to two-times longer than the stalk cell in *H. hirsutum* (see more details in the taxonomic treatment). In *H. vestitum* the trichomes are denser and softer (Fig. 3E, Table 1), giving a tomentose aspect to the lamina, while in *H. hirsutum* these trichomes are sparser and with more rigid texture (Fig. 3F, Table 1). These characteristics are shared by *H. pulchellum*, *H. rufum* and *H. trichophyllum* (Table 1) and can explain the close relationship found here among them (Fig. 1).

*Hymenophyllum vestitum* differs from *H. pulchellum*/*H. trichophyllum*, by the presence of rachis wings and more dissected pinnae. From *H. rufum*, it differs by the lack of trichomes on the laminar tissue, and the presence of rachis wings on the base of the rachis (Table 1). Our phylogeny includes four samples of *H. vestitum* from slopes in ombrophilous dense forests (*H. vestitum* I and II) and samples from nebular forests (*H. vestitum* III and IV), that formed two distinct clades in the phylogeny supported by IB and MP. Besides showing some a 6 bp difference in the molecular sequences, small differences in habitat and pinnae disposition were also found, however, the trichome pattern is the same in both morphotypes. We attribute the variation found either to ecological adaptation by the different populations growing in distinct environments (ombrophile dense forest and nebular forest). Phenotypic and genetic adaptations by species populations along ecologic gradients or between different habitats have been suggested as a source of speciation or a

natural characteristic of genetic structure in plants species (Hardy et al. 2006, Savolainen et al. 2007, 2013). In plants with clonal growth, like some ferns, this reproduction mechanism can increase the potential of adaptation through restriction of genetic flow between the habitats (Leimu and Fischer 2008).

Yet in the clade I, our results show *Hymenophyllum rufum* recovered as a sister species of the clade *H. pulchellum*/*H. trichophyllum* and very distant to *H. plumosum*. This relationship is not obvious, because *H. rufum* is a tomentose species, related morphologically to *H. plumosum*, for share a dense indument of stellate trichomes, while *H. pulchellum* and *H. trichophyllum* are ciliate species. *Hymenophyllum rufum* is endemic to the Atlantic forest domain, and has the same habitat, distribution patterns, and galling insects than *H. pulchellum* (Windisch 2014, Gonzatti and Windisch 2018, Farias et al. 2019), but differ from it by the presence of winged rachis towards the apex (Table 1). Although *H. pulchellum* and *H. trichophyllum* do not present a significant molecular distinction, after the nomenclatural type material was analyzed, we opted to recognize these as distinct taxa. Both species share the laminar indument composition, but differ in the stipe trichomes, pinnae dissection, and pinnae growth pattern, that is indeterminate in *H. trichophyllum*. Using cpDNA genes and spacers (*rps4-trnS*, *rbcl-accD*, *rbcl* and *accD*), Del Rio et al. (2017) also identify the absence of phylogenetic resolution in taxa of subgenus *Sphaerocionium* from New Caledonia, that were closed molecularly, but well-defined morphologically.

In the clade II, there is the placement of species only belonging to subsection called *Plumosa* in Morton's classification (1968). This morphological group comprises about eighth species that have winged veins (Fig. 4D). The presence of perpendicular wings on veins seems be a homoplasy in Hymenophyllaceae, because

the character is also present in some species of the genus *Trichomanes* (Windisch 1992b). Most of the *Plumosa* species occurring in Central America and Amazonian basin, and *H. plumosum* is disjunct between Costa Rica to Bolivia and Southeast of Brazil, where the type comes from (Morton 1947). The relationship of *H. plumosum* with the *H. microcarpum* clade remains unclear, as they are very distinct morphologically and ecologically. In a phylogenetic analysis based in the four cpDNA regions (*rps4-trnS*, *rbcL-accD*, *rbcL* and *accD*), Del Rio et al. (2017) recovered *H. microcarpum* as sister to an unresolved clade of species of Neotropical and African species that included *H. fragile* and *H. lineare* (L.) Sw. In the Neotropics, *H. microcarpum* comprises a distinctive taxon among the other *Sphaerocionium* because the presence of simple trichomes on the margin of laminar tissue and the lack of trichomes on the veins abaxially (Table 1).

Our results show that the clades recovered as part of the polytomy of clade II, were strongly supported by morphological features. The clade that is sister to all the others represent two hirsute species (*H. fragile* and *H. venustum*) well-supported by the presence of stellate trichomes spread on all laminar tissue (Fig. 4B). In Morton's revision (1947) he considered *H. venustum* as a Brazilian variety of *H. fragile*, however, the presence of long stalked trichomes on the laminar tissue and the entire pinnae (Table 1) evidenced in our morphological data and observed on the type give us support to recognize *H. venustum* as a distinct taxon, endemic to Brazilian Atlantic forest. Moreover, ecological observations performed in field, showed that *H. venustum* has preferentially epiphyte habit instead of rupestrian habitat as *H. fragile*.

The *Hymenophyllum elegans* clade included three samples, from Paraná, São Paulo and Santa Catarina (samples *H. elegans* I, II and III, respectively), being that,

*H. elegans* I comprises a specimen from the same population of the type of *H. filmenofilicum*. The phylogenetic reconstruction shows that *H. elegans* I present some molecular differences (two bp), with are well supported PP (PP = 0.99; BS = 63%), however, morphologically, there are no significant differences between this population and the others. Perhaps, this variation is because that this population is the only that occur in ombrophilous mixed forest. In addition, the morphological characters point out in the protologue of *H. filmenofilicum* as diagnostic features are variable along the types material analyzed and show the same patterns of *H. elegans*. Consequently, a propose of synonymy of *H. filmenofilicum* under *H. elegans* is been present in the taxonomic treatment.

A species morphologically related to *H. elegans*, *H. crispum* (Table 1), appeared together *H. delicatulum* in a well-supported clade (1.0 = PP, 94% = BS) across the polytomy of the clade II. *H. elegans* and *H. crispum* share the presence of simple trichomes on the stipes and sometimes, by the presence of simple trichomes on the laminar margins and veins, but differ due to the rachis wing extension, and lamina shape (Figs. 3A, B, Table 1). *H. delicatulum* is distinctive by the presence of stellate trichomes on veins and basally twice-stellate on laminar margin (Fig. 3D, Tab 1). *H. crispum* and *H. delicatulum* share the same habitat in mixed forest and nebular forest (Sehnem 1971, as well confirmed by our field observation), but *H. crispum* extends its occurrence to Minas Gerais, while *H. delicatulum* is endemic to states of Rio Grande do Sul and Santa Catarina (see more comments in the taxonomic treatment).

Our phylogenetic sampling to *H. hirsutum* (clade III) comprised specimens from distinct locations along the Atlantic forest domain (Paraná to Pernambuco) and included a variation of plants size and trichome density, even so, all of them

(samples *H. hirsutum* II, III, IV, V and VI) remained together in a polytomy. Significant molecular differences between the African sample and Brazilian samples of *H. hirsutum* were found. Although Copeland (1937) didn't agree with the occurrence of *H. hirsutum* in Africa, it had been indicated by many botanists in floristics surveys and taxonomic treatments (Kornás 1993, Moran and Smith 2001, Dubuisson et al. 2016). Samples from P herbarium consulted online, do not leave doubts as for the occurrence and the morphologic nearness between populations of *H. hirsutum* from Atlantic forest and Africa, and these evidences are confirmed, in part, by our phylogenetic results. Probably, it is a successful case of Long-Distance Distribution (LDD), very common in ferns (Tryon 1970, Barrington 1993, Wolf et al. 2001). Del Rio et al. (2017) argue that these events of LDD can explain the disjunctions between Africa/America, a current distribution pattern in *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* species. In their results, Del Rio et al. (2017) recovered the Neotropical species of *Sphaerocionium* in an unsolved clade, mixed with some African species, which indicates the phylogenetic connection among the neotropical and paleotropical taxa. The geographic isolation can explain the molecular divergences between African/Brazilian samples of *H. hirsutum* found in our results. Although this molecular distinction is clear, a taxonomic distinction between both phylogenetic groups (African/Brazilian samples of *H. hirsutum*) are not possible now, because a wide sampling is necessary to evidence the clear relationship of this clade.

Specimens of *H. hirsutum* from Amazonian and Central America, where the type of *H. hirsutum* comes from, show the same trichome patterns and texture of those occurrent in Atlantic forest. Some variations between them, are observed in laminar dissection pattern, what can be explained by the wide ecological conditions

that the species occurs along the distribution range. In herbaria materials, sometimes we can find juvenile samples of *H. microcarpum* identified as *H. hirsutum*, however these species are clearly distant by molecular and morphologic evidences (Fig. 1, Table 1). A similarity of some samples of *H. hirsutum* with *H. elegans* was pointed out by Morton (1947), but the absence of rachial wings on the laminar base and the trichomes patterns (Table 1) are diagnostic to separate both taxa, besides of phylogenetic and morphologic characters (Fig. 1, Table 1).

According our result based on morphological and molecular data, three main remarks can be pointed out: I – the morphological groups *Ciliata*, *Hirsuta* and *Plumosa* not corresponding to monophyletic groups within subgenus *Sphaerocionium*; II – *Hymenophyllum hirsutum* and *H. vestitum* represent to distinct lineages in the Brazilian Atlantic Forest, and III – the trichomes pattern is a relevant character to taxon delimitation of species of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium*. As taxonomic results, fourteen species can be recognized by Atlantic Forest Domain that are been treated bellow.

#### TAXONOMIC TREATMENT

##### KEY TO SPECIES OF *HYMENOPHYLLUM* SUBG. *SPHAEROCIONIUM* IN THE ATLANTIC FOREST DOMAIN

- |   |                    |
|---|--------------------|
| 1. Veins adaxially with perpendicular wings.          | <i>H. plumosum</i> |
| 1. Veins adaxially without perpendicular wings.       | 2                  |
| 2. Trichomes spread over all laminar surfaces.        | 3                  |
| 2. Trichomes restricted to laminar margins and veins. | 5                  |
| 3. Pinnae perfectly petiolate, at least at base.      | <i>H. rufum</i>    |



3. Pinnae completely adnate. 4
4. Pinnae simple or bifid; laminar surface trichomes stalked. *H. venustum*
4. Pinnae flabellate or pinnatifid; laminar surface trichomes sessile. *H. fragile*
5. Rachial wings and laminar tissue markedly crispate. *H. crispum*
5. Rachial wings, when present, slightly undulate or plane; laminar tissue plane. 6
6. Stipes delicate, 0.1 mm diam. or less; pinnae simple, flabellate or slightly pinnatifid. 7
6. Stipes robust, more than 0.1 mm diam.; pinnae pinnatifid or more segmented. 8
7. All pinnae simple or bifid; rachis completely winged. *H. delicatulum*
7. Pinnae basal pinnatifid, simple toward the apex; rachis not winged in first basal third. *H. elegans*
8. Stipes not winged or formed by a decurrent base of the pinnae; wing 0.1 mm broad or less. 9
8. Stipes completely winged or only at distal third; wing broader to 0.1 mm. 12
9. Laminar margin with sessile stellate trichomes. 10
9. Laminar margin with simple trichomes or stalked-stellate trichomes. 11
10. Laminae pinnate-pinnatifid; pinnae determinate. *H. pulchellum*
10. Laminae pinnate-pinnatisect to bipinnate; pinnae indeterminate. *H. trichophyllum*
11. Pinnae trapeziform; segments short, flabellate to short pinnatifid. *H. trapezoidale*
11. Pinnae linear; segments long, simple or bifid. *H. glaziovii*
12. Veins of the adaxial surface glabrescent, pubescent in abaxial veins; trichomes of laminar margin simple. *H. microcarpum*
12. Veins of the adaxial and abaxial surfaces pubescent; trichomes of laminar margin

stellate. 13

13. Blade oblong to elliptic; stipes entirely winged; pinnae patent. *H. hirsutum*

13. Blades lanceolate to deltoid; stipes winged only at the distal third; pinnae ascending. *H. vestitum*

1. HYMENOPHYLLUM CRISPUM Kunth, Nov. Gen. Sp. 1: 26. 1815. *Sphaerocionium crispum* (Kunth) Klotzsch, Linnaea 18: 537. 1844. TYPE: VENEZUELA. Silla de Caracas, s.d., *F.W.H.A. Humboldt & A.J.A. Bonpland s.n.* (lectotype, designated by Smith [1981: 131]: P [P00669211]!; isolectotype: B [B200095682]!).

HYMENOPHYLLUM CRISPUM var. BRASILIANUM Fée, Cr. Vasc. Brés.: 195, t.71, f.2. 1869.

*Hymenophyllum brasilianum* (Fée) Rosenst., Hedwigia 46: 73. 1906. TYPE: BRAZIL. [Rio de Janeiro], Serra dos Órgãos, 26 May 1869, *A.F.M. Glaziou 3347* (first-step lectotype, designated by Lellinger [1989:191]: P; second-step lectotype, designated here: P [P00622085]!, isolectotypes: P [P01470826, P01470827, P00622084]!, BR [BR0000006966102, BR0000006965747]!, K [K000589614]!).

HYMENOPHYLLUM NITENS Wercklé ex Christ, Bull. Herb. Boissier ser. 2, 4: 940. 1904.

TYPE: COSTA RICA. s.l., *K. Wercklé 249* (lectotype, designated here: P [P00622082]!; isolectotypes BR).

HYMENOPHYLLUM SAMPAIOANUM Brade & Rosenst., Bol. Mus. Nac. Rio de Janeiro 7:

136, t. 1, f. 2, t. 3. 1931. *Sphaerocionium sampaioanum* (Brade & Rosenst.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1):33. 1938. TYPE: BRAZIL. Estado do Rio [de Janeiro], Teresópolis, Rio Roncador, Toca dos Caçadores, 1450 m, 03 Nov 1929, *A.C. Brade 9881* (holotype: R [20559]!; isotypes: P [P01328718]!, NY [NY00144687]!, UC [UC442263]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.05–0.2 mm diam., covered by light brown trichomes, simple, 0.4–1.5 mm long, multicellular (2–5 cells), denser in the buds. **Fron**ds pendent, contiguous, 1.5–17 × 0.9–2.8 cm. **Stipes** cylindric, 0.1 mm diam, 0.3–4.2 cm long, covered by simple trichomes at base, furcate or stellate toward the apex, 0.5–1 mm long, not winged or only at the apex by decurrent base of basally pinnae. **Lamina** linear to linear-lanceolate, 1.2–14 × 0.9–2.8 cm, pinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by whitish trichomes, restricted to margin of laminar tissue, rachis, veins, and involucre border. **Rachis** fully winged, wing 0.9–1.4 mm, crispate, rare undulate or plane, covered by stalked stellate (1–4 branches) trichomes on vein, and simple and basally bifurcate on wings. **Pinnae** simple to pinnatifid, 3–30 pairs, 0.3–1.8 × 0.5–1.1 mm, determinate, adnate, sometimes the basal reduced, patent to ascendant. **Segments** simple to flabellate, 1–2 mm broad, crispate, rare undulate or plane, margin covered by simple or basally bifurcate trichomes. **Sori**, one per segment, 1–2 × 1.3–2 mm, basally immersed. **Involucres** ovate, margin entire to lacerate at the trichomes insertion, sometimes undulate, covered by simple trichomes. Figures 3A, 5 A–F, 6 D–E.

**Distribution and Habitat** — Neotropical, from southern Mexico to Argentina. In Brazil it occurs in the states of Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, and Rio Grande do Sul (Fig. 7A), in ombrophilous dense forest and ombrophilous mixed forest phytophysionomies. *Hymenophyllum crispum* can form dense populations as an epiphyte of tree ferns or mosses buttresses, it can also grow on rocks or terrestrial in shaded mossy banks inside forests or along rivers. The species is usually more abundant toward the south of the Atlantic forest domain, in nebular environments, above 870 m alt (Figs. 6 A, C).

**Notes** — A remaining syntype of *Hymenophyllum nitens* Wercklé ex Christ is

cited by Morton (1973) (Costa Rica, s.l., K. Wercklé 252, probable in BR), but it was not localized by us. Many specimens of E. Rosenstock herbarium, collected in Rio Grande do Sul has been identified as *Hymenophyllum constrictum* Christ, however this name is based on materials collected by C. Werklé in Costa Rica, and is a synonymy of *H. crispum*. This species is morphologically variable in plant size, pinnae segmentation, and trichomes composition along its distribution range. Specimens from very shaded environments, juveniles or depauperate, can have pinnae that are less segmented (simple to lobate), tenuous crispate or flat laminar tissue, and glabrescent indument. Brade and Rosenstock (1931) recognized *Hymenophyllum sampaioanum* as a true species, based on materials from Rio de Janeiro. A careful study of the type allows to see that the trichomes pattern and the tenuous crispate tissue is indistinct from *H. crispum*, and so, we are considering *H. sampaioanum* as a synonym. In study area, the closest species is *H. elegans*, that is distinctive by the presence of wings along of all rachis, and trichome pattern (Table 1). Sehnem (1971) treated the more glabrous samples from south Brazil under *H. brasilianum* Rosenst.

**Conservation Status** — A total of 25 occurrences along the study area were considered, and the values of EOO and AOO resulting were 293,684 km<sup>2</sup> and 100 km<sup>2</sup> respectively. *Hymenophyllum crispum* has a wide distribution in Central America, and few, but extensive, populations in the study area (from Minas Gerais to Rio Grande do Sul). The conservation status of vulnerable would be recommended (VU) based on B2 criteria (AOO less than 500 km<sup>2</sup>). The species *H. sampaioanum* was considered as Critically Endangered in the Red List of the Brazilian Flora (Windisch et al. 2013), but because it is included here as a synonym, we can apply the same conservation status as the one given to *H. crispum* here.

**Representative Specimens — Brazil.**—MINAS GERAIS: Itamonte, Parque Estadual da Serra do Papagaio, entornos da sede, 21 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 4058 (HUCS); Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta do Pico do Pião, 21 Jun 2007, *Almeida et al.* 1171 (BHCB); [Ouro Preto] Itacolomi, 1 May 1901, *Schwacke* 14478 (RB).—RIO DE JANEIRO: RJ, s.d., *A.F.M. Glaziou* 3348 (syntype of *Hymenophyllum crispum* va. *brasilianum* Fée, K [K000589613] and P [P01328955, P01470827]). [Itatiaia], Serra do Itatiaia, 4 Jan 1913, *Brade and Tamandaré* 6432 (HB, MBM, SP, US); idem, in truncis arborum, c. 2.100 m, 1902, *P. Dusén* 161 (P); [Teresópolis], Serra dos Órgãos, Pedra Assú, 31 Jul 1940, *Brade* 16528 (R, RB, UB).—SÃO PAULO: São José do Barreiro, Parque Nacional da Bocaina, sede, 1 Apr 2018, *Gonzatti et al.* 4398 (HUCS).—PARANÁ: Campina Grande do Sul, Trilha para o pico Camapuã, 10 Oct 2010, *Ariati and Lozano* 469 (MBM); idem, 14. Nov 2016, *Gonzatti et al.* 2955 (HUCS).—SANTA CATARINA: Garuva, estrada para o Alto Quiriri, mata próxima à mangueira, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al.* 3004 (HUCS); Lages, 950 m, 10 Jan 1951, *Sehnem* 5444 (HUCS, PACA); Urupema, Fazenda Farofa, trilha do Rio Caveira, 5 Apr 2007, *Salino et al.* 11991 (BHCB, ESA).—RIO GRANDE DO SUL: Aparados da Serra [Cambará do Sul], Arroio das Capoeiras, 16 Jan 1942, *Sehnem* 953 (PACA); Caraá, Fraga, APA Municipal de Caraá, 4 Nov 2009, *Senna and Stringhi* 1452 (HAS); Santa Cruz do Sul, Serra João Rodrigues, 1905, *Jürgens* 135 and *Stier in Herb. Rosenst., Fil. Austr. Exsic.* 159 (HUCS,

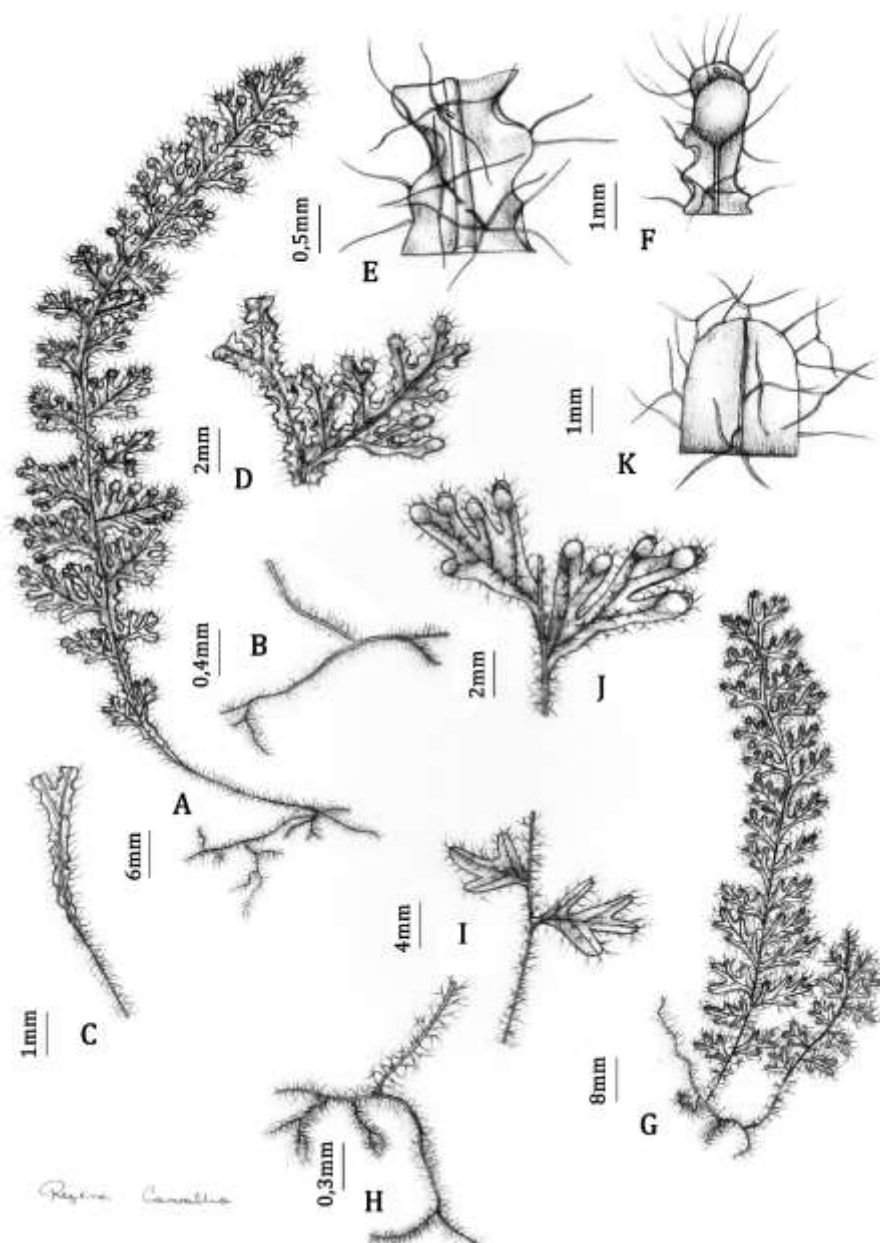


FIG. 5. A—F. *Hymenophyllum crispum*. A. Habit. B. Rhizome and stipes base. C. Decurrent base of lamina. D. Segmentation pattern of pinna. E. Detail of rachis wings and stellate trichomes on vein and simple trichomes on tissue margin. F. Sores with simple trichomes; voucher: *F. Gonzatti 2705* (HUCS). G—K. *Hymenophyllum elegans*. G. Habit. H. Rhizome and stipe base. I. Basal segments with adnate tissue and rachis not winged. J. Segmentation pattern of pinna in middle portion with decurrent laminar tissue on rachis. K. Detail of one segment, with trichomes on veins and margins of laminar tissue, trichomes simple, furcate or stellate; voucher: *F. Gonzatti and E. Valduga 3632* (HUCS).



FIG. 6. A—B. Examples of vegetational formations occupied by species of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium*. A. Nebular forest. B. Campo Rupestre. C. Substrates formed by mossy butresses and mossy banks inside the forest. D—J. Field images of habit and details of some species of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium*. D—E. Habit and fronds of *H. crispum*. F—G. Habit and frond detail of *H. delicatulum*. H—I. Population of *H. fragile*. J. Habit of *H. elegans*.

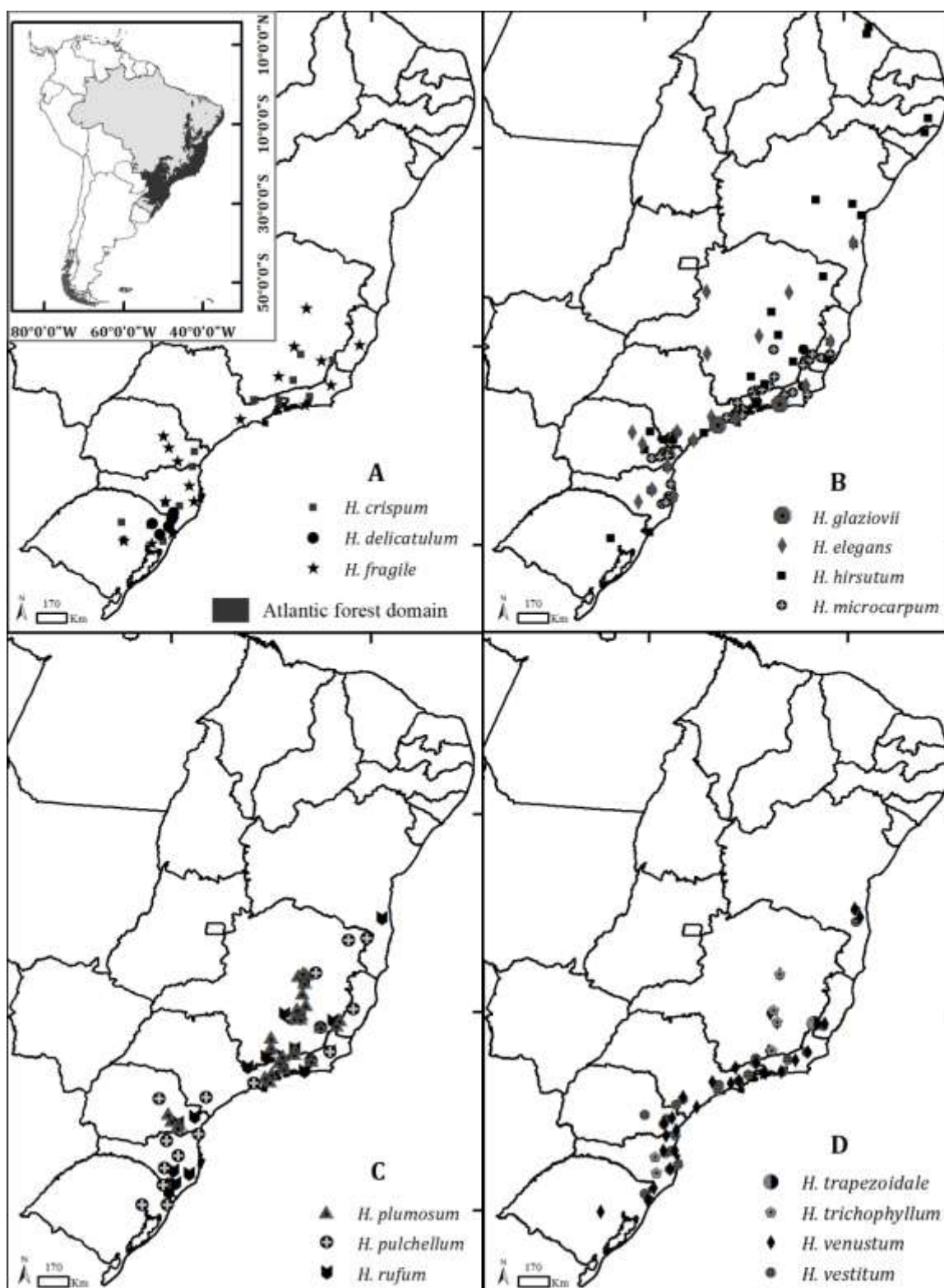


FIG. 7. Distribution map of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* species of the Atlantic forest domain. A. *Hymenophyllum crispum* Kunth.; *H. delicatulum* and *H. fragile*. B. *H. glaziovii*, *H. elegans*, *H. hirsutum*, and *H. microcarpum*. C. *H. plumosum*, *H. pulchellum*, and *H. rufum*. D. *H. trapezoidale*, *H. trichophyllum*, *H. venustum*, and *H. vestitum*.



MBM, R, RB); São Francisco de Paula, Taimbé, ad rupem in “Taimbé”, 27 Feb 1959, *Sehnem 7303* (HUCS, PACA); São Marcos, Rio São Marcos, divisa com Caxias do Sul, 20 Feb 2013, *Gonzatti 677* (HUCS); Taquara, Caracol, s.d., *Dutra 670* (R).

2. HYMENOPHYLLUM DELICATULUM Sehnem, *Sellowia* 7: 304, t. 1, f. 6. 1956.

*Sphaerocionium delicatulum* (Sehnem) Pic. Ser., *Webbia* 28(2):470.1973. TYPE: BRAZIL. “Habitat prope pagum Santa Teresa” [Rio grande do Sul], São Francisco de Paula, 800 m, 2 Jan 1954, *A. Sehnem 6513* (holotype: PACA [69822]!; isotypes: PACA [99203]!, B [B200100686]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.1–0.2 mm diam, covered by light brown trichomes, simple, 0.2–1 mm long, multicellular (2–5 cells), denser in the buds. **Fronde**s pendent, contiguous, 2–7 × 1–2 cm. **Stipes** cylindric, 0.1 mm diam, 0.2–1.5 cm long, covered by simple trichomes at base, furcate or stellate toward the apex, 0.4–1 mm long, winged only 1–2 mm at the apex. **Lamina** linear to lanceolate, plane, 1.2–6.1 × 0.9–1.9 cm, pinnatifid, covered in both surfaces by golden trichomes, restricted to margin of laminar tissue, rachis, veins and involucre border. **Rachis** slightly flexuose, fully winged, wing 0.3–0.7 mm, plane, covered by bifid or stellate (3–5 branches) trichomes, long stalked. **Pinnae** simple or bifid, entire, 0.3–1 cm long, 4–12 pairs, determinate, completely adnate, sometimes 1–2 pairs reduced at base, determinate, ascendant. **Segments** simple, 1.4–2 mm broad, plane, covered on margin by basally twice-bifurcate or basally twice-stellate trichomes. **Sori** one per segment, 0.8–1.3 × 1.3–1.5 mm, completely immersed. **Involucres** orbicular, margin entire, covered by twice-bifurcate or basally twice-stellate trichomes. Figures 3D, 6 F–G, 8 I–M.

***Distribution and Habitat*** — Specie endemic to states of Santa Catarina and Rio Grande do Sul, Brazil (Fig. 7A). Currently, known only from ombrophilous mixed forest phytophysiology, along the Serra Geral mountain chain. Grows on rocks or terrestrial, in mossy banks, inside the nebular forest or along river valleys. Frequently it grows in illuminated sites and with very moist atmosphere, where it can form dense populations but with small coverage. Up to 870 m alt (Figs. 6 A, C).

***Notes*** — *Hymenophyllum delicatulum* is a distinctive taxon between the *Ciliata* species group. The presence of trichomes basally twice-bifurcate or basally twice-stellate on laminar margin is distinctive for this species. The high density of trichomes gives the frond a golden aspect, and in a low magnification may seem that the trichomes are distributed over all laminar surface, but it not occurs. A putative synonymy to this taxon is *Hymenophyllum capurroi* de la Sota, that occur in south Bolivia and Salta province, Argentina. *H. capurroi* presents the pinnae more segmented and only stellate trichomes on the veins (Larsen 2014), while *H. delicatulum* presents pinnae simple or bifid and stellate trichomes on veins, but a detailed study is necessary to confirm this possibility. In the Atlantic forest, *H. venustum* is a related species, but this species belongs to *Hirsuta* species group.

***Conservation Status*** — Populations of only six municipalities are known. The EOO and AOO calculated were 6,844 km<sup>2</sup> and 28 km<sup>2</sup> respectively. Applying the IUCN criteria, the taxon could be considerate endangered (EN). Although it has a large EOO, the very restrict AOO include the species in the B1 (EOO less than 5000 km<sup>2</sup>) and B2 criteria. This species has been included in the local red list (Rio Grande do Sul, Decreto 52.109/2014) as a vulnerable species, but the specific habitat and reduced populations made us increase the risk category.

***Representative Specimens*** — **Brazil.**—SANTA CATARINA: São Joaquim, Snow

Valley, trilha do vale dos xaxins, 1.420 m, 13 Set 2008, *Kielling-Rubio 369* (ICN); São Joaquim, s.d., *Spannagel 182* (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Bom Jesus, Passo da Guarda, ad fl. Uruguay supremum, 22 Feb 1952, *Sehnem 5848* (PACA); Cambará do Sul, mata ao lado esquerdo do pórtico, 31 Aug 2016, *Gonzatti 2607* (HUCS); idem, Faz. Irmãos Nunes, 1 Sep 2016, *Gonzatti 2652* (HUCS); Caxias do Sul, Criúva, Cânion dos Palanquinhos, 21 Jul 2016, *Gonzatti et al. 2550* (HUCS); São Francisco de Paula, ad truncum annosum in silva, 18 Dec 1949, *Sehnem 4345* (PACA); idem, Prope Santa Teresa, 02 Jan 1954, *Sehnem 6513* (PACA); idem, prope urbem, 15 Aug 1965, *Sehnem 8451* (HUCS, PACA); São José dos Ausentes, sede campestre da pousada João de Barro, 2 Set 2016, *Gonzatti 2699* (HUCS); idem, Faz. Potreirinhos, 15 Oct 2016, *Gonzatti et al. 2671* (HUCS); Vacaria, Passo da Guarda, Uruguai supremo (rio Pelotas), ad rupem iuxta rivum, 900 m, 20 Jan 1951, *Sehnem 6729* (paratype, PACA [69872]).

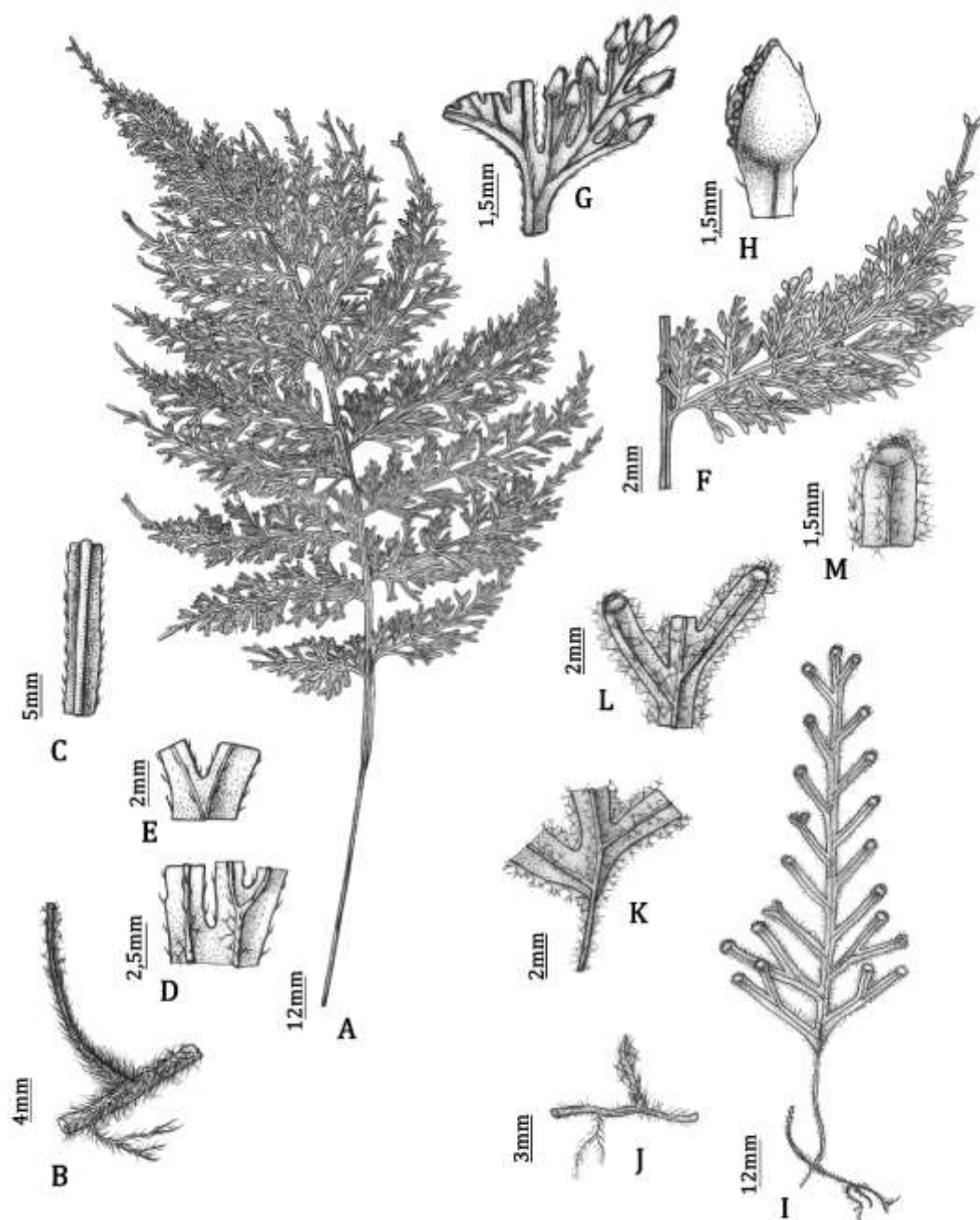


FIG. 8. A—H. *Hymenophyllum microcarpum*. A. Habit. B. Rhizome and stipes base. C. Rachis wings. D. Detail of abaxial surface of proximal segments, with simple, furcate, and stellate trichomes. E. Detail of abaxial surface of distal segments with simple trichomes on veins and margin. F. Segmentation pattern of pinnae, adaxial surface. G. Fertile pinnule, abaxial surface. H. Sorus with simple trichomes; voucher: *F. Gonzatti et al.* 3700 (HUCS). I—M. *H. delicatulum*. I. Habit. J. Rhizome and stipes base. K. Laminar base with short decurrent tissue. L. Laminar segmentation pattern and rachis wings. M. Detail of fertile segment and ciliate trichomes (basally twice-bifurcate or basally twice-stellate); voucher: *F. Gonzatti* 2652 (HUCS).

3. HYMENOPHYLLUM ELEGANS Spreng., Syst. Veg., ed. 16, 4(1): 133. 1827.

*Sphaerocionium elegans* (Spreng.) Copel., Philipp. J. Sci. 67(1):32. 1938. TYPE: BRAZIL. Brasil, s.l., *F. Sellow s.n.* (first-step lectotype, designated by Tryon and Stoze [1989: 66]: B; second-step lectotype, designated here: B[B200083887]!; isolectotypes: B [B200083888, B200083890, B200083891, B200083894]!, P [P00622068]!, K [K000589617]!, G [G00348627, G00348628]!).

HYMENOPHYLLUM DELICATISSIMUM Fée, Crypt. Vasc. Brésil 2. 83 t. 105 f. 1. 1872. TYPE:

BRAZIL. [Rio de Janeiro] Habita in Brasilia fluminensis (Serra dos Órgãos), *A.F.M. Glaziou 3591* (first-step lectotype, designated by Morton [1967:47]: P; second-step lectotype, designated here: P [P00622077]!; isolectotypes: BR [BR0000013521431]!, P [P01470779, P00622076, P00622143]!, US [US00067531]!, BM [BM000936787]!, S [S-R-2968]).

HYMENOPHYLLUM FILMENOFILICUM Christenh. & Schwartsb., in Christenh. et al., Kew

Bull. 64(1): 175 (-178; figs. 1-3). 2009. TYPE: BRAZIL. Paraná, Ponta Grossa, Furnas Gêmeas, remnant Araucaria forest below large sandstone cliff, -25.145°S, -49.958°W, 950—1000 m, 16 Feb 2008, *M.J.M. Christenhusz, P.B. Schwartsburd, S. Lehtonen and M. Castilho 4790* (holotype: SP [475498]!, isotypes: BM [BM001031842]!, BR [BR0000005164783]!, K [K001089683]!, MBM [409622]!, NY [NY01104438]!, P [P00689757]!, TI, TUR, UC [UC1930791]!, UPCB [65614]!).

HYMENOPHYLLUM SILVEIRAE Christ., Pl. Nov. Mineir. 2: 14. 1900. *Sphaerocionium*

*silveirae* (Christ.) Copel. Webbia 31(1): 250. 1977. TYPE: BRAZIL. Serra das Camarinhas [Brazil, Minas Gerais, Ouro Preto], rochers, 21 Oct 1896, *C.A.W. Schwacke 11085* (lectotype, designated here: P [P00622183]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.1–0.2 mm diam, covered by light brown trichomes, simple, 0.5–1 mm long, multicellular (1–5 cells), denser in the buds. **Fron**ds pendent, contiguous, 1.6–19 × 1–2.5 cm. **Stipes** cylindric, castaneous, 0.1 mm diam, 0.2–1.8 cm long, covered by simple trichomes at base, furcate or stellate toward the apex, 0.4–1.2 mm long, not winged. **Lamina** linear, 1.4–18 × 1–2.5 cm, pinnate-pinnatisect, covered in both surfaces by whitish trichomes, restricted to margin of laminar tissue, rachis, veins and involucre border. **Rachis** no winged, or winged toward the apex due the decurrent base of pinnae, flexuose, covered by simple, bifurcate or stellate (1–4 branches) trichomes. **Pinnae** basal pinnatifid, simple toward the apex, 5–30 pairs or more, 0.4–2.2 × 0.3–1.4 cm, determinate, adnate on the acroscopical side at base, adnate toward the apex, sometimes the basal reduced, ascendant. **Segments** simple to pinnate, 0.9–1.5 mm broad, plane, covered on margin by simple, basally bifurcate, or bifurcate trichomes or a mix of them, on veins simple, bifurcate or stellate trichomes. **Sori**, one per segment, 0.8–1.7 × 0.8–1.1 mm, partially immerse. **Involucres** orbicular to ovate, margin entire to lacerate at the trichomes insertion, covered by simple, basally bifurcate or bifurcate trichomes. Figures 3B, 5 G–H, 6I.

**Distribution and Habitat** — Neotropical, from Costa Rica to Bolivia and French Guiana. In the Atlantic forest domain, occurs in south Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná and Santa Catarina (Fig. 7B). *H. elegans* can be found in the ombrophilous mixed forest, ombrophilous dense forest phytophysionomies, and in the “campos rupestres” of Espinhaço formation. Grows as pendent epiphyte on tree ferns and mossy buttresses, on rocks or terrestrial in mossy banks, more common in nebular forests (Fig. 6B). The populations are recorded above 800 m alt.

**Notes** — The holotype of *Hymenophyllum elegans* in Halle was bought by Kunze (LZ) and later destroyed in second world war (Stafleu and Cowan 1985). Some samples from Sprengel's Herbarium, including ferns, remained in Halle, and after bought by B. At B, the exsiccate set of *Hymenophyllum elegans* does not show any annotation indicating that it belongs to original Sprengel's herbarium. So, we chose the most representative exsiccate of B as lectotype of *H. elegans*.

Christenhusz et al. (2009) published *Hymenophyllum filmenofilicum* based on samples from Parque Estadual de Vila Velha, Ponta Grossa, Paraná, Brazil. The main characters attributed to this species are the absence of trichomes on veins, but this is a character variable among the population in the range of taxa distribution. *Hymenophyllum silveirae* is a name of doubtful identity, because the types indicated by the author are an assemblage of different species. Christ (1900) indicated three syntypes collected by Schwacke in the state of Minas Gerais: Schwacke 12528, 11085 and 2332. Of them, Schwacke 12528 belong to *Hymenophyllum trichophyllum*, and the samples Schwacke 11085 and 2332, belong to *H. elegans*. The features presented by Christ (1900) in the protologue, such: the short size (2–2.5 cm long.), stipes not winged, the rachis winged to pinnatisect, and the ciliate indument, leave not doubts that the description was based on materials of *H. elegans*. Because this, we disregard the sample Schwacke 12528 as a type element of *H. silveirae*. This synonym was considered by Morton (1947) as one own species, because the “caespitose” growing form cited by Christ in the protologue, however the material is clearly long rhizomatous, and the its dense and semi-erect fronds is due to the growing in rock crevices or cliffs.

Collections of A. Glaziou from Brazil (P) and from Paraná (Sehnem 1971) are identified as *Hymenophyllum lineare* (Sw.) Sw., but this taxon occurs from Cuba to

Costa Rica, and present robust fronds, with pinnae more dissected and basal pinnae perfectly pinnate, while that *H. elegans* are adnate. In labels of Rosenstock collections from Teresópolis, Rio de Janeiro, Brazil (NY), there is an infraespecific classification to *H. elegans*: *Hymenophyllum elegans* f. *angusta* and *Hymenophyllum elegans* f. *holopteron*. These names were informally applied by Rosenstock only in herbaria labels. However, *Hymenophyllum elegans* f. *angusta* (A.C. Brade 9991, NY) is a depauperate sample of *Hymenophyllum pulchellum* Schltdl. & Cham., and *Hymenophyllum elegans* f. *holopteron* (A.C. Brade 9798, NY) is a fragmented sample of *Hymenophyllum crispum*.

Due the wide distribution pattern of the species, there is a substantial variation of vegetative characters composition. Terrestrial populations from Serra da Bocaina, São Paulo, Brazil, have fertile fronds erect, pinnatifid, with simple or bifid segments, different of lithophyte or epiphyte populations, that shows individuals with pendent fronds, with 1-2-pinnate-pinnatifid fronds. In the other hand, some populations from Campos Rupestres formations (Minas Gerais) show wider dimensions, with rhizomes and stipes more robust, and pinnae more dissected.

**Conservation Status** — Taxon with EOO of 843,644 km<sup>2</sup>, AOO of 292 km<sup>2</sup> and 74 occurrences recorded. Although the species presents a restrict AOO, its wide EOO, extensive size of the populations and continuous distribution of the populations along the geographical pattern could include the species in the status of least concern (LC).

**Representative Specimens** — **Brazil**.—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça; Estrada Arataca-Una, 16 Feb 2006, *Matos et al. 1005* (CEPEC, MBM, RB, SP); Camacã, RPPN Serra Bonita, 10 km W de Camacã na estrada para Jacareci, 11 Aug



2006, *Labiak et al.* 3711 (BHCB, CEPEC).—MINAS GERAIS: Mariana, 28 Sep 1989, *Krieger et al.* 24119 (CESJ, MBM, OUR); [Ouro Preto] Hab. in humo silvarum, Serra do Campestre, s.d., Silveira 2332 (syntype of *Hymenphyllum silveirae* Christ., P [P00622180]). São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, 07 Dec 2013, *Schwartsburd et al.* 2873 (VIC); Rio Negro, Serra Negra, Ninho da Égua, 01 Apr 2006, *Viana et al.* 2012 (CESJ, MBM).—ESPÍRITO SANTO: Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, Nova Lombardia, 23 Mar 2003, *Vervloet et al.* 2046 (BHCB, MBML); São Roque do Canaã, Alto Misterioso, 13 Jul 2007, *Labiak et al.* 4101 (MBML, UPCB).—RIO DE JANEIRO: Bocaina de Minas, margem da estrada para Maringá, 28 Jul 2009, *Mynssen* 1150 (RB); Parati, estrada Parati-Cunha, BR 459, 18 Jan 2006, *Lombardi et al.* 6257 (BHCB, HRCB); Rio de Janeiro, Aqueduto das Paineiras, Corcovado, 17 Mar 1925, *Bandeira s.n.* (ICN, RB); Teresópolis, Estrada de Ferro, 11 Nov 1929, *Brade* 9978 (R).—SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, trilha entre a sétima e sexta cachoeira do córrego das Cobras, 10 Mar 2001, *Salino* 6371 (BHCB); Iguape, Serra da Paranapiacaba, Rio Travessão, Oct 1925, *Brade* 8357 (HB); Rio Grande, província de São Paulo, Aug 1913, *Brade* 6618 (HB, MBM, PACA, SP); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras, 27 Sep 2002, *Breier and Dittrich* 684 (CESJ, ESA, UEC).—PARANÁ: Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, Trilha do Gervásio, 25 Mar 2006, *Matos et al.* 1117 (MBM, UPCB); Balsa Nova, São Luís do Purunã, 23 Oct 2009, *Michelon* 572 (HUCP); Guaratuba, Pedra Branca de Araraquara, 100 m, 17 Oct 1964, *Hatschbach* 11725 (PACA, MBM); Lapa, Gruta do Monge, 10. Jun 2008, *Cordeiro et al.* 2953 (CESJ, HUCCS, MBM).—SANTA CATARINA: Garuva, Rio das Orquídeas, 15 Mar 1994, *Silva et al.* 1355 (BHCB, HUEFS, MBM); Joinville, Rio Manso, 02 Feb 2010, *Cadorin et al.* 1138 (BHCB, FURB); Lages, Jan 1912, *Spannagel* 342 in *Rosnst. Fil. Austr. Bras. Exsic.* 448 (HB); Rio do Sul, Morro

dos Três Picos, subida para o pico, 26 Jul 2017, *Gonzatti and Valduga 3632* (HUCS).

4. HYMENOPHYLLUM FRAGILE (Hedw.) C.V.Morton, Contr. U.S. Natl. Herb. 29: 172.

1947. *Sphaerocionium fragile* (Hedw.) Pic. Serm., Webbia 28: 471. 1973.

*Trichomanes fragile* Hedw., Fil. Gen. Sp. sub t. 18. 1802. TYPE: based in a plate from material collected in “AMERICA MERIDIONALIS” (lectotype, designated by Proctor [1985: 101]: J. Hedwig, Fil. Gen. Sp. sub t. 18, 1802). EPITYPE (designated here): BRAZIL. [Rio de Janeiro] Tijuca, en allant du chemin du Pico do Papagaio, au chemin de Jacarepagua, 30 Nov 1872, *A.F.M. Glaziou 6410* (P, two sheets [P01309116, P01309117]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.05–0.15 mm diam, covered by light brown trichomes, simple, 0.4–1 mm long, multicellular (1–5 cells), denser in the buds. **Fronde**s pendent, contiguous, 1.9–19 × 1.3–3.4 cm. **Stipes** cylindric, castaneous, 0.1 mm diam, 1–3.5 cm long, covered by simple trichomes at base, furcate or stellate toward the apex, 0.5–1 mm long, not winged or just on the apex due the decurrent pinnae. **Lamina** linear to lanceolate, 1.9–16 × 1.3–3.4 cm, pinnate to pinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by whitish trichomes spread on rachis, veins, laminar tissue, border of segments and involucre. **Rachis** slightly flexuose, completely winged, wing 0.5–1.5 mm broad, covered by stellate (4–8 branches) to dendritic trichomes, sessile and stalked of different lengths mixed. **Pinnae** flabellate to pinnatifid, rare simple, the basal usually more dissected, 5–25 pairs or more, 0.7–2.1 × 0.5–1.8 mm, determinate, completely adnate, patent to ascendant. **Segments** simple to flabellate, 1.1–2.4 mm broad, plane, covered on both surfaces and margin by sessile stellate (4–8 branches) trichomes, short stalked on

veins. **Sori**, one per segment, 0.9–1.5 × 0.6–1.3 mm, completely immerse. **Involucres** orbicular to ovate, margin entire, fully recovered by sessile stellate trichomes on surface, bifurcate to stellate on margin. Figures 4B, 6 H–I, 9 J–Q.

***Distribution and Habitat*** — Neotropical, from Mexico to Bolivia. In the Atlantic forest domain, occurs in the states of Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Fig. 7A). *Hymenophyllum fragile* can be found in ombrophilous mixed forest, ombrophilous dense forest phytophysionomies, and in the “campos rupestres” of Espinhaço formation (Figs. 6 A–C). Grow as pendent epiphyte on mossy buttresses, on rocks or terrestrial on shaded banks, is more frequent in transition forests between slopes and nebular forests, forming large populations. From sea level to 1.700 m alt.

***Notes*** — Hedwig description is very poor in detailed, with a single plate, with some detailed illustrations. In the text and the plate, there is not any indication specimen that was utilized to describe the new species. However, it is a valid publication according the article 38.8 and 38.9 of International Nomenclature Code (Turland et al. 2018). The origin of the material is attributed to be from “America Meridionalis”, because Hedwig made many references of sample donations from America. So, we attributed the lectotype of *H. fragile* to the plate, instead an uncertain physical material. Similar approach was adopted by Proctor (1977) with the type of *Trichomanes pinnatum* Hedw., and Boer (1962) with the type of *Trichomanes hymenoides* Hedw., published by Hedwig in the same issue, and clear reference collections were not found. With the aim of clarifying the concept of this species and help its identification, a physical specimen was indicated as epitype. One sample of Herbarium Glaziou (P) from Brazil was chosen because it presents all diagnostic elements to recognition of the taxon.

The variety *Hymenophyllum fragile* var. *venustum* C.V. Morton, was considered by Morton for Southern Brazil. Analyzing a big set of collections along the study area we could confirm it as species, characterized by the long stalked trichomes on the laminar surfaces, shorter length of the frond and the simple pinnae. Another taxon related to *H. fragile* is *H. angustum* Bosch, an epiphyte species that occurs in Amazonian domain. *H. angustum* differs from *H. fragile* by the linear and longer fronds, with reduced pinnae at the frond base. In the Flora of Santa Catarina, Sehnem (1971) recognized the Brazilian specimens of *H. fragile* under *H. hirsutum* (L.) Sw. This confusion probably occurred since Raddi (1825) recognized samples of *H. venustum* from Mandiocca (Rio de Janeiro) under the name *H. hirsutum*, and Sehnem applied this sense to Brazilian specimens.

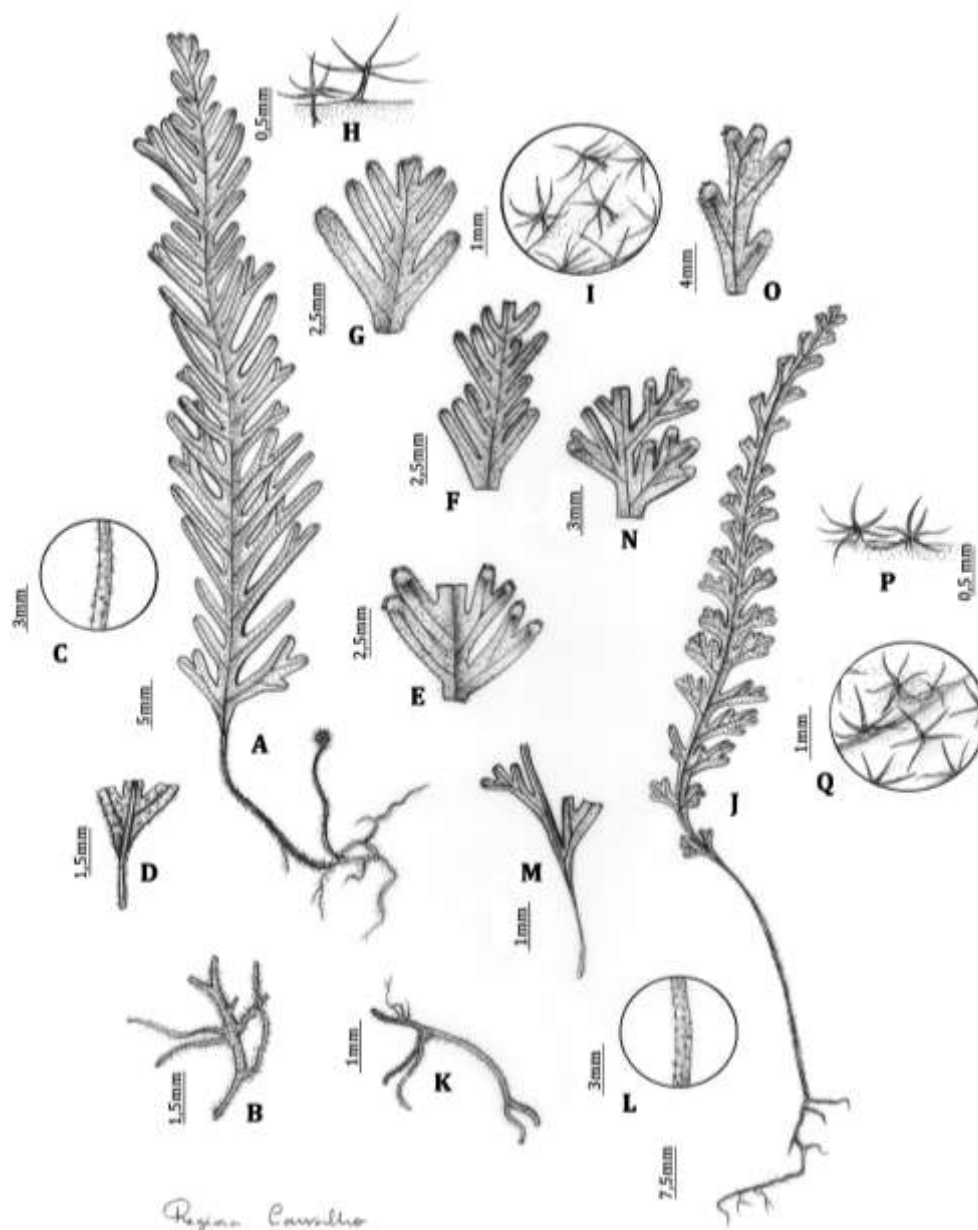


FIG. 9. A—I: *Hymenophyllum venustum*. A. Habit. B. Rhizome. C. Stipe with simple and stellate trichomes. D. Base of lamina with decurrent tissue. E. Center portion of lamina, with simple segments and rachis wings. F. Apical portion of lamina, in evidence the irregular length of segments. G. Apex of lamina. H. Stalked stellate trichomes. I. Stellate trichomes on laminar surface and laminar margin. Voucher: *F. Gonzatti et al.* 2974 (HUCS). J—Q: *H. fragile*. J. Habit. K. Rhizome. L. Stipe with stellate trichomes. M. Laminar base with decurrent tissue. N. Center portion of lamina with pinnatifid pinnae and winged rachis. O. Apex of lamina. P. Sessile stellate trichomes. Q. Stellate trichomes on laminar tissue and veins. Voucher: *F. Gonzatti et al.* 3876 (HUCS).

**Conservation Status** — EOO and AOO estimates in 567,810 km<sup>2</sup> and 288 km<sup>2</sup> respectively, based on 71 occurrences recorded. Even though presenting a restrict occupation area, the wide distribution patterns of this species and the big size of the populations could apply the IUCN category of least concern (LC) for this taxon.

**Representative Specimens** — **Brazil.**—MINAS GERAIS: Bom Jardim de Minas, Serra da Bandeira, 21 Jul 2013, *Dittrich 1816* (CESJ, FURB); Mariana, Parque Estadual do Itacolomi, Sertão, 04 Apr 2006, *Rolim et al. 286* (BHCB, UB); Ouro Preto, São Sebastião, Camarinhas, 27 May 2008, *Hirai 522 and 523* (SP, MBM, RB).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 13 Feb 2008, *Labiak et al. 4590* (CEPEC, MBML, RB); Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, 25 Feb 2003, *Vervloet et al. 1921* (BHCB, MBML, UPCB); s.l, Limoeiro, Santa Maria, 17 May 1946, *Brade 18294* (CESJ, HUCS, RB).—RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro, entre o Pico da Tijuca e o Pico do Papagaio, 09 Nov 1929, *Brade 8638* (HB, MBM) Santa Maria Madalena, Águas Paradas, 02 Mar 1955, *Santos-Lima 14355* (RB); Teresópolis, Serra dos Órgãos, 20 Aug 1940, *Brade 16613* (PACA, RB, VIC).—SÃO PAULO: Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Cunha, trilha da Casa de Pedra ao Indaiá, 16 Dec 1996, *Salino 2923* (BHCB, ESA); [Santo André], Alto da Serra, ação Biológica, 28 Oct 1936, *Hoehne and Gehrt* (SP, SPF); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, 1 Apr 2018, *Gonzatti et al. 4400* (HUCS).—PARANÁ: Almirante Tamandaré, 4 Apr 1974, *Dombrowski 5118 and Kuniyoshi 3744* (MBM, PACA); Guaratuba, Parque Nacional Saint-Hilaire, Lange, Trilha da Prata, 17 May 2006, *Matos et al. 1152* (CEPEC, MBM, SP, UPCB); Lapa, Gruta do Monge, 22 Feb 2001, *Silva et al. 3306* (FURB, IPA, MBM); [Ponta Grossa], Vila Velha, Parque Estadual, 18 Dec 1971, *Krieger 11192* (CESJ, MBM, PACA, UPCB).—SANTA CATARINA: Blumenau, Parque Nacional da Serra do Itajaí, 13 Jul 2010, *Cadorin et al. 3052* (FURB); Lages, Jun 1906, *Spanagel*

156 (NY, R, US, SP); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al.* 3663 and 3734 (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, Itaimbezinho, 8 Dec 2016, *Gonzatti et al.* 3087 (HUCS); São Francisco de Paula, ad rupem in silva, 14 Aug 1965, *Sehnem* 8448 (PACA) and 8449 (HUCS, PACA); Sapucaia do Sul, Morro Sapucaia, 29 Jun 1986, *Fernandes* 143 and 144 (ICN, SJRP).

5. HYMENOPHYLLUM GLAZIOVII Baker, Hooker's Icon. Pl. 17: t. 1612. 1886.

*Sphaerocionium glaziovii* (Baker) Pic. Serm., Webbia 28(2): 471. 1973. TYPE: Brazil. Rio de Janeiro, A.F.M. Glaziou 7890 (lectotype, designated here: K [K000589618]!; isoelectotype: P [P01522026, P01329028]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.2–0.3 mm diam, covered by light ferruginous trichomes, simple, multicellular, denser in the buds. **Fronde** contiguous, 20–25 × 2.0–3 cm, determinate. **Stipes** cylindric, 0.4–0.6 mm diam, 4–7.5 cm long, narrowly winged toward the apex due to the decurrent base of pinnae, wings 0.1 mm broad, covered by forked to stellate trichomes. **Lamina** linear-lanceolate, 6–15 × 2.0–3 cm, bipinnate-pinnatifid, covered, in both faces, by stellate trichomes, restricted to rachis, veins, margin of laminar tissue and involucre. **Rachis** cylindric, covered by stellate trichomes (4–branches), short stalked, winged completely, wings 0.4 mm, plane, sparsely dentate by trichomes insertion. **Pinnae** pinnate-pinnatifid, 9–10 pairs, 1–3 × 0.3–1.2 cm, completely adnate to the rachis, ascendant. **Segments** simple, bifid to pinnatifid, 4 × 1 mm, plane, margin entire to dentate by trichomes insertion, recovered on margin and veins by bifurcate, stellate to twice stellate. **Sori**, one per segment, 1.3–1.5 × 1.5 mm, covered on margin by simple trichomes. **Involucres** suborbicular, partially immerse, margin entire to

dentate by insertion of simple to furcate trichomes. Figure 10 A–D.

***Distribution and Habitat*** — Endemic to the states of Rio de Janeiro and São Paulo, Brazil (Fig. 7B).

***Notes*** — This remain as a doubtful species because there were few samples with this morphologic pattern in herbaria. *Hymenophyllum glaziovii* differs from the others by the long fronds (ca. 25 cm), ascendant pinnae, the narrow and long segments and rachis wings. Some samples of *Hymenophyllum vestitum* (C.Presl) Bosch can appear similar, however *H. glaziovii* presents vestigial wings on stipes while *H. vestitum* presents in the apex, wings well developed. Perhaps, this material can be an aberrant individual or belongs to any polyploid population of *H. vestitum*, very commons in *Hymenophyllum*.

***Conservation Status*** — Due to there are scarcely data about the taxa, this remains in the Data Deficient status (DD).

***Representative Specimens*** — **Brazil.**—SÃO PAULO: Santos, *Mósen* (*Regnell* 3101), pro parte (US).





FIG. 10. A—D: Lectotype of *Hymenophyllum glaziovii* deposited in K (Glaziou, 7890, K000589618). A. Habit. B. Detail of basal pinnae, with rachis and stipe not winged. C. Detail of one pinna, with simple segments, winged rachis, and irregular edge by stellate trichomes insertion. D. Detail of frond with linear apex.

6. HYMENOPHYLLUM HIRSUTUM (L.) Sw., J. Bot. 1800 [2]: 99. 1801. *Sphaerocionium hirsutum* (L.) C.Presl., Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., 5:126. 1845. *Trichomanes hirsutum* L., Sp. Pl. 2: 1098. 1753. TYPE: “HABITA IN AMERICA”. S.l., s.d., *C. Plumier s.n.* (lectotype, designated by Morton [1947: 157]: Plumier, *Traité des fougères de l’Amérique*: t. 50, fi g. B (1705), epitype, designated by Cremers and Aupic (2008: 28): P [P00322153, in Tournefort Herbarium 5315-1!]).

HYMENOPHYLLUM CILIATUM (Sw.) Sw., J. Bot. 1800 [2]: 100. 1801. *Sphaerocionium ciliatum* (Sw.) C.Presl., Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., 5:126. 1845. *Trichomanes ciliatum* Sw., Prodr.:136. 1788. TYPE: JAMAICA. “Jamaica”, s.d., *O.P. Swartz s.n.* (first-step lectotype, designated by Smith [1981: 132]: S; second-step lectotype, designated here: S [S-R-6189]; isolectotypes: S [S-R-2960]!, S [S06-1503]!, B [B-W-20222], BM [BM000936771]!, LD [LD1773824]!, MEL [658245]!, SBT [10583]!, UPS [V-167112]!).

HYMENOPHYLLUM COMMUTATUM (C.Presl) ex Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 4. 414. 1859. *Sphaerocionium commutatum* C.Presl, Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., 5: 126. 1845. *Hymenophyllum boryanum* Raddi, Syn. Fil. Bras.: 19. (n°145). 1819, hom. illeg., non Willd. Sp. Pl., ed. 4 [Willd.] 5: 518. 1810. TYPE: BRAZIL. “Brasilia” [Brasil], *G. Raddi s.n.* (holotype: PI!).

HYMENOPHYLLUM GARDNERIANUM Sturm, Fl. Bras. 1: 297. 1859. TYPE: BRAZIL. “Habita in prov. Rio de Janeiro, *G. Gardner 213* (lectotype, designated by Lellinger [1989: 193]: BR; isolectotypes: P, two sheets [P00622162, P01325079]!).

HYMENOPHYLLUM MICROCARPON Fée, Crypt. Vasc. Brésil 1: 245. T. 69, f. 3. 1869. TYPE: BRAZIL. [Rio de Janeiro] “Habita in Brasilia Fluminensis”, s.d., *A.F.M. Glaziou 2268* (lectotype, designated here: P [P00622092]!; isolectotypes: B [B200088602]!, BR [BR0000006966034]!, P [P00637562, P01472029,

P01472028]!, S [S06-1110]!).

HYMENOPHYLLUM CILIATUM var. ABBREVIATUM Rosenst., Hedwigia 56(5): 360. 1915.

TYPE: BRAZIL. Brasilia, Est. São Paulo [Brazil, São Paulo], Ribeira, ad cursum inferiorem fluminis Pariquera Assu, in humidis silvae primaevae, Jul 1911, A.C. *Brade 5169* (lectotype designated by Lellinger [1989: 193]: S [S06-1111]!; isolectotype probable in R, non loc.).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.1–0.5 mm diam, covered by light ferruginous trichomes, simple, 0.5–1.5 mm long, multicellular (4–8 cells), denser in the buds. **Fronds** pendent, contiguous, 3.5–19 × 1.1–4.6 cm. **Stipes** cylindrical, matte brown, 0.2–0.6 mm diam, 0.9–4.6 cm long, covered by simple or bifurcate trichomes at base, stellate to dendritic toward the apex, 0.5–1 mm long, completely winged until the base, or just nonwinged on first third basally, wing 0.5–1.5 mm broad, irregularly dentate by in trichomes insertion. **Lamina** oblong to elliptic, 2.9–15 × 1.1–4.6 cm, pinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by whitish trichomes spread on rachis, veins, segments and involucre border. **Rachis** slightly flexuose, covered by basal twice-bifurcate, stellate, basally twice stellate or dendritic trichomes (1–4 branches), completely winged, wing 0.5–1 mm broad, entire to dentate, undulate, margin covered by stalked stellate (3–5 branches) trichomes. **Pinnae** simple to pinnatifid, lanceolate, 6–18 pairs, 0.9–2.6 × 0.7–1.1 mm, determinate, the basal usually reduced, completely adnate, patent to ascendant. **Segments** bifid to pinnatifid proximally, distally simple, 0.9–2 mm broad, plane, dentated on margin in the trichomes insertion, trichomes basally furcate-stellate, basally twice furcate or one stellate with one simple branch. **Sori**, one per segment, 1.1–1.7 × 1.2–2.2 mm, partially immerse. **Involucres** orbicular to ovate, margin

entire or slightly dentated, covered on by simple, bifurcate to stellate trichomes, sometimes a mix of them. Figures 3F, 11 A–E, 12 A–B.

***Distribution and Habitat*** — Neotropical, from Mexico to Bolivia and French Guiana. Occur also as disjunct in the Africa continental land and islands such Madagascar, La Réunion and Mauritius. In the Atlantic forest domain is the most widespread species, occurring from Ceará, Pernambuco, Alagoas, Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina to Rio Grande do Sul (Fig. 7B). In Brazil recorded in Amazonian and Cerrado domain as well. *Hymenophyllum hirsutum* can be found in the ombrophilous dense forest, from lowland forests to slopes and nebular forest. Most frequently, grows along water courses and shaded environments where there is high atmospheric humidity (Figs. 6 A–C). As erect epiphyte on mossy buttresses, on rocks or terrestrial in mossy banks. From sea level to 1.700 m alt.

***Notes*** — In the protologue of *Hymenophyllum microcarpum*, Fée includes the sample Glaziou 3351 (P00882252!, P01472030!, P01328256!, P01328802!, S06-1161), as syntype, however, this material is, in fact, *Hymenophyllum myriocarpum* Hook., that belongs to subgenus *Mecodium*. *Hymenophyllum remotum* Bosch. is a *nomen nudum* applied by Bosch (1859) to materials from Brazil collected by F. Sellow and G.H. Langsdorff, based in *Hymenophyllum ciliatum* Hook. and Grev. (non Swartz). In Flora Brasiliensis (Sturm 1859), samples of *H. hirsutum* were treated under the names *H. ciliatum*, *H. hirsutum* and *H. gardnerianum*, with exception of the sample Spruce 4699, that is *Hymenophyllum angustum* Bosch. Many herbaria exsiccate of *H. hirsutum* are filed under *H. ciliatum*. This name was widely used by pteridologists such Brade, Rosenstock (1906) and Sehnem (1971), who studied Brazilian samples, although, *H. ciliatum* is heterotypic synonym of *H. hirsutum* (see

discussion in Morton, 1947, p.174). *Hymenophyllum hirsutum* remains as a complex of species that needs to be studied using phylogeographic approaches, due to the morphologic variation along the distribution range. Along the Atlantic forest domain variations in frond size and laminar dissection can be observed. Plants of low altitudes and dry environments tends to be shorter and with stipes wings more developed while plants from nebular forests, but as indicated by our phylogenetic data, they are genetically very closed. Plants from slope forests from southeast of Brazil tend to be very similar to specimens of *Hymenophyllum vestitum* (C.Presl) Bosch., however, the trichome structure and the pinnae dissection are diagnostic to separate the two taxa (Table 1).

**Conservation Status** — The species present EOO of 1,506,088 km<sup>2</sup> and AOO of 356 km<sup>2</sup>, based on 92 locations. Though the AOO value is low, populations of *H. hirutum* are very frequent and well distributed along the distinct phytophysiognomies of Atlantic forest, so we could consider the taxon, as least concern (LC) according to IUCN (2019).

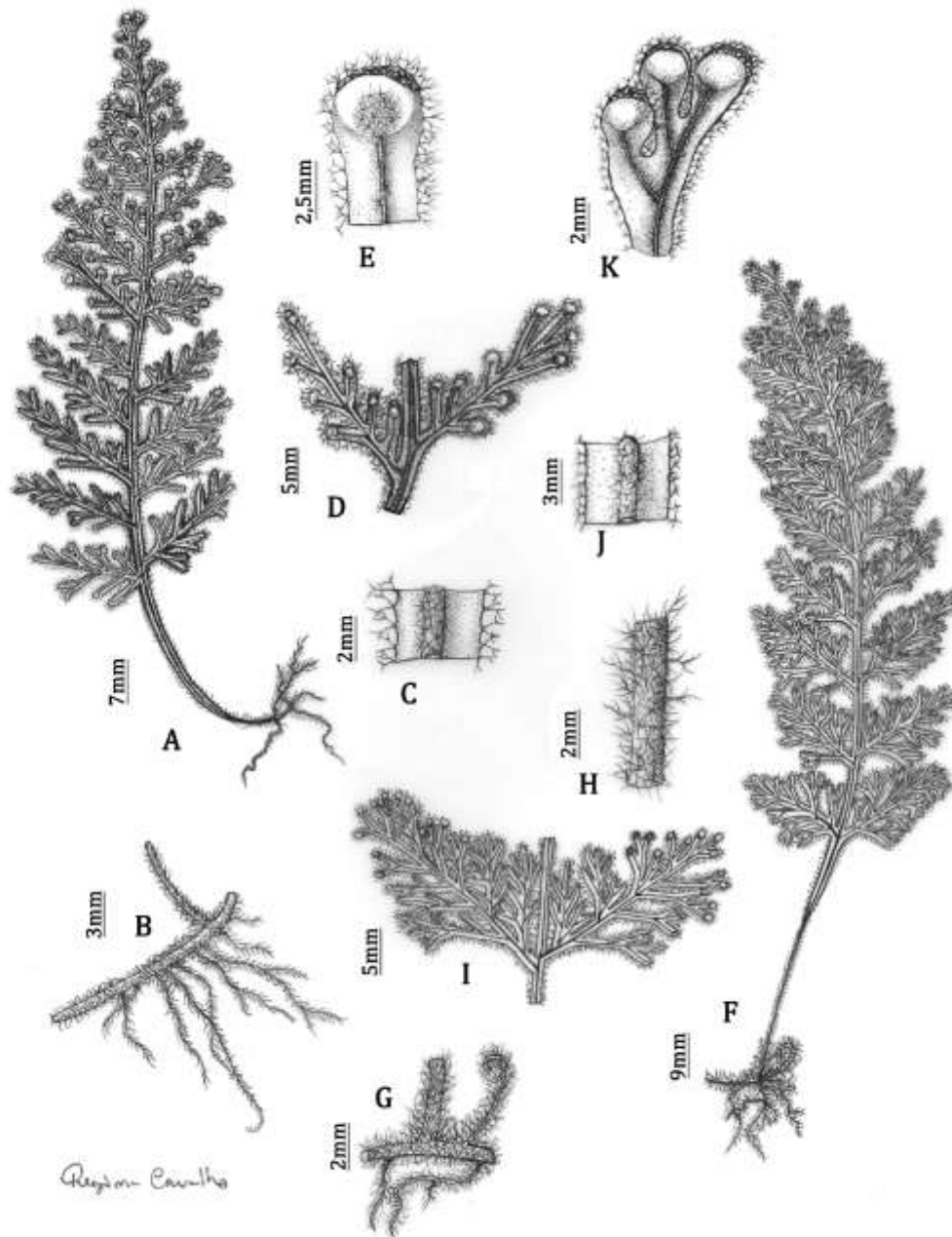


FIG. 11. A—E: *Hymenophyllum hirsutum*. A. Habit. B. Rhizome and stipes base. C. Rachis in the middle region, with detail of long stalked stellate trichomes. D. Pinnae of middle lamina. E. Fertile segment, with detail of ciliate trichomes pattern. Voucher: F. Gonzatti 3970 (HUCS). F—K: *Hymenophyllum vestitum*. F. Habit. G. Rhizome with stipite base. H. Middle region of the stipe. I. Rachis in the middle portion. J. Pinnae in the middle laminar region, with detail of short stalked stellate trichomes. K. Fertile segments with detail of ciliate trichome pattern. Voucher F. Gonzatti 4177 (HUCS).

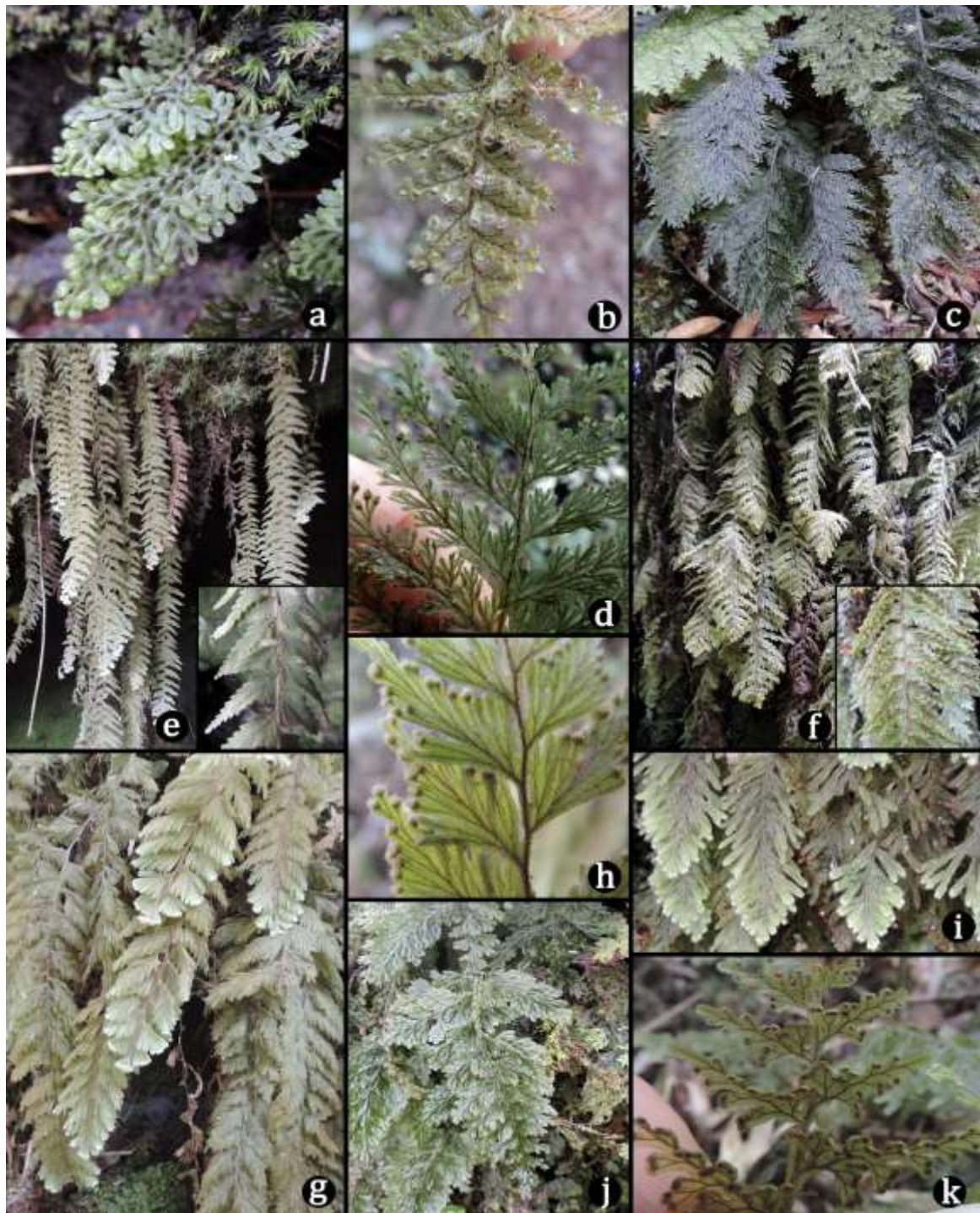


FIG. 12. A—K. Field images of habit and details of some species of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium*. A—B. habit and frond of *Hymenophyllum hirsutum*. C—D. habit and abaxially surface detail of *H. microcarpum*. E. Habit and frond detail of *H. plumosum*. F. Habit and frond detail of *H. pulchellum*. G—H. Habit and frond detail of *H. rufum*. I. Habit of *H. venustum*. J—K. Habit and detail of *H. vestitum*.

**Representative Specimens — Brazil.**—CEARÁ: Maranguape, Serra de Maranguape, Trilha para Pedra Rajada, 18 Feb 1998, *Almeida-Neto 367, 381, 384, 393* (SJRP) and *383* (HUEFS, PACA); Pacatuba, Serra de Pacatuba, Sítio Pitaguari, 16 Feb 1968, *Andrade-Lima 68-5282* (HUEFS, IPA).—PERNAMBUCO: Bonito, Brejo de Altitude, Mata da Colônia, 28 Apr 2000, *Santiago et al. 133* (PEUFR); Jaqueira, Mata da Pedra do Cruzeiro, 26 Mar 2003, *Gueiros 210* (UFP).—ALAGOAS: Murici, Estação Ecológica de Murici, 27 May 2010, *Pereira and Silva 1401* (UFP).—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça, estrada Arataca-Una, 16 Feb 2006, *Matos et al. 1006* (CEPEC, HUCS, MBM, RBR); Miguel Calmon, ponto 187, 16 Jun 2006, *Santos et al. 193* (ALCB, CEPEC); Santa Terezinha, Serra da Jibóia, ao sul da torre, 07 Jul 2001, *Nonato 827* (HUEFS).—MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 22 Nov 2006, *Salino et al. 11357* (BHCB); Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Pico do Boné, 23 Feb 2014, *Schwartsburd et al. 3079* (VIC); Ouro Preto, Parque Estadual do Itacolomi, 10 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3870* (HUCS).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, trilha para o Forninho, 12 Feb 2008, *Labiak et al. 4552* (CEPEC, MBML, RB, UPCB); São Roque do Canaã, Alto Misterioso, 13 Jul 2007, *Labiak et al. 4114* (MBM, MBML, UPCB).—RIO DE JANEIRO: Angra dos Reis, Ilha Grande, trilha para mata da Jararaca, 17 Feb 2001, *Pinheiro et al. 738* (HB); Itatiaia, PARNA Itatiaia, próximo à maromba, a caminho para o Véu de Noiva, 05 Feb 1970, *Windisch 57* (HB, PACA, SP); Teresópolis, PARNA Serra dos Órgãos, trilha para a pedra do Sino, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3970* (HUCS).—SÃO PAULO: Caraguatatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, 18 Apr 2000, *Salino et al. 5284* (BHCB, ESA, MBM); Juquiá, Serra Araribá, Fazenda Poço Grande, Jun 1926, *Brade 21485* (HB, MBM, PACA); São José do Barreiro, Parque Nacional da Bocaina, sede, 30 Apr 2018, *Gonzatti et al. 4379* (HUCS).—PARANÁ: Adrianópolis, Parque



Estadual das Lauráceas, Trilha da Anta, 13 Dec 2006, *Matos et al. 1314* (MBM, SP, UPCB); Jaguariaíva, Paredão, 11 Jan 1973, *Hatschbach 31142* (MBM, PACA); Ponta Grossa, Vila Velha, Reserva Estadual, 18 Dec 1971, *Krieger 11197* (CESJ, MBM).—SANTA CATARINA: Blumenau, Parque Nacional da Serra do Itajaí, Parque das Nascentes, 08 Nov 2009, *Kersten et al. 1211* (HUCP); Garuva, Sol Nascente, 30 Sep 2009, *Schimitt et al. 88* (FURB); Florianópolis, Saco Grande, Ilha de Santa Catarina, 16 May 1957, *Rohr 3065* (HB).—RIO GRANDE DO SUL: Rolante, Mata ciliar do Arroio Furnas, 25 Nov 2014, *Graeff et al. 6* (PACA); Tabai, Morro Cabeça de Elefante, 22 Aug 2004, *Steffens 239* (PACA); Torres, Lageadinho, 17 Jan 1980, *Waechter 1546* (ICN).

7. HYMENOPHYLLUM MICROCARPUM Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6(3): 333. 1827.

*Sphaerocionium microcarpum* (Desv.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 34. 1938.

*Mecodium microcarpum* (Desv.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 25. 1938. TYPE:

DOMINICAN REPUBLIC. “Habita in Hispaniola, St. Domingue”, s.d, s.c., s.n., (holotype: P [P00622141, Desvieux Herbarium]!).

HYMENOPHYLLUM ORGANENSE Hook., Sp. Fil. 1. 90 t. 32b. 1844. TYPE: BRAZIL. [Rio de Janeiro] Hab. Moist shady rocks, Organ mountains, Brazil, 1838, *G. Gardner 210* (first-step lectotype, designated by Lellinger [1989: 195]: K; second-step lectotype, designated here: K [K000589626]!; isolectotypes: K [K000589625]!, P [P00622139]!, BM [BM000995975]!, US).

HYMENOPHYLLUM NOTABILE Fée, Crypt. Vasc. Brésil 1. 193 t. 69 f. 2. 1869. TYPE: BRAZIL. [Rio de Janeiro] “Habita in Brasilia Fluminensis”, s.d., *A.F.M. Glaziou 2271* (lectotype, designated here: P [P01329928]!, isolectotypes: P [P01471741, P01471740, P02442267, P02442268]!, S [S06-1157]).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.4–0.7 mm diam, covered by ferruginous trichomes, simple, 1.4–2.1 mm long, multicellular (5–8 cells), denser in the buds. **Fronds** erects, contiguous, 11–32 × 4.5–13 cm. **Stipes** cylindric, dark brown, 0.6–1.1 mm diam, 2.5–12 cm long, covered by simple trichomes at base, stellate to dendritic toward the apex, 0.5–1.2 mm long, winged in the apical third, wing 0.4–1.1 mm broad, irregularly dentate in the trichomes insertion, trichomes stellate. **Lamina** oval to lanceolate, 7.5–23 × 4.5–13 cm, bipinnate-pinnatifid, covered in abaxial surface by whitish trichomes spread on rachis, veins, segments and involucre border, adaxially glabre in mature fronds. **Rachis** covered abaxially by stalked stellate to dendritic trichomes (3–5 branches), completely winged, wing 0.5–0.8 mm broad, entire to dentated, undulated, covered at margin by simple, basally furcate, bifurcate or stellate trichomes. **Pinnae** pinnate-pinnatifid, lanceolate, 10–20 pairs, 2–7.5 × 1.2–2.7 mm, determinate, the basal usually reduced, completely adnate, ascendant to falcate, pinnulae pinnatifid, 7–13 pairs. **Segments** 0.5–1 mm broad, plane, margin serrate in trichomes insertion., trichomes simple, unicellular, appressed, on veins furcate to stellate (1–3 branches) trichomes. **Sori**, one per segment, 1.3–2.1 × 0.9–1.3 mm, not immerse. **Involucres** ovate to lanceolate, margin irregularly lacerate, glabre or covered on margin by simple trichomes. Figures 3C, 8 A–H, 12 C–D.

***Distribution and Habitat*** — Neotropical, from Mexico to Bolivia and French Guiana. In the Atlantic forest domain, it occurs in the states of Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná and Santa Catarina (Fig. 7B). *H. microcarpum* can be found in ombrophilous dense forest, mainly in the lowland and slopes forests. Occurs as an epiphyte on base of angiosperms trunks, on rocks or eventually terrestrial in shaded forest along rivers valleys. From sea level to 1.700 m alt.

**Notes** — A.C. Brade applied the name *Hymenophyllum microcarpum* var. *organense* Hook. in some material identified by him, however this combination is not valid and the plants are in the *H. microcarpum* concept. *H. microcarpum* is very distinctive among the *Sphaerocionium* species in Atlantic forest domain, due to elongated sorus, sometimes with the involucre irregularly toothed, the absence or scarcity trichomes on the adaxial laminar surface, and the wings of the upper part of stipes. *Hymenophyllum vestitum* is a close species in study area, but it can be distinguished through the characters above cited. *Hymenophyllum valvatum* Hook. & Grev. is an Amazonian species related to *H. microcarpum*, however differs through the absence of stipital wings and laminar tissue slightly crispate.

**Conservation Status** — The values of EOO and AOO are 300,168 km<sup>2</sup> and 192 km<sup>2</sup> respectively, based on 48 occurrences reported for study area. According to IUCN criteria, the taxon could be classified as near threatened (NT), because the populations are continuously spread along the distribution pattern and the species is represented by big populations in the locations where it occurs. In study area, the suppression of vegetation and the changes in ecological conditions are the biggest threats to species.

**Representative Specimens** — **Brazil.**—MINAS GERAIS: Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca, 09 Aug 2005, *Mynssen et al. 811* (BHCB, RB); Rio Preto, Serra Negra, Ninho da Égua, 20 May 2006, *Souza et al. 210* (CESJ, MBM); Santa Rita de Jacutinga, 27 Jul 1970, *Krieger and Urbano 9019* (BHCB, CESJ, MBM).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, 12 Aug 1948, *Brade 19239* (CESJ, RB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, Pedra Escorada, 06 Apr 2011, *Souza and Machado 1519* (BHCB); Iúna, Serra do Valentim, 01 Dec 2013, *Zorzanelli and Bacci 889* (BHCB, VIES).—RIO DE JANEIRO: [Rio de Janeiro] “Habita in Brasilia Fluminensis”, 12 Oct

1967, *Glaziou 1714* (syntype of *Hymenophyllum notabile* Fée, BR [BR0000013521417], P [P01471742, P01329929, P01329931, P01470859] and S [S06-1156]); Itatiaia, PARNA Itatiaia, Maromba, trilha para Cachoeira Véu de Noiva, 12 Jul 2006, *Sylvestre et al. 1881* (HUCS, RBR); Nova Friburgo, Mury, Macaé de Cima, Nascente do Rio das Flores, 25 Oct 1986, *Martinelli and Leitman 11812* (RB, SJRP); Teresópolis, PARA Serra dos Órgãos, Córrego Beija Flor, 15 Aug 1940, *Brade 16577* (HB, R, RB, VIC).—SÃO PAULO: Caraguatatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, 18 Apr 2000, *Salino et al. 5283* (BHCB, ESA); Cunha, Serra do Mar, Reserva Florestal de Cunha, Rio Bonito, 12 Aug 1988, *Windisch 5085* (HB, ICN, PACA, SJRP, SP); Iguape, Serra de Paranapiacaba, am feuchten Felsen, Oct 1925, *Brade 8356* (HB, MBM, PACA, R).—PARANÁ: Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, 12 Jan 2000, *Dittrich et al. 718* (BHCB, HRCB, MBM); Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, Trilha do Meio, 28 May 2006, *Matos et al. 1199* (CEPEC, MBM, RB, UPCB); Morretes, Parque Estadual do Pico do Marumbi, subida para o Boa Vista, 15 Dec 2006, *Labiak et al. 3875* (CEPEC, MBML, UPCB); São José dos Pinhais, RPPN Nhandara Guaricana, 13 Oct 2013, *Lozano et al. 1562* (MBM).—SANTA CATARINA: Antônio Carlos, RPPN Caraguatá, 09 Nov 2009, *Cadorin et al. 486* (BHCB, FURB); Garuva, Morro Monte Crista, 27 Feb 2003, *Ribas et al. 5167* (MBM); Itajaí, Morro do Baú, 29 Jan 1948, *Reitz 3021* (HBR, PACA); Santo Amaro da Imperatriz, Rio da Nova Descoberta, 20 Oct 2010, *Korte and Kniess 4689* (FURB).

8. HYMENOPHYLLUM PLUMOSUM Kaulf., Enum. Filic. 267. 1824. *Sphaerocionium plumosum* (Kaulf.) Copel. Philipp. J. Sci. 67: 30. 1938. TYPE: BRAZIL. s.d., L.K.A. *Chamisso s.n.* (holotype: LE, not seen).

SPHAEROCIONIUM AUREUM C.Presl., Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss., 5:126. 1845. TYPE:

BRAZIL. [Rio de Janeiro] Habitat in Brasilia Serra d'Estrella", *H.K. Beyrich s.n.*  
(lectotype, designated here: PRC [two sheets in Presl Herbarium]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.2–0.6 mm diam, covered by ferruginous trichomes, simple, 1–3.1 mm long, multicellular (4–10 cells), denser in the buds. **FronDs** pendent, contiguous, 5.8–68 × 1.8–5.7 cm. **Stipes** cylindric, castaneous, 0.2–0.6 mm diam, 1.7–5 cm long, covered by simple trichomes at base, stellate to dendritic toward the apex, 0.7–2.5 mm long, not winged. **Lamina** linear, 4–63 × 1.8–5.7 cm, pinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by whitish trichomes spread on rachis, veins and laminar tissue. **Rachis** not winged, cylindric, flexuose, lanose, covered by stellate to dendritic trichomes (5–10 branches), whitish, sessile to short stalked. **Pinnae** deltate, pinnatifid, 15–70 pairs, 1.2–4.5 × 0.5–1.2 cm, determinate, imbricate, the basal usually reduced or senescent, petiolate, petiole 0.5–2 mm, ascendant to falcate. **Segments** 0.4–0.7 mm broad, plane, the proximal flabellate, the following bifids to simple on acropic side, bifids or simple on basiscopic side, margin entire, covered on laminar surface, border and veins by sessile stellate trichomes (5–10 branches), whitish, lanose, vein with perpendicular wings on adaxial surface. **Sori**, one per segment, 0.5–1.2 × 0.5–1.2 mm, not immerse. **Involucre**s orbicular, margin entire, completely recovered by sessile stellate trichomes. Figures 4D, 12E, 13 A–G.

**Distribution and Habitat** — Neotropical, from Costa Rica to Bolivia. In Atlantic forest domain, occurs in the states of Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo and Paraná (Fig. 7C), in ombrophilous dense forest phytophysiology, less frequent in ombrophilous mixed forest. In Minas Gerais very common in “campos rupestres” of Espinhaço mountains chain. Grows as

epiphyte of trees canopy or on cliffs, near rivers or in nebular environments. Frequently upper 800 m alt.

**Notes**— As already discussed, frequently confused with *H. rufum*, but differ because the perpendicular wings on veins of adaxial laminar surface.

**Conservation Status** — The calculated EOO and AOO were 268,546 km<sup>2</sup> and 116 km<sup>2</sup> respectively, based on records of 29 populations. Following the IUCN rules, the taxon could be considerate as vulnerable (VU), based on B2 criteria. The species generally occurs in small and discontinues populations along the range distribution. Probably the deforestation and the burning are the most important impact to the species.



FIG. 13. A—G: *Hymenophyllum plumosum*. A. Habit. B. Rhizome. C. Detail of pinnae insertion and rachis not winged. D. Aspect of lanate indument composed by stellate trichomes. E. Fertile segments. F. Detail of pinnae disposition and segmentation. G. Detail of adaxial surface of segment, in evidence the perpendicular wings on veins. Voucher: *F. Gonzatti* 4372 (HUCS). H—M: *H. rufum*. H. Habit. I. Rhizome. J. Basal pinnae with rachis not winged. K. Lanate aspect of stellate trichomes spread in laminar tissue and veins. L. Fertile segments. M. Segmentation of apical pinnae with winged rachis. Voucher: *F. Gonzatti et al.* 3969 (HUCS).

**Representative Specimens — Brazil** .— s.l., s.d., *Gardner 215* (W); idem, *Burchell 2250* (W); [Brasil] Brasília, s.l., s.d., *Sellow s.n.* (syntype of *Sphaerocionium aureum* C. Presl., B [B200102395, B200102398, B200102399], P [P01328652] and W [0056323, 0056324, 0056325]). MINAS GERAIS: Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, 14 Mar 2014, *Schwartsburd et al. 3174* (HUCS, VIC); Caraça, Arredores da Gruta Nossa Senhora de Lourdes, 22 Jul 1972, *Emygdio et al. 3576* (R); Ouro Preto, Camarinhas, 27 Sep 1989, *Krieger et al. 24094* (CESJ, OUPR).—ESPÍRITO SANTO: Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra Escorada, 10 Feb 2011, *Souza et al. 1454* (BHCB); Iúna, Parque Nacional do Caparaó, Trilha para o Poço dos Desejos e Cemitério dos Jesuítas, 12 May 2011, *Souza et al. 1545* (BHCB).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, Rio Campo Belo, 1.000 m, 27 Mar 1942, *Brade 17290* (HUCS, ICN); Petrópolis, s.d., *A.F.M. Glaziou s.n.* (R); Teresópolis, Pedra de Frade, 14 Nov 1929, *Brade s.n.* (R).—SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, Rio das Cobras, trilha entre a primeira e a sétima queda, 12 Sep 2001, *Salino et al. 7541* (BHCB); Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, trilha do Ribeirão Bonito, 04 Nov 2015, *Moraes et al. 5014* (HRCB); São José do Barreiro, Parque Nacional da Bocaina, sede, 30 Apr 2018, *Gonzatti et al. 4372* (HUCS).—PARANÁ: Balsa Nova, Serra São Luís do Purunã, próximo do Cristo, 20 Sep 2008, *Silva 6990* (HUEFS, MBM, RB, UFRN); Palmeira, Cercado, 10 Nov 2005, *Silva et al. 4505* (ESA, HUCS, MBM); Ponta Grossa, Parque Estadual de Vila Velha, 07 Jan 2004, *Labiak and Schwartsburd 3065* (MBM, UPCB).

9. HYMENOPHYLLUM PULCHELLUM Schltldl. & Cham., *Linnaea* 5: 618. 1830.

*Sphaerocionium pulchellum* (Schltldl. & Cham.) C.Presl., *Abh. Königl. Böhm.*

*Ges. Wiss.*, 5:126. 1845. TYPE: MEXICO. Ad rupes umbrosas prope Jalacingo, Nov



1828, *C.J.W. Schiede and F. Deppe s.n.* [807] (lectotype, designated by Smith [1981: 134]: BM; isolectotypes: HAL [HAL0081863]!; B [B200102594, B200102593]!, K [K000589568]!, LE [LE00007984, LE00007985]!).

HYMENOPHYLLUM CHRYSOTHRIX Sturm, *Fl. Bras.* 1 [2]. 298. 1859. TYPE: BRAZIL. [Rio de Janeiro] Habita in arboribus montis Serra d'Estrella, Mar 1823, *C.F.P. von Martius s.n.* (holotype: BR [BR0000006960155]!).

HYMENOPHYLLUM LINEARE var. BRASILIENSE Rosenst., *Hedwigia* 46: 74. 1906. TYPE: BRAZIL. [Rio Grande do Sul] Santa Cruz, Herval do Paredão, an Bäumen, s.d. C. *Jürgens and A. Stier 137, in Herb. Rosenst., Filic. Austr. Exsic. n. 157* (first-step lectotype, designated by Lellinger [1989: 197]: S; second-step lectotype, here designated: S [S06-1170]!; isolectotypes: S [S06-1155]!, P [P00622151]!; FI [FI004043]!, HUCS [23305]!, ICN [015338, in *Herb. J. Dutra 1338*]!, MPU [MPU020969]!, NY [144680]!, P [P00622150,]!, UC [UC1193772]!, US [532608]!).

HYMENOPHYLLUM LINEARE var. BRASILIENSE f. TUBEROSA Rosenst., *Hedwigia* 46: 74. 1906. TYPE: BRAZIL. [São Paulo] Rio Grande, in sylvia primaeva ad arborum truncos, s.d., *M. Wacket 5, in Herb. Rosenst., Filic. Austro. Exsic. n. 175* (first-step lectotype, designated by Lellinger [1989: 197]: S; second-step lectotype, here designated: S [S06-1152]; isolectotypes: S [S06-1171]!, P [P00622133]!; P [P00622134]!, SI [SI000071]!, US [US00067544, US01417051]!).

HYMENOPHYLLUM LINEARE var. BRASILIENSE f. PSEUDOCARPA Rosenst., *Hedwigia* 46: 74. 1906. TYPE: BRAZIL. [São Paulo] Rio Grande, in sylvia primaeva ad arborum truncos, s.d., *M. Wacket 5, in Herb. Rosenst., Filic. Austro. Exsic. n. 176* (first-step lectotype, designated by Lellinger [1989: 197]: S; second-step lectotype, here designated: S [S06-1154]; isolectotypes: S [S06-1153,]!, P [P00622149]!; MO

[MO2452558]!, P [P00622147, P00622148]!, RB [RB00648585]! SI [SI000072]!,  
US [US00067543]!, VT [VT024040]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.2–0.5 mm diam, covered by ferruginous trichomes, simple, 0.3–1.5 mm long, multicellular (2–10 cells), denser in the buds. **FronDs** pendent, contiguous, 8–45 × 1.7–5.3 cm. **Stipes** cylindric, brown, 0.2–0.4 mm diam, 1.5–7 cm long, covered by simple trichomes at base, stellate to dendritic toward the apex, 0.4–2.8 mm long, not winged. **Lamina** linear, 6.5–42 × 1.7–5.3 cm, pinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by ferruginous trichomes spread on rachis, veins, segments border and involucre border. **Rachis** not winged, or only at apex, cylindric, covered by stellate to dendritic trichomes (4–8 branches), ferruginous, sessile to stalked, stalks of different lengths, 1–6 cel. **Pinnae** lanceolate, pinnatifid, 15–50 pairs, 1.3–3.4 × 0.6–1.3 cm, determinate, the basal usually reduced or senescent, perfectly petiolate, petiole 0.1–0.6 mm, patent to ascendant. **Segments** 0.8–1.5 mm broad, plane, the first proximal pair flabellate, the following bifids to simple on acroscopically side, bifids or simple on basiscopic side, margin entire, covered on veins and border by stellate trichomes (5–8 branches), ferruginous, sessile to short stalked. **Sori**, one per segment, 0.6–1 × 0.8–1.4 mm, partially immerse. **Involucres** obovate, margin entire, covered on margin by long stalked stellate trichomes. Figures 4A, 12F, 14 G–J.

**Distribution and Habitat** — Neotropical, disjunct from Mexico to Costa Rica and in the Atlantic forest, where occur in the states of Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Fig. 7C). Grows as pendent epiphyte on tree trunks and very abundant in *Dicksonia sellowiana* Hook. caudices. More frequent in ombrophilous mixed forest, but present

in ombrophilous dense forest phytophysiology, across rivers valleys and nebular environments. From 250 m of sea level (Figs. 6 A–C). Often, nodules are found on rhizomes and laminar tissue, induced by insects that use this species as host (Farias et al. 2019).

**Notes** — Lellinger (1989) and Pacheco (1995) indicated the specimen “B-Hb. Will. 20239” as lectotype of *Hymenophyllum pulchellum*, however, this specimen was collected in “La Reunión: in insula Borbonia”, thus not belonging to the type elements cited in the protologue. In *Flora Brasiliensis*, Sturm (1859) proposed the name *Hymenophyllum chrysothrix* for Brazilian samples of *H. pulchellum*, however the BR exsiccate do not leave doubts about synonymy. Sehnem (1971) placed this morphotypes under *H. rufum*, but this is a lanate species. Some varieties and forms were proposed by Rosenstock, some of them based on the presence of galls on rhizomes or laminar tissue, included here in synonym. This is the most frequent species in study area, and presents considerable morphologic variation across the distribution range, especially in size and trichome density. However, the pinnae segmentation patterns and the absence of wings along the rachis are good diagnostics characters.

**Conservation Status** — The data of EOO and AOO calculated were 612,676 km<sup>2</sup> and 344 km<sup>2</sup> respectively, based on 87 locations. Applying the IUCN criteria B2, and considering the abundance and frequency of the taxon, we could consider it as least concern (LC).

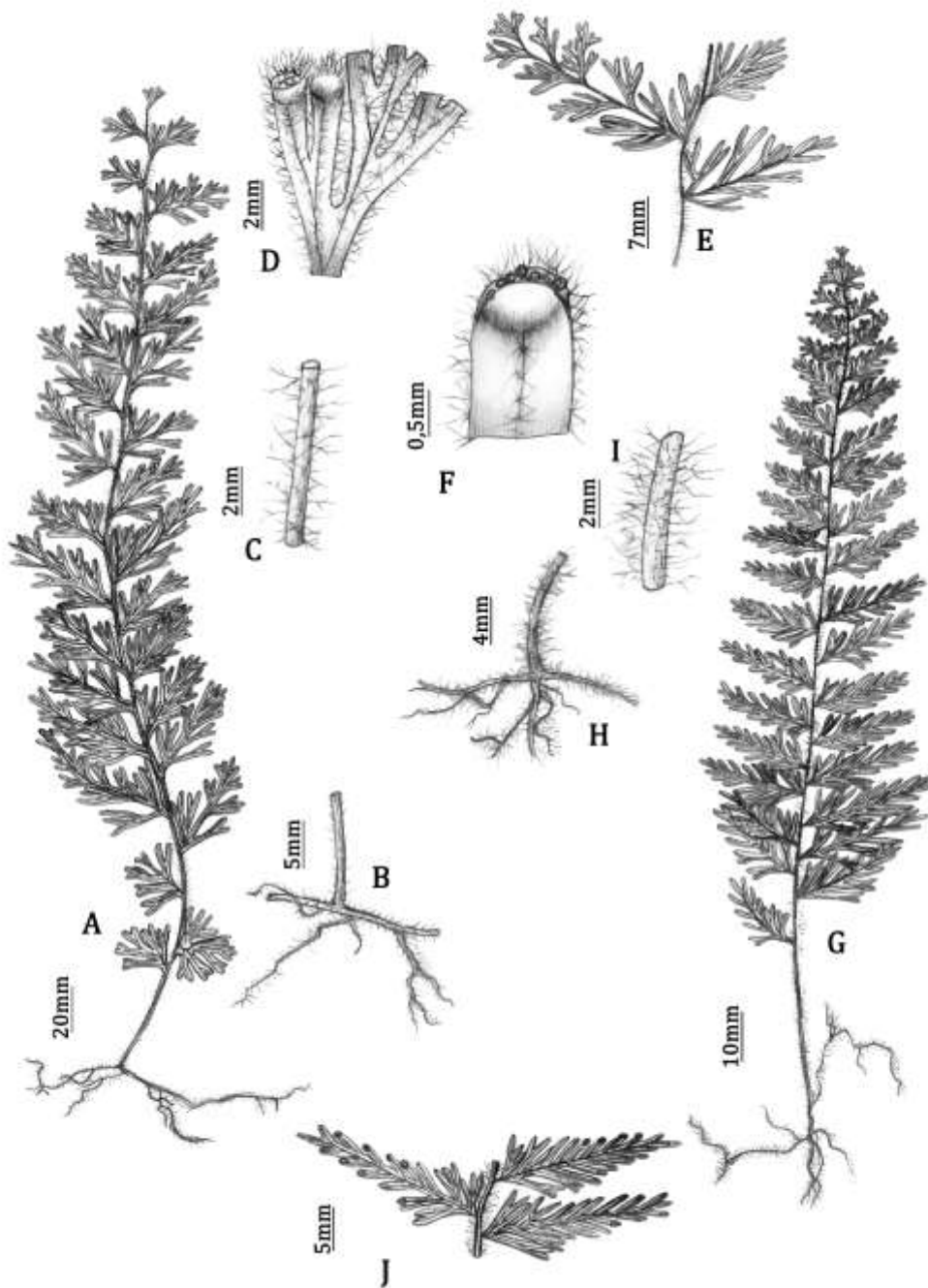


FIG. 44. A—F: *Hymenophyllum trichophyllum*. A. Habit. B. Rhizome and stipes base. C. Stipite with simple and stellate trichomes. D. Apical portion of a fertile pinna, with winged costa. E. Segmentation pattern of basal pinnae, with costa non winged. F. Fertile segment, in evidence the stellate trichomes only in veins and lamina margin. Voucher: *F. Gonzatti 3636* (HUCS). G—J: *H. pulchellum*. G. Habit. H. Rhizome and stipes base. I. Disposition and segmentation of middle pinnae; rachis not winged. J. Pinnae disposition and segmentation pattern. Voucher: *F. Gonzatti 2546* (HUCS).

**Representative Specimens — Brazil.**—MINAS GERAIS: Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, 16 Nov 2000, *Valente 568b* (BHCB, HUCS, VIC); Baependi, Parque Estadual da Serra do Papagaio, margem direita do Rio Santo Agostinho, 17 Aug 2012, *Furtado and Neto 90* (CESJ); Ouro Preto, Parque Estadual do Itacolomi, 10 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3872* (HUCS).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Braço do Sul, 14 Aug 1948, *Brade 19425* (ICN, RB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12 Sep 2011, *Salino et al. 13853* (BHCB), Itaguaçu, Morro do Caparaó, 17 Jul 2007, *Labiak 4171* (MBML, RB, SP).—RIO DE JANEIRO: Petrópolis, Rocio, 28 Jan 1968, *Sucre and Braga 2244* (RB, UB); Santa Maria Madalena, Serra da Forquilha, 04 Mar 1935, *Brade and Santos-Lima Jr. 14356* (RB); Teresópolis, Serra Cavallo, 12. Nov 1929, *Brade 9991* (R).—SÃO PAULO: [São Paulo] Rio Grande, in sylva primaeva ad arborum truncos, s.d., *Wacket 5*, in Herb. Rosenst., Filic. Austro. Exsic. n. 157a (syntypes of *Hymenophyllum lineare* var. *brasiliense* f. *tuberosa* Rosenst., NY [NY00144681], P [P00622146], R [109543]); Bananal, Estação Ecológica do Bananal, trilha para o Pico do Caracol, 13 Sep 2001, *Salino et al. 7588* (BHCB); Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, trilha do Rio Bonito, 25 Oct 2017, *Marcusso et al. 169* (HRCB); São José do Barreiro, trilha para casa abandonada ao lado da pousada Chão de Estrelas 05 Oct 2006, *Mynssen et al. 1046* (PACA, RB); Santo André, Reserva Biológica de Paranapiacaba, 07 Nov 1995, *Prado and Labiak 743* (SP). —PARANÁ: Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, 13 Jan 2000, *Dittrich et al. 740* (BHCB, HRCB); Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, Trilha do Mirante, 25 Mar 2006, *Matos et al. 1122* (CEPEC, MBM, RB, SP, UPCB); Ponta Grossa, Vila Velha, Parque Estadual, 25 Jun 1979, *Krieger 11183* (CESJ, PACA).—SANTA CATARINA: Garuva, Morro Monte Crista, 27 Feb 2003, *Ribas et al. 5169* (CESJ, MBM); Lages, Capão Alto und

Serra do Campo Bella, an Bäumen, s.d., *Spannagel 121* (syntype of *Hymenophyllum lineare* var. *brasiliense* Rosenst., NY [NY807968], S [S06-1173], R). Ponte Alta, Morro do Funil, 06 Oct 2009, *Schmitt et al. 152* (BHCB, FURB); Queimados, an *Dicksonia sellowiana*, s.d., *Schmalz and Schmalz 178* (syntype of *Hymenophyllum lineare* var. *brasiliense* Rosenst., S [S06-1172]); Rancho Queimado, Serra da Boa Vista, São José, 13 Oct 1960, *Reitz and Klein 10136* (FLOR, HB, MBM, PACA); Urupema, Fazenda Farofa, 4 Apr 2007, *Salino et al. 11960* (BHCB, ESA, SPF, UEC).—RIO GRANDE DO SUL: Bom Jesus, Fazenda Caraúno, s.d., *Dutra 245* (R); Cambará do Sul, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 03 Feb 1953, *Sehnem 6272* (HUCS, PACA); Montenegro, São Salvador, 20 Dec 1925, *Sehnem 711* (HUCS, ICN, PACA); São Francisco de Paula, Cravina, 29 May 2016, *Gonzatti and Machado 2459* (HUCS).

10. HYMENOPHYLLUM RUFUM Fée, Crypt. Vasc. Bresil 1. 198 t. 70 f. 4. 1869.

*Sphaerocionium rufum* (Fée) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 31. 1938. TYPE: BRAZIL. [Rio de Janeiro] Habitat in Brasilia fluminensi, s.d., *A.F.M. Glaziou 2467* (lectotype, here designated: P [P00622127]!; isolectotypes: K [K000589630]!, P [P00622126, P01417268]!, US [US00067699]!).

HYMENOPHYLLUM RUFUM Fée f. PSEUDOCARPA Rosenst., Hedwigia 56: 360. 1915. TYPE: BRAZIL. Brasilia, Estado de São Paulo, Alto da Serra, in silva camporum, 16 Mar 1913, *A.C. Brade 5853* (probable in R, not found).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.2–0.5 mm diam, covered by ferruginous trichomes, simple, 0.9–1.5 mm long, multicellular (2–10 cells), denser in the buds. **Fronde** pendent, contiguous, 7.2–45 × 1.4–7.2 cm. **Stipes** cylindrical, 0.2–0.6 mm diam, 0.3–6.4 cm long, covered by simple trichomes at base, stellate to

dendritic toward the apex, 0.4–2.0 mm long, not winged. **Lamina** linear to linear-lanceolate,  $5.2\text{--}38 \times 1.4\text{--}7.2$  cm, pinnate-pinnatifid to bipinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by ferruginous trichomes, spread on rachis, veins, laminar tissue, and involucre surfaces. **Rachis** flexuose, cylindric, covered by stellate (4–7 branches) to dendritic trichomes, winged toward the apex, wings 0.2–0.5 mm, plane, covered by sessile stellate trichomes (5–8 branches). **Pinnae** deltate, pinnatifid to pinnate-pinnatifid, 10–35 pairs,  $1\text{--}5 \times 0.5\text{--}1.8$  cm, determinate, the basal perfectly petiolate, petiole 0.1–0.5 mm, adnate towards the apex, sometimes basiscopically decurrent, imbricate, sometimes basally reduced, patent to falcate, pinnulae flabellate to pinnatifid. **Segments** simple to bifurcate, 0.9–1.1 mm broad, plane, covered on veins, margin and laminar surface by sessile stellate trichomes (4–7 branches). **Sori**, one per segment,  $0.5\text{--}1 \times 0.7\text{--}1$  mm, immerse in laminar tissue. **Involucres** orbicular to ovate, margin entire, fully covered by sessile stellate trichomes on surface and long stalked trichomes on margin. Figures 4C, 12 G–H, 13 H–N.

**Distribution and Habitat** — Endemic to the Atlantic forest domain, where it occurs in the following states: Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Fig. 7C). Pendent epiphyte on tree trunks and ferns caudices, in the ombrophilous mixed forest and the ombrophilous dense forest phytophysionomies (Figs. 6 A–C). Unusually, grows on rocks, in cliffs near rivers, waterfall or in nebular places, upper 800 m alt. Like *H. pulchellum*, the rhizomes and laminar tissue can present nodules of insect galls (Farias et al. 2019).

**Notes** — This species remained hidden for long time under *H. pulchellum* and *H. plumosum* names. However, has an own set of characters that allow its identity.

Of *H. pulchellum* differs because the presence of stellate trichomes on all laminar surface, instead that *H. pulchellum* is only on veins on laminar margin. In addition, the pinnae of *H. rufum* are more segmented, and the rachis is winged toward the apex (*H. pulchellum* has pinnae mainly with simple segments and rachis not winged). Of *H. plumosum*, differs because of the absence of perpendicular wings on veins in the adaxial laminar surface. A probable hybrid between *H. rufum* and *H. plumosum* was recorded in populations from Serra da Bocaina, São José do Barreiro, São Paulo (Gonzatti 4373). In this area, both species co-occurred, and individuals presents intermediate features of both species as fronds longer and narrower, presence of rachial wings and perpendicular wings on veins.

**Conservation Status** — Data of EOO and AOO calculated were 435,693 km<sup>2</sup> and 156 km<sup>2</sup> respectively, based on 40 locations in the study area. Applying the IUCN criteria B2, the taxon would be considered vulnerable (VU), because the discontinuous and small populations of the species. Besides, the taxon be endemic to Atlantic forest domain.

**Representative Specimens** — **Brazil.**—BAHIA: Arataca, Serra o Peito de Moça, estrada que liga Arataca à Una, 16 Feb 2006, *Matos et al. 1014* (CEPEC, HUCS, MBM, RBR, SP).—MINAS GERAIS: Aiuruoca, Vale do Matutu, RPPN do Matutu e Parque Estadual da Serra do Papagaio, 10 Oct 2004, *Salino et al. 9750* (BHCB); Lima Duarte, Conceição do Ibitipoca, Rio do Salto, 08 May 2002, *Marquete et al. 3223* (CEPEC, RB).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, 2.100 m, Mar 1937, *Brade 15553* (HUCS, ICN, NY, RB); Nova Friburgo, Pico da Caledônia, 09 May 2012, *Bonnet and Cagliioni 107* (FURB); Rio de Janeiro, Bico de Papagaio, Jul 1928, *Brade 8535* (HB, MBM); Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha da Pedra do Sino, em direção ao abrigo, 25 Oct 2012, *Dinato et al. 58* (BHCB, HRCB, UPCB).—SÃO PAULO: Bananal, Estação



Ecológica do Bananal, trilha para o Pico do Caracol, 13 Sep 2001, *Salino et al.* 7574 (BHCB); Campos do Jordão, divisa com Pindamonhangaba, São José dos Alpes, 19 Nov 1980, *Windisch* 2860 (PACA); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, sede, 30 Apr 2018, *Gonzatti et al.* 4373 (HUCS).—PARANÁ: Balsa Nova, Serra São Luís do Purumã, 20 Sep 2006, *Silva* 6990 (CEPEC, MBM, RB); Campina Grande do Sul, Serra do Capivari, Morro Capivari Grande, 04 Mar 2007, *Schwartzburd* 1225 and *Lima* (MBM, UPCB); idem, Parque Estadual do Pico Paraná, Pico Itapiroca, 17 Feb 2008, *Pereira and Meyer* 184 (UPCB, VIC).—SANTA CATARINA: Rio Fortuna, Cânion do Espraiado, Campo dos Padres, 09 Mar 2010, *Verdi et al.* 3816 (FURB); São Joaquim, Campos de Santa Bárbara, 12 Dec 2016, *Gonzatti et al.* 3219 (HUCS); Urupema, Fazenda Farofa, trilha do Rio Caveira, 05 Apr 2007, *Salino et al.* 11996 (BHCB, ESA).—RIO GRANDE DO SUL: Aparados da Serra [Cambará do Sul], 18 Jan 1950, *Sehnem* 4358 and 4358a (PACA); Cambará do Sul, estrada para o Rio Reserva, 01 Set 2016, *Gonzatti* 2664 (HUCS); São José dos Ausentes, Silveiras, Pico Montenegro, 1.400 m, 27 Apr 1997, *Windisch* 8737, 8753 and 8754 (ICN, PACA, RB, SJRP).

11. HYMENOPHYLLUM TRAPEZOIDALE Liebm., Vid. Selsk. Skr. V. 1. 293. 1849. TYPE: MEXICO.

Hörer til Mexicos höiere Cordillere-Regioner, voxende paa Stammerne af Ege- og Fyrretraer I Omegnen af Chinautla Dep. Puebla (7-7500'), 1841, *F.M. Liebmann s.n.*, in *Liebm. Pl. Mex. n<sup>o</sup> 2151* (lectotype, designated by Smith [1981: 135]: C, two sheets [C10020595, C10020595]!; isolectotypes: BM [BM000936774]!, GH [GH00021398]!, US [US00142299]!).

HYMENOPHYLLUM CAPARAOENSE Brade, Arch. Jard. Bot. Rio de Janeiro 11: 21. t.1. 1951.

*Sphaerocionium caparaoense* (Brade) Pic. Serm., *Webbia* 28: 470. 1973. TYPE: BRAZIL. Brasilia, Estado de Minas Gerais, Serra do Caparaó, 2.000 m, 9 Set 1941,

*A.C. Brade 16875* (holotype: RB [45810], four sheets [RB00642460, RB00642461, RB00642462, RB00543316]!; isotypes: B [B200156692]!, CESJ [3169]!, F [2303901]!, ICN [1788]!, NY [1365137]!, SPF [214015]!, UPCB [77065]!, R [45810]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.4–0.6 mm diam, covered by light ferruginous trichomes, simple, 1–1.5 mm long, multicellular, (4–7 cells), denser in the buds. **Fronds** contiguous, 7.9–28 × 2.5–4 cm, determinate. **Stipes** cylindric, 0.7 mm diam, 9–11 cm long, not winged, covered by simple trichomes at base, bifurcate, stellate, to dendritic toward the apex, 0.8–1.5 mm long. **Lamina** ovate-lanceolate, 5–17 × 2.5–4 cm, bi-tripinnate-pinnatifid, covered, in both surfaces, by whitish trichomes, restricted to rachis, veins, margin of laminar tissue and involucre. **Rachis** cylindric, covered by sessile stellate (5–7 branches) to dendritic trichomes, winged toward the apex, wings 0.5 mm, plane, margin entire, covered by stellate to twice stellate trichomes. **Pinnae** trapeziform, pinnate-pinnatifid, 13–15 pairs, 2.2–4.2 × 1.3–1.2 mm, asymmetric, determinate, completely adnate, imbricate, ascendant to falcate, pinnulae pinnatifid. **Segments** flabellate to short pinnatifid, 1.4–2 mm broad, plane, margin entire, covered on margin and veins by simple, bifurcate to stalked stellate (5–7 branches) trichomes in both surfaces. **Sori**, one per segment, 1 × 0.9 mm, partially immersed. **Involucres** ovate to orbicular, margin entire to dentate at the trichomes insertion, trichomes spread on margin only, simple, bifurcate or stalked stellate. Figure 55 A–D.

**Distribution and Habitat** — Neotropical, from Mexico to Colombia. In Brazil, only one occurrence is recorded to National Park of Caparaó, Minas Gerais, Brazil (Fig. 7D). According to Brade (1951), the species occurs as epiphytic in highland

forest (2.000 m above sea level).

**Notes** — For long time this species remained as an own and endemic taxon under name of *Hymenophyllum caparaoense* Brade. Brade (1951) described this taxon based on samples from Parque Nacional do Caparaó (Minas Gerais, Brazil). Since the publication by Brade, material of this morphology was not found in the field and not even in herbaria. *H. caparaoense* was included as a valid name in the revision of *Hymenophyllum* from state of Espírito Santo (Gonzatti and Windisch 2018). However, studying samples of *H. trapezoidale* from Mexico (*Purpus s.n.*) in R herbarium, we realize that *H. caparaoense* is, in fact, a synonym. This species is characterized for the trapeziform shape of pinnae, the absence of wings in the base of rachis. In addition, the flexuose nervures of pinnulae is typical. Maybe the population recorded by Brade was one temporary population, because many fields travels was performed by distinct pteridologists searching this species in Caparaó park, all of them unsuccessfully. Morton (1947) did one observation about *H. trapezoidale*, said that this is “one of the few species showing a strikingly disjunct distribution”.

**Conservation Status** — The taxa could be considered as locally extinct, because the taxon was recorded an only time, in the forties.

**Representative Specimens**—**Brazil**.—MINAS GERAIS: Serra do Caparaó, 2.000 m, 9 Set 1941, *Brade 16875* (B, CESJ, F, ICN, NY, RB, R, SPF, UPCB).



FIG. 15. A–D: Holotype of *Hymenophyllum caparaense* deposited in RB (Brade 16875, RB 45810, sheet RB00642462). A. Habit. B. Basal pinnae, with stipes and rachis not winged. C. Center pinnae with trapeziform shape. D. Laminar apex with winged rachis.

12. HYMENOPHYLLUM TRICHOPHYLLUM Kunth, Nov. Gen. Sp. [H.B.K]1: 27. 1815.

*Sphaerocionium trichophyllum* (Kunth) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 32. 1938. TYPE: VENEZUELA. Crescit in montanis Provinciae Cumanensis inter Cocollar et Guardia de San Augustin, s.d., *F.W.H.A. Humboldt & A.J.A. Bonpland s.n.* (lectotype, designated by Tryon and Stolze [1989: 65]: P [P00669213]!; isolectotype: B [B200103006]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.1–0.2 mm diam, covered by light ferruginous trichomes, simple, 0.5–1.5 mm long, multicellular (2–5 cells), denser in the buds. **Fronde** pendent or prostrate, contiguous, 5–23 × 1.4–8.5 cm. **Stipes** cylindric, 0.2 mm diam, 0.8–3.7 cm long, covered by simple trichomes at base, stellate to dendritic toward the apex, 0.8–1.5 mm long, not winged. **Lamina** linear to linear-lanceolate, 4–19 × 1.4–8.5 cm, pinnate-pinnatisect to bipinnate, covered in both surfaces by whitish trichomes, restricted to rachis, veins, margin of laminar tissue and involucre border. **Rachis** cylindric, flexuose, not winged, covered by stellate or dendritic trichomes (5–10 branches), sessile. **Pinnae** pinnatisect to pinnate-pinnatisect, deltate, 8–12 pairs, 0.8–8 × 0.4–2 cm, indeterminate, ascendant, sometimes imbricate, the basal petiolate, petiole 0.5 mm, costa not winged or winged by decurrent base of pinnulae. **Segments** simple to flabellate, 1.0 mm broad, plane, covered on margin and veins by sessile stellate trichomes (4–9 branches). **Sori**, one per segment, 0.4–0.8 × 0.5–1.2 mm, partially immerse. **Involucres** obovate, margin entire, covered by stalked bifid to stellate trichomes. Figure 14 A–F.

**Distribution and Habitat** — Neotropical, from Costa Rica to Bolivia and British Guiana. In Atlantic forest domain occur in the estates of Minas Gerais and

Santa Catarina (Fig. 7D). Grows as pendent or prostrate on rock crevices or cliffs, in shaded places. In Santa Catarina, occur in the ombrophilous dense forest phytophysiology, while in Minas Gerais occur in “campos rupestres” of Serra do Espinhaço formations, preferring open sites, with high supply of atmospheric humidity, above 800 m alt.

**Notes** — *H. trichophyllum* grows as prostrate on shaded rocks fissures. As the species present pinnae with indeterminate growth, due the prostrate grow, it seems spreading like a rosette. Comparing our samples with samples from Ecuador, there are not doubts that the material occurring in Brazil belong to *H. trichophyllum*. In Santa Catarina, the species occurs as pendent in rocks cliffs. *H. pulchellum* is a similar species, but differs it has rigid texture, pinnae less segmented, with coste completely winged and with determinate growth.

**Conservation Status** — The values of EOO and AOO calculated were 144,240 km<sup>2</sup> and 160 km<sup>2</sup> respectively, based on 8 locations in the study area. Applying the IUCN criteria B2, the taxon could be considered threatened (EN). As *Hymenophyllum silveirae* it was considered critically endangered (CR) in the Brazilian Redlist (Windisch et al. 2013), however, more populations were located.

**Representative Specimens** — **Brazil.**—MINAS GERAIS: Caeté, Serra da Piedade, 03 Jul 2008, *Viana and Almeida 10* (BHCB); Itabirito, RPPN Capivari II, 23 Oct 2015, *Paiva et al. 972* (BHCB); Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta e Pico do Pião, 21 Jun 2007, *Almeida et al. 1167* (BHCB); Ouro Preto, Itacolomi, 1.750 m, 20 Sep. 1896, *Schwacke 12528* (BHCB, P, RB); idem, Alto do Itacolomi, s.d., *Damazio 508* (R); idem, Itacolomi, Feb 1892, *Ule 257* (R); idem, São Bartolomeu, Serra do Capanema, 06 Jan 2007, *Heringer et al. 135* (BHCB); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, na área do Pico Dois Irmãos, 07 Dec 2003, *Salino et al.*

9334 (BHCB); Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico Itambé, trilha Capivari e grotas perto do pico, 06 Oct 2006, *Almeida et al.* 547 (BHCB).—SANTA CATARINA: Campo dos Padres [Urubici], 21 Dec 1948, *Reitz* 2699 (RB); Rio do Sul, Fazenda Três Picos, 03 Dec 2013, *Gasper et al.* 3309 (FURB); *idem*, 26 Jun 2017, *Gonzatti and Valduga* 3635 (HUCS).

13. HYMENOPHYLLUM VENUSTUM Desv., *Mém. Soc. Linn. Paris* 6(3): 332. 1827. *Hymenophyllum fragile* var. *venustum* (Desv.) C.V. Morton, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 29(3): 173. 1947. *Sphaerocionium venustum* (Desv.) Pic.Serm., *Webbia* 60(1): 302. 2005. *Hymenophyllum hirsutum* Raddi, *Pl. Bras. Nov. Gen.* 1: 66, t. 79, f. 3. 1819, non Swartz, *J. Bot.* 1880(2): 99. 1801. *Hymenophyllum raddianum* Müll. *Berol., Bot. Zeitung* 12: 723, 1854. *Philipp. J. Sci.* 67: 31. 1938. TYPE: Brazil. Inventur cum sequenti super truncos arborum in Sylvis opacis prope Mandioca [Brasil, Rio de Janeiro], s.d., *G. Raddi s.n.* (lectotype, designated by Morton [1967:48]: P [P00622117]!; isolectotype: PI [PI009646]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.05–0.2 mm diam, covered by light ferruginous trichomes, simple, 0.4–1.2 mm long, multicellular (1–5 cells), denser in the buds. **Fronde** pendent, contiguous, 1.5–12 × 0.7–2 cm. **Stipes** cylindrical, castaneous, 0.05–1 mm diam, 0.3–3.7 cm long, covered by simple trichomes at base, furcate or stellate toward the apex, 0.2–0.8 mm long, not winged or just on the apex due the decurrent pinnae. **Lamina** linear to lanceolate, 1.3–9.8 × 0.7–2 cm, pinnate, covered in both surfaces by light ferruginous trichomes spread on rachis, veins, laminar tissue, border of segments and involucre. **Rachis** slightly flexuose, completely winged by decurrent base of pinnae, wing 0.4–1 mm broad,

covered by stellate trichomes (4–8 branches), long stalked, stalk of different lengths (1–3 cell). **Pinnae** mostly simple or bifid, hardly pinnatifid, 4–22 pairs or more,  $0.6\text{--}2 \times 0.16\text{--}0.6$  cm, the basal usually reduced, the apical with irregular length due to growing stages marks, completely adnate, ascendant. **Segments** simple to bifid, 1.2–1.6 mm broad, plane, covered on both surfaces by stalked stellate trichomes on veins and laminar tissue, on margin by stellate to basally twice stellate (5–8 branches). **Sori**, one per segment,  $0.6\text{--}1.4 \times 0.9\text{--}1.4$  mm, completely immerse. **Involucres** orbicular to ovate, margin entire, fully covered by stalked stellate trichomes on surface, basally twice stellate on margin. Figures 9 A–I, 12I.

**Distribution and Habitat** — Endemic in the Atlantic forest domain, where occur in the states of Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Fig. 7D). *H. venustum* grows as epiphyte on mossy buttresses or trunks decaying, in nebular environments, across river valleys of the ombrophilous mixed forest and the ombrophilous dense forest phytophysionomies, where it can form dense populations (Figs. 6A, C). Rarely can be found on rocks. Above 700 m alt.

**Notes** — This species remained a long time as overlook taxa or as variety of *H. fragile* (Morton 1947). Our morphologic and field observations allow to consider it as a distinct taxon. In Brazilian Flora (Sturm 1859) material of *H. venustum* was treated under *H. raddianum*, however, the examined material cited by Sturm include a mix of samples that belong to different species (Mandiocca, Raddi: *H. vestitum*; Venezuela, Merida, Moritz 344: *H. trichophyllum*; Venezuela, Tarapoto, Spruce 4048: *H. tarapotense* Stolze; Jamaica, Swartz: non loc). Sehnem (1971) recognized *H. venustum* as an own species, however under *H. raddianum* too. *Hymenophyllum lanatum* Fée is a related taxon, that occur from Cuba to Venezuela, and present a



similar frond segmentation pattern and the same trichomes composition. However, differ because the longer stipes, segments shorter and less imbricate. Also, *H. venustum* marks the grows cycles on fronds, forming narrows along the frond (Fig. 7A). There isn't doubts that *H. venustum* is more related to *H. lanatum* than *H. fragile*, as proposed by Morton (1947). Some samples from Brazilian herbaria were identified as *Hymenophyllum simplex* C.V. Morton, but this is taxa related to *H. lanatum*, endemic to Costa Rica.

**Conservation Status**— The data of EOO and AOO calculated were 533,360 km<sup>2</sup> and 176 km<sup>2</sup> respectively, based on 44 locations. Applying the IUCN criteria B2, the taxon could be considered vulnerable (VU), because the restrict habitat, the small populations and the range distribution endemic to Atlantic forest domain.

**Representative Specimens** — **Brazil**.—BAHIA: Almadina, Serra do Corcovado, 19 Apr 2007, *Matos et al. 1412* (CEPEC, UPCB); Arataca, Serra do Peito de Moça, 13 Apr 2007, *Matos et al. 1356* (CEPEC, RB).—MINAS GERAIS: Olaria, Serra do Cruz, 21 Dec 2011, *Alves et al. 179* (CESJ); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, Chapada, 21 Apr 2007, *Almeida et al. 797* (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Forno Grande, 12 Aug 1948, *Brade 19241* (RB).—RIO DE JANEIRO: Guapimirim, 03 Apr 2011, *Engelmann R1571* (RB); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha do Hotel Simon para o Três Picos, 29 Sep 2005, *Sylvestre et al. 1848* (RB); Magé, distrito de Santo Aleixo, RPPN El Nagual, 21 Apr 2006, *Jascone and Rodrigues 581* (HAB); Rio de Janeiro, Bico de Papagaio, 12 Jun 1941, *Brade 16825* (RB).—SÃO PAULO: Campos da Bocaina, Serra do Mar, acesso aos Campos de Cunha, Rio das Pedras, 04 Mar 1992, *Windisch 6863* (SJR); Campos do Jordão, Parque Estadual, Horto Florestal, 01 Oct 1988, *Salino 561* (UEC); Jaraguá [São Paulo], Prope São Paulo, 12 May 1912, *Brade 5207* (HB, MBM, SP).—PARANÁ: Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, Trilha do

Mirante, 27 May 2006, *Matos and Gomes 1170* (UPCB); Campina Grande do Sul, Pico Paraná, trilha de acesso ao pico, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2974* (HUCS); Morretes, Serra Morumbi, Picada do Facãozinho, 23 Oct 1995, *Ribas et al. 911* (MBM).—SANTA CATARINA: Blumenau, RPPN Bugarkopf, 31 Mar 2013, *Funez 1950* (FURB); Garuva, Alto Quiriri, mata ao lado esquerdo da mangueira, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2993* (HUCS); Joinville, Rio Manso, 02 Feb 2010, *Cadorin et al. 1107* (BHCB, FURB).—RIO GRANDE DO SUL: Rio Pardo, Serra João Rodrigues, 180 m, s.d., *Jürgens 160* (ICN, PACA); São Francisco de Paula, Josafá, 10 Jul 2016, *Gonzatti 2490* (HUCS).

14. HYMENOPHYLLUM VESTITUM (C.Presl) Bosch, Ned. Kruidk. Arch. 5(3): 193. 1863.

*Sphaerocionium vestitum* C.Presl, Abh. Königl. Böhm. Ges. Wiss. 5:126. 1845.

TYPE: BRAZIL. Brasil, prope Rio de Janeiro, 1826, *H.K. Beyrich s.n.* (lectotype, designated by Lellinger [1991: 26]: PRC! (left specimen in Presl herbarium sheet); isolectotypes: B [B200088611, B200088610a, B200088610b]!).

HYMENOPHYLLUM CAULOPTERON Fée, Crypt. Vasc. Brésil 1. 197 t. 70 f. 3. 1869. TYPE:

BRAZIL. [Rio de Janeiro] Brasilia Fluminensis, s.d., *A.F.M. Glaziou 1713* (lectotype, designated here: P [P00622095]!; isolectotypes: B [B200088601]!, BR [BR0000006966126]!, P [P01329133, P01471768]!, S [S06-1107]!).

HYMENOPHYLLUM ULEI Christ & Giesenh., Flora 86: 85. 1899. *Hymenophyllum ciliatum*

f. *tuberosum* Rosenst., Hedwigia 46: 74. 1906. TYPE: BRAZIL. [Santa Catarina]

Brasiliae Meridionalis, Provincie de Santa Catarina, s.d., *E.H.G. Ule 4510* (lectotype designated by Lellinger [1989: 193]: P [P00622167]!; isolectotypes: BM [BM000936797]!, GOET [GOET008805]!, US [US00067707]!).

HYMENOPHYLLUM ELATIUS Christ, Pl. Nov. Mineir. 2: 13. 1900. TYPE: BRAZIL. [Santa Catarina] Province de Santa Catharina, Santo Antônio, Oct 1886, *E.H.G. Ule 206* (first-step lectotype, designated by Lellinger [1989: 193]: P; second-step lectotype, designated here: P [P00622159]!; isolectotypes: P [P00622161, P00622160]!).

**Rhizome** long creeping, branched, filiform, 0.4–0.6 mm diam, covered by light ferruginous trichomes, simple, 0.9–1.7 mm long, multicellular, 6–12 cell, dense. **Fronde** pendent to erect, contiguous, 11–26 × 2.8–12 cm. **Stipes** cylindric, 0.4–0.6 mm diam, 2.5–7.7 cm long, covered by simple trichomes at base, stellate to dendritic toward the apex, 0.7–1.7 mm long, winged in the apical third, wings 0.4–0.9 mm broad, plane to undulated, margin irregularly dentate by stellate trichomes insertion. **Lamina** lanceolate to deltoid, 8.5–20 × 2.8–12 cm, pinnate-pinnatifid to bipinnate-pinnatifid, covered in both surfaces by whitish trichomes, restricted to rachis, veins, margin of laminar tissue and involucre border. **Rachis** cylindric, flexuose, covered by short stalked stellate (3–8 branches) to dendritic trichomes, fully winged, wing 0.6–1.0 mm broad, plane to undulated, dentate by insertion of stellate trichomes. **Pinnae** pinnatifid to pinnate-pinnatifid, deltate to lanceolate, 10–16 pairs, 1.8–14 × 1–5.5 cm, determinate, completely adnate, imbricate, ascendant, rachis and veins flexuose. Pinnulae flabellate to pinnatifid, costa winged. **Segments** simple to bifid, 1.5 mm broad, plane, covered on margin and veins by basally twice-stellate or basally furcate-stellate. **Sori**, one per segment, 1.2–1.4 × 1–1.4 mm, partially immerse. **Involucres** orbicular to obovate, margin entire to dentate by trichomes insertion, trichomes simple, bifurcate to stellate, stalked. Figures 3E, 11 F–K, 12 J–K.

***Distribution and Habitat*** — Endemic to the Atlantic forest domain, where occur in the states of Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina and Rio Grande do Sul (Fig. 7D), in ombrophilous dense forest and mixed forest. Grow as epiphyte in mossy buttresses, on rocks or terrestrial in mossy banks or mosses-covered decaying trunks (Figs. 6A, C). Above 800 m alt. This species, such *H. pulchellum*, *H. hirsutum* and *H. rufum*, present galls formations on rhizomes and laminar tissue. Christ and Giesenhagen (1899) considered these galls as “bulbus”, owns of the species, inclusive represented in the plate that accompany the protologue.

***Notes*** — In the original exsiccate from Presl Herbarium (PRC), there are three distinct elements prepared in the same sheet. Two of them are specimens collected by H.K. Beyrich and F. Kohaut, placed one in the extreme left and other in the extreme right, respectively. Both, labeled by Presl such *Hymenophyllum vestitum*, and cited as types in the protologue of *H. vestitum*. In the center of the two specimens, there is an illustration of *Hymenophyllum hirsutum*, based on its type plate, published by Plumier (Traité des fougères de l’Amérique: t. 50, fi g. B, 1705). The specimen collected by H.K. Beyrich in Brazil present all elements cited by Presl in the protologue of *H. vestitum*. However, the specimen sampled by F. Kohaut comes from Martinique, and present many incongruences with the protologue description, as the stipes and rachis winged, instead not winged in the physical material. Because this, we choose Beyrich’s specimen as lectotype of *H. vestitum* instead F. Kohaut specimen.

*Hymenophyllum vestitum* is variable morphologically along its distribution pattern. The most distinct morphologies present triangular fronds, more imbricate pinnae, with veins strongly flexuose and, the pinnae and segments reflexed. So far,

found only in National Park of Serra Geral, Rio Grande do Sul and National Park of Serra do Tabuleiro, Santa Catarina, Brazil, where occurs as terrestrial in the nebular forest. The populations that occur in the slope forest along “Serra do Mar” mountain chain are compatible with the types of *H. vestitum* and synonymies, and present fronds triangular to lanceolate, pinnae strongly ascendant, less imbricate, with veins slightly flexuose and segments not reflexed, but intermediary morphologies can occur. Lellinger did an annotation in P Herbarium, including *Hymenophyllum gardeniarium* Sturm (*Gardner 213*) as synonym of *H. vestitum*. However, the samples present stipes completely winged, laminae with an elliptic shape, pinnae with the segment mainly simple and sparse indument, compatible with *H. hirsutum*.

**Conservation Status** — EOO and AOO values calculated were 503,265 km<sup>2</sup> and 160 km<sup>2</sup> respectively, based on 40 locations in the study area. Applying the IUCN criteria B2, the taxon could be considered vulnerable (VU), because the restrict habitat, the small populations and the range distribution endemic to Atlantic forest domain.

**Representative Specimens** — **Brazil.**—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça, Estrada Arataca-Uma, 21 Jul 2005, *Matos et al. 745* (CEPEC, UPCB); Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, 08 Feb 2005, *Matos et al. 362* (CEPEC, UPCB); Camacã, Faz. Serra Bonita, 9,7 km W de Camacã na estrada para Jacareci, estrada para RPPN e torre da Embratel, 03 Feb 2005, *Matos et al. 300* (CEPEC).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Braço do Sul, 09 Aug 1948, *Brade 19209* (HUCS, RB).—RIO DE JANEIRO: Serra da Estrela, s.d., *Glaziou 920* (syntype of *Hymenophyllum caulopteron* Fée, B [B200088599, B200088600], BR [BR0000006966188, BR0000006966157], NY [NY807890], P [P01329130, P00622096, P00622097], UC [181455], US [2675253]); Rio de Janeiro, s.d., *Glaziou 2269* (syntype of

*Hymenophyllum caulopteron* Fée, BR [BR0000006966096!], P [P01470836, P01329132, P00622094, P01470834!]; Rio de Janeiro, s.d., *Glaziou 2270* (syntype of *Hymenophyllum caulopteron* Fée, BR [BR0000006966065], P [P01329131, P01470835, P00622093]); Estrada do Rio, Santa Magdalena, Alto do Desengano, 03 Mar 1934, *Brade and Santos-Lima 13123a* (RB); Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, próximo à Maromba, 12 Sep 1971, *Windisch 62* (SJRP, SP); Rio de Janeiro, Tijuca, 21 Sep 1928, *Brade 21484* (HB, R); Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha Suspensa, 22 Oct 2012, *Rocha et al. s.n.* (BHCB, HRCB). —SÃO PAULO: Cunha, Serra do Mar, Reserva Florestal de Cunha, Rio Bonito, 12 Aug 1988, *Windisch et al. 5084* (HB); Iporanga, Apiaí, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, Base Areado, 06 Jul 2012, *Mazziero and Albiero Jr. 1080* (HUCP); São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, trilha para o Rio Branco, 12 Apr 2001, *Salino 6507* (BHCB, ESA). —PARANÁ: Antonina, BR 116, São Sebastião, 11 Sep 1970, *Hatschbach 24699* (MBM, PACA); Guaratuba, Morro dos Perdidos, 24 Nov 2007, *Kersten 1292* (HUCP); Mananciais da Serra, 13 Dec 1972, *Dombrowski and Kuniyoshi 4493, 4498, 4501 and 4521* (MBM, PACA); São José dos Pinhais, Borda do Campo, 11 Jul 1972, *Hatschbach 29799* (MBM, PACA).—SANTA CATARINA: Antônio Carlos, RPPN Caraguatá, 10 Jul 2007, *Cadorin et al. 2959* (FURB, HUCS); Biguaçu, Antinha, 04 Mar 1943, *Reitz 240* (HBR, ICN, PACA, RB); Garuva, Alto Quiriri, mata ao lado esquerdo da mangueira, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 3005* (HUCS); Palhoça, Morro do Cambirela, para oeste, 16 Dec 1971, *Bresolin 448* (BHCB, FLOR, PACA, R).—RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, Serra do Faxinal, topo da Serra, 16 Jan 2017, *Gonzatti and Valduga 3326* (HUCS); São Francisco de Paula, Serra do Faxinal, 19 Dec 1950, *Sehnem 5097* (PACA) and *5098* (HUCS, PACA); idem, caminho ao Cânion Josafaz, 10 Jul 2016, *Gonzatti 2491* (HUCS).—**Martinique.**—[Martinique] in Martinica, s.d.,

*Kohaut s.n.* (syntype of *Hymenophyllum elatius* Christ, PRC).

#### ACKNOWLEDGMENTS

We are grateful to curators and staff of all herbaria cited above for their help. To Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for supporting the field trips. To Rodrigo Barbieri from Laboratory of Electronic Microscopy of Universidade de Caxias do Sul for the image contributions; to Eudes Stiehl-Alves for the help with phylogeny software. Also, thanks to Regina Carvalho for the illustrations.

#### AUTHOR CONTRIBUTIONS

The first author performed the field trips, herbaria revisions, molecular analyses, and microscopy analysis. Mara Ritter, provided text revisions, data discussions, and managed the contact and loans with herbaria. Sergio Scheverrigaray and Fernando Scariot, provided the molecular data and performed the laboratory experiments of extraction, amplification and DNA sequencing, they also improved many discussions. Paulo Windisch revised many herbaria samples, provided bibliography and samples from field, and helped with species description.

## LITERATURE CITED

- Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de la Torre, and B. Scott. 2011. Supporting Red List threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
- Barrington, D. S. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 20: 275–280.
- Boer, J. G. W. 1962. The new world species of *Trichomanes* sect. *Didymoglossum* and *Microgonium*. *Acta Botanica Neerlandica* 11: 227–330.
- Bosch, R. B. 1859. Synopsis Hymenophyllacearum. *Nederlandsch Kruidkundig Archief* 4: 341–419.
- Brade, A. C. 1951. Filices Novae Brasilienses VII. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 11: 21–39.
- Brade, A. C. and E. Rosenstock. 1931. Filices Novae Brasilianae. *Boletim do Museu Nacional* 7: 135–148.
- Copeland, E. B. 1937. *Hymenophyllum*. *Philippine Journal of Science* 64: 1–188.
- Copeland, E. B. 1938. Genera Hymenophyllacearum. *Philippine Journal of Science* 67:1–110.
- Christ, H. and K. Giesenhagen. 1899. Pterographische Notizen. *Flora* 86: 78–85.
- Christenhusz, M. J. M., P. B. Schwartzburd, and P.H. Labiak. 2009. *Hymenophyllum filmenofilicum* (Hymenophyllaceae, Pteridophyta): A new epipetric filmy fern from Paraná, southern Brazil. *Kew Bulletin* 64: 175–178.
- Christensen, C. 1912. On the ferns of the Seychelles and the Aldabra group. *Transactions of the Linnean Society of London. Ser. 2, Botany* 7: 409–425.



- Cremers, G. and C. Aupic. 2008. Typifications dans l'herbier Tournefort pour des taxons représentés par des planches iconographiques de Plumier. *Adansonia sér.* 3 30:17–30.
- Decreto 52.109 de 2014. Declara as espécies da flora nativa ameaçadas de extinção no Estado do Rio Grande do Sul. Diário Oficial do Estado, 233, 02 dez. 2014.
- Del Rio, C., S. Hennequin, G. Rouhan, A. Ebihara, P. P. Lowry II, J.-Y. Dubuisson, and M. Gaudeul. 2017. Origins of the fern genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) in New Caledonia: Multiple independent colonizations from surrounding territories and limited in situ diversification. *Taxon* 66: 1041–1064.
- Diem, J. and J. S. Lichtenstein. 1959. Las himenofiláceas del área argentino–chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611–760.
- Doyle, J. J. and J. L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19:11–15.
- Dubuisson, J.-Y., S. Hennequin, V. Droissart, and V. Deblauwe. 2016. *Hymenophyllum senterreanum* Dubuisson & Deblauwe, sp. nov. (Hymenophyllaceae) and its relatives in western Central Africa. *Phytotaxa* 257: 287–294.
- Ebihara, A., S. Hennequin, K. Iwatsuki, P. D. Bostock, S. Matsumoto, R. Jaman, J.-Y. Dubuisson, and M. Ito. 2004. Polyphyletic origin of *Microtrichomanes* (Prantl) Copel. (Hymenophyllaceae), with a revision of the species. *Taxon* 53: 935–948.
- Ebihara, A., J.-Y. Dubuisson, K. Iwatsuki, S. Hennequin, and M. Ito. 2006. A taxonomic revision of the Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280.

- Farias, R. P., V. L. Silva, F. Gonzatti, L. V. Lima, J. L. Schmitt, and M. G. Santos. 2019. Galls on Brazilian ferns: New records and notes. *Brazilian Journal of Biology* 78: 1–7.
- Fée, A. L. A. 1869. *Cryptogames vasculaires du Brésil*. v.1. Paris: Veuve Berger-Levrault and Fils, Libraires.
- Fiaschi, P. and J. R. Pirani. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematic and Evolution* 47: 477–496.
- Gonzatti, F. and P. G. Windisch. 2018. Flora of Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia* 69: 611–629.
- Hall, T. A. 1999. BioEdit: A user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* 41: 95–98.
- Hardy, O. L., L. Maggia, E. Bandou, P. Breyne, H. Caron, M. H. Chevallier, A. Doligez, C. Dutech, A. Kremer, C. Latouche-Hallé, V. Troispoux, V. Veron, and B. Degen. 2006. Fine-scale genetic structure and gene dispersal inferences in 10 Neotropical tree species. *Molecular Ecology* 15:559–571.
- Hasebe, M., P. G. Wolf, K. M. Pryer, K. Ueda, M. Ito, R. Sano, G. J. Gaston, J. Yokoyama, J. R. Manhar, N. Murakami, E. H. Crane, C. H. Haufler and W. D. Hauk. 1995. Fern phylogeny based on *rbcL* nucleotide sequences. *American Fern Journal* 85: 134–181.
- Hennequin, S. 2003. Phylogenetic relationship within the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae, Filicopsida): Contribution of morphology and cytology. *Comptes Rendus Biologies* 326: 599–611.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuission. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based

- on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283–301.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuisson. 2006a. Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette* 17: 247–257.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuisson. 2006b. New insights into the phylogeny of the genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae): revealing the polyphyly of *Mecodium*. *Systematic Botany* 31: 271–284.
- Hennequin, S., E. Schuettpelz, K. M. Pryer, A. Ebihara, and J.-Y. Dubuisson. 2008. Divergence times and the evolution of epiphytism in filmy ferns (Hymenophyllaceae) revisited. *International Journal of Plant Sciences* 169: 1278–1287.
- Hennequin, S., A. Ebihara, J.-Y. Dubuisson, and H. Schneider. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 47–59.
- IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. Guidelines for Using the IUCN Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Available on: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed December 2019).
- Iwatsuki, K. 1975. Studies in the systematics of filmy ferns: I. A note on the identity of *Microtrichomanes*. *Fern Gazette* 11: 115–124.

- Iwatsuki, K. 1982. Studies in systematics of filmy ferns VI. The genus *Sphaerocionium* in Asia and Oceania. *Journal of the Faculty of Science, University of Tokyo sect. III* 13: 203–215.
- Iwatsuki, K. 1984. Studies in the systematics of filmy ferns: VII. A scheme of classification based chiefly on the Asiatic species. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 35: 165–179.
- Katoh, K., J. Rozewicki and K. D. Yamada. 2017. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics* bbx108. <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/> (accessed Dec 2018).
- Kessler, M. and A. R. Smith. 2017. Prodrumus of a fern flora for Bolivia. X. Hymenophyllaceae. *Phytotaxa* 328: 201–226.
- Kornás, J. 1993. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) of Central Africa (Zaire, Rwanda, Burundi). 1. *Hymenophyllum*. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 38: 3–19.
- Kramer, K. U. 1978. The Pteridophytes of Suriname: an enumeration with keys of the ferns and allies. *Uitgaven Natuurwetenschappelijke Studiekring voor Suriname en de Nederlandse Antillen* 93: 1–198.
- Krömer, T. and M. Kessler. 2006. Filmy ferns (Hymenophyllaceae) as high-canopy epiphytes. *Ecotropica* 12: 57–63.
- Kumar, S., G. Stecher, and K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.
- Kuo, L.-Y., X. Qi, H. Ma, and F.-W. Li. 2018. Order-level fern plastome phylogenomics: New insights from Hymenophyllales. *American Journal of Botany* 105: 1545–1555.

- Larsen, C. 2014. *Estudios sistemáticos y biogeográficos en Hymenophyllum (Hymenophyllaceae) en Sudamérica subtropical y templada*. Ph. D. thesis. Buenos Aires: Universidad Nacional de La Plata.
- Larsen, C., M. D. Arana, J. M. Acosta, and M.M. Ponce. 2017. Two new species segregated from *Hymenophyllum tunbrigense* (Hymenophyllaceae) in southern South America, based on morphological, anatomical, molecular and distributional evidence. *Phytotaxa* 303: 218–232.
- Leimu, R. and M. Fischer. 2008. Meta-analysis of local adaptation in plants. *Plos One* 3: e4010.
- Lellinger, D. B. 1989. The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panama, and the Chocó, part I: Psilotaceae through Dicksoniaceae. *Pteridologia* 2(a): 1–364.
- Lellinger, D. B. 1991. Notes on Neotropical Hymenophyllaceae. *American Fern Journal* 81: 24–37.
- Lellinger, D.B. 1994. Hymenophyllaceae. Pp. 1-67 in *Flora of the Guianas. Series B: Ferns and Ferns allies*. Fasc. 3. ed. A. R. A. Görts-Van Rijn Koenigstein, Germany: Koeltz Scientific Books.
- Lellinger, D. B. 2002. *A modern multilingual glossary for Taxonomic Pteridology*. Pteridologia n. 3. Washington, DC: American Fern Society.
- Lorscheitter, M. L., A. R. Ashraf, P. G. Windisch, and V. Mosbrugger. 1999. Pteridophyte spores of Rio Grande do Sul, Brazil, Part II. *Palaeontographica* 251: 71–235.
- McNeill, J. 2014. Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon* 63: 112–113.
- Mickel, J. T. and A. R. Smith. 2004. *Pteridophytes of Mexico*. Memoirs of the New York Botanical Garden 88: 1–1054.

- Morbelli, M. A., M. R. Piñeiro, and G. E. Giudice. 2010. Spore morphology and wall ultrastructure of Hymenophyllaceae Link (Pteridophyta) from north-west Argentina. *Grana* 49:37–46.
- Moran, R. and A. L. Smith. 2001. Phytogeographic relationships between neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia* 53: 304–351.
- Morton, C. V. 1947. The American species of *Hymenophyllum* sect. *Sphaerocionium*. *Contributions from the United States National Herbarium* 29: 139–201.
- Morton, C. V. 1967. Studies of fern types, I. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 29–83.
- Morton, C. V. 1968. The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 153–214.
- Morton, C. M. 1973. Studies of Fern Types, II. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 215–281.
- Müller, K. 2005. SeqState–primer design and sequence statistics for phylogenetic DNA data sets. *Applied Bioinformatics* 4:65–69.
- Nagalingum, N., H. Schneider, and K. M. Pryer. 2007. Molecular phylogenetic relationships and morphological evolution in the heterosporous fern genus *Marsilea*. *Systematic Botany* 32: 16–25.
- Nylander, J. A. A. 2004. *MrModeltest* v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Disponible at: <https://github.com/nylander/MrModeltest2>.
- Pacheco, L. 1995. *Hymenophyllum* L. Pp. 63–71 in Flora Mesoamericana, vol. I. ed. R. Moran and F.R. Barrie. Mexico D.F.: UNAM.
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31: 313–512.

- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematic and Evolution* 54: 563–603.
- Prado, J. F., R. Y. Hirai, and R. C. Moran. 2015. (046-048) Proposals Concerning Inadvertent Lectotypifications (And Neotypifications). *Taxon* 64: 651.
- Presl, C. 1845. Hymenophyllaceae. *Abhandlungen der Königlichen Böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften von den Jahren: 5*: 93–162.
- Proctor, G. R. 1977. Pteridophyta. Pp. 1-414 in *Flora of the Lesser Antilles*, vol. 2. R.A. Howard, Jamaica Plain, Massachusetts: Harvard University.
- Proctor, G. R. 1985. *Ferns of Jamaica: A guide to the Pteridophytes*. Dorchester, London: The Dorset Press.
- Pryer, K. M., A. R. Smith, J. S. Hunt, and J.-Y. Dubuisson. 2001. *RbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany* 88: 1118–1130.
- Pryer, K. M., E. Schuettpelz, P. G. Wolf, H. Schneider, A. R. Smith, and R. Cranfill. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. *American Journal of Botany* 91: 1582–1598.
- Raddi, G. 1825. *Plantarum Brasiliensium Nova Genera*. Firenze: Pezzati.
- Rivers, M. C., S. P. Bachman, T. R. Meagher, E. N. Lughadha, and N. A. Brummitt. 2010. Subpopulations, locations and fragmentation: applying IUCN red list criteria to herbarium specimen data. *Biodiversity Conservation* 19: 2071–2085.
- Rosenstock, E. 1906. Beitrage zur Pteridophytenflora Sudbrasiliens. *Hedwigia* 46: 57–144.
- Ronquist F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, and J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model

- space. *Systematics Biology* 61:539–542.
- Salino A. and T. E. Almeida. 2008. Diversidade e conservação das pteridófitas na Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Megadiversidade* 4: 78–98.
- Savolainen, O., T. Pyhäjärvi, and T. Knürr. 2007. Gene flow and local adaptation in trees. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 595–619
- Savolainen, O., M. Lascoux, and J. Merilä. 2013. Ecological genomics of local Adaptation. *Nature* 14: 807–820.
- Sehnem, A. 1956. Uma coleção de Pteridófitos do Rio Grande do Sul. *Sellowia* 7: 299-327.
- Sehnem, A. 1971. Himenofiláceas. Pp. 01-98 in *Flora Ilustrada Catarinense* (Himen). ed. R. Reitz. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Shen, H., D. Jin, J.-P. Shu, X.-L. Zhou, M. Lei, R. Wei, H. Shang, H.-J. Wei, R. Zhang, L. Liu, Y.-F. Gu, X.-C. Zhang, and Y.-H. Yan. 2018. Large-scale phylogenomic analysis resolves a backbone phylogeny in ferns. *GigaScience* 7: 1–11.
- Simmons, M.P., K. Müller, and A.P. Norton. 2007. The relative performance of indel-coding methods in simulations. *Molecular Phylogenetics Evolution* 44: 724–740.
- Smith, A. R. 1981. *Flora of Chiapas Part 2, Pteridophytes*. San Francisco: California Academic of Sciences.
- Souza-Chies, T. T., G. Bittar, S. Nadot, L. Carter, E. Besin, and B. Lejeune. 1997. Phylogenetic analysis of Iridaceae with parsimony and distance methods using the plastid gene *rps4*. *Plant Systematic and Evolution* 204: 109–123.
- Stafleu, F. A. and R. S. Cowan. 1985. *Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, V. 5: Sal-Ste. 2ed. Utrecht: Bohn, Scheltema and Holkema.
- Stöver, B. C. and K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence



- from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Sturm, J. W. 1859. Hymenophyllaceae. Pp. 239–304 in *Flora Brasiliensis*, vol. 1(II), ed. C.V. Martius. Leipzig: Frid. Fleischer in Comm.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Thiers, B. 2019. [continuously updated] *Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (last accessed January 2019).
- Tindale, M. D. 1963. Pteridophyta of South Eastern Australia: Hymenophyllaceae. Pp. 1-49 in *Flora of New South Wales*, vol 201, ed. R. H. Anderson. Sydney: V.C.N. Blinght, Government Printer.
- Tryon, R. M. 1970. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 2: 76–84.
- Tryon, R. M. 1972. Endemic areas and geographic speciation in Tropical American ferns. *Biotropica* 4: 121–131.
- Tryon, R. M. and A. F. Tryon. 1982. *Ferns and Allied Plants, with reference to Tropical America*. New York: Springer-Verlag.
- Tryon, A. F. and B. Lugardon. 1991. Spores of the Pteridophyta: Surface, wall structure, and diversity based on electron microscope studies. New York: Springer-Verlag.
- Tryon, R. M. and R. G. Stolze. 1989. Pteridophyta of Peru, Part I. *Fieldiana Botany* 20: 1–145.
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T. W. May, J. McNeill, A.

- M. Monro, J. Prado, M. J. Price, and G. F. Smith (eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- Windisch, P. G. 1992a. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Hymenophyllaceae. *Boletim de Botânica* 13: 133–139.
- Windisch, P. G. 1992b. *Trichomanes crispum* L. (Pteridophyta, Hymenophyllaceae) and allied species. *Bradea* 6: 78–117.
- Windisch, P. G. 2014. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no Estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica* 65: 15–48.
- Wolf, P.G., H. Schneider, and T. A. Ranker. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *Journal of Biogeography* 28: 263–270.

APPENDIX 1. Specimens (species, collection, herbarium, country) used in phylogenetic analysis with GenBank accession numbers for rps4-trnS and trnG-R; sequences newly generated for this study are marked with an asterisk, and a dash indicates data absent. (H. = Hymenophyllum).

H. apiculatum Mett. ex Kuhn, J.-Y. Dubuisson HV 1997-23, Venezuela, —, AY775411, GU200697. H. atrovirens Colenso, A. Ebihara 040119-01, —, New Zeland, AB496595, AB496609. H. caespitosum Gaudich., W.C. Taylor 6076, P and F, —, AY095130. H. caespitosum, P. Danton s.n., —, Chile, Juan Fernadez Islands, GU200700. H. crispum Kunth, F. Gonzatti 2493, HUCS, Brazil, Rio Grande do Sul, MN257856, MN257878. H. cruentum Cav., M. Wedin H38, P and F, —, AY095133. H. delicatulum A.Sehnem, F. Gonzatti 2607, HUCS, Brazil, Rio Grande do Sul, MN257857, MN257879. H. demissum (G. Forst.) Sw., Glasgow B. G. 830, cult. Royal Botanic Garden of Edinburgh, New Zeland, AY775416, GU200702. H. elegans (I), F. Gonzatti 2914, HUCS, Brazil, Paraná, MN257858, MN257880. H. elegans (II), F. Gonzatti 3632, Brazil, Santa Catarina, MN257859, MN257881. H. elegans Spreng. (III), F. Gonzatti 4374, HUCS, Brazil, São Paulo, MN257860, MN257882. H. fragile (Hedw.) C.V. Morton, F. Gonzatti 3650, HUCS, Brazil, Santa Catarina, MN257861, MN257883. H. frankliniae Colenso, A. Ebihara 011222-03, —, New Zeland, AB496590, AB496606. H. fucoides (Sw.) Sw., M. Kessler 7053 et al., UC and LPB, —, AY095142. H. fucoides, J.-H. Dubuisson HV 1997-9, —, Venezuela, GU200710. H. hirsutum (L.) Sw. (I), J.-Y. Dubuisson HR 1999-6, —, French, La Réunion, AY775432, GU200712. H. hirsutum (II), F. Gonzatti 2918, HUCS, Brazil, Paraná, MN257862, MN257884. H. hirsutum (III), F. Gonzatti 3516, HUCS, Brazil, Pernambuco, MN257863, MN257885. H. hirsutum (IV), F. Gonzatti 3870, HUCS, Brazil, Minas

Gerais, MN257864, MN257886. *H. hirsutum* (V), F. Gonzatti 3970, HUICS, Brazil, Rio de Janeiro, MN257865, MN257887. *H. hirsutum* (VI), F. Gonzatti 4379, HUICS, Brazil, São Paulo, MN257866, MN257888. *H. hygrometricum* (Poir.) Desv., J.-Y. Dubuisson HR-1999-13, P and F, French, La Réunion, AY095118, GU200713. *H. kuhnii* C. Chr., G. Rouhan 517, P, Tanzanie, AB496597, GU200715. *H. lanceolatum* Hook. & Arn., T. O'Brien s.n., UC, AY095119. *H. lanceolatum*, Ranker 1893, —, United States, Hawaii, GU200716. *H. lyallii* Hook. f., A. Ebihara 011221-06, —, New Zeland, AB496589, AB496605. *H. microcarpum* Desv. (II), F. Gonzatti 3700, HUICS, Brazil, Santa Catarina, MN257867, MN257889. *H. microcarpum* (I), F. Gonzatti 3638, HUICS, Brazil, Santa Catarina, MN257868, MN257890. *H. peltatum* (Poir.) Desv., E. Grangaud 1515, —, French, La Réunion, GU200718. *H. peltatum*, T. Arikawa 298, —, Malasya, AB496601. *H. plumosum* Kaulf., F. Gonzatti 4372, HUICS, Brazil, São Paulo, MN257869, MN257891. *H. polyanthos* (Sw.) Sw., unknow 40, —, French Polynesia, Tahiti, AY775425, GU200720. *H. pulchellum* Schltdl. & Cham., F. Gonzatti 2492, HUICS, Brazil, Rio Grande do Sul, MN257870, MN257892. *H. rufum* Fée, F. Gonzatti 2827, HUICS, Brazil, Rio Grande do Sul, MN257871, MN257893. *H. trichophyllum* Kunth, F. Gonzatti 3636, HUICS, Brazil, Santa Catarina, MN257872, MN257894. *H. tunbrigense* (Sm.) Sm., S. Hennequin 2004-2, —, Portugal, Madeira, GU200694, GU200731. *H. venustum* Desv., F. Gonzatti 3736, HUICS, Brazil, Santa Catarina, MN257873, MN257895. *H. vestitum* (I), F. Gonzatti 2491, HUICS, Brazil, Rio Grande do Sul, MN257874, MN257896. *H. vestitum* (II), F. Gonzatti 3735, HUICS, Brazil, Santa Catarina, MN257875, MN257897. *H. vestitum* (III), F. Gonzatti 2967, HUICS, Brazil Paraná, MN257876, MN257898. *H. vestitum* (C. Presl) Bosch (IV), F. Gonzatti 4177, HUICS, Brazil, Rio Grande do Sul, MN257877, MN257899.

APPENDIX 2. Additional specimens examined in study area and outside, for the follow species: *Hymenophyllum crispum*, *H. elegans*, *H. fragile*, *H. hirsutum*, *H. microcarpum*, *H. plumosum*, *H. pulchellum*, *H. rufum*, *H. trapezoidale*, *H. trichophyllum*, *H. venustum* and *H. vestitum*. For the others species present in the taxonomic treatment, the all specimens examined available was present in main text.

1. HYMENOPHYLLUM CRISPUM Kunth.—**Brazil**.—MINAS GERAIS: Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região da Pedra Menina, Macieira e estrada para a portaria, 25 Nov 2006, *Salino 11499 et al.* (BHCB); Gonçalves, Pedra São Domingos, 01 Nov 2015, *Castilho 39 et al.* (BHCB)—RIO DE JANEIRO: [Itatiaia] Serra do Itatiaia, 15 May 1902, *Dusén 161* (R); idem, Serra do Itatiaia, 21 Jun 1930, *Brade 10345* (R); idem, Parque Nacional do Itatiaia, 19 Nov 2017, *Gonzatti 4015 et al.* (HUCS); Petrópolis, PARNA da Serra dos Órgãos, trilha para o pico da Glória, 11 Mar 2014, *Costa 83 et al.* (RB); Teresópolis, PARNA Serra dos Órgãos, trilha para a Pedra do Sino, 01 May 2006, *Sylvestre 1941 et al.* (RB); idem, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3995* (HUCS); [Teresópolis], Serra dos Órgãos, Pedra Assú, 30 Sep 1929, *Brade 9511* (R); idem, Serra dos Órgãos, Toca dos Caçadores, 1.400 m, 11 Jul 1940, *Brade 16340* (HUCS, ICN, RB); idem, Pedras do Beija-Flor, 28 Oct 1929, *Brade 9798* (R).—PARANÁ: Campina Grande do Sul, Pouso da Sorte, 17 Jun 1973, *Imaguire 1021* (MBM).—Santa Catarina: São Joaquin, Campos de Santa Bárbara, Morro do Baú, PARNA, 11 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3159* (HUCS); Urubici, RPPN Leão da Montanha, 13 Nov 2011, *Gasper 2960 et al.* (FURB); Urupema, Morro da Antena, 12 Dec .2016, *Gonzatti et al. 3236* (HUCS); s.l., Campo dos Padres, 20 Dec 1958, *Reitz 2640* (RB).—Rio Grande do Sul: Bom Jesus, Potreirinhos, 15 Jan 1963, *Camargo 3845* (PACA), Bom Jesus,

arredores, 28 Jul 1962, *Camargo 3659* (PACA); Cambará do Sul, topo do morro da Serra do Faxinal, 16 Jan 2017, *Gonzatti et al. 3314* (HUCS); idem, Fazenda Irmãos Nunes, 01 Sep 2016, *Gonzatti 2635* (HUCS); idem, estrada para o Fortaleza, próximo ao antigo abatedouro, 03 Sep 2016, *Gonzatti 2705* (HUCS); idem, Itaimbezinho, próximo à sede do Parque, 08 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3088* (HUCS); idem, sede campestre da Pousada João de Barro, 02 Sep 2016, *Gonzatti 2697* (HUCS); São Francisco de Paula [Cambará do Sul], Taimbezinho, 13 Feb 1956, *Sehnem 6779* (PACA); idem, Parque Nacional Municipal da Ronda, 12 Jul 2008, *Schmitt 17* (PACA); idem, Centro de Pesquisas Pró-Mata PUC, 07 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3030* (HUCS); idem, estrada para o Cânion Josafá, 10 Jul 2016, *Gonzatti 2493* (HUCS); São José dos Ausentes, paredão da cascata, 21 Nov 1992, *Bueno 3844 et 3845* (ICN); idem, Pico Montenegro, 10 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3142* (HUCS); idem, Faz. Potreirinhos, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2667* (HUCS); idem, Silveiras, Pico Montenegro, 27 Apr 1997, *Windisch 8751 et 8755* (ICN, PACA, RB), idem, 15 Oct 2016, *Gonzatti 2819* (HUCS); Soledade, Serrinha, 350 m, s.d., *Jürgens 270*, in *Herb. Rosenstock, Filices Austrobrasilie Exsicatae 255* (ICN, R).—**Mexico**.—Volcán Tacaná, entre Chiquihuite y la cima, por passo del gato, 29 Apr 1987, *Matínez 20497 et al.* (MBM).

2. HYMENOPHYLLUM ELEGANS Spreng.—**Brazil**.—s.l., s.d., *Christ 359* (PACA).—AMAZONAS: summits of Serra Curicuriari, 05 Nov 1971, *Prance et al. 16103* (HB); idem, São Gabriel da Cachoeira, Serra do Curicuriari, 24 Oct 1979, *Madison et al. 577* (BHCB, IMPA).—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça 09 Dec 2018, *Gonzatti et al. 4698* (HUCS); Barro Preto, Serra da Pedra Lascada, 13,7 km de Barro Preto, Faz. São Miguel, 08 Feb 2005, *Matos et al. 359* (CEPEC)—MINAS GERAIS: s.l., 14 Apr 1909, *Damazio s.n.* (RB); Belo Vale, 23 Oct 2001, *Salino and Carvalho 7679* (BHCB); idem,

próximo à estrada que liga a BR 040 à Belo Vale, 07 Oct 2001, *Viana 784* (BHCB); Boa Esperança, Serra da Boa Esperança, Parque Estadual da Serra da Boa Esperança, 14 Dec 2007, *Salino et al. 13006* (BHCB); Caeté, Serra da Piedade, 03 Jul 2008, *Viana and Almeida 2 et 12* (BHCB); Camanducaia, mata da represa, trevo de acesso à Camanducaia, 20 Aug 2001, *Melo et al. 162* (BHCB); Catas Altas, Parque Natural do Caraça, 30 Aug 1997, *Salino 3383* (BHCB); Conceição do Mato Dentro, Parque Natural Municipal do Ribeirão do Campo, 01 Aug 2002, *Mota et al. 1523* (BHCB); Delfinópolis, Paraíso Selvagem, Mata do Canyon, 22 Oct 2003, *Nakajima et al. 3568* (BHCB); Diamantina, Parque Estadual do Biribiri, Faz. São José, trilha do Córrego Carrapato, 03 Oct 2006, *Almeida et al. 469* (BHCB); Felício dos Santos, APA Felício, região da Mata do Isidoro, 30 Oct 2004, *Salino 9917 et al.* (BHCB); [Itabira], Parque Nacional da Serra do Cipó, 16 Nov 1995, *Salino 2351* (BHCB); idem, Serra do Cipó, Afloramentos das “Vellozias gigantes”, 30 May 1996, *Salino 2769* (BHCB); idem, Serra dos Alves, 06 Jul 2008, *Echternacht and Bastos 1738* (BHCB); Itabirito, 09 Sep 2003, *Carvalho et al. 137* (BHCB); Lavras, Parque Florestas Queda do Rio Bonito, trilha do Sauá, 17 Jun 2007, *Salino et al. 12187* (BHCB); Lima Duarte, Parque Nacional do Ibitipoca, Janela do Céu, 11 Aug 2005, *Mynssen 859* (RB); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Serra de Ibitipoca, 12 Feb 1997, *Salino 3012* (BHCB); Mariana, Parque Estadual do Itacolomi, Sertão, 07 Feb 2006, *Rolim et al. 227* (BHCB, UB); Moeda, Serra da Moeda, 06 Apr 2007, *Heringer 180* (BHCB); Nova Lima, Mata da Mutuca, Córrego da Mutuca, 03 Sep 2001, *Carvalho et al. 07* (BHCB); idem, Estação Ecológica de Fechos, 11 Jul 2001, *Salino et al. 7138* (BHCB); idem, RPPN Capitão do Mato, 19 Sep 2003, *Figueiredo et al. 105* (BHCB); idem, RPPN de Tumbá, 18 Mar 2004, *Figueiredo et al. 279* (BHCB); Ouro Preto, Peit. Tesoureiro, 16 Apr 2003, *Rolim s.n.* (OUPR); idem, Dec 1968, *s.c.* (OUPR 5201); idem, Camarinhas, 18 Sep 1989,

*Novelino et al. 754* (CESJ, OUPR); idem, Villa, s.d., *Damazio s.n.* (OUPR); idem, Águas Férreas, s.d., *Godoy s.n.* (OUPR); idem, Itacolomi, Jul 1896, *Silveira 22* (R), idem 10. Nov 2017, *Gonzatti et al. 3875* (HUCS); idem, Rio Acima, Nova Lima, 1937, *Badini 168* (BHCB); Paracatu, Reserva do Acangaú, 03 Feb 2006, *Salino et al. 10712* (BHCB); Rio Negro, Serra Negra, Ninho da Égua, 09 Apr 2007, *Almeida 740* (CESJ); Rio Preto, Cãnion do Funil, 10 Nov 2005, *Souza et al. 71 et 101 et al.* (CESJ); Rio Acima, s.d., *Badini 168* (BHCB); Santa Bárbara, RPPN Capivari, porção sudeste, 25 Jul 2009, *Arruda et al. 166* (BHCB); Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, cachoeira do Naném, trilha entre a cachoeira e Capivari, 04 Oct 2006, *Almeida et al. 511* (BHCB); Serra do Cipó, Jun 1908, *Damazio et al. 235* (OUPR); Serra da Tiririca, 21 Nov 1902, *Schwacke 14932* (RB); Serra do Frasão, 1907, *Damazio 1862* (R, RB); Serra da Caraça, Apr 1906, *Silveira 461* (R); Serra da Piedade [Caeté], Nov 1906, *Silveira 405* (R); Sete Lagoas, Serra do Cipó, Jun 1908, *Damazio s.n.* (RB); Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 04 Jul 2014, *Schwartsburd et al. 3407* (VIC); Tiradentes, 07 Nov 1952, *Duarte 4273* (RB); Turmalina, Estação Ecológica de Acuã, 03 Jul 2006, *Salino 11249* (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: s.l. 02 Sep 1948, *Brade 19408* (RB); Castelo, Parque Estadual Forno Grande, 28 Jun 2008, *Salino et al. 13691* (BHCB); idem, Forno Grande, Campina, 13 May 1949, *Brade 19806* (RB); idem, Braço do Sul, 09 Nov 1945, *Brade 19212* (RB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12 Sep 2008, *Salino et al. 13878* (BHCB); Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, Nova Lombardia, 05 Nov 2002, *Rossini et al. 121* (MBML); idem, 13 Jul 2007, *Labiak et al. 4088* (MBML, UPCB).—RIO DE JANEIRO: Parati, APA, Cairuçu, Ponta Negra, Caminho para a pedra da Jamanta, 10 May 1991, *Sylvestre 500* (RB); Petrópolis, km 3,5 Est. do Rio de Janeiro, Jul 1953, *Duarte s.n.* (RB); idem, estrada de ferro, 28 Sep 1929, *Brade 9491* (IPA);



Rio de Janeiro, Estrada Redentor, Serra da Carioca, 06 Jan 1948, *Brade 18779* (RB); idem, Parque Nacional da Tijuca, 13 Oct 1973, *Pedrini 103* (RB); idem, Parque Nacional da Tijuca, Paineiras, 23 Oct 1992, *Braga 144* (RB); idem, Corcovado, Jun 1925, *Brade 16726* (R); idem, Pedra entre Tijuca e Bico do Papagaio, Jun 1929, *Brade et al. 20611 and 20613* (R); [Santa Maria Madalena] Três Barras no Furquilha M de Magdalena, 15 Dec 1930, *Santos Lima Jr. 36* (R); Santo Antônio do Imbé, Apr 1930, *Santos Lima Jr. s.n., in Herb. Brade 11595* (R); Teresópolis, Serra dos órgãos, Pedra Santo Antônio, 9 Jul 1940, *Brade 16684* (HUCS).—SÃO PAULO: Barra do Turvo, Parque Estadual do Jacupiranga, núcleo Cedro, trilha do Ariete, 24 Mar 2005, *Salino et al. 10186* (BHCB); Caraguatatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Caraguatatuba, Base do Gravi, 09 Aug 2000, *Souza 157* (SP); Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, trilha do Ribeirão Bonito, 04 Nov 2015, *Moraes 5007 et al.* (HRCB); Eldorado, Parque Estadual Intervales, núcleo Barra Grande, trilha da Cachoeira das Pedrinhas, 16 Apr 2003, *Salino et al. 8530* (BHCB); Iguape, Felswand am Salto do Rio Temível, Sep 1925, *Brade 8358* (HB, PACA); Santo André, Reserva Biológica de Paranapiacaba, Alto da Serra, 700 m, 01 Jul 1979, *Windisch 2240* (ICN); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, sede, 29 Aug 2018, *Gonzatti et al. 4343 and 4374* (HUCS); São José dos Campos, recanto das Cachoeiras, 23 Aug 1978, *Silva 105* (SP); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia, base de Vargem Grande, 10 Aug 2001, *Salino 7431* (BHCB); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras, 27 Set 2002, *Dittrich and Breier 1210* (BHCB, HRCB); Ubatuba, estrada para Taubaté, no início da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, 03 Feb 1996, *Salino 2518* (BHCB, UEC); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, 10 Nov 1993, *Salino 1847* (BHCB, HRCL); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo

Picinguaba, Serra do Ubatumirim, 05 May 2001, *Salino et al. 6747* (BHCB).—PARANÁ: s.l. Ypiranga, 1904, *Dusén 3447 and 3721* (R); Antonina, Usina Hidrelétrica Parigot de Souza, 05 Oct 2006, *Silva and Hatschbach 5021* (MBM); Balsa Nova, São Luís do Purunã, 12 Jul.2008, *Selusniaki and Toledo 2163* (HUCP); Campina Grande do Sul, Pico Paraná, trilha de acesso ao pico, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2973* (HUCS); Carambeí, Fazenda São Daniel, 30 Mar 2013, *Michelon et al. 1856* (UPCB); Jaguariaíva, estrada de ferro Jaguariaíva–Piraí do Sul, 05 May 2006, *Barbosa and Costa 1356* (MBM); Lapa, Serrinha, 17 Jun 1951, *Hatschbach 2293* (MBM); idem, Rio Iguaçu, antiga Ponte de Ferro, 10 May 2011, *Silva and. Cordeiro 7775* (CESJ, MBM); Paranaguá, Rio Cambará, 50 m, 28 May 1968, *Hatschbach 19245* (MBM, PACA); idem, Ilha do Mel, 11 Oct 1992, *Salino et al. 1536* (BHCB); Piraquara, Mananciais da Serra, 22 Jun 2009, *Michelon 453* (HUCP); idem, 24 Sep 2008, *Michelon 322* (HUCP); idem, Morro do Canal, 15 Aug 2009, *Michelon and Selusniaki 496* (HUCP); Ponta Grossa, Lagoa Dourada, Jul 1969, *Krieger 7248* (PACA); idem, Vila Velha, 27 Jan 1985, *Krieger 21101* (CESJ); idem, Parque Estadual de Vila Velha, 13 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2914* (HUCS); idem, Parque Estadual de Vila Velha, 19 Nov 2005, *Schwartsburd et al. 923* (MBM, UP CB); Quatro Barras, Serra do Mar, Estrada da Graciosa, Caminho dos Jesuítas, 09 Mar 1994, *Clark et al. 1208* (MBM); Sengés, Serra do Mocambo, 08 Oct 1971, *Hatschbach 12565* (MBM, PACA); Telêmaco Borba, 26 Mar 2012, *Michelon et al. 1341* (HUCP); idem, Flora UHE Mauá, 26 Mar 2012, *Michelon et al. 1341* (HCF); Serra do Mar, Jan 1904, *Dusén 3362* (R); Tibagi, Parque Estadual do Guartelá, 21 Aug 2010, *Michelon 925* (HUCP, UP CB); Tunas do Paraná, estrada de Tunas do Paraná para Fazenda Berneck, 21 Apr 2007, *Labiak et al. 3891* (CEPEC, MBM, UP CB).—SANTA CATARINA: Garuva, Fazenda Rio do Meio, 14 Jan 1997, *Barbosa and Silva 55* (MBM); s.l., Saco Grande, Ilha de Santa Catarina, 16 May 1957, *Rohr 3065a* (HB).—

**Ecuador.**—ZAMORA-CHINCHIPE: Miazzi, at juncton of Rio Chumbiriatza with Rio Nangaritzza, 21 Oct 1991, *Ollgaard et al. 99347* (SJR).

3. HYMENOPHYLLUM FRAGILE (Hedw.) C.V. Morton.—**Brazil.**—MINAS GERAIS: s.l., Feb 1909, *Damazio 1249* (RB); Aiuruoca, Vale do Matutu, RPPN do Matutu, cachoeira do fundo, 1 Oct 2004, *Salino et al. 9826* (BHCB); Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 13 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3904* (HUCS); Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra da Grama, próximo ao alojamento do IEF, 27 May 2000, *Salino et al. 5552* (BHCB); Belo Vale, próximo à estrada que liga a BR 040 à Belo Vale, 07 Oct 2001, *Viana 785* (BHCB); Carangola, Serra do Brigadeiro, Fazenda Neblina, 28 May 1989, *Salino 778* (UEC); Carrancas, Serra das Carrancas, Serra das Broas, 19 Jun 2007, *Salino et al. 12308* (BHCB); Catas Altas, Parque Natural do Caraça, 05 Apr 1999, *Salino et al. 4556* (BHCB); idem, Serra do Caraça, trilha para a gruta do Padre Caio, 15 Jun 2000, *Salino 5257* (BHCB); Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região de Pedra Menina, Macieira e estrada para a portaria, 25 Nov 2006, *Salino 11489* (BHCB); Felício dos Santos, APA Felício, região da Mata do Isidoro, 30 Oct 2004, *Salino et al. 9929* (BHCB); Itabirito, 09 Sep 2003, *Carvalho et al. 138* (BHCB); idem, área da Serra da Moeda, 14 Jun 2001, *Salino et al. 7110* (BHCB); Lambari, Parque Estadual de Nova Baden, trilha das Sete Quedas, 13 Jul 2007, *Salino et al. 12576* (BHCB); Lima Duarte, Serra Negra, RPPN Serra Negra, 25 Oct 2008, *Souza et al. 607* (CESJ); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta do Pico do Pião, 21 Jun 2007, *Almeida et al. 1160* (BHCB); Moeda, Serra da Moeda, 06 Apr 2007, *Heringer 179* (BHCB); Nova Lima, Mata da Mutuca, 15 Mar 2002, *Carvalho et al. 90* (BHCB, HRCB); idem, Estação Ecológica de Fechos, 11 Jun 2001, *Salino et al. 7137* (BHCB); idem, Estação Ecológica de Catarina, 08 Nov 2001, *Teixeira et al. 29* (BHCB);

idem, RPPN Mata do Jambreiro, 17 Nov 2003, *Figueiredo et al.* 50 (BHCB); idem, RPPN Capitão do Mato, 03 May 2004, *Figueiredo and Lima* 419 (BHCB); Olaria, 27 Aug 2017, *Dittrich and Pereira* 2195 and 2196 (CESJ, HUCCS); Ouro Branco, áreas adjacentes a Vila Miguel Bournier, 20 Oct 2009, *Souza* 998 (BHCB); Ouro Preto, Jun 1898, *Magalhães, in Herb. Silveira* 21 (R); idem, Morro São Sebastião, s.d., *Damazio* 243 (OUPR); idem, Peit. Tesoureiro, 16 Apr 2003, *Rolim s.n.* (OUPR); idem, Parque Estadual do Itacolomi, 23 Mar 2004, *Mynssen et al.* 552 (RB); idem, 10 Dec 2017, *Gonzatti et al.* 3876 (HUCCS); Parque Nacional do Caparaó [Alto Caparaó], Vale Verde, 16 Nov 1988, *Novelino-Camargo* 737 (CESJ); Rio Acima, RPPN de Andaime, 15 May 2004, *Figueiredo and Rodrigues* 450 (BHCB); Rio Preto, Pousada Fazenda do Mato Limpo, Gruta dos Macacos, 28 Feb 2007, *Abreu et al.* 122 (CESJ, MBM); idem, Serra Negra, Burro de Ouro, 26 Feb 2006, *Viana and Mota* 1992 (CESJ, MBM); idem, Serra do Funil, subida do vilarejo do Funil até o ninho da Égua, 09 Apr 2007, *Almeida et al.* 740 (BHCB); Santa Bárbara do Monte Verde, Fazenda Negra, Três Cruzes, 15 Apr 2006, *Condack and Cortines* 447 (RB); Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, descida do Pico, 07 Oct 2006, *Almeida et al.* 590 (BHCB); Serra do Caparaó, Oct 1941, *Brade* 17118 (RB); Serra de Ouro Preto [Ouro Preto], Nov 1893, *Schwacke* 9519 (RB); idem, Feb 1892, *Ule* 256 p.p. (R); Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 20 May 2006, *Salino et al.* 11106 (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 26 Jun 2008, *Salino et al.* 13663 (BHCB); idem, 28 Jun 2008, *Salino et al.* 13688 (BHCB); idem, 18 Jul 2008, *Labiak et al.* 4824 (CEPEC, MBML, RB, UPCB); idem, 15 Oct 2008, *Labiak et al.* 4960 (CEPEC, MBML, RB, UPCB); idem, Braço do Sul, 14 Aug 1948, *Brade* 19426 (ICN, RB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12 Oct 2008, *Salino et al.* 13854 (BHCB), idem, Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra

Escorada, 10 Feb 2011, *Souza et al. 1448* (BHCB); Domingos Martins, São Paulo do Aracê, entorno do Parque Estadual da Pedra Azul, 06 Dec 2008, *Salino et al. 14175* (BHCB); Iúna, Parque Nacional do Caparaó, Região da Cachoeira Bonita, 03 Dec 2010, *Demuner et al. 1238* (BHCB), Parque Nacional do Caparaó, Trilha para o Poço dos Desejos e Cemitério dos Jesuítas, 12 May 2011, *Souza et al. 1544* (BHCB); Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, 16 Jul 2002, *Vervloet 476* (BHCB, MBML).—RIO DE JANEIRO: Rio de Janeiro, Parque Nacional da Tijuca, Trilha para o Pico do Papagaio, 04 Jun 1995, *Santos 297* (RB); Teresópolis, Serra dos Órgãos, 09 Mar 2005, *Engelmann 293* (RB); idem, Rio Paquequer, 04 Oct 1929, *Brade 9573* (IPA); idem, junto à barragem, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3959* (HUCS).—SÃO PAULO: Alto da Serra, 14 Jul 1912, *Brade 5224* (HB); Apiahy [Apiaí], s.d., *Puiggari in Herb. Schwacke 2370* (RB); Bananal, 21 May 1936, *Brade 15176* (RB); idem, Estação Ecológica do Bananal, trilha entre a sétima e a sexta cachoeira do córrego das Cobras, 10 Mar 2001, *Salino et al. 6373* (BHCB); idem, Estação Ecológica do Bananal, Pedra Vermelha e Córregos do Barbosa, 11 Sep 2001, *Salino et al. 7502* (BHCB); Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, 03 Nov 2015, *Moraes et al. 4975* (HRCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cunha, trilha do Rio Paraibuna, 14 Mar 2018, *Peralta and Brito s.n.* (HUCS); Pindamonhangaba, Bairro do Ribeirão Grande, Fazenda São Sebastião do Ribeirão Grande, 24 Jun 2000, *Nicolau et al. 2470* (SP); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, 06 Jan 2008, *Labiak et al. 4307* (MBM, UPCB).—PARANÁ: Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, 12 Jan 2000, *Dittrich et al. 715* (CESJ, HUCS); Carambehy [Carambeí], 1874, s.c., in *Herb. Schwacke 932* (RB); idem, Faz. São Daniel, 20 Mar 2013, *Michelon et al. 1801* (BHCB, UPCB); Campina Grande do Sul, Parque Estadual do pico Paraná, Pico Caratua, 18 Mar 2008, *Pereira and Meyer 235* (VIC, UPCB); idem, Pico

Camapuã, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2964* (HUCS); Lapa, Gruta do Monge, 10 Jun 2008, *Fracaro s.n.* (HUCP); idem, 10 Jun 2008, *Cordeiro et al. 2852* (MBM); Morretes, Parque Estadual do pico do Morumbi, subida para a Boa Vista, 15 Dec 2006, *Labiak et al. 3874* (MBML, RB, UPCB); Piraquara, Mananciais da Serra, 13 Dec 1972, *Dombrowski 4505 and Kuniyoshi 3684* (MBM, PACA); idem, 07 Feb 1968, *Dombrowski 2861* (MBM, PACA); idem, 25 Sep 2008, *Michelon 320* (HUCP); idem, 30 Oct 2007, *Michelon and Kersten 51* (HUCP); idem, próximo ao Tanque, 21 Apr 1974, *Dombrowski 5174* (MBM, PACA); Ponta Grossa, 19 Dec 1985, *Krieger 21031* (CESJ); idem, Sítio Malabar, 27 Jan 1985, *Krieger 21100* (CESJ); Buraco do Padre, 23 May 2003, *Labiak et al. 2946* (RB, UPCB); Ponta Grossa, Parque Estadual de Vila Velha, 07 Feb 2013, *Barbosa et al. 3556* (MBM); idem, 15 May 2005, *Schwartsburd and Nogueira 773* (MBM, UPCB); Tibagi, Parque Estadual do Guartelá, 14 Jul 2010, *Michelon et al. 911* (MBM, UPCB); Tijucas do Sul, São João do Piraí, 15 Mar 2002, *Cordeiro 2201* (MBM).—SANTA CATARINA: Anitápolis, Rio do Meio, 30 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3756* (HUCS); Araranguá, Serra da Pedra, 28 Dec 1943, *Reitz c395* (RB); Corupá, Salto do Suspiro, 20 Jul 1994, *Hatschbach et al. 60992* (MBM); Nova Trento, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 15 Jun 2010, *Cadorin et al. 2611* (FURB); Orleans, Rio Minador, 09 Dec 2009, *Schmitt et al. 779* (FURB); Rio do Sul, Morro dos Três Picos, 26 Jul 2017, *Gonzatti and Valduga 3649* (HUCS); Serra do Espigão, BR 2, a 30 km de Santa Cecília, 20 Oct 1961, *Pabst et al. 6084* (HB, R); Urubici, RPPN Leão da Montanha, 13 Nov 2011, *Gasper et al. 2957* (BHCB, FURB); idem, estrada para a Serra do Corvo Branco, 11 Dec 2016, *Gonzatti 3200* (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: s.l., Monte Zimmer, perto da Estação Capela, Jun 1941, *Eugenio 1856* (RB); Cambará do Sul, topo do morro da Serra do Faxinal, à direita da estrada, 16 Jan 2017, *Gonzatti and Valduga 3325* (HUCS); Gravataí, Arroio dos Ferreiras, 28 Nov 1944, *Sehnem*

1237 (PACA), idem, Mato Fino, 18 Apr 1984, *Bueno and Karzmirczak s.n.* (ICN); Morrinhos do Sul, Vale do Paraíso, Serra da Tajuva, 14 Jan 2017, *Gonzatti and Valduga 3270* (HUCS); Novo Hamburgo, São João do Deserto, Poço Feio, 30 Oct 1959, *Sehnem 7568* (HUCS, PACA), idem, Poço Feio, 09.VIII.1999, *Jorge and Gabriela s.n.* (PACA); Santa Cruz do Sul, Serra João Rodriguez, s.d., *Jürgens and Stier 136* (HUCS); São Francisco de Paula, Parque Nacional Municipal da Ronda, 12 Jul 2008, *Schmitt 18* (PACA); São Leopoldo, Morro das Pedras, 01 Aug 1935, *Sehnem 670* (HUCS, PACA), idem, 15 Jun 1942, *Sehnem 1137* (HUCS, PACA); idem, Steinkopf, 01 Aug 1935, *Sehnem 2551* (PACA, SP); idem, Quilombo, 01 Aug 1935, *Sehnem 670* (PACA); idem, 1941, *Reitz 650* (RB); Sapiranga, Picada Verão, próximo à cachoeira, 04 Oct 1989, *Silva Jr. 496* (PACA).—**Costa Rica.**— Cartago, ca. 6 km S of Cartago by air. Quebrada Cangreja, 3 km S of Pan American Highway, 21 Apr 1983, *Liesner and Judziewicz 14492* (MBM, MO); Tablazo, 01 Jul 1908, *Brade and Brade 623* (HB); idem, 28 Aug 1908, *Brade and Brade 624* (HB); Juan Viñas, in Rio Chis, 30 Mar 1910, *Brade and Brade 622* (HB).—**Mexico.**—PUEBLA: Zacapoaxtla, Cascata La Gloria, 13 Sep 2014, *Salino et al. 15755* (BHCB).

4. HYMENOPHYLLUM HIRSUTUM (L.) Sw.—**Brazil.**—AMAZONAS: Alto Amazonas, 1877, *Schwacke s.n.* (R); Coari, área de atuação da Petrobrás, 01 Jul 1991, *Freitas and Mota 361* (SJR); Manaus, Sítio Água Branca, Palotinos, 21 Dez 1981, *Pivetta 207* (HRCB); Tunuí, R. Içana, s.d., *Luetzelburg 22680* (R).—CEARÁ: Maranguape, Serra de Maranguape, Trilha para Pedra Rajada, 26 Jan 1997, *Almeida-Neto and Silva 74* (PACA); Pacatuba, Serra de Pacatuba, trilha para pedra do Cume, passando pela casa do “boneco”, 22 Jul 1997, *Almeida-Neto 259* (PACA, SJRP); Pacoti, Serra de Baturité, Sítio Arvoredo, 07 May 1992, *Paula and Carneiro s.n.* (UFP).—PERNAMBUCO: Jaqueira,

Usina Colônia, Mata do Quengo, 31 May 2001, *Lopes and Pietrobon* 255 (UFP); idem, 09 Jun 2001, *Lopes and Pietrobon* 301 (UFP); idem, 13 Apr 2017, *Gonzatti and Santiago* 3516 (HUCS).—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça, 21 Jul 2005, *Matos et al.* 755 (CEPEC, MBM); idem, 09 Dec 2018, *Gonzatti et al.* 4715 (HUCS); Barro Preto, Serra da Pedra Lacada, 13,7 km de Barro Preto, na estrada que passa pela Faz. São Miguel, 13 Jul 2005, *Matos et al.* 677 (CEPEC); Camacã, Fazenda Serra Bonita, 9,7 km de Camacã na estrada para Jacareci, 09 Jul 2005, *Matos et al.* 646 (CEPEC, MBM); Jussari, RPPN Serra do Teimoso, 02 Nov 2002, *Salino and Jardim* 8214 (BHCB); Lençóis, Serra da Chapadinha, 23 Nov 1994, *Melo et al.* 1313 (CEPEC, SPF, UFP); Valença, estrada de Valença par Guaibim, ca. de 2 km, RPPN Água Branca, 26 Jun 2004, *Fiaschi et al.* 2368 (CEPEC).—MINAS GERAIS: Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Alto dos Brejos, 21 May 2006, *Cordero et al.* 33 (RB); Carrancas, Serra das Carrancas, 19 Jun 2007, *Salino et al.* 12301 (BHCB); Carangola, Serra do Brigadeiro, Fazenda Neblina, 28 May 1989, *Salino* 779 (UEC); idem, Serra da Grama, 01 Feb 1930, *Mexia* 4299 (VIC); Catas Altas, Cadeia do Espinhaço, RPPN da Caraça, 02 Jun 2008, *Schwartsburd et al.* 1798, 1802 and 1803 (MBM, SP); idem, Parque Natural do Caraça, 01 Apr 1999, *Salino et al.* 4557 (BHCB); idem, Serra do Caraça, trilha para a gruta do Padre Caio, 15 Apr 2000, *Salino* 5259 (BHCB); Conceição do Mato Dentro, Parque Natural Municipal do Ribeirão do Campo, 09 Aug 2003, *Salino and Mota* 8917 (BHCB); Diamantina, Gruta do Salitre, 09 Jul 1992, *Salino* 1559 (BHCB); Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região da Pedra Menina, 25 Nov 2006, *Salino et al.* 11494 (BHCB); Felício dos Santos, APA Felício, região da Mata do Isidoro, 30 Oct 2004, *Salino et al.* 9916 (BHCB); Jequitinhonha, Reserva Biológica da Mata Escura, 25 Mar 2008, *Salino et al.* 13136 (BHCB); Lima Duarte, Conceição do Ibitipoca, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta do Cruzeiro, 17 Mar 2005, *Dias-Melo*



*et al.* 233 (RB); idem, Serra do Ibitipoca, 27 Nov 1970, *Sucre and Braga* 7138 and 7140 (HUCS, RB); idem, 13 May 1970, *Krieger* 8375 (CESJ, HUCS); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Pico do Pião, 15 May 1970, *Sucre and Braga* 6872 (RB); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Mata da Gruta do Pião, 09 Aug 2005, *Mynssen et al.* 814 (BHCB, RB); idem, 21 Jun 2007, *Almeida et al.* 1182 (BHCB); Mariana, Parque Estadual do Itacolomi, Sertão, 05 Apr 2006, *Rolim et al.* 287 (BHCB, UB); idem, RPPN Horto Alegria, 24 Jun 2015, *Pivari et al.* 2409 (BHCB); Moeda, Serra da Moeda, 07 Sep 2006, *Heringer s.n.* (BHCB); Nova Lima, 1937, *Badini* 216 (BHCB); Olaria, Serra do Cruz, 23 Jun 2011, *Alves* 127 (CESJ); Ouro Preto, Monte São Sebastião, s.d., *Damazio s.n.* (OUPR); idem, Basso do Itacolomy, 04 Jul 1973, *Badini s.n.* (OUPR); idem, Serra de Ouro Preto, 21 Jun 1975, *Badini s.n.* (OUPR); idem, Camarinhas, 21 Jun 1976, *Badini s.n.* (OUPR); Rio Preto, Serra Negra, região “Burro de Ouro”, 26 Feb 2006, *Viana and Mota* 1920 and 1987 (CESJ); idem, Funil, Serra Negra, Nicho da Água, 29 Apr 2008, *Salino et al.* 13261 (BHCB); Santa Maria do Salto, Faz. Duas Barras, 23 Aug 2003, *Lombardi et al.* 5464 (BHCB); Santa Rita de Jacutinga, Serra da Bandeira, 14 Sep 2014, *Dittrich et al.* 1938 (BHCB, CESJ); Serra do Ibitipoca [Lima Duarte], Pico do Pião, 15 May 1970, *Sucre and Braga* 6872 (PACA); idem, 02 Nov 1973, *Krieger* 13199 (CESJ, MBM, PACA, UEC); idem, 25 Jun 1979, *Brugger* 13456 (CESJ, PACA); idem, 16 May 1970, *Krieger* 8382 (CESJ, HB, PACA); Serra do Frisão [Ouro Preto], Mar 1907, *Damazio et al. s.n.* (OUPR), idem, Jun 1907, *Damazio* 1389 (RB); idem, s.l., Mar 1892, *Ule* 256 (R); Rio Preto, Serra Negra, Burro de Ouro, 20 May 2006, *Souza et la.* 218 (CESJ, MBM); idem, 26 Feb 2006, *Viana and Mota* 1920 (CESJ, RB); idem, Serra Negra, Cachoeira da Água Vermelha, 26 Jun 2008, *Souza and Bastos Neto* 500 (CESJ, MBM); Santa Maria do Salto, distrito de Talismã, 07 Mar 2004, *Salino et al.* 9451 (BHCB); Santa Rita de Jacutinga, Serra da Bandeira, 14 Sep 2014, *Dittrich*

*et al. 19138* (CESJ); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, 07 Dec 2013, *Schwartsburd et al. 2874* (VIC); Serra da Caraça, Apr 1905, *Silveira 450* (R); idem, Apr 1906, *Silveira 456* (R); Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 19 Sep 2014, *Schwartsburd et al. 3360* (VIC).—ESPÍRITO SANTO: Alfredo Chaves, São Bento de Urânia, 08 Oct 1994, *Hatschbach et al. 61200* (MBM); Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, trilha para o Forninho, 26 Jun 2008, *Salino et al. 13665* (BHCB); Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, 12 Sep 2008, *Salino et al. 13891* (BHCB); idem, Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra Escorada, 10 Feb 2011, *Souza 1450* (BHCB); Itaguaçu, Morro do Caparaó, 17 Jul 2007, *Labiak et al. 4169* (CEPEC, MBML, UPCB); Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, trilha do tanque de peixe, linha de divisa a partir do marco 38, 02 Sep 2003, *Rossinii et al. 510* (MBML); idem, Res. Mus. Nacional, 15 Jul 1976, *Barcia et al. 961* (R); idem, trilha com a entrada em frente ao portão da sede, 04 Dez 2008, *Salino et al. 14084* (BHCB); idem, trilha da encosta ao lado do Country Club, 25 Feb 1996, *Salino 2654* (BHCB).—RIO DE JANEIRO: Angra dos Reis, Ilha Grande, Serra do Papagaio, Bico do Papagaio, 29 Jun 1978, *Carauta 2868* (PACA); Guapimirim, PARNA Serra dos Órgãos, Vale do Rio Soberbo, 04 Aug 2010, *Engelmann et al. RE1041* (RB); idem, Granja Monte Olivete, trilha das Andorinhas, 07 Jun 1995, *Braga 2474* (RB); Itatiaia, Parque do Itatiaia, 04 Feb 1967, *Sehnem 9072* (PACA, HUCS); idem, 21 Apr 1972, *Câmara 11682* (BHCB, CESJ, MBM, PACA, UPCB); idem, PARNA Itatiaia, próximo à maromba, a caminho para o Véu de Noiva, 01 Jun 2006, *Cordero et al. 51* (RB); idem, 03 Mar 1994, *Sylvestre 1049* (RB); idem, Planalto do Parque do Itatiaia, 03 Feb 1967, *Pontual 67-457* (IPA, PEUFR); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Cachoeira Véu de Noiva, 07 Aug 2010, *Cordeiro and Silva 3542* (MBM); idem, Parque Nacional do Itatiaia, margem do Rio Campo Belo, entre o Lago

Azul e o Taquaral, 28 Sep 2005, *Sylvestre et al. 1824* (RB); idem, Trilha do Hotel Simon para o Três Picos, 29 Sep 2005, *Sylvestre et al. 1847* (RB); idem, 30 May 2006, *Cordero et al. 13* (RB); idem, Serra do Itatiaia, Maromba, 30 Jun 1930, *Brade 10268* (R); idem, Serra do Itatiaia, 18 Jul 1902, *Dusén 713* (R); Santo Antônio de Imbé [Santa Maria Madalena], Apr 1930, *Santos-Lima Jr. s.n.* (R); [Santa Maria Madalena] Três Barras, no Furquillas M de Madaglena, 15 Dec 1930, *Santos-Lima Jr. 38* (R); [Teresópolis] Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 22 Apr 1966, *Lanna-Sobrinho 1674* (PACA); idem, 21 Nov 1965, *Pabst 8723* (HB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha para a pedra do Sino, 13 Jul 2006, *Paula-Souza et al. 5869* (ESA); idem, entre a Barreira e o Abrigo I, 28 Apr 1962, *Santos et al. 1195* (HB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha do Rancho Frio, 10 Dec 2010, *Engelmann RE1185* (RB); idem, 24 Jul 1940, *Brade 16478* (HUCS, RB); Teresópolis, Barragem do Rio Beija-Flor, Jan 1944, *Lutz 2093* (R); Teresópolis, subida, 03 May 1917, *Sampaio 2447* (R).—SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, na trilha entre a sétima e sexta cachoeira do córrego das Cobras, 10 Mar 2001, *Salino et al. 6366* (BHCB); idem, Estação Ecológica do Bananal, Pedra Vermelha e Córrego do Barbosa, 11 Sep 2001, *Salino et al. 7519* (BHCB); Cananéia, Parque Estadual da Ilha do Cardoso, 23 May 2002, *Breier and Andrade 123a* (UEC); idem, 03 Jul 2002, *Breier and singer 327* (UEC); idem, 18 Mar 2003, *Breier 907* (UEC); Caraguatatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, 18 Jun 2000, *Forster et al. 407* (ESA); [Cubatão], Piassaguera, May 1913, *Brade 6283* (HB, SP); Jaraguá, 17 Mar 1907, *Usteri s.n.* (SP 22222); Estrada do Alto da Serra, Mar 1913, *Toledo 488* (RB); Iguape, Reserva Biológica da Juréia, trilha na margem do Rio Verde, 15 Aug 1990, *Prado et al. 323* (SP); Iporanga, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira, 08 Jul 2012, *Mazziero and Albiero Jr. 1126* (HUCP, UPCB); idem, Iporanga, Parque Estadual Turístico do Alto

Ribeira, Núcleo Santana, 21 Sep 2011, *Mazziero and Soller 669* (SP); Jaraguá [São Paulo], 12 May 1912, *Brade 5206* (HB); Juquiá, Reserva Votorantim, Complexo Juquiá, trilha da Vila dos Moradores em direção à caixa d'água, 01 Apr 2013, *Salino et al. 15681* (BHCB, ESA); Miracatu, Reserva Votorantim, Complexo Juquiá, Trilha da Vila dos moradores em direção à caixa d'água, 31 Mar 2013, *Salino et al. 15664* (BHCB, ESA, UEC); Peruíbe, Praia do Guaraú, Pousada Casa da Floresta, 18 Oct 1998, *Salino and Morais 4394* (BHCB); Ribeira, unterlanf des Pariquera Assú, Jul 1911, *Brade 5169* (HB); s.l., Rio Grande, 1906, *Wacket in Rosenstock, Filices Austrobrasiliensis 327* (RB); Salesópolis, estrada para estação intermediária do oleoduto da Petrobrás, 24 Jul 1971, *Windisch 107b* (HB); Santos, s.d., *Mosén 3106 et 3107* (R); [Santo André] Serra da Paranapiacaba, Oct 1925, *Brade 21482* (HB, MBM, SJRP); idem, Oct 1925, *Brade 15736* (R); idem, Alto da Serra da Paranapiacaba, 14 Jul 1912, *Brade 5225* (HB, MBM); São José do Barreiro, trilha para cachoeira Santo Izidro, 03 Oct 2006, *Mynssen et al. 988* (RB, PACA); idem, estrada para o Parque Nacional da Bocaina, entre km 13-16, 28 Apr 1983, *Martinelli and Chautens 9267* (RB); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo de Santa Virgínia, base da Vargem Grande, 10 Aug 2001, *Salino et al. 7433* (BHCB); São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Curucutu, trilha do Campo, 10 Apr 2001, *Salino 6457* (BHCB, ESA); idem, Jardim Botânico, 19 Sep 1938, *Handro s.n.* (SP 52527); idem, Boraceia lit., 19 Jun 1975, *Windisch 295* (HB); idem, Serra da Cantareira, Jun 2013, *Brade and Tamandaré 6541* (HB); idem, Morro das Pedras, Rio Peropava [Juquiá], 1918, *Brade 21483* (HB); Serra dos Itatins [Iguape], Mar 1924, *Brade 21481* (HB, H); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras, 27 Sep 2002, *Breier and Dittrich 683* (UEC); idem, *Dittrich and Breier 1209* (BRCB); idem, Parque Estadual Intervales, base da Saibadela, 14 Jul 2000, *Dittrich*

and von Allmen 828 (BHCB, BRCB); Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, Restinga, 10 Mar 2009, *Nóbrega 784* (UEC); idem, estrada para Taubaté, no início da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, 03 Feb 1996, *Salino 2522* (BHCB, UEC); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, 02 Dec 2000, *Dittrich and Ressel 781* (HRCB); idem, Picinguaba, trilha da Casa da Farinha, 14 Oct 2000, *Furlan and Carneiro 1590* (BRCB); idem, São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, trilha do Jatobá, 02 May 2001, *Salino et al. 6689* (BHCB); Serra do Mar, s.d., *Wacket 109* (SP); s.l., Alto da Serra, 02 Feb 1913, *Brade 5858 and 5859* (HB).—PARANÁ: Antonina, Reserva Natural Rio Cachoeira, Trilha do Mirante, 27 May 2006, *Matos and Gomes 1172* (UPCB); Bocaiuva do Sul, Sesmaria, rio Capivari, 12 Sep 1969, *Hatschbach 242* (MBM, PACA); idem, Fazenda Rio Grande, Fazenda Gralha Azul, 19 Mar 2010, *s.c. 116* (HUCP); idem, Fazenda Rio Grande, Fazenda experimental Gralha Azul, 12 Jul 2011, *Canestraro 191* (CESJ, MBM); idem, Estrada da Graciosa, entre Quatro Barras e Morretes, 09 Apr 1998, *Dittrich 340* (BHCB); Guaraqueçaba, Tagaçaba, Caçada, Reserva Natural Itaqui, 15 Jan 2003, *Borgo et al. 2181* (MBM); Lapa, Gruta do Monge, 10 Jun 2008, *Cordeiro et al. s.n.* (MBM); Paranaguá, Ilha do Mel, 13 Mar 1993, *Salino & Silva s.n.* (BHCB); Ponta Grossa, Parque Estadual de Vila Velha, 13 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2918* (HUCS); [Ponta Grossa]Vila Velha, 17 Feb 1903, *Dusén 2750* (R); idem, Capão da Fortaleza, adjacente ao platô, 28 Oct 2005, *Schwartsburd et al. 949* (MBM, UPCB).—SANTA CATARINA: Blumenau, 01 Jul 1884, *Schwacke 32, coll. IV* (R); idem, RPPN Bugerkopf, 31 Mar 2013, *Funez 1951* (FURB); idem, Parque Nacional da Serra do Itajaí, 09 Sep 2007, *Gasper 630* (FURB); idem, Parque Nacional da Serra do Itajaí, morro Spitzkopf, 16 Feb 2010, *Cadorin et al. 1315* (FURB); Ilhota, Parque Botânico Morro do Baú, 03 May 2014, *Caglioni and Junckes 365* (FURB); Rio do Sul, Morro dos Três Picos, 26 Aug

2017, *Gonzatti and Valduga 3639* (HUCS); São Bento do Sul, Braço esquerdo, 10 May 2010, *Cadorin et al. 2208* (FURB).—PARÁ: s.l. 1877, *Schwacke 173* (R, RB); Oriximiná, ESEC do Grão Pará, Serra do Acari, 04 Sep 2008, *Pietrobon and Maciel 8057* (MG, ICN, RB); Vizeu, Rio Piriá, May 1958, *Froes 34325* (HB).—**Caribbean**.—WINDWARD ISLANDS, SANTA LUCIA: Roseau- Milette Ridge, 12 Apr 1936, *Box 519* (R). **Dominican Republic**.—Província Pacificdor, Vicinity of San Francisco de Macorís, Apr 1922, *Abbott 2023 and 2104* (HB).—**Ecuador**.—NAPO: Upper Río Tiputini, ca. 2 canoe-hours from bridge on Coca-Auca-oilfield road, 21 Jul 1991, *Ollgaard and Blasco 99077* (SJRP); Zamora-Chinchipe: Miazí, at junction of Río Chumbiriatza with Río Nagaritza, 21 Oct 1991, *Ollgaard et al. 99330* (SJRP).—**French Guiane**.—Mont Atachi Bacca, Région de L’Inini, plateau sommitale, s.d., *Cremers et al. 10253* (B, US, SJRP); Saut du Péril, Bassin du Sinnamary 12 Jan 1992, *Hoff 7394* (SJRP); s.l., s.d. *Luetzelburg 22676* (R).—**Martinique**.— S.l., 1860, *Belanger s.n., in Herb. J. de Saldanha 1056* (R); idem, 1869, *Belanger s.n., in Herb. J. de Saldanha 1053* (R).

5. HYMENOPHYLLUM MICROCARPUM Desv.—**Brazil**.—MINAS GERAIS: Bocaina de Minas, PARNA Itatiaia, trilha para o Alto dos Brejos, 31 Jun 2006, *Cordero et al. 61* (RB); Catas Altas, Parque Natural do Caraça, Gruta do Padre Caio, 02 Dec 2000, *Salino 5948* (BHCB); Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região da Pedra Menina, 25 Nov 2006, *Salino et al. 11488* (BHCB); Lima Duarte, Serra Negra, RPPN Serra Negra, cachoeira da Borboleta Azul, 25 Oct 2008, *Ribeiro 39* (CESJ, MBM); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, 21 Oct 1992, *Oliveira 234* (CESJ); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, Gruta e Pico do Peão, 21 Jun 2007, *Almeida et al. 1187* (BHCB); Santa Bárbara do Monte Verde, Serra Negra, Fazenda Três Cruzes, Chapadão, 24 Apr 2004, *Condack 139* (RB); idem, Funil, Serra Negra, Nicho da Égua, 29 Apr 2008, *Salino et*

*al.* 13260 (BHCB); Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 20 Mar 2009, *Salino et al.* 14246 (BHCB); Tombos, Sítio de Jacintho Bissiato, Pedra Dourada, 10 Jun 1941, *Oliveira* 581 (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Domingos Martins, São Paulo do Aracê, Entornos do Parque Estadual da Pedra Azul, 06 Dec 2008, *Salino et al.* 14135 (BHCB); Iúna, Serra do Valentim, 01 Dec 2013, *Zorzanelli and Bacci* 889 (BHCB, VIES).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, PARNA Itatiaia, Maromba, trilha para Cachoeira Véu de Noiva, 01 Jun 2006, *Cordero and Condack* 54 (RB); *idem*, trilha do Hotel Simon para os Três Picos, 29 Set 2005, *Sylvestre et al.* 1835 (RB); *idem*, trilha Ruy Braga, Rebouças, 11 Jun 2009, *Damasceno and Silva* 316 (RB); *idem*, Rio Bonito, Set 1933, *Brade* 12706 (RB); Nova Friburgo, Macaé de Cima, Sítio Sophronitis, 29 Jun 1989, *Sylvestre et al.* 241 (RB, SJRP); *idem*, Reserva Biológica de Macaé de Cima, 29 Jun 1989, *Sylvestre et al.* 241 (RB); Santa Maria Madalena, Alto Desengano, 1.800 m, 3 Mar 1934, Santos Lima & Brade 13123 (HUCS); Santo Antônio do Imbé, Madalena, s.d., *Santos-Lima* 68 (R); Serra do Itatiaia, Rio Bonito, Set 1933, *Brade* 12706 (ICN, RB); Teresópolis, RJ 81, km 84, 28 Mar 1997, *Almeida-Neto* 117 (HB, PACA); *idem*, 1868, *I.G. s.n.* (R 107); *idem*, Fazenda Cumary à Cachoeira Ferroz, Jan 1944, *Lutz* 2083 (R); *idem*, Serra dos Órgãos, 12 Apr 1970, *Alcantara* 76 (R); *idem*, PARNA Serra dos Órgãos, final da estrada da sede, 01 Apr 2006, *Sylvestre et al.* 1907 (HUCS, RB, RBR); *idem*, PARNA Serra dos Órgãos, matas do Rio Jacó, 15 Mar 1949, *Barbosa* 56 (HUCS, RB); *idem*, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, próximo à barragem, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 3960 (HUCS); Teresópolis, Jul 1943, *Lutz* 2023 (R); *idem*, Serra do Cavallo, 12 Nov 1929, *Brade* 9993 (R); *idem*, Cascata Feroz, 02 Oct 1929, *Brade* 9557 (R); Serra de Macaé, Jan 1900, *Ule* 203 (R).—SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, trilha entre a sétima e a sexta cachoeira do córrego das Cobras, 10 Mar 2001, *Salino et al.* 6370 (BHCB); *idem*, Estação Ecológica do Bananal, Pedra Vermelha e Córrego

do Barbosa, 11 Sep 2001, *Salino et al. 7515* (BHCB); Cunha, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Cunha, trilha da Torre, 23 Oct 2017, *Marcusso et al. 45* (HRCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo de Cunha, trilha do Ribeirão Bonito, 04 Nov 2015, *Moraes et al. 5026* (HRCB); idem, 07 Nov 2015, *Moraes et al. 5132* (HRCB); Eldorado, Parque Estadual Intervales, Núcleo Barra Grande, trilha da Cachoeira das Pedrinhas, 16 Apr 2003, *Salino et al. 8483* (BHCB); Iporanga, Parque Estadual Turístico do Alto Ribeira (PETAR), núcleo Santana, 04 Dez 2011, *Mazziero and Soller 891* (SP); Salesópolis, 29 Apr 1958, *Handro 767* (SP, SPF); idem, Estação Biológica de Boracéia, 08 Feb 1959, *Travassos 20* (RB); Natividade da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia, trilha do Pico do Corcovado, 01 Oct 2001, *Salino et al. 7804* (BHCB); Santo André, Paranapiacaba, estrada para Mogi, 08 Sep 1973, *Windisch 465* (HB, SJRP); idem, 21 Jun 1975, *Windisch 875* (HB, SJRP); [idem], Estado do Alto da Serra, Mar 1913, *Toledo 489* (RB); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra o Mar, núcleo Santa Virgínia, 09 Oct 2001, *Salino et al. 7408* (BHCB); Ubatuba, estrada para Taubaté, no início da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, 03 Feb 1996, *Salino 2516* (BHCB,UEC); Vale do Ribeira, Parque Estadual Turístico Alto Ribeira, PETAR, próximo à caverna Água Suja, 28 Oct 1997, *Tomasetto 38* (SJRP); s.l., Serra de Sebastião, 04 Jan 1904, *Schwacke 15122* (RB).—PARANÁ: s.l., Ypiranga, Monte Alegre, 08 Feb 1904, *Dusén 3448* (R); Balsa Nova, São Luís do Purunã, 23 Oct 2009, *Michelon 566* (HUCP, UPCB); idem, cabeceira da Escapa Devoniana, 13 Nov 2004, *Kersten 984* (UPCB); Campina Grande do Sul, Estrada da Graciosa, 08 Apr 2010, *Selusniaki s.n.* (HUCP); idem, Serra Itibiracuire, trilha do Morro Siririca, 20 Jul 2006, *Cordeiro et al. 2365* (MBM, RB); idem, Parque Estadual do Pico Paraná, Morro Camapuã, 20 Dec 2008, *Pereira and Marineiro 398* (UPCB, VIC); idem, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2959* (HUCS); Morretes, comunidade Rio



Sagrado, 08 Jul 2011, *Daniel 23* (HUCP); Piraquara, Mananciais da Serra, Feb 1968, *Dombrowski 2908* (PACA); idem, 13 Dec 1972, *Dombrowski 4499 and Kuniyoshi 3678* (MBM, PACA); idem, 30 Jul 2008, *Michelon 182* (HUCP); idem, 28 Nov 2008, *Michelon 385* (HUCP, MBM); idem, Morro do Canal, 30 Apr 2009, *Michelon 439* (HUCP); idem, Morro do Vigia, 03 Nov 2009, *Michelon 605* (HUCP); São José dos Pinhais, RPPN Nhandara Guaricana, 13 Oct 2013, *Lozano et al. 562* (MBM).—SANTA CATARINA: Anitápolis, Rio do Meio, 30 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3752* (HUCS); Garuva, Serra do Iquererim, trilha para o Monte Crista, 19 Jul 2015, *Völts and Santos 860* (MBM); Rio do Sul, Morro dos Três Picos, 26 Jul 2017, *Gonzatti and Valduga 3638* (HUCS); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, subida para o pico, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3700* (HUCS).—**Costa Rica**.—La Palma, 18 Aug 1909, *Brade and Brade 286 and 604* (HB); Juan Viñas, Grbiet d. Rio Chis, 30 Mar 1910, *Brade and Brade 446 and 603* (HB); Barca, 21 Jan 1909, *Brade and Brade 301* (HB).—**Guatemala**.—[VERAPAZ]: Pansamala, Jun 1885, *Türkheim 652* (R).—**Puerto Rico**.—On fallen tree in cloud forest, Monte Jayuya, west of Barranquitas, 29 Dec 1978, *Esseichick 83* (GH, HB).

6. HYMENOPHYLLUM PLUMOSUM Kaulf.—**Brazil**.—MINAS GERAIS: Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, 14 Mar 2014, *Schwartsburd et al. 3174* (VIC); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, 16 Jun 2004, *Sylvestre and Condack 1727* (RB); idem, 31 May 2006, *Cordero 38 and 48* (RB); Caeté, Serra da Piedade, 01 Dec 1994, *Paula s.n.* (BHCB); [Catas Altas], Parque Natural do Caraça, Cascatinha, 03 Jun 1999, *Salino 4863* (BHCB); Conceição do Mato Dentro, Parque Natural Municipal do Ribeirão do Campo, 23 Mar 2003, *Salino et al. 8389* (BHCB); Diamantina, Parque Estadual do Biribiri, Faz, da Jabuticaba, 03 Oct 2006, *Almeida et al. 612* (BHCB); Felício dos Santos, APA Felício, região da Mata do Isidoro, 30 Oct 2004, *Salino et al.*

9938 (BHCB); [Itabira], Parque Nacional da Serra do Cipó, 16 Nov 1995, *Salino 2341* (BHCB); Itabirito, 09 Sep 2003, *Carvalho et al. 153* (BHCB); Lavras, Morro Campestre, Apr 1987, *Silveira 23* (R); Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca, 28 Sep 1970, *Krieger 9310* (CESJ, FURB, HUICS, R); idem, 05 Feb 2004, *Silva et al. 1277* (RB); idem, 11 Aug 2005, *Mynssen 858* (RB); Ouro Preto, s.d., *Schwacke 1559* (BHCB); idem, Parque Municipal das Andorinhas, 13 Nov 2013, *Engels t al. 1974* (MBM); idem, Camarinhas, 1969, *Badini s.n.* (UEC); idem, Camarinhas, s.d., s.c. (OUPR11105); idem, Camarinhas, 21 Jun 1974, *Badini s.n.* (OUPR); idem, Camarinhas, 1963, *Pfeiffer 187* (R); idem, Serra do Ouro Preto, 02 Jun 1978, *Badini* (OUPR), idem, 1950, *Badini s.n.* (OUPR); idem, Serra de Ouro Preto, Feb 1892, *Ule s.n.* (R); idem, São Sebastião, s.d., *Damazio 425* (RB); idem, Morro de São Sebastião, 23 Aug 1894, *Schwacke s.n.* (RB); idem, São Sebastião, Camarinhas, 27 May 2008, *Hirai et al. 517* (RB); Parque Estadual do Ibitipoca, 01 Jan 1993, *Salino 1627* (BHCB); Rio Preto, Serra Negra, Burro de Ouro, 26 Feb 2006, *Viana and Mota 1912 and 1959* (CESJ, MBM); Santa Bárbara, Parque Natural do Caraça, trilha para a Cascatona, 10 Nov 1996, *Salino 2835* (BHCB); Santa Bárbara do Monte Verde, Serra Negra, Faz. Três Cruzes, 24 Apr 2004, *Condack 142* (RB); Santo Antônio do Itambé, Pico do Itambé, 07 Apr 1998, *Souza et al. 21130* (ESA); idem, Parque Estadual do Pico do Itambé, subida para o pico, 05 Oct 2006, *Almeida et al. 528* (BHCB); São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, 07 Nov 2003, *Salino et al. 9343* (BHCB); São Thomé das Letras, Serra de São Thomé, 30 Oct 1984, *Mello Silva et al. 35487* (IPA, MBM, RB); Serra do Caraça [Catas Altas], ca. 70 km a sudeste de Belo Horizonte em direção à Carapuça, 18 Nov 1978, *Cruz et al. 6424* (UEC); idem, Parque Natural, acima da Cascatinha, 23 Oct 1999, *Salino 4983* (BHCB); Serra da Piedade [Caeté], Feb 1906, *Silveira 406* (R); Serra de Ibitipoca, 18 Jul 1977, *Novelino-Camargo 487*

(CESJ).—ESPÍRITO SANTO: s.l. SE slope of Serra da Caparaó, s.d., *Mexia 4051* (NY, photo).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, Maromba, Serra do Itatiaia, 25 Jun 1930, *Brade 10191, 10210, 10211 and 10261* (R, RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Maromba, trilha para Véu de Noiva, 01 Jun 2006, *Cordero and Mynssen 56* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, margem do Rio Campo Belo, 27 Mar 1932, *Barros 765* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, trilha da Cachoeira do Itaporani, 24 Aug 2015, *Castilho and Salino 20* (BHCB); Rio de Janeiro, s.d., *Riedel s.n.*, in *Herb. Glaziou* (R).—SÃO PAULO: Bananal, Estação Ecológica do Bananal, trilha para o Pico do Caracol, 13 Sep 2001, *Salino et al. 7573* (BHCB); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, núcleo Santa Virgínia, trilha para a nascente do Rio Itamambuca, 09 Aug 2001, *Salino et al. 7381* (BHCB); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, 17 Mar 1993, *Amaral Jr. et al. 150* (BOTU, HUCS); Serra da Bocaina, Sep 1879, *Glaziou and Schwacke s.n.* (R 18550); Ubatuba, Parque Nacional da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, trilha próximo à porteira, 20 Jun 2008, *Nóbrega 667* (UEC).—PARANÁ: Balsa Nova, Serra São Luís do Purunã, próximo do Cristo, 03 Sep 2008, *Michelon 294* (HUCP); Lapa, Gruta do Monge, 10 Jun 2008, *Fracaro s.n.* (HUCP); idem, 10 Jun 2008, *Mazzeto s.n.* (HUCP); Ponta Grossa, Nossa Senhora das Pedras, Cercado, 17 Aug 2011, *Ribas et al. 8518* (MBM); idem, Parque Estadual de Vila Velha, 14 Dec 2004, *Schwartsburd and Matos 462* (MBM, UPCB).—**Costa Rica**.—Juan Viñas an Rio Chis, 30 Mar 1910, *Brade and Brade 447* (HB, PACA, SJRP).

7. HYMENOPHYLLUM PULCHELLUM Schldl. & Cham.—**Brazil**.—MINAS GERAIS: Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, 27 Apr 2013, *Schwartsburd et al. 2781* (VIC); Caldas, distrito de Pocinhos do Rio Verde, Pedra Branca, 15 Jul 2007, *Salino et la. 12604* (BHCB); Camanducaia, Bairro do Mato, Sítio

do Mato, Mata da Nascente do Rio Camanducaia, 30 Mar 2001, *Salino and Melo* 6422 (BHCB); idem, Paraisópolis, 02 Jun 2001, *Salino* 6930 (BHCB); Conceição do Mato Dentro, Parque Natural do Ribeirão do Campo, 13 Sep 2003, *Salino et al.* 8933 (BHCB); Gonçalves, 20 Jul 2007, *Salino et al.* 12833 (BHCB); Itamarandiba, Parque Estadual da Serra Negra, 04 Jun 2006, *Salino et al.* 11260 (HCB); Jequitinhonha, Reserva Biológica da Mata Escura, 25 Mar 2008, *Salino et al.* 13134 (BHCB); Lima Duarte, Nascente do Ipirapitinga, 11 Oct 1969, *Krieger and Brugger* 24236 (CES); HUUS); idem, Parque Estadual do Ibitipoca, gruta do Pico do Pião, 21 Jun 2007, *Almeida et al.* 1189 (BHCB); Mariana, córrego João Manoel, Samarco, 08 Feb 1989, *Zurlo and Silva s.n.* (OUPR); Moeda, Serra da Moeda, 06 Apr 2007, *Heringer* 181 (BHCB); Olaria, Serra do Cruz, 23 Jun 2011, *Alves et al.* 126 (CES); Santa Bárbara do Monte Verde, Serra Negra, Faz. Três Cruzes, 23 Apr 2004, *Condack* 128 (RB); Santa Maria do Salto, Alto Cariri, trilha da Divisa Bahia-Minas Gerais, 09 Feb 2006, *Matos et al.* 1060 (RB); idem, distrito de Talismã, Faz. Duas Barras, 10 Oct 003, *Salino et al.* 9274 and 9299 (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, Pedra Escorada, 07 Apr 2011, *Souza and Machado* 1523 (BHCB).—RIO DE JANEIRO: Petrópolis, s.d., *Spannagel* 121 (R).—SÃO PAULO: s.l., Serra do Mar, 1906, *Wacket in Herb. Rosenstock, Filices Austrobrasiliae Exsiccatae* 157 and 176 (RB); Apiahy [Apiaí], s.d., *Puiggari in Herb. Schwacke* 2373 (RB); Campos do Jordão, Apr 1937, *Lanstyack s.n.* (RB); idem, 05 Feb 1937, *Campos Porto* 3025 (RB); Eldorado, Parque Estadual Intervales, núcleo Barra Grande, trilha da Cachoeira das Pedrinhas, 16 Apr 2003, *Salino et al.* 8515 (BHCB); idem, Parque Estadual do Jucupiranga, núcleo Caverna do Diabo, trilha do Evaristo, 01 Apr 2005, *Salino et al.* 10334 (BHCB); Iporanga, Parque Estadual Intervales, trilha para a Estação Ecológica Xituê, 19 Apr 2003, *Salino et al.* 8624 (BHCB); Jaraguá, Jul 1912, *Brade* 5395 (SP); Mogi das Cruzes,

limite com Salesópolis, estrada Usaka, Reserva Casa Grande da SABESP, 24 Apr 2000, *Salino et al. 5396a* (BHCB, ESA); idem, Pico do Urubu, Serra do Itapeti, 27 May 2006, *Dittrich et al. 1419* (BHCB); Salesópolis, estrada para estação intermediária para estação intermediária do oleoduto da Petrobrás, entre Salesópolis e Caraguatatuba, 11 Jul 1971, *Windisch 96* (HRCB, MBM, PACA); idem, estrada para estação intermediária do oleoduto da Petrobrás, 11 Jul 1971, *Windisch 1070* (MBM); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, cachoeira São Izidro, 06 Jan 2008, *Labiak et al. 4308* (MBM, UPCB); idem, Parque Nacional da Serra da Bocaina, 29 Apr 2018, *Gonzatti et al. 4338* (HUCS); São Luís do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, trilha para a nascente do Rio Itamambuca, 08 Aug 2001, *Salino et al. 7374* (BHCB); São Paulo, Apiaí, s.d., *Puiggari 2373* (R); Serra da Bocaina, Sep 1879, *Glaziou and Schwacke s.n.* (R1519); São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Curucutu, Trilha do Campo, 10 Apr 2001, *Salino 6456* (BHCB, ESA); idem, 10 Apr 2001, *Farah et al. 2015-b* (ESA); idem, Rio Grande, Aug 1913, *Brade 21486* (HB, MBM); idem, Serra da Cantareira, Jun 1913, *21488* (HB, MBM); [Santo André] Serra da Paranapiacaba, Oct 1025, *Brade 21487* (HB, MBM); Sete Barras, Parque Estadual Carlos Botelho, Núcleo Sete Barras, 28 Sep 2002, *Breier and Dittrich 708* (ESA, UEC); idem, *Dittrich and Breier 1233* (BHCB, HRCB); Ubatuba, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Picinguaba, trilha do Pico do Corcovado, 01 Oct 2001, *Salino et al. 7801* (BHCB).—PARANÁ: s.l., Alto da Graciosa, Apr 1877, *Capanema s.n.* (RB); Antonina, Reserva Natural do Morro da Mina, 30 May 2008, *Peteian s.n.* (MBM); Balsa Nova, Serra São Luís, 03 Dec 1970, *Hatschbach 11776* (MBM, PACA); idem, São Luís do Purunã, Jul 2009, *Selusniaki 2842* (HUCP); Bocaiúva do Sul, Serra da Bocaina, 08 Apr 1998, *Silva and Abe 2306* (MBM); Campina Grande do Sul, Pico Camapuã, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2961* (HUCS); Campo Largo, Serra

São Luís de Purunã, 24 May 1951, *Hatschbach* 2272 (RB); Curitiba, Roça Nova, 27 Nov 1903, *Dusén* 2304 (R); Guaratuba, Serra de Araçatuba, 21 Jan 1994, *Kummrow et al.* 3399 (BHCB, MBM); Estrada da Graciosa, entre Quatro Barras e Morretes, 05 Oct 1996, *Dittrich et al.* 225 (BHCB); Morretes, Parque Estadual do Morumbi, Trilha Olimpo, 11 Oct 1997, *Shirata* 3439 (MBM); Piraquara, Mananciais da Serra, Dec 1967, *Dombrowski* 2752 and *Kuniyoshi* 2236 (MBM, PACA), idem, 07 Feb 1968, *Dombrowski* 2878 (MBM, PACA), idem, 10 Oct 1967, *Dombrowski* 2687 and *Kuniyoshi* 2196 (MBM, PACA), idem, 13 Dec 1972, *Dombrowski* 4506 and *Kuniyoshi* 3685 (MBM, PACA); idem, 14 Nov 1975, *Dombrowski* 6143 (PACA); idem, 22 May 2009, *Michelon* 458 (HUCP); idem, Morro do Canal, 30 Apr 2009, *Michelon* 443 (HUCP); Ponta Grossa, Parque Estadual de Vila Velha, Capão da Fortaleza, adjacente ao platô, 20 Oct 2005, *Schwartsburd et al.* 950 (MBM, UPCB); idem, Parque Estadual de Vila Velha, 13 Nov 2016, *Gonzatti et al.* 2917 (HUCS); idem, Vila Velha, 11 Dec 1903, *Dusén* 2754 (R); idem, Faz. Cambiju, 13 Feb 1949, *Brade* 19721 (HUCS, RB); Quatro Barras, estrada da Graciosa, Serra do Mar, 11 Nov 2000, *Sttirata* 4268 (HUCP); Rio Branco do Sul, Pinhal, 26 Aug 1976, *Kuniyoshi* 3890 (PACA); Telêmaco Borba, Aug 2011, *Ariati* 533 (MBM); Tibagi, arque Estadual do Quartelá, 18 May 2011, *Michelon et al.* 1099 (MBM, UPCB).—SANTA CATARINA: Antônio Carlos, RPPN Caraguatá, 09 Nov 2009, *Cadorin et al.* 479 (FURB, UEC); Araranguá, Serra da Pedra, 28 Nov 1943, *Reitz* c306 (RB); Benedito Novo, Fazenda Campo do Zinco, 29 Mar 2010, *Schmitt et al.* 1753 (FURB); Blumenau, Spitzkopf, 20 Apr 1952, *Smith and Reitz* 6270 (RB); Braço do Norte, Rio do Meio, 30 Dec 1959, *Mattos* 7017 (PACA); Campo Alegre, Serra do Quiriri, 27 Dec 2004, *Ribas et al.* 6578 (MBM); Garuva, Alto Quiriri, mata próximo à mangueira, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al.* 2997 (HUCS); Ilhota, Morro do Baú, 09 Apr 1994, *Falkenberg and Iza* 6611 (FLOR); idem, 02 Jul 2015, *Caglioni and Caglioni* 416

(FURB); Itapoá, Reserva Volta Velha, 31 Mar 1995, *Labiak 267* (MBM, UPCB); Jacinto Machado, interior do Cãnion Fortaleza, Tigre Preto, 30 Apr 2010, *Schmitt et al. 2122* (FURB); Jaraguá do Sul, Ribeirão Manso, 26 Apr 2011, *Cadorin and Oliveira 3158* (FURB); Joinville, Cubatão, 06 Jul 2010, *Cadorin et al. 2864* (FURB, UEC); idem, Rio Manso, 29 May 2010, *Cadorin et al. 2434* (FURB); Lages, 10 Jan 1951, *Sehnem 5440* (PACA); idem, Rod. BR 282, Campo do Areião, Feb 1996, *Ribas 1083* (MBM); idem, Rio Caveiras, Garganta do Diabo, 21 Oct 2013, *Matos and Matos 2387* (RB); Monte Castelo, Serra da Garganta, 17 Sep 2010, *Korte and Kniess 4442* (FURB); Morro Grande, Três Barras, 15 May 2010, *chmitt et al. 2283* (FURB, HUCS); Ponte Alta, 25 Mar 2008, *Gasper et al. 1658* (FURB); Praia Grande, Serra do Faxinal, 13 May 2010, *Schmitt et al. 2052* (FURB); Rio do Sul, Fazenda Mirador, 17 Feb 2010, *Schmitt et al. 1375* (FURB); idem, Morro dos Três Picos, 26 Jul 2017, *Gonzatti and Valduga 3637* (HUCS); Rio Rufino, Morro das Torres, 07 May 2009, *Gasper and Verdi 1884* (BHCB, FURB); Santa Terezinha, Nova Esperança, 05 Feb 2010, *Korte and Kniess 1710* (FURB); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3724* (HUCS); São Joaquim, Campos de Santa Bárbara, Morro do Baú, 11 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3162* (HUCS); São Martinho, Chicão, 26 Jan 2010, *Schmitt et al. 1042* (FURB); Urubici, 03 Apr 2009, *Verdi et al. 1983* (FURB); Urupema, Fazenda Farofa, trilha do do Rio Caveira, 05 Apr 2007, *Salino et al. 11997* (BHCB, ESA, MBM); Vidal Ramos, Sabiá, 15 Jun 1957, *Reitz and Klein 4340* (FLOR, PACA).—RIO GRANDE DO SUL: Bom Jesus, 21 Jan 1975, *Hagelund 8892* (ICN); Cambará do Sul, Itaimbezinho, 28 Nov 1982, *Bueno s.n.* (ICN), idem, 06 Sep 1982, *Bueno s.n.* (ICN), idem, 02 Nov 1958, *Vianna s.n.* (ICN); idem, 08 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3090* (HUCS); idem, Faxinal, Dec 1983, *Sobral and Stehmann 2774 and 2779* (ICN); idem, Serra do Faxinal, 19 Dec 1950, *Sehnem 5099* (PACA); idem, 20 Oct 1981, *Sobral s.n.* (ICN), idem, 19 Dec 1950, *Sehenm 5099*

(PACA); idem, Fortaleza, 10 Apr 1982, *Bueno* (ICN); idem, 03 Jan 1990, *Mondin 524* (HAS); idem, 18 Sep 1981, *Buenno s.n.* (ICN); idem, 12 Jan 1994, *Silveira and Mansan 10227* (HAS); idem, estrada para o Fortaleza, antigo abatedouro, próximo à pousada, 03 Sep 2016, *Gonzatti 2704* (HUCS); idem, mata ao lado esquerdo do pórtico, 31 Aug 2016, *Gonzatti 2608* (HUCS); idem, PARNA Aparados da Serra, Cânion Fortaleza, 11 Nov 2006, *Mynssen et al. 1060* (PACA, RB); idem, estrada para Celulose Cambará, interior, 02 Sep 2016, *Gonzatti 2685* (HUCS); Campo Bom, bairro Mônaco, 23 Apr 2010, *Nervo 654* (PACA); Maquiné, Reserva Biológica da Serra Geral, 12 Apr 2005, *Senna 834* (HAS); idem, 27 Jan 2005, *Schmidt 916* (HAS); Jaquirana, Faz. Boa Vista, 21 Apr 1985, *Guerra et al. s.n.* (HUCS); Montenegro, Estação São Salvador, 20 Dec 1935, *Rohr s.n.* (PACA, RB); Morrinhos do Sul, Vale do Paraíso, Serra da Tajuva, 14 Jan 2017, *Gonzatti and Valduga 3273* (HUCS); São Francisco de Paula, 18 Dec 1949, *Sehnem 4346* (PACA), *4348* (HUCS, PACa) and *4349* (PACA); idem, 10 Jan 1964, *Camargo 3949* (PACA); idem, 18 Dec 1949, *Rambo 44874* (RB); idem, Fazenda Englert, 03 Feb 1934, *Buck s.n.* (PACA); idem, 02 Jan 1954, *Sehnem 6523* (PACA); idem, Taimbé [Cambará do Sul], 14 Feb 1956, *A. Sehnem 6781* (PACA); idem, pântano amarelo, Fazenda Heins, 07 Sep 1973, *Sehnem 13762* (HUCS, PACA); idem, Tainhas, Potreiro Novo, 23 Feb 1978, *Sehnem 15888* (PACA); idem, Floresta Nacional do IBDF, 11 Sep 1980, *Waechter 1693* (ICN); idem, Veraneio Hampel, 10 Oct 1981, *Vianna s.n.* (HUCS); idem, próximo a Alpes de São Francisco, 15 Oct 2002, *Windisch et al. 9805* (ICN, PACA); idem, Centro de Pesquisas Pró-Mata, PUC, 07 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3031* (HUCS); idem, Josafá, 10 Jul 2016, *Gonzatti 2498* (HUCS); idem, km 435, 01 Jul 2007, *Windisch et al. 10093* (PACA); idem, Tainhas, Serra do Pinto, 05 May 2002, *Lehn 366* (PACA); idem, Tainhas, Serra do Pinto, 27 Jun 2002, *Lehn 384* (PACA); idem, estrada para a Serra do Umbú, 09 Jul 2016, *Gonzatti 2546* (HUCS); idem,



estrada para o Cânion Josafá, 10 Jul 2016, *Gonzatti 2501* (HUCS); idem, Colinas de São Francisco, 27 May 2004, *Schmitt 391* (PACA); idem, 07 Jan 2001, *Wasum 889* (HUCS, PACA); idem, Parque Municipal da Ronda, 12 Jul 2006, *Fraga et al. 304* (PACA); idem, Passo do S, Parque Estadual do Tainhas, 30 Nov 2005, *Senna 1151* (HAS); Taquara, Caracol, s.d., *Dutra 670* (ICN); São José dos Ausentes, 1 km do trevo, ao Sul, do acesso à estrada da Rocinha, 09 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3104* (HUCS); idem, Faz. Potreirinhos, 15 Oct 2016, *Gonzatti et al. 2779* (HUCS).—**Mexico.**—VERACRUZ: 1919, *Purpus s.n.* (R)

8. HYMENOPHYLLUM RUFUM Fée.—**Brazil.**—MINAS GERAIS: Alagoa, Parque Estadual da Serra do Papagaio, subida para o pico do Garrafão, 11 Dec 2007, *Salino et al. 12935* (BHCB); Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira da Farofa, 15 Dec 2010, *Souza 1587* (BHCB); Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, 14 Mar 2014, *Schwartsburd 3174* (HUCS, VIC); Baependi, Parque Estadual da Serra do Papagaio, 24 Jul 2010, *Souza et al. 1010* (CESJ); idem, 12 Oct 2012, *Furtado et al. 148* (CESJ); idem, 24 Mar 2015, *Dittrich et al. 2061* (BHCB, CESJ); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, Trilha para o Alto dos Brejos, 31 May 2006, *Cordero et al. 44* (RB); idem, 18 Sep 2004, *Condack 287* (RB); Caldas, s.d., *Mosén 4653* (R); Camanducaia, Serra da Mantiqueira, Vila Monte Verde, 24 Sep 1979, *Windisch et al. 2502* (PACA); idem, 13 Jan 1991, *Windisch 5912* (SJRP); idem, Pico do Bispo, 20 Aug 2001, *Melo et al. 144* (RB); idem, Matão, 08 Jul 2000, *Melo 54* (BHCB); idem, Monte Verde, Pico do Bispo, 20 Aug 2001, *Melo et al. 144* (BHCB); Catas Altas, Serra do Caraça, 07 Aug 2002, *Mota 1464* (BHCB); Delfim Moreira, Fazenda da Onça, Trilha do Pico do Carrasco, 17 Mar 2011, *Gasper et al. 2655* (BHCB, FURB); Igarapé, Itatiaiuçu, 28 Nov 2008, *Heringer 3578* (BHCB); Itamonte, Parque Estadual da Serra

do Papagaio, bairro rural Colina, 07 Nov 2007, *Mota et al.* 971 (BHCB); Ouro Preto, Jun 1898, *Magalhães* 18 (R); Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Itambé, trilha do Capivari e Grotas perto do Pico, 06 Oct 2006, *Almeida et al.* 559 (BHCB); Serro, Pico do Itambé, 05 May 1942, *Magalhães* 1808 (BHCB, RB).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, Serra de Itatiaia, Jun 1913, *Toledo s.n.* (RB); idem, Macieiras, Sep 1934, *Brade* 14070 (RB); idem, Brejo da Lapa, 15 Jun 2004, *Sylvestre et al.* 1724 (RB); idem, Km 15-16, Planalto, 28 Apr 1942, *Barros* 733 (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, subida para o Rebouças, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 4017 (HUCS); Nova Friburgo, Pico da Caledônia, 10 May 2012, *Bonnet and Caglioni* 134 (FURB); idem, 14 May 1951, *Capell s.n.* (RB); Santa Maria Madalena, Alto do Desengano, 03 Mar 1934, *Santos-Lima and Brade* 13124 (RB); Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha da Pedra do Sino, em direção ao abrigo, 13 Jul 2006, *Paula-Souza et al.* 5865 (ESA, RB); idem, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 3969 (HUCS); idem, 2006, *Sylvestre* 1937 (HUCS, RBR); idem, Caminho das Orquídeas, Rio Paquequer, 07 Jul 2010, *Engelmann* r732 (RB); idem, Serra dos Órgãos, Pedra Assú, 31 Jul .1940, *Brade* 16531 (RB); idem, 13 Jan 2008, *Labiak et al.* 4486 (RB, UPCB).—SÃO PAULO: Campos do Jordão, Reserva do Instituto Florestal, São José dos Alpes, ao lado de Guaratinguetá, 29 Sep 1976, *Davis et al.* 2970 (UEC); idem, Parque Estadual, Horto Florestal, 01 Oct 1988, *Salino* 550 (BHCB, UEC); Pindamonhangaba, divisa com Campos do Jordão, São José dos Alpes, 14 May 1999, et al. *Windisch* 9120 (PACA); idem, São José dos Alpes, 02 Apr 2002, *Dittrich* 1113 (CESJ, HUCS); São José do Barreiro, Serra da Bocaina, 24 Apr 1951, *Brade* 20710 (RB).—PARANÁ: Bocaiuva do Sul, Morro Capivari Grande, 13 Sep 2009, *Kersten s.n.* (HUCP); Campina Grande do Sul, Serra Capivari Grande, 13 Feb 2008, *Cruz et al.* 277 (MBM); idem, Morro Caratua, 2009, *Ariati et al.* 1065 (MBM); idem, Parque Estadual do Pico Paraná, 08

Jul 2008, *Labiak et al. 4751* (MBM, UPCB).—SANTA CATARINA: Bom Retiro, Campos dos Padres, 1.700 m, 16 Jan 1957, *Sehnem 6951a* (PACA), idem, *Sehnem 6968* (PACA), idem, 1.800 m, 20 Dec 1948, *Reitz 3358* (PACA); idem, 20 Dec 1948, *Reitz 2614* (RB); São Joaquim, Campos de Santa Bárbara, 03 Jan 1965, *Smith and Reitz 14216* (R); Urubici, Xaxim, 27 Apr 2009, *Gasper and Verdi 2101* (FURB, UEC); idem, Corvo Branco, 11 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3201* (HUCS); Urupema, Morro da Antena, 12 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3232* (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Bom Jesus, arredores da cidade, 28 Jul 1962, *Camargo s.n.* (PACA); Cambará do Sul, Faz. Irmãos Nunes 01 Sep 2016, *Gonzatti 2623* (HUCS); idem, Itaimbezinho, 08 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3093* (HUCS); idem, Serra do Faxinal, topo, 16 Jan 2017, *Gonzatti and Valduga 3320* (HUCS); São José dos Ausentes, Silveiras, Pico Montenegro, 10 Dec 2016, *Gonzatti et al. 3141* (HUCS); Serra da Rocinha [São José dos Ausentes], Aparados da Serra, 14 Jan 1942, *Sehnem 980* (PACA).

9. HYMENOPHYLLUM TRAPEZOIDALE Liebm.—**Mexico**.—s.l., 1919, *Purpus s.n.* (R).

10. HYMENOPHYLLUM TRICHOPHYLLUM Kunth. **Equador**.—QUITO: s.l., 1846, *Jameson, in Herb. Fée* (RB).

11. HYMENOPHYLLUM VENUSTUM Desv.—**Brasil**.—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça, 09 Dec 2018, *Gonzatti et al. 4734* (HUCS).—MINAS GERAIS: Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Alto dos Brejos, 31 May 2006, *Cordero et al. 28 and 42* (RB); Ouro Preto, Rio Acima, Nova Lima, 1937, *Badini 173* (BHCB); idem, Serra de Lavras Novas, 1935, *Badini 173* (RB).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, trilha do Hotel Simon para o Três Picos, 30 May 2006, *Cordero*

*et al.* 21 (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Três Picos, Aug 1933, *Brade* 12636 (RB); Nova Friburgo, subida para o Pico da Caledônia, 14 May 1951, *Capell s.n.* (RB); Rio de Janeiro, Mangaratiba, Reserva Rio das Pedras, Lagoa Seca, 13 Aug 1999, *Mynssen* 288 (RB); [Santa Maria Madalena], Pedra Dubois, 28 Feb 1934, *Santos-Lima and Brade* 13122 (RB); Teresópolis, Serra dos Órgãos, Pedra do Frade, 1.500 m, 19 Jul 1940, *Brade* 16453 (ICN, PACA, VIC); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, trilha Cartão Postal, 20 Oct 2010, *Engelmann r1193* (RB); idem, trilha para o Véu de Noiva, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al.* 3956 (HUCS).—SÃO PAULO: s.l., 30 Sep 1922, *Kuhlmann s.n.* (RB); Bananal, 26 Sep 1978, *Silva* 127 (SP); Campos do Jordão, Caminho para São José dos Alpes, Três Pontes, 03 Jun 1984, *Oliveira* 5 (RB); Iguape, Serra dos Itatins, s.d. *Brade s.n.* (SJR); Iporanga, Parque Estadual Intervales, trilha para a Estação Ecológica Xituê, 19 Apr 2003, *Salino et al.* 8624a (BHCB); Natividade da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Trilha da Cachoeira dos Macacos, 30 Onc 2001, *Salino et al.* 7716 (BHCB, HRCB); Salesópolis, Est. Esp. de Boracéia, 04 Mar 1962, *Travassos* 396 (RB); São José do Barreiro, Parque Nacional da Bocaina, sede, 01 Apr 2018, *Gonzatti et al.* 4399 (HUCS); São Luíz do Paraitinga, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, Base de Itamambuca, 31 Oct 2001, *Salino et al.* 7771 (BHCB, BHCB); São Paulo, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cucurutu, trilha do Rio Mambu, 13 Apr 2001, *Salino* 6557a (BHCB, ESA); idem, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Cucurutu, trilha para o Rio Branco, 12 Apr 2001, *Salino* 6524 (BHCB).—PARANÁ: [Paranaguá], Alexandra, PARNA Saint-Hilaire, Lange, Serra da Prata, 21 May 2005, *Paciencia et al. s.n.* (UPCB); Guaratuba, Serra da Araçatuba, 29 Sep 1971, *Hatschbach* 27069 (MBM); idem, Parque Nacional Saint-Hilaire, Lange, Serra da Prata, 17 May 2006, *Matos et al.* 1163 (MBM); Morretes, Parque Estadual do Pico do Marumbi, Mar 2003, *Dittrich*

*s.n.* (HRCB); idem, Caminho dos Jesuítas, Estrada da Graciosa, 09 Apr 1998, *Dittrich and Jorge 343* (MBM); Piraquara, Morro do Canal, 12 Aug 2009, *Michelon 479* (HUCP); São José dos Pinhais, RPPN Nhandara Guaricana, 20 Mar 2013, *Engles et al. 683* (MBM); Tijucas do Sul, resgate de flora LT 230 kv Jonville norte-Curitiba c2, 02 Mar 2013, *Augusto-Silva et al. s.n.* (MBM).—SANTA CATARINA: Ilhota, Parque Botânico Morro do Baú, 07 Apr 2016, *Caglioni and Junckes 603* (FURB); Indaial, Faxinal do Bepe, 12 Mar 2009, *Silva et al. 7122* (MBM); Itajaí, Morro do Baú, 29 Jan 1948, *Reitz 2103* (RB); Morro Grande, Três Barras, 11 Dec 2009, *Schmitt et al. 918* (BHCB, FURB); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3720* (HUCS).

12. HYMENOPHYLLUM VESTITUM (C. Presl) Bosch.—**Brazil**.—BAHIA: Arataca, Serra do Peito de Moça, 09 Dec 2019, *Gonzatti et al. 4735* (HUCS).—RIO DE JANEIRO: [Itatiaia], Parque Nacional do Itatiaia, Maromba, estrada para a Trilha Vêu de Noiva, 12 Feb 1990, *Morel et al. 131* (SJRP); idem, Itatiaia, Três Picos, 27 Jun 1930, *Brade 10243* (R); idem, Lago Azul, 05 Nov 1977, *Toledo s.n.* (HRCB); idem, Picada Três Picos, altura do Rio Bonito, 28 Aug 1963, *Terostschenko s.n.* (RB); Teresópolis, Picada do Rancho Frio, Serra dos Órgãos, 24 Jul 1940, *Brade 16481* (HUCS); idem, 30 Aug 1940, *Brade 16654* (HUCS). —SÃO PAULO: Estrada do Alto da Serra, Mar 1913, *Toledo 486* (RB); Iporanga, Parque Estadual Intervales, trilha da Estação Ecológica de Xituê, 19 Apr 2003, *Salino et al. 8620* (BHCB); Natividade da Serra, Parque Estadual da Serra do Mar, Núcleo Santa Virgínia, trilha do Pico do Corcovado, 01 Oct 2001, *Salino 7800 and 7806* (BHCB); Santo André, Paranapiacaba, caminho para Mogi das Cruzes, 21 Jun 1975, *Windisch 874* (HB, SJRP, SP); idem, Campo Grande, Aug 1913, *Brade s.n.* (SJRP); São Paulo, Serra do Cubatão, 04 Jan 1904, *Schwacke s.n.* (RB).—PARANÁ: Adrianópolis, Parque Estadual das Lauráceas, 12 Jan 2000, *Dittrich et al. 734* (CESJ),

HUCS); Campina Grande do Sul, Morro do Luar, Serra do Ibitiraquirá, 8 Oct 1967, *Imaguire 242* (PACA); idem, Caratuva, Jul 2009, *Ariati s.n.* (HUCP); idem, Pico Camapuã, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2967* (HUCS); idem, Estrada da Graciosa, 08 Apr 2010, *Selusniaki s.n.* (HUCP); idem, Morro Capivari Grande, 01 Jul 1999, *Dittrich 386* (BHCB); Guaraqueçaba, Serra Negra, 10 Dec 1970, *Hatschbach 25799* (MBM); idem, Caminho ao Paruquara, 28 Oct 1971, *Hatschbach 27702* (MBM, PACA); Mananciais da Serra, 21 Jan 1973, *Dombrowski 4468* (PACA); idem, 12 Dez 1972, *Dombrowski 4494 and Kuniyoshi 3673* (PACA); idem, Jan 1975, *Dombrowski 6109* (PACA); idem, Nov 1971, *Kuniyoshi 3136* (PACA); idem, 18 Nov 2006, *Caxambu 1302* (HCF); idem, 11 Jun 2008, *Michelon 126* (HUCP); idem, 21 Nov 2008, *Michelon 382* (HUCP); idem, 24 Sep 2008, *Michelon 319* (HUCP); idem, 26 Nov 2008, *Michelon 383* (HUCP); idem, Morro do Canal, 05 Jun 2009, *Selusniaki 2790* (HUCP); idem, 14 Jul 2008, *Michelon and Selusniaki 151* (HUCP); idem, 17 Aug 2009, *Michelon 494* (HUCP); [Morretes] Pico do Morumbi, Serra do Mar, 21 Dec 1971, *Dombrowski and Kuniyoshi 3928 and 3932* (MBM, PACA); idem, Vêu de Noiva, 27 Jan 1987, *Kummrow and Silva 2863* (MBM); idem, Pilão de Pedra, 28 Jan 1982, *Kummrow 1703* (MBM); idem, estrada da Graciosa, 11 Aug 1989, *Cervi 2777* (MBM); idem, 07 Sep 2005, *Labiak and Paciencia 3565* (UPCB); Ponta Grossa, Vila Velha, 14 Feb 1973, *Wiebke s.n.* (PACA); idem, Buraco do Padre, 27 Oct 1995, *Ribas et al. 859* (MBM); Quatro Barras, Estrada da Graciosa, Alto da Serra, 31 Aug 1971, *Hatschbach 26602* (PACA); idem, Estrada da Graciosa, Caminho dos Jesuítas, 09 Mar 1994, *Clark et al. 1209* (MBM); idem, Anhangava, 22 Aug 2008, *Michelon 257* (HUCP); idem, 11 Sep 2009, *Kersten 815* (HUCP); idem, Morro Mãe Catira, 11 Jun 2009, *Ariati et al. 221* (HUCP); idem, Serra da Mãe Catira, Vertentes do Rio do Corno, 18 Mar 1991, *Oliveira 89* (SJRP); São José dos Pinhais, Guaricana, 22 Jul 2011, *Hekavey 29* (HUCP); idem, 22

Jul 2011, *Daniel 26* (HUCP); idem, RPPN Nhandara Guaricana da Usina, 15 Mar 2011, *Kersten 1544* (HUCP); idem, RPPN Nhandara Guaricana, 13 Oct 2013, *Engels et al. 1752* (MBM).—SANTA CATARINA: Angelina, Rio Fortuna, 28 Oct 2009, *Cadorin et al. 219* (FURB); Blumenau, Parque Ecológico Spitzkopf, 02 Mar 2013, *Gasper 3084* (FURB, HUCS); Copurá, 09 Nov 2008, *s.c.* (HUCP); [Florianópolis] Ilha de Santa Catarina, Santo Antônio, 01 May 1946, *Rohr 342* (PACA); Garuva, Estrada Bonita, Serra do Quiriri, 24 Nov 2010, *Korte 5875* (FURB); Ilhota, Parque Botânico Morro do Baú, Baú Baixo, trilha descida do Morro Filhote, 08 Mar 2001, *Bortoluzzi et al. 923* (ICN); idem, Morro do Baú, 09 Mar 1985, *Falkenberg and Silva 683* (FLOR); idem, 02 Jul 2015, *Caglioni 418* (FURB); idem, 20 Apr 2016, *Caglioni 616* (FURB); Itapoá, Reserva Volta Velha, 25 Sep 1994, *Labiak 222* (MBM); Nova Trento, RPPN Prima Luna, Monte Barão, 15 Jun 2010, *Cadorin et al. 2568* (FURB, HUCS); Palhoça, Pilões, 05 Apr 1956, *Reitz and Klein 3050* (HB, PACA); idem, enseada do Brito, 12 Sep 1957, *Rohr 3100* (HB); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3701 and 3735* (HUCS).

## Capítulo V

**Revisão taxonômica do Subg. *Hymenophyllum* (*Hymenophyllum*,  
*Hymenophyllaceae*) no domínio da Mata Atlântica, com descrição de uma  
nova espécie<sup>5</sup>**

---

<sup>5</sup>Manuscrito a ser submetido ao periódico Systematic Botany.



GONZATTI ET AL.: O SUBGÊNERO *HYMENOPHYLLUM* (*HYMENOPHYLLUM*,  
*HYMENOPHYLLACEAE*) NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, BRASIL

**Revisão taxonômica do Subg. *Hymenophyllum* (*Hymenophyllum*,  
*Hymenophyllaceae*) no domínio da Mata Atlântica, com descrição de uma  
nova espécie**

**Felipe Gonzatti<sup>1, 2, 4</sup>, Paulo G. Windisch<sup>2</sup>, Fernando J. Scariot<sup>3</sup>, Sergio  
Echeverrigaray<sup>3</sup> and Mara R. Ritter<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Herbário da Universidade de Caxias do Sul, Universidade de Caxias do Sul – UCS.  
Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brasil,  
[fgonzatti@ucs.br](mailto:fgonzatti@ucs.br).

<sup>2</sup>Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do  
Sul-UFRGS, Campus do Vale Prédio 43433, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>3</sup> Laboratório de Microbiologia Aplicada da Universidade de Caxias do Sul,  
Universidade de Caxias do Sul- UCS, Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, CEP 95070-  
560, Caxias do Sul, RS, Brasil; [selaguna@ucs.br](mailto:selaguna@ucs.br).

<sup>4</sup> Author for correspondence.

**Abstract**— A taxonomic review of species belonging to *Hymenophyllum* subg. *Hymenophyllum* in the Atlantic forest domain is presented. Morphological and molecular analyses were performed based on samples from herbaria and material collected during field work throughout the study area. For molecular analyses, data of the plastidial markers *rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* and *trnG-trnR* were used. The analyses demonstrated the existence of two distinct and independent lineages of subgenus *Hymenophyllum* in Atlantic domain. Three taxa were recognized: *H. fucooides*, *H. megachilum*, and *H. bradeanum*, the later proposed as a new species, a narrow endemic to the Itatiaia Massif, in the Southeast region. Maps of the geographical distribution are given, and the conservation status of the species was updated.

**Keywords**—Atlantic forest domain, *Hymenophylloideae*, *Hymenophyllum tunbrigense*, cloud forest, new species, conservation status.

**Resumo**— A revisão taxonômica de *Hymenophyllum* subg. *Hymenophyllum* é apresentada para o domínio da Mata Atlântica. Análises morfológicas e moleculares foram realizadas, com base em materiais de herbários e amostras obtidas de trabalhos de campo. Para as análises moleculares, os marcadores plastidiais *rbcL*, *rbcL-accD*, *rps4-trnS* e *trnG-trnR* foram utilizados. Os dados obtidos em ambas as análises evidenciam a existência de duas linhagens evolutivas independentes de *Hymenophyllum* na área de estudo. Três taxa são reconhecidos: *H. fucooides*, *H. megachilum*, sendo que *H. bradeanum* é apresentado como uma espécie nova e endêmica para o domínio da Mata Atlântica. Mapas de distribuição geográfica das espécies, bem como o status de conservação das mesmas é atualizado.

**Palavras-chave**—Floresta Atlântica, *Hymenophylloideae*, *Hymenophyllum tunbrigense*, florestas nebulares, *H. bradeanum*, unidade de conservação.

*Hymenophyllum* Sm. subgênero *Hymenophyllum* representa cerca da metade da riqueza florística do gênero, com aproximadamente 100 taxa (Ebihara et al. 2006). Com poucas exceções, as espécies do grupo são caracterizadas por apresentar margem dos segmentos laminares e bordo dos involúcros denteada e soros dispostos em segmentos do lado acroscópico das pinas. Outro caractere importante no grupo é a variação no número base de cromossomos entre as espécies, que pode ser desde 11 até 34 (Hennequin et al. 2010). Embora as espécies do subgênero tenham sido organizadas em diferentes grupos taxonômicos ao longo do tempo (Copeland 1938, Morton 1968, Pichi-Sermolli 1977, Iwatsuki 1984), evidências moleculares têm sustentado que o grupo apresenta origem monofilética (Hennequin et al. 2010).

Estudos florísticos têm evidenciado a concentração da riqueza florística do grupo para as regiões temperas e subtropicais do Novo e Velho Mundo (Iwatsuki 1985, Ebihara & Iwatsuki 2007, Larsen et al. 2013). Hipóteses biogeográficas baseadas em filogenias realizadas com uma amostragem ampla, mas não completa, tem reconstruído três linhagens evolutivas principais dentro do subg. *Hymenophyllum*: duas com distribuição restrita às regiões da Ásia e Ilhas do Pacífico, e uma linhagem com distribuição no Neotrópico e África, com algumas disjunções ou ocorrência na Europa, América do Norte, Austrália ou Nova Zelândia (Del Rio et al. 2017).

No Neotrópico, um centro de diversidade para o subgênero constitui as formações temperadas do Sul da América do Sul, desde a Terra del Fuego e Ilhas

Malvinas até o Sul da Bolívia, onde são reportadas cerca de 13 espécies, das quais 11 são endêmicas da região (Diem & Lichtensten 1959, Larsen et al. 2013, Larsen et al. 2017). Nas demais regiões da América tropical, as espécies do subg. *Hymenophyllum* são encontradas nas cadeias de montanhas de maior altitude como Andes, Planalto das Guianas, Serra do Mar e Serra da Mantiqueira, sempre associadas às florestas de altitude e ambientes nebulares (Young & Leon 1991, Falkenberg & Voltolini 1995, Kessler & Smith 2017).

Com exceção da região austral do Cone Sul, dados sobre as espécies do grupo são escassos na América Tropical, devido à falta de revisões taxonômicas ou estudos sistemáticos com o grupo. Embora C. V. Morton tenha se dedicado ao estudo das Hymenophyllaceae tropicais, seus esforços foram concentrados no subgênero *Sphaerocionium*. Algumas floras mais abrangentes têm reportado uma ou duas espécies para a América Central, Norte da América do Sul, e Brasil, que são tratadas como *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm. e *Hymenophyllum fucooides* (Sw.) Sw.

*Hymenophyllum fucooides* tem sido reportado somente para as florestas tropicais da América do Sul de onde provém o material tipo da espécie (Jamaica). Já *H. tunbrigense* é um nome aplicado de forma genérica em toda a região Pantropical, mas descrita originalmente para a Europa (Itália). Variações morfológicas locais de *H. tunbrigense* têm dado origem a uma vasta lista de nomes de acordo com as diferentes interpretações das espécies, o que tem tornado *H. tunbrigense* um complexo de espécies que carece de estudos detalhados. No domínio da Mata Atlântica, materiais correlatos a *H. tunbrigense* têm sido identificados como *H. tunbrigense* (Gonzatti & Windisch 2018), *H. megachilum* C.Presl (Sturm 1959) e *H. peltatum* (Poir.) Desv (Windisch 2014). Atualmente, evidências moleculares e morfológicas desenvolvidas na Argentina e Chile, têm postado dúvidas acerca da

aplicação do nome *H. tunbrigense* para áreas além do Velho Mundo, e sustentado o reconhecimento de variações locais como espécies independentes (Larsen et al. 2017).

Neste sentido, este estudo objetiva: I –testar as relações filogenéticas entre populações do complexo *H. tunbrigense* ocorrentes na Mata Atlântica com as populações europeias; II – buscar caracteres morfológicos para o reconhecimento das linhagens evolutivas ocorrentes na área de estudo; III – realizar uma revisão taxonômico-nomenclatural das espécies do subg. *Hymenophyllum* ocorrentes na Mata Atlântica, atualizando dados de distribuição geográfica e status de conservação das espécies; e por fim, IV – descrever uma espécie nova para *Hymenophyllum* subg. *Hymenophyllum*.

## MATERIAL E MÉTODOS

**Amostragem e tratamento taxonômico**— O presente estudo é resultado de um extensivo trabalho de campo associado a revisões de herbários e análises moleculares. As análises tiveram início com a análise das exsicatas dos seguintes acervos: B, BHCB, CEPEC, CESJ, FURB, HB, HUCP, HUCS, HRCB, ICN, K, LD, LINN, MBM, MEL, MO, NY, P, PACA, PR, R, RB, S, SBT, SJRP, SP, SPF, UEC, UFRN, UB, UPCB, UPS, US, VIC e W, acrônimos de acordo com Thiers (2019, atualizado constantemente). A base de dados *Global Plants digital database* (JSTOR 2019) também foi consultada para o rastreamento de materiais tipos e suas duplicatas. Outras bases de dados como *SpeciesLink* (<http://www.splink.org.br/index>) e REFLORA (<http://reflora.jbrj.gov.br/>) também foram amplamente consultadas. As exsicatas foram acessadas através de visitas presenciais às coleções, pedidos de

empréstimos ou por análises de imagens em alta resolução.

No período de 2016 a 2019, expedições de campo foram conduzidas com a finalidade de aumentar a amostragem do subg. *Hymenophyllum* no domínio da Mata Atlântica, realizar observações do hábito e aspectos ecológicos das espécies, obter registros fotográficos e construir uma amostragem de material em sílica para posterior extração de DNA. As amostragens foram conduzidas nas principais cadeias de montanhas da Mata Atlântica, como Serra do Mar, Serra da Mantiqueira, Serra Geral e Cadeia do Espinhaço, incluindo unidades de conservação federais e estaduais e áreas de vegetação natural, dos seguintes Estados: Pernambuco, Bahia, Minas Gerais, Rio de Janeiro, Espírito Santo, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul.

Os espécimes foram analisados morfológicamente através de observações diretas de esporófitos férteis de amostras de diferentes populações ao longo do gradiente de distribuição geográfico das espécies, bem como de imagens digitalizadas. Estruturas como rizomas, frondes, estipes, lâminas, alas, segmentos, soros, invólucros e receptáculos foram mensurados com auxílio de paquímetro. Para cada estrutura, as dimensões máximas e mínimas foram consideradas. A nomenclatura morfológica seguiu o proposto por Lellinger (2002). Imagens contendo detalhes macroscópicos das estruturas foram obtidos através estereomicroscópio Leica EZ4D com câmera acoplada, e tratadas posteriormente no software Adobe Photoshop C6 Portable. Os espécimes utilizados para as ilustrações foram escolhidos com base na forma típica das espécies, ou seja, as mais semelhantes aos materiais tipo. Uma tabela sumarizando os principais caracteres diagnósticos presentes nas espécies ocorrentes na área de estudo foi compilada a partir do estudo do material selecionado na revisão taxonômico.

A delimitação das espécies envolveu o uso de caracteres morfológicos, aspectos ecológicos e a distribuição geográfica dos taxa, conforme estabelecido por Stuessy (1990). Descrição da nova espécie seguiram as normas estabelecidas pelo IBC (Código Internacional de Nomenclatura para Algas, Fungos e Plantas) (Turland et al. 2018) e lectotipificações orientações propostas por McNeill (2014) e Prado et al. (2015).

***Distribuição geográfica e status de conservação***— O padrão de distribuição geográfico das espécies foi estabelecido com base nos registros das espécies ao longo da área de estudo. As coordenadas das localidades (*locations*) de ocorrência das populações foi obtido dos registros de herbário (quando presentes), ou então atribuídas através da ferramenta virtual GeoLoc (<http://splink.cria.org.br/geoloc>). A coordenada geográfica da região central dos municípios foi utilizada quando a coordenadas exatas das localidades estiveram indisponíveis. Registros com duplicidade de ocorrência foram descartados, evitando a sobreposição dos mesmos. Mapas de distribuição geográfica foram elaborados através do software ArcMap 10.1 (ESRI 2010). O padrão de distribuição geográfico das espécies fora da área de estudo foi compilado por meio de consulta às principais floras realizadas no Neotrópico, incluindo: Stolze (1976), Proctor (1985, 1989), Lellinger (1989), Tryon & Stolze (1989), Lellinger (1994), Pacheco (1995), Smith (1995), Mickel & Smith (2004), Gómez & Arbeláez (2009).

O conjunto de pontos amostrais utilizado para o mapeamento foi também utilizado para a estimativa da área de Extensão de Ocorrência (EEO) e Área de Ocupação (OOA) das espécies, conduzidas através da ferramenta virtual GeoCat (Bachman et al. 2011). O tamanho da área de ocupação para cada *location* foi de 2

km<sup>2</sup>, conforme recomendação de Rivers et al. (2010). Os critérios para aplicação das respectivas categorias de ameaça seguiram a IUCN (2019).

**Análises filogenéticas** — Uma análise filogenética contendo 41 sequências de DNA plastidial foi realizada a fim de observar as relações entre os representantes do subg. *Hymenophyllum* ocorrentes na área de estudo com as demais espécies do subgênero. Para tanto, foram selecionadas 36 amostras de *Hymenophyllum* disponíveis no *GenBank* (Apêndice 1) e já inclusas em outras análises filogenéticas de Hymenophyllaceae (Hennequin et al. 2003, Hennequin et al. 2006, Hennequin 2010, Larsen et al. 2017). Destas, 28 sequências pertencentes ao subgênero *Hymenophyllum* (grupo interno) e oito pertencentes a outros subgêneros como: *Myrmecostylum* (C. Presl) Ebihara & K. Iwats. (2), *Hymenoglossum* (C. Presl) R. M. Tryon & A. F. Tryon (2), *Sphaeracionium* (C. Presl) C. Chr. (1), *Globosa* (Prantl) Ebihara & K. Iwats. (1) e *Mecodium* C. Presl ex Copel. (2), utilizadas como grupos externos. Quatro amostras das espécies da área de estudo foram inclusas na amostragem, três para *Hymenophyllum megachilum* e uma para *H. fucooides*. Foram inclusas mais amostras para *H. megachilum* devido a espécie apresentar maior variação morfológica dentro da área de estudo. Não foi possível a obtenção de amostras de *H. bradeanum* para a inclusão na análise filogenética. Para as sequências obtidas do *GeneBank* (Apêndice 1), utilizou-se como marcadores os genes codificantes do cloroplasto *rbcl* e *rps4* (incluindo espaçador *trnS*), a região não codificante *trnG* (incluindo o espaçador *trnR*) e o espaçador *rbcl-accD*. Já para as amostras provenientes da área de estudo, foram obtidas sequências somente dos marcadores *rps4-trsnS* e *trnG-R*, por apresentarem maiores taxas de variação e maior número de caracteres parcimoniosamente informativos a nível específico (Hennequin et al. 2003).



A extração do DNA seguiu o protocolo de Doyle & Doyle (1987), e o primers utilizados para a amplificação das regiões foram *rps5-trnS* para o marcador *rps4-trnS* (Souza-Chies et al., 1997, Pryer et al., 2001, Hennequin et al., 2003) e *trnG1F-trnR22R* para o marcador *trnG-trnR* (Nagalingum et al., 2007, Hennequin et al., 2010). Os procedimentos utilizados para o PCR, purificação das amostras e sequenciamento seguiram o executado por Gonzatti et al. (2020).

Para o conjunto de dados, análises de Inferência Bayesiana (IB) e Máxima Parcimônia (MP) foram realizadas. Para tanto, quatro matrizes independentes contendo o conjunto de sequências nucleotídicas das amostras foram primeiramente alinhadas no software virtual MAFFT 7 (Katoh et al., 2017), com posterior revisão manual do alinhamento no programa MEGA 7 (Kumar et al., 2016). Para ambas as análises (IB e MP) as deleções foram consideradas como dados perdidos. A análise da MP foi conduzida no software PAUP\* 4.0b10 (Swofford 2002), utilizando-se os seguintes parâmetros: a árvore do consenso estrito obtida a partir das árvores mais parcimoniosas; a robustez dos cladogramas foi inferida com base em 1000 réplicas e buscas heurísticas. Os valores de *Bootstraps* (BS) foram repassados à árvore do consenso stricto através do software TreeGraph (Stöver & Müller 2010).

Para a análise de IB, primeiramente foram estimados os modelos evolutivos para cada uma das partições (*rbcl*, *rbcl-accD*, *rps4-trnS* e *trnG-R*) através do software MrModeltest 2.3 (Nylander 2004). Utilizou-se o Critério de Akaike (AIC) como parâmetro para a seleção do melhor modelo evolutivo. Após as partições de dados foram submetidas à IB através do software MrBayes v.3.2.6 (Ronquist et al., 2012), utilizando-se os seguintes parâmetros: duas Cadeias Monte Carlo simultâneas e independentes, com quatro Cadeias de Markov iniciando com uma árvore aleatória, gerando simultaneamente  $10^7$  gerações, com amostragem a cada

100 gerações. As primeiras árvores geradas de cada geração (25% de *burning*) foram descartadas; e a confiabilidade dos clados foi inferida com base nas probabilidades posteriores (PP). A árvore resultante da IB, contendo os valores de PP, foi editada no software TreeGraph (Stöver & Müller 2010), e nela sobrepostos os valores de BS para os clados que foram reconstruídos sem ambiguidades.

## RESULTADOS

**Análises filogenéticas** —O comprimento total do alinhamento dos quatro marcadores resultou em 4822 caracteres, sendo *rbcL*= 1206, *rbcL-accD*=1293, *rps4-trnS*=1062 e *trnG-R*=1261. Destes 4309 apresentaram-se em estado conservado (*rbcL*= 1046, *rbcL-accD*=985, *rps4-trnS*=635 e *trnG-R*=658) e 1180 em estado variável (*rbcL*= 160, *rbcL-accD*=279, *rps4-trnS*=306 e *trnG-R*=435). O conjunto de dados apresentou 557 caracteres patrimonialmente informativos (*rbcL*= 64, *rbcL-accD*=114, *rps4-trnS*=146 e *trnG-R*=233).

A análise de Máxima Parcimônia resultou em uma árvore mais parcimoniosa, contendo 2149 passos, Índice de Consistência (IC) 0.677 e índice de Retenção (IR) de 0.655. Ambas as árvores geradas pelas análises de IB e MP foram congruentes, apresentando a mesma reconstrução para todos os clados. A árvore sumarizando os valores de Bootstrapp e Probabilidade Posteriores está sumarizada na Fig. 1.

O subgênero *Hymenophyllum* foi reconstruído como monofilético em ambas as análises, no entanto com suporte significativo somente na IB (PP=1), apresentando como clado irmão o subg. *Mecodium*. Dentro do subg. *Hymenophyllum* quatro grandes clados foram formados: I - formado por *H. multifidum* (G. Forst.) Sw., da Nova Zelândia (IB=1.0); II - composto pelo clado africano, contendo *H. perrieri*

Tardieu, *H. sibthorpioides* Mett. e *H. tenellum* D. Don. (IB=1.0, BS=100%); III – um clado bem suportado (IB=1.0, BS=98%) incluindo um conjunto de 11 taxa de distribuição Paleotropical; IV – formado por espécies de distribuição Sul Americana, Africana e Europeia, entanto este clado não apresenta suporte significativo em nenhuma das análises.

As amostras oriundas do domínio da Mata Atlântica foram agrupadas em dois cladros distintos. A amostra identificada como *Hymenohyllum fucooides* proveniente da área de estudo foi reconstruída em conjunto com a amostra de *H. fucooides* proveniente da Bolívia, com suporte total em ambas as análises (PP=1.0, BS=100%). A espécie *H. fucooides* formou um clado irmão do grupo de espécies composto por *H. peltatum* (Poir.) Desv. e *H. wilsonii* Hook (Fig. 1).

Já as amostras de *Hymenophyllum megachilum* provenientes da área de estudo (FG3002, FG3140 e FG4020) foram reconstruídas em um clado bem suportado (PP=1.0, BS=100%) que inclui amostras de *H. tunbrigense* europeias, *H. cordobense* (Hieron.) C. Larsen & Arana e *H. asperulum* Kunze. As amostras de *H. tunbrigense* europeias formaram um clado irmão ao clado composto pelas amostras de *H. megachilum* da Mata Atlântica, *H. cordobense* e *H. asperulum*. Nossas amostras de *H. megachilum* formaram um clado bem suportado (PP=1.0, BS= 86%) mescladas às amostras de *H. cordobense* (Hieron.) C. Larsen & Arana, e tendo como clado irmão a espécie *H. asperulum* (Fig. 1).

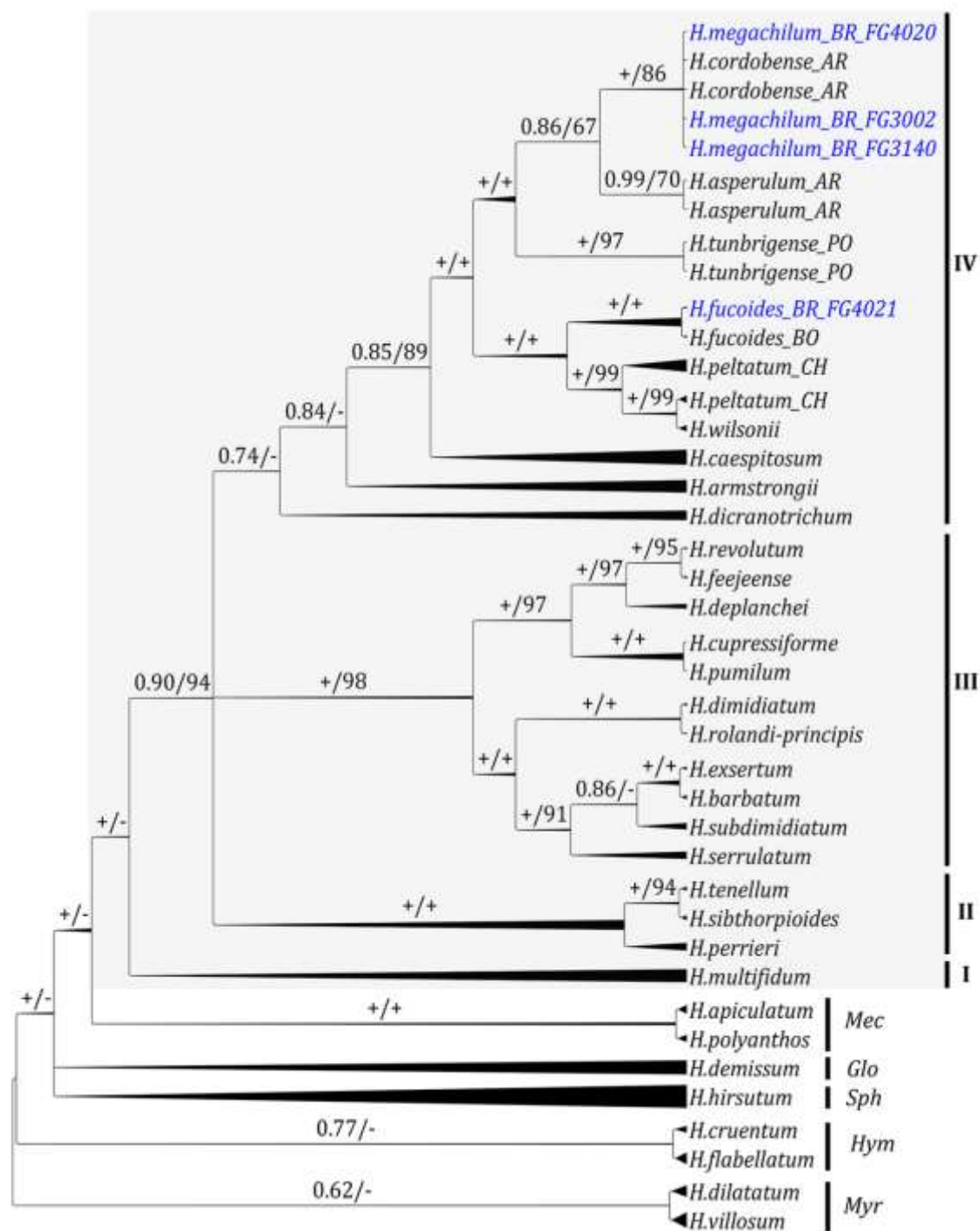


Fig. 1. Relações filogenéticas entre as espécies do subgênero *Hymenophyllum* provenientes do domínio da Mata Atlântica, baseadas em análises de Inferência Bayesiana (IB) e Máxima Parcimônia (MP) com dados combinados de *rbcl*, *rbcl-accD*, *rps4-trnS* e *trnG-R*. Valores de Probabilidades Posteriores (PP) e Bootstrap (BS) estão sumarizados sobre os ramos do cladograma, separados respectivamente pela barra. Sinal de mais representa valores de 1.0 para PP e 100% de BS. A presença do traço representa valores de BS abaixo de 50% ou dados ausentes. Área hachurada representa o subg. *Hymenophyllum*. Myr = *Myrmecostylum*, Hym = *Hymenoglossum*, Sph = *Sphaerocionium*, Glo = *Globosa*, Mec = *Mecodium*.

**Análises morfológicas**— Um quadro comparativo com os principais caracteres morfológicos entre as espécies ocorrentes na área de estudo é apresentado na Tabela 1. Além disto, algumas estruturas macroscópicas são comparadas na Figura 2. Morfologicamente as três espécies encontradas na área de estudo apresentam uma série de caracteres que as distinguem entre si, bem como das demais espécies do subgênero *Hymenophyllum*.

Os rizomas das três espécies são filiformes com poucas raízes, no entanto diferem quanto a concentração do indumento e a espessura (Tab. 1). Um gradiente de espessura dos rizomas é observado entre as três espécies, partindo de rizomas bastante delgados (0.1–0.2 mm) em *H. bradeanum* até rizomas robustos em *H. fucoides* (0.3–0.6 mm), sendo que *H. megachilum* apresenta valores intermediários. Este gradiente é observado também na espessura do estipe. No entanto, a densidade do tricomas tanto dos rizomas como dos estipes é bastante variável entre as espécies. Em *H. fucoides*, os tricomas do rizoma são bastante longos (até 1.3 mm), e densos nos rizomas e ao longo de todo o estipe (Fig. 2H), estendendo-se também na face abaxial da raque. Já nas demais espécies são curtos (*H. bradeanum* = 0.1–0.2 mm; *H. megachilum* = 0.2–0.5 mm) e densos somente nos rizomas jovens, nas gemas e base do estipe, esparsos na raque.

As alas dos estipes aparecem como um caractere importante no reconhecimento dos taxa. *H. fucoides* e *H. bradeanum* apresentam estipes completamente aladas. Dentro do conjunto de espécimes de *H. fucoides* analisados, variações na largura da ala foram observadas, sendo que às vezes a ala é composta na metade inferior do estipe por somente uma fileira de células, dando a impressão de que o estipe não é alado. No entanto, quando observada sob lupa a presença da

ala é visível (Fig. 2I). Em *H. bradeanum* a ala é estreita, formada por duas a três fileiras de células no ápice do estipe (Fig. 2A), estreitando-se em direção a base, podendo estar ausente nos últimos 1–2 mm basais. Já em *H. megachilum* a ala do estipe é ausente (Fig. 2E). No entanto este é um caractere variável na espécie. Em frondes do mesmo rizoma pode-se encontrar estipes sem ala, ou com uma ala curta no ápice do estipe (estas principalmente em frondes estéreis), formada pela base decorrente das pinas basais. Porém, de uma forma geral não são aladas.

O indumento das frondes é composto por tricomas multicelulares iguais aos do estipe em *H. fucoides*, e *H. megachilum*, e ausente em *H. bradeanum*. Além de tricomas multicelulares, tricomas capitados formados por duas a três células são observados sobre as nervuras e base dos soros na face abaxial de *H. fucoides* e *H. megachilum*. Em *H. fucoides*, os tricomas são mais densos e concentrados principalmente na base do involúcro (Fig. 2K).

Em nossas análises, a raque foliar é outro caractere importante na delimitação dos taxa encontrados na área de estudo. *Hymenophyllum fucoides* e *H. bradeanum* compartilham raque completamente alada, enquanto que em *H. megachilum* esta é alada somente a partir do segundo terço apical da lâmina. Por vezes pode formar no primeiro terço uma ala estreita pela base decorrente das pinas, no entanto em frondes maiores esta variação não é observada. Além disto, *H. megachilum* apresenta raque fortemente flexuosa (Fig. 2G) enquanto que em *H. bradeanum* a raque é pouco flexuosa (Fig. 2D) e em *H. fucoides* é reta.

O padrão de segmentação das pinas são caracteres diagnósticos entre os taxa. *Hymenophyllum fucoides* apresenta pinas pinado-pinatífidas, simétricas, amplas (0.8–3.9 × 0.5–1.8 cm), patentes a ascendentes, completamente adnatas à raque (Fig. 2I), mesmo as basais. Já *H. bradeanum* e *H. megachilum* apresentam reduzidas

(0.3–0.6 cm) pinas inteiras, bífidas a pinatífidas, assimétricas, apresentando segmentos em maior número no lado acroscópico. *H. bradeanum* e *H. megachilum* diferem pela inserção das pinas basais, as quais são completamente adnatas na primeira (Fig. 2A) e perfeitamente pecioladas na segunda (Fig. 2E). Por vezes em *H. megachilum* as pinas basais podem ser sésseis, mas não adnatas no primeiro par de pinas.

Os segmentos laminares apresentam-se bastante largos em *H. bradeanum* (1–2 mm), planos e com recorte denteado-serrilhado, com dentes longos e apiculados (Fig. 2B), enquanto que em *H. megachilum* são estreitos (0.5–1.0 mm), planos ou fortemente conduplicados em material seco, com recorte formado por dentes menos densos e estreitos da espécie anterior (Fig. 2F). Já em *H. fucooides*, os segmentos são completamente planos, com largura entre 1–1.5 mm, e recorte formado por dentes esparsos, largos e de ápice agudo (Fig. 2J).

Outro caractere distintivo entre os taxa é a forma e a disposição dos soros. *Hymenophyllum bradeanum* apresenta soros amplos (até 2.5 mm long.), axilares, um por pina, sustentados por um pedicelo longo (0.5–0.8 mm), fortemente reflexos na face adaxial da lâmina. Os invólucros apresentam margem lisa, e coloração castanho escura em frondes maduras (Fig. 2 C–D). *H. megachilum* é similar por apresentar um único soro por pina, no entanto, os soros são menores (até 2.1 mm long.), somente encurvados para a face adaxial (Fig. 2G), com invólucros de margem irregularmente denteado-lacerado e coloração verde ou castanho claro em frondes maduras. Em *H. fucooides*, os soros também são amplos (2.2–3.5 mm long.), geralmente no plano do tecido laminar, invólucros de margem denteada a erosa. Os soros de *H. fucooides* são distintivos por apresentarem receptáculos fusiformes, geralmente acrescentes em

soros maduros tornando-se exsertos. Além disto, na base do receptáculo são encontradas paráfises escamosas que preenchem a base interna do soro (Fig. 2L).

TABELA 1: Comparação entre os caracteres diagnósticos das espécies de *Hymenophyllum* subg. *Hymenophyllum* ocorrentes no domínio da Mata Atlântica.

Caractere	<i>H. bradeanum</i>	<i>H. megachilum</i>	<i>H. fucoides</i>
Diâmetro do rizoma (mm)	0.1–0.2	0.2–0.3	0.3–0.6
Estipes (diam. × comp.) (cm)	0.05–0.1 × 0.3–0.8	0.2–0.3 × 0.5–3.6	0.3–0.5 × 1.2–4.5
Tricomatas do estipe (mm)	0.1–0.2	0.2–0.5	0.5–1.3
Ala do estipe	Presente	Ausente	Presente
Comprimento da lâmina foliar (cm)	0.9–1.9	1.7–10.1	6.9–21
Largura da lâmina foliar (cm)	0.6–0.9	1.2–2.6	1.8–5.6
Tricomatas capitados	Ausentes	Presentes na raque e nas nervuras na face abaxial	Presentes na raque e nas nervuras de ambas as faces
Raque	Completamente alada	Alada somente na metade superior	Completamente alada
Flexuosidade da raque	Reta a levemente flexuosa	Flexuosa	Levemente flexuosa
Dimensões das pinas (cm)	0.3–0.6 × 0.18–0.35	0.6–2.1 × 0.5–1.1	0.8–3.9 × 0.5–1.8
Segmentação das pinas	Inteiras a pinatífidas	Pinatífidas	Pinado-pinatífidas
Largura dos segmentos (mm)	1–2	0.5–1.0	1–1.5
Simetria da pina	Assimétrica	Levemente assimétrica	Simétricas
Tamanho do soro (mm)	1.0–2.5 × 0.9–1.5	1.7–2.1 × 1.0–1.4	2.2–3.5 × 1.2–2.3
Posição do soro	Retrorso	Obliquo à raque	No plano da raque
Forma do involúcro	Obovados a elípticos	Lanceolados a ovados	Oblongo
Margem do involúcro	Lisa	Irregularmente denteada a lacerada	Irregularmente denteada a erosa
Receptáculo (diam.) (mm)	0.2	0.3	0.5–0.6



Receptáculo maturidade	na	Inserto	Inserto	Exserto
Paráfises		Ausentes	Ausentes	Presentes

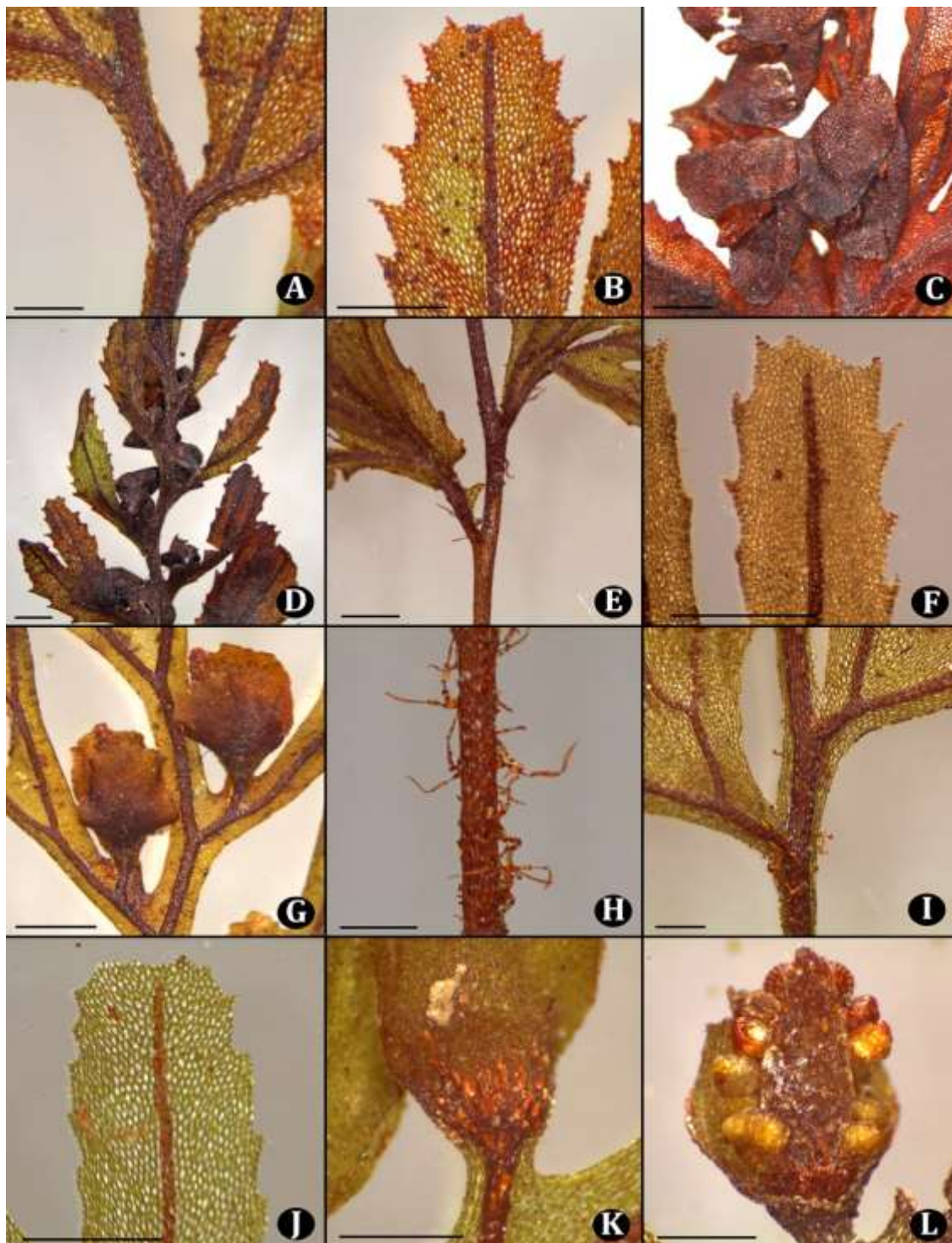


Fig. 2. A—D: *Hymenophyllum bradeanum*. A. Inserção das pinas basais e ápice do estipe alado. B. Segmento estéril. C. Vista adaxial da fronde, mostrando a disposição

dos soros. D. Face abaxial da lâmina, demonstrando os soros reflexos. Voucher: *F. Gonzatti 5280* (HUCS). E–G: *H. megachilum*. E. Inserção das pinas basais, com o ápice do estipe não alado. G. Segmento estéril. G. Vista adaxial da lâmina evidenciando os soros encurvados. H–L: *H. fucoides*. H. Aspecto da região mediana do estipe, recoberto por tricomas multicelulares. I. Inserção das pinas basais, com continuação da ala pelo estipe. J. Segmento estéril. K. Vista abacial do soro, recoberto por tricomas capitados. L. Vista do soro sem invólucro, demonstrando o receptáculo fusiforme e as paráfises na base. Escalas: A. L = 0.5 mm; B–K = 1 mm.

## DISCUSSÃO

Os representantes de *Hymenophyllum* subg. *Hymenophyllum* ocorrentes no domínio da Mata Atlântica têm sido tratados de diferentes formas pelos taxonomistas ao longo do tempo. Embora distintos nomes tenham sido aplicados aos taxa, o reconhecimento de duas linhagens evolutivas distintas é constante nas compilações florístico-taxonômicos mais abrangentes realizados na área de estudo. Sturm (1859) no âmbito da Flora Brasiliensis, editada por C.V. Martius e sucessores, reconheceu *H. fucoides* e *H. megachilum* como dois taxa distintos dentro de um grupo de plantas com margem da lâmina serreadas, o que incluiu também *H. attenuatum* (subg. *Myrmecostylum*). Em outra compilação florística para o Rio Grande do Sul, proposta por Windisch (2014), dois taxa são reconhecidos, sendo: *H. fucoides* aplicado no mesmo senso de Sturm (1959) e *H. peltatum* (Poir.) Desv., aplicado aos materiais reconhecidos por Sturm (1959) como *H. megachilum*.

Nossos resultados evidenciam que *Hymenophyllum fucoides* compreende uma linhagem bastante distinta das demais ocorrentes na área de estudo, tanto pelas evidências moleculares (Fig. 1), como pelas evidências morfológicas (Fig. 2, Tab. 1). *H. fucoides* também é distinto dentre as espécies a qual é afim filogeneticamente, como *H. peltatum* e *H. wilsonii*. Apesar de *H. fucoides*, *H. wilsonii* e *H. peltatum* formarem um grupo de espécies de hábito mais robusto e pinas mais

segmentadas, *H. fucooides* é nitidamente distinto pelas pinas adnatas, não assimétricas e pelo indumento formado por tricomas multicelulares longos e densos nos rizomas, estipes e raque. Além disto, ocorre uma ampla disjunção entre as populações de *H. fucooides* e as demais espécies. *H. fucooides* é restrito na região Neotropical, ocorrendo desde a Jamaica até o Sudeste do Brasil, incluindo os Andes, enquanto que *H. peltatum* ocorre no Sul do Chile e Argentina, e também na África e Madagascar (Larsen 2013). *H. wilsonii* é registrado somente para a Europa (Laínz 1986, Sonora et al. 1992).

Embora a amostra de *H. fucooides* da área de estudo tenha sido alocada em conjunto com a amostra de *H. fucooides* da Bolívia, a homogeneidade do padrão morfológico da espécie no Neotrópico é discutível. Tryon & Stolze (1989) em sua revisão de samambaias e licófitas para o Peru, reconheceram quatro variedades distintas para *H. fucooides*, visando acomodar a grande variação morfológica da espécie na região do Norte da América do Sul e América Central (*H. fucooides* var. *fucooides*, *H. fucooides* var. *calodictyon* (Bsch.) Stolze, *H. fucooides*, *pedicellatum* (Klotzsch) Hieron. e *H. fucooides* var. *chachapoyense* Stolze). Os espécimes ocorrentes no domínio Mata Atlântica estão relacionados à *H. fucooides* var. *calodictyon* (senso Tryon & Stoze 1989), por apresentar raque foliar completamente alada, estipes alados no ápice e pinas basais e outras adnatas. Segundo os autores, a forma típica, seria distinta desta anterior por apresentar raque não alada (ao menos na base), estipes não alados e pinas basais pecioladas. Em uma análise detalhada dos materiais tipo de *H. fucooides* é possível verificar que estes caracteres são variáveis dentro do próprio conjunto de amostras originais coletadas por O. Swartz. Na compilação das samambaias e licófitas da Jamaica, de onde o tipo de *H. fucooides*

provém, Proctor (1985) descreve que a espécie apresenta estipes e raque aladas, que conferem com a morfologia apresentada pelas amostras da área de estudo.

Dentro do padrão morfológico de *H. fucooides* encontrado ao longo na Mata Atlântica, observa-se que caracteres como número de soros por pina, recorte dos invólucros e ala dos estipes são caracteres amplamente variáveis. Em frondes mais robustas a ala do estipe é de difícil visualização, sendo composta por somente uma fileira de células que percorre o comprimento do estipe até cerca de 2/3 da estrutura. Outros caracteres como a ondulação das alas e do tecido laminar dos segmentos não foram observados nos espécimes da Mata Atlântica.

Curiosamente, *H. fucooides* apresenta um caractere morfológico pouco relatado em *Hymenophyllum*, que é a presença de paráfises internamente ao soro. Tais estruturas são compostas por uma a três células e desenvolvem-se na base do receptáculo (Fig. 2 L). Paráfises em *Hymenophyllum* foram relatadas por Buscalioni (1917) e Wagner (1964) para a espécie *Hymenophyllum tunbrigense*. Tryon (1965) questiona a aplicação do termo paráfises para este tipo de estrutura, no entanto as paráfises desenvolvem-se no mesmo tecido meristemático que os esporângios, por vezes inclusive crescendo associados.

A outra linhagem identificada na área de estudo compreende um clado que inclui o complexo de espécies relacionadas à *H. tunbrigense*. Esta espécie foi descrita por Lineu (1753) com base em espécimes coletados na Itália. Desde sua descrição original, o nome tem sido amplamente aplicado a muitas populações ao redor do mundo com morfologias correlatas, como no continente Africano (Roux 2009) e América do Norte (Farrar 1993). No Neotrópico, o nome *H. tunbrigense* tem sido aplicado desde a região Mesoamericana (Pacheco 1995), Jamaica (Proctor 1985) e

sudeste do Brasil (Gonzatti & Windisch 2018), até a Bolívia, Chile e Argentina (Diem & Lichtenstein 1959, Larsen et al. 2013).

Entretanto, no Neotrópico, várias taxa subespecíficas têm sido identificados para abarcar as variações locais de *H. tunbrigense*, como identificado por Diem & Lichtenstein (1959), onde reconheceram as variedades *H. tunbrigense* var. *tunbrigense*, *H. tunbrigense* var. *asperulum* (Kunze) Diem & Lichtenstein e *H. tunbrigense* var. *cordobense* Hieron. Análises anatômicas e filogenéticas realizadas por Larsen et al. (2017), tem evidenciado que as variedades de *H. tunbrigense* reconhecidas no sul da América do Sul representam linhagens evolutivas distintas da linhagem europeia de *H. tunbrigense*, além de apresentarem caracteres próprios que possibilitam o reconhecimento destas como taxas independentes.

Nossas análises filogenéticas têm recuperado a mesma reconstrução obtida por Larsen et al. (2017), a qual *H. tunbrigense* aparece como um clado irmão das espécies sul americanas *H. asperulum* Kunze e *H. cordobense* (Hieron.) C. Larsen & Arana, segregadas recentemente de *H. tunbrigense*. Como já discutido por Larsen et al. (2017), os materiais de *H. tunbrigense* europeus são plantas mais robustas e com pinas mais segmentadas. Além disto, os segmentos das plantas do Velho Mundo são mais largos e planos em material herborizado, enquanto que os materiais ocorrentes na área de estudo apresentam segmentos geralmente estreitos e fortemente conduplicados.

As amostras provindas da Mata Atlântica, e com morfologia correlata à *H. tunbrigense*, foram reconhecidas como um táxon próprio primeiramente por Presl (1943) como *Hymenophyllum megachilum*, com base em materiais coletados por G. Gardner na Serra dos Órgãos, RJ, e posteriormente também reconhecidas por Sturm (1959). Nossa amostragem filogenética inclui amostras do Rio de Janeiro (Parque

Nacional do Itatiaia) e localidades do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, e tanto as análises de MP e IB tem recuperado os espécimes da área de estudo em um clado pouco resolvido juntamente com as amostras de *H. cordobense* provenientes das províncias argentinas de Córdoba, Jujuy e Tucumán.

Apesar de disjuntas, as populações de *H. megachilum* e *H. cordobense* compartilham de caracteres morfológicos como, tamanhos das frondes (0.3–10 cm × 2.1–12 cm, em *H. megachilum*) os estipes não alados, raques não aladas até a metade da lâmina, segmentos com menos de 1 mm larg. (0.5–0.8 mm, × 0.5–1.0 mm, em *H. megachilum*). No entanto diferem minimamente pela forma do involúcro sorífero, que é ovado e com margem que varia de inteira, erosa a denticulada em *H. cordobense*, enquanto que em *H. megachilum* os involúcros são lanceolados a ovados, com margem irregularmente denteada a lacerada a partir da metade superior. Embora as diferenças morfológicas sejam bastante sutis entre as espécies e as evidências filogenéticas não apontem uma distinção clara entre os taxa, a sinonimização de *H. cordobense* em *H. megachilum* seria prematura.

Na área de estudo, materiais de *Hymenophyllum megachilum* têm sido identificados como *H. peltatum* (Windisch 2014), no entanto como já discutido acima, *H. peltatum* pertence a outra linhagem dentro do subg. *Hymenophyllum*.

Durante as análises morfológicas das dos espécimes depositados nos acervos encontrou-se uma amostra (Salino 12463a, BHC B 111341) que apresentava caracteres bastante distintos das amostras de outras populações de *H. megachilum* da área de estudo, principalmente por apresentar frondes diminutas (1.4–2.7 cm long.), estipes completamente alados, soros fortemente reflexos, amplos e com margem do involúcro lisa. Uma análise mais detalhada dos esporófitos, associada a observações de campo da população, viu-se que se trata de uma espécie nova,

*Hymenophyllum bradeanum*. Esta espécie no extremo sul da América do Sul pode ser confundida com *Hymenophyllum falklandicum* Baker, por apresentar soros parcialmente reflexos, com invólucros ovado-lanceolados a oblongos, com margem lisa (Larsen et al 2013). Entretanto, *H. falklandicum* apresenta estipes não aladas e raque foliar alada somente em direção ao ápice, enquanto que *H. bradeanum* apresenta estipes e raque foliar completamente aladas. Além de ambas espécies serem disjuntas entre o Sudeste do Brasil (*H. bradeanum*) e o sul do Chile e a Patagônia Argentina (*H. falklandicum*). Mesmo sem a inclusão de *H. bradeanum* na análise filogenética, pode-se inferir que pelos caracteres morfológicos apresentados, o táxon provavelmente constitui uma terceira linhagem independente do subg. *Hymenophyllum* ocorrente no domínio da Mata Atlântica.

#### TRATAMENTO TAXONÔMICO

##### CHAVE DE IDENTIFICAÇÃO DAS ESPÉCIES DO SUBGÊNERO *HYMENOPHYLLUM* OCORRENTES NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, BRASIL

1. Plantas robustas; estipes 0,3–0,5 mm diam., recobertos por tricomas longos (0,5–1,3 mm) e densos; pinas medianas pinado-pinatífidas; soros dispostos no mesmo plano da lâmina. *H. fucooides*
1. Plantas delicadas; estipes 0.1–0.3 mm diam., glabros ou com esparsos tricomas curtos (0.1–0.5 mm); pinas inteiras medianas inteiras, bífidas ou pinatífidas; soros recurvados ou retrorsos em relação ao plano da lâmina. 2
2. Frondes até 0.6–0.9 mm larg., estipe e raque completamente alados; soros retrorsos. *H. bradeanum*

2. Frondes amplas, 1.2–2.6 mm; estípite não alada, raque alada na metade superior; soros encurvados para a face adaxial da lâmina. *H. megachilum*

HYMENOPHYLLUM BRADEANUM Gonzatti & Windisch, **sp. nov.** TIPO: BRASIL. Minas Gerais, Itamonte, Parque Nacional do Itatiaia, Cachoeira do Aiuruoca, 22°21'37"S, 44°40'06"W, 2325 m, 08 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5280* (Holótipo: RB!, isótipos: HUCS!, ICN!).

*Hymenophyllum bradeanum* is similar to *Hymenophyllum megachilum* C.Presl and *Hymenophyllum falkandicum* Baker, but differs by the stipe and rachis completely winged, pinnae less segmented (two or three segments), and sorus reflexed, sustained by a long peduncle (0.5–0.8 mm ). From *H. megachilum*, differs by the involucre with entire margins too.

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, formando relva, filiforme, cilíndrico, 0.1–0.2 mm diam, recoberto por tricomas simples, cilíndricos, castanhos, 0.5–0.7 mm long., multicelular (2–3 cel.), mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Fronde**s eretas a pendentes, contíguas, 1.4–2.7 × 0.6–0.9 cm. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.5–1 mm diam., 3–8 mm comp., recobertos na base por tricomas iguais aos do rizoma, glabrescentes em direção ao ápice, completamente alados, por vezes sem ala nos últimos 1–2 mm basais, ala estreita, formada por 1–3 fileiras de cel., estreitando-se em direção à base. **Lâminas** linear, 0.9–1.9 × 0.6–0.9 cm, pinado-pinatífidas, quando jovens recobertas por tricomas bicelulares, castanhos, 0.5 mm long, glabras na maturidade. **Raques** levemente flexuosas, completamente aladas, ala 0.1–0.2 mm (2–3 cel.), planas,



completamente glabras. **Pinas** simples, bífidas, ou pinatífidas, 4–8 pares, 3–6 × 1.8–3.5 mm, determinadas, completamente adnatas à raque, com 1–3 segmentos, assimétricas, desenvolvidos somente no lado acroscópico da pina, reflexas em relação à raque. **Segmentos** simples ou bífidos, 1–2 (1.4) mm larg., planos ou levemente conduplicados, ápice truncado a arredondado, margem denteada, dentes pronunciados, 2–3 cel. long. **Soros** axilares, um por pina, restritos ao lado acroscópico, 1.0–2.5 × 0.9–1.5 mm, completamente retrorsos no plano adaxial da fronde, pedicelados, pedicelos 0.5–0.8 mm long., alado, ala estreita 1–3 cel. **Invólucros** obovados a elípticos, castanhos na maturidade, base aguda, ápice arredondado, margem inteira, , levemente espessada, glabros, válvulas abrindo-se até quase a base. **Receptáculos** cilíndricos, 0.2 mm diam., insertos, mais curtos que o invólucro, sem paráfises, esporângios desenvolvendo-se desde a base. Figuras 2 A–D, 3, 4 D–E, 5.

**Distribuição geográfica e habitat** —Espécie até o momento conhecida somente para a localidade do material tipo (holótipo e parátipo), na região das nascentes do Rio Aiuruoca, no Parque Nacional do Itatiaia, maciço da Serra da Mantiqueira. A área é recoberta por campos de altitude, a 2.325 m alt. (Fig. 4 A–B). Na área de ocorrência, cresce como rupestre nos entornos da Cachoeira do Aiuruoca, onde habita as rochas nuas, rochas com depósitos húmicos e fendas formadas pela sobreposição das rochas, junto ao curso d'água onde está em constante contato com a água (Fig. 4D). Pela proximidade com o curso d'água não é descartado que, nos pulsos máximos do Rio Aiuruoca, as populações permaneçam algum período do ano submersas.

**Status de Conservação**— A espécie não apresenta EOO expressiva devido ser conhecida somente para uma localidade (materiais tipo). De acordo com Rivers

et al. (2010), o qual determina que cada ponto de ocorrência de um espécime apresenta uma área de ocupação de 2 km<sup>2</sup>, *H. bradeanum* seria considerada com Criticamente em Perigo (CR), pelo critério B2 (AOO < 10 Km<sup>2</sup> e apenas uma população conhecida). Entretanto, é prematuro atribuir este status de conservação, pois o conhecimento real do padrão de distribuição da espécie é incipiente, e pode estar atualmente subestimado. Além disto, a população conhecida de *H. bradeanum* localiza-se dentro de uma unidade de conservação (Parque Nacional do Itatiaia), a cerca de 5 km de distância do centro de visitantes (Posto Marcão), o qual não é de fácil acesso para o público em geral. Devido a peculiaridade do *habitat*, não se observou *in loco* impactos antropogênicos sobre a população. Neste sentido, sugere-se o status de Deficiente de Dados (DD) para respectivo táxon.

**Etimologia**— O epíteto específico “*bradeanum*” é uma homenagem ao pteridólogo Alexander Curt Brade (1881–1971). Brade nasceu na Alemanha onde formou-se em Arquitetura, no entanto exercia a botânica de forma autodidata. Radicado na América do Sul, primeiramente na Costa Rica (1908 e posteriormente no Brasil, 1910) onde permaneceu até sua morte, dedicou-se intensamente no estudo da flora tropical, descrevendo espécies novas em vários grupos taxonômicos, tanto de angiospermas como em samambaias (Pabst 1967; Windisch 2000). Como pesquisador do Jardim Botânico do Rio de Janeiro e coletor, reuniu um vasto conjunto de amostras, principalmente dos Estados de São Paulo, Rio de Janeiro e Minas Gerais, onde concentrou seus esforços amostrais nas Serras dos Órgãos e Serra do Itatiaia. Com o grupo das Hymenophyllaceae, reuniu um acervo de mais de 500 amostras das quais várias são materiais tipo [majoritariamente no RB (Stafleu & Cowan 1986), bem como, avançou na taxonomia do grupo com descrição de duas espécies novas para o domínio da Mata Atlântica (*Hymenophyllum sampaioanum*

Brade & Rosenst. e *Hymenophyllum caparaoense* Brade). Por estas razões, consideramos ser apropriada a dedicação desta espécie a alguém que tanto se preocupou com o avanço do conhecimento e amostragem das himenofiláceas brasileiras.

**Parátipo—Brasil—MINAS GERAIS:** Aiuruoca, Parque Nacional do Itatiaia, a caminho da nascente do rio Aiuruoca, campo de altitude, 22°21'40,4"S, 44°40'06,7", 2325 m, 11 Jul 2007, *Salino et al. 12463a* (BHCB 111341!).

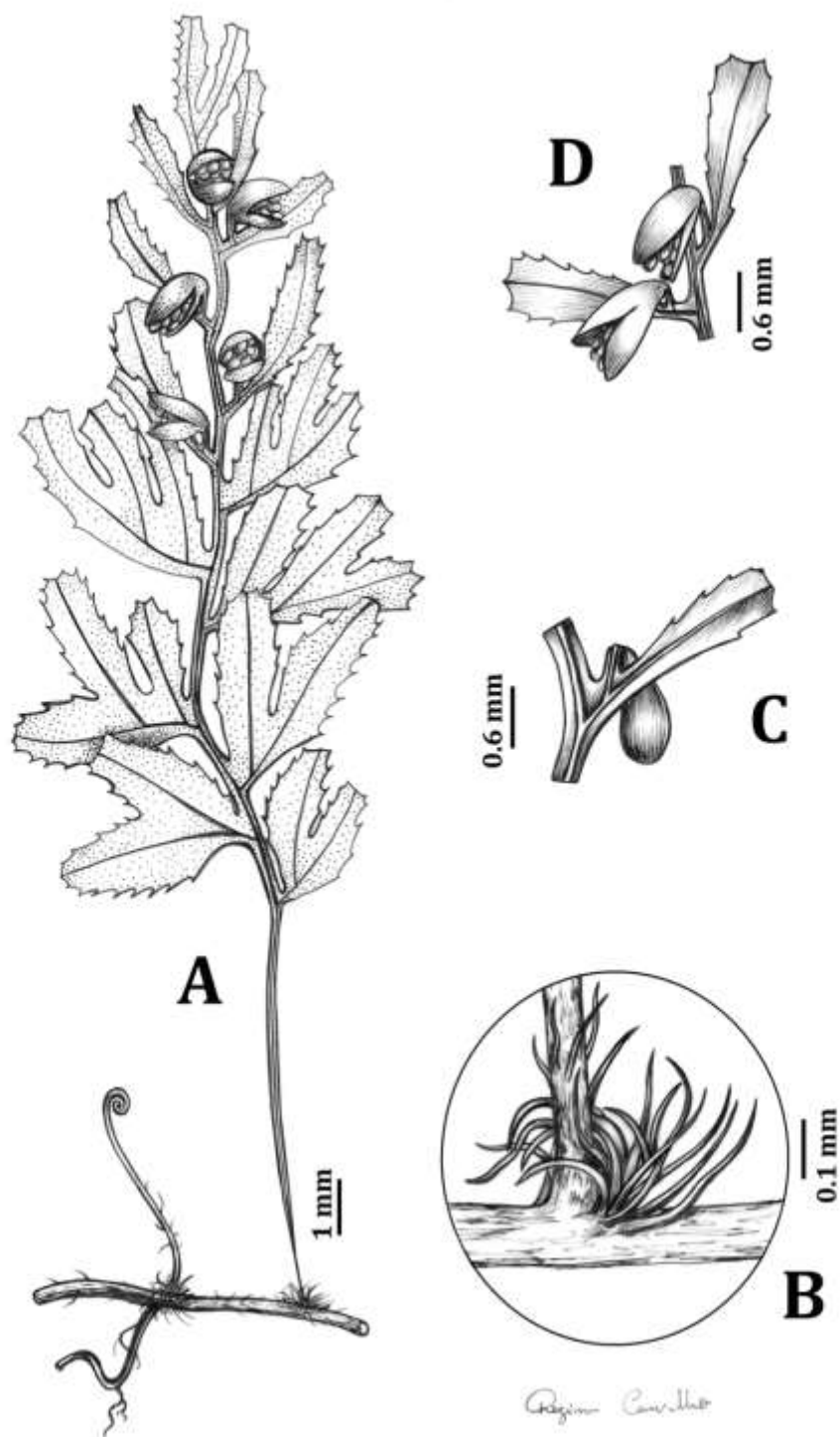


Fig. 3. A—D: *Hymenophyllum bradeanum*. A. Hábito. B. Rizoma e base dos estipes. C. Detalhe da face abaxial de uma pina fértil, em evidência o soro pedunculado e reflexo. D. Face adaxial da região mediana da lâmina, demonstrando os soros reflexos. Voucher: *F. Gonzatti 5280* (HUCS).

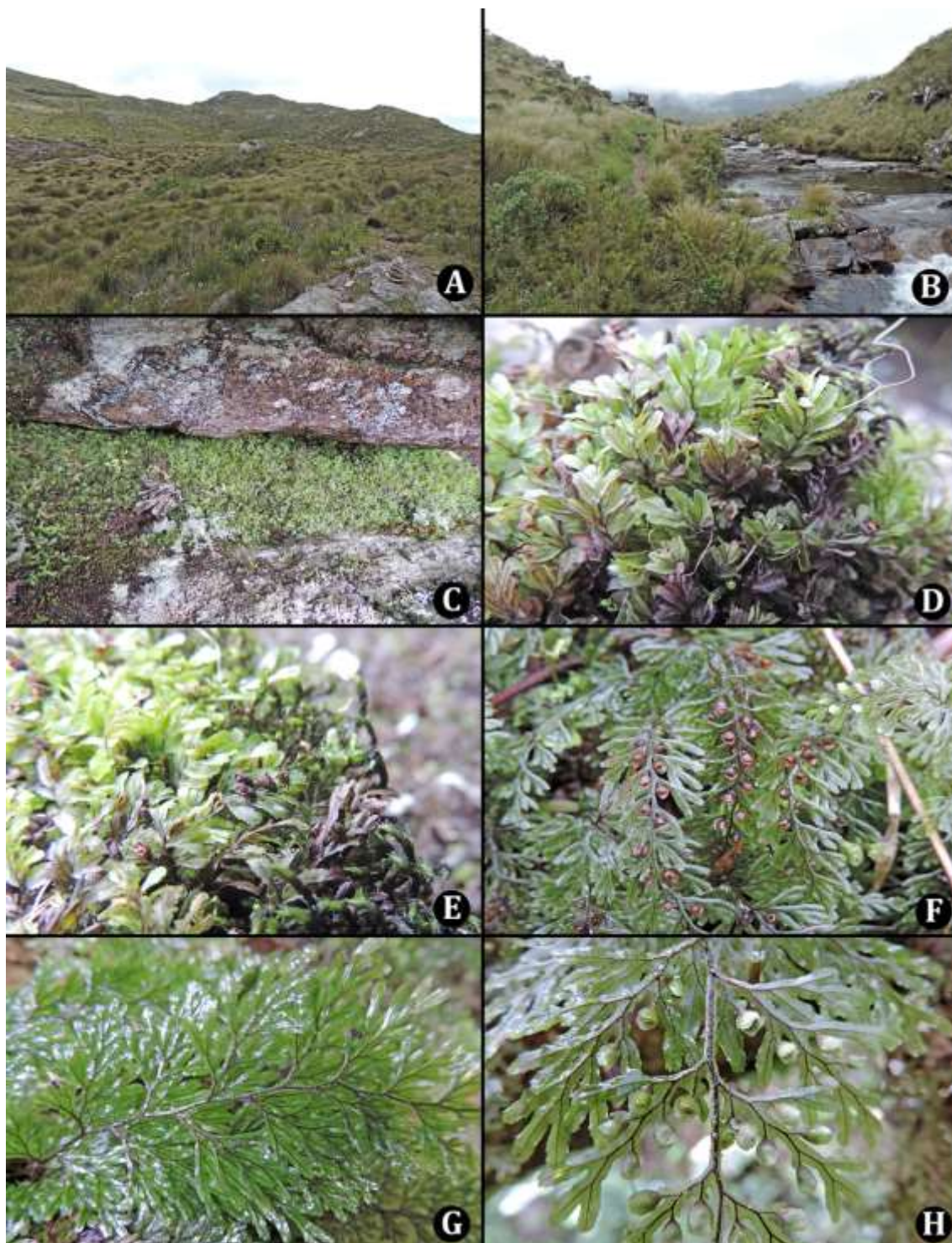


Fig. 4. A—E: *Hymenophyllum bradeanum*. A. Formações de campos de altitude d Parque Nacional do Itatiaia, onde a espécie é encontrada. B. Vista das nascentes do Rio Aiuruoca, onde cresce *H. bradeanum*. C. Formação populacional. D. Hábito. E. Detalhe das frondes férteis. F: *H. megachilum*. F. Hábito. G—H: *H. fucoides*. G. Hábito. H. Detalhe de uma fronde fértil.

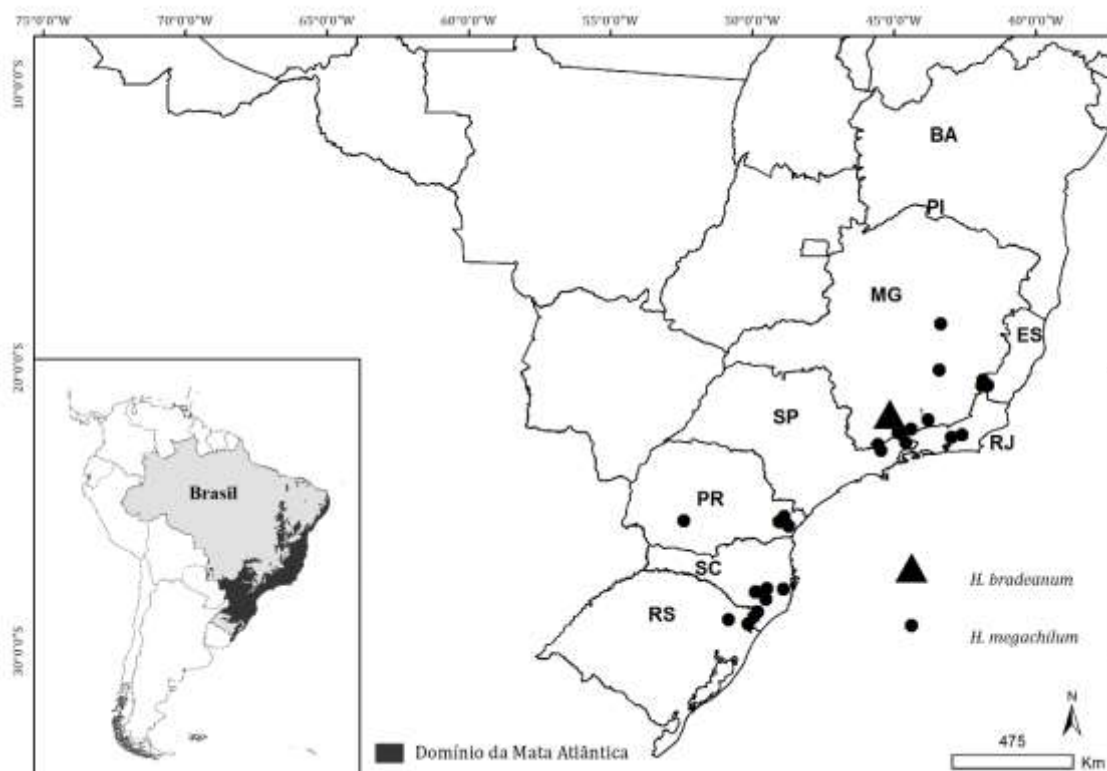


Fig. 5. Padrão de distribuição geográfica de *Hymenophyllum bradeanum* e *H. megachilum* ao longo do Domínio da Mata Atlântica.

HYMENOPHYLLUM FUCOIDES (Sw.) Sw., (Sw.) Sw., J. Bot. 2: 99. 1801. *Hymenophyllum fucoides* Cav., Descr. Pl.: 275. 1802. Hom. Superfl. *Trichomanes fucoides* Sw., Prodr.: 136. 1788. *Leptocionium fucoides* (Sw.) C.Presl, Hymenophyllaceae: 27. 1843. *Meringium fucoides* (Sw.) Copel., Philipp. J. Sci. 67: 45. 1938. TIPO: JAMAICA. s.l., s.d., *O.P. Swartz s.n.* (lectótipo, primeira etapa, designado por Smith [1981: 132]: S, segunda etapa, aqui designado: S [S-R-2971]; isolectótipos: S [S-R-6200]!, MEL [MEL6883, MEL6884]!, P [P00622116]!, LD [LD1761405]!, LINN [LINN-HS1640-14-2]!, SBT [SBT10580]!, B [B-W20227-01, B-W20227-02]!, UPS [V-167120].

HYMENOPHYLLUM PODOCARPON Fée, Crypt. Vasc. Brasil 1. 196 t. 71 f. 3 1869. TIPO: BRASIL. [Rio de Janeiro], "Habita in Brasilia Fluminensi, Serra dos Órgãos, 26 Mai 1869,

*A.F.M. Glaziou 3358* (lectótipo, primeira etapa designado por Lellinger [1989: 189]: P, segunda etapa aqui designado: P [P01329985]; isolectótipos: P [P01329984, P01566157]!, MO [MO1822113]!, S [S06-1145].

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, filiforme, cilíndrico, 0.3–0.6 mm diam, recoberto por tricomas simples, catenados, castanho-claros, 0.5–1.1 mm long., multicelular (3–6 cel.), célula apical diferenciada, mais densos nos rizomas jovens e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Frondes** eretas a pendentes, contíguas a curto espaçadas, 5.7–25 × 1.8–5.6 cm, arqueadas. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.3–0.5 mm diam., 1.2–4.5 cm comp., recobertos por tricomas castanhos, catenados multicelulares (3–10 cel.), 0.5–1.3 mm long., completamente alados, por vezes sem ala nos último terço mm basal, ala estreita, 0.1–0.2 mm., formada por 1–3 fileiras de cel., estreitando-se em direção à base. **Lâminas** oblonga a lanceolada, 6.9–21 × 1.8–5.6 cm, pinado-pinatífidas, recobertas nos eixos da face abaxial por tricomas iguais aos do estípite mesclados a tricomas capitados bicelulares, face adaxial com esparsos tricomas capitados sobre as nervuras. **Raques** flexuosas, completamente aladas, ala 0.2–0.3 mm, planas, margem inteira. **Pinas** pinatífidas, 12–20 pares, 0.8–3.9 × 0.5–1.8 cm, determinadas, completamente adnatas à raque, simétricas, no plano da raque, ascendentes. **Segmentos** simples, 1–1.5 (1.3) mm larg., planos ou levemente conduplicados, ápice truncado a arredondado, margem denteada, dentes pronunciados, 1–2 cel. long. **Soros** axilares, 1–5 por pina, desenvolvendo-se em ambos os lados da pina, 2.2–3.5 × 1.2–2.3 mm, levemente arqueados para o plano adaxial da fronde, pedicelados, pedicelos 0.3–0.8 mm long., alados, ala estreita 1–3 cel. **Invólucros** oblongos, verdes a castanhos, base aguda, ápice agudo a arredondado, margem irregularmente denteada a erosa a

partir da metade superior, metade basal lisa, revestidos na base por tricomas capitados bicelulares, mais densos na face abaxial, válvulas abrindo-se até a base.

**Receptáculos** fusiformes, 0.5–0.6 mm diam., exsertos, mais longos que o involúcro na maturidade, revestidos na base por paráfises bicelulares, esporângios desenvolvendo-se desde a base. Figuras 2 H–L; 4 G–H; 6 A–E; 7.

**Distribuição geográfica e habitat** —*Hymenophyllum fucoides* ocorre disjuntamente entre o Norte da América do Sul e América Central (México até a Bolívia) e o Sudeste do Brasil. No Brasil, a espécie ocorre desde Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, onde habita as cadeias de montanhas da Serra Geral, Serra do Mar e Serra da Mantiqueira, acima de 1.100 m alt. Distribui-se basicamente nas florestas altomontanas e nebulares. É uma planta essencialmente epífita, que cresce em troncos e ramos finos de árvores.

**Status de Conservação**— A espécie apresenta respectivos valores de EOO e AOO iguais a 142,269 km<sup>2</sup> e 80 km<sup>2</sup>. Os dados são baseados no registro de 22 ocorrências. Embora apresente ampla distribuição geográfica na América Tropical, *H. fucoides* apresenta no Sudeste do Brasil distribuição bastante limitada. Apesar de existirem nos herbários vários registros das espécies, muitas coletas provêm das mesmas localidades, o que reduz significativamente a área ocupação da espécie. Ecologicamente apresenta distribuição limitada a florestas altomontanas, onde forma populações reduzidas (observações de campo). Neste sentido sugere-se, de acordo com os critérios B2 (IUCN 2019), a espécie seja considerada como vulnerável (VU).

**Material examinado**—**Brasil**.—MINAS GERAIS: Aiuruoca, Parque Estadual da Serra do Papagaio, região do Garrafão, 1.700 m, 19 Mai 2005, *Salino & Almeida 10496* (BHCB); Alagoa, Parque Estadual da Serra do Papagaio, subida para o Pico do



Garrafão, 2.100 m, 11 Dez 2007, *Salino et al. 12937* (BHCB); Baependi, Parque Estadual da Serra do Papagaio, 1.800 m, 08 Dez 2012, *Furtado et al. 184* (CESJ); idem, Parque Estadual da Serra do Papagaio, Trilha da Macieira ao Retiro dos Pedros, 2.055 m, 24 Mar 2015, *Dittrich et al. 2065* (BHCB, CESJ, HUUCS); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, 1.900 m, 16 Set 2004, *Condack 274* (RB), idem, Parque Nacional do Itatiaia, Alto dos Brejos, 31 Out 2004, *Condack 304* (RB); Camanducaia, Monte Verde, Serra da Mantiqueira, 1.500 m, 13 Jan 1991, *Windisch 5910b* (HB, ICN, PACA, SJRP); Delfim Moreira, Fazenda da Onça, Trilha do Pico do Carrasco, 1.800 m, 17 Mar 2011, *Gasper et al. 2683* (BHCB); Itamonte, Parque Estadual do Papagaio, Pico da Boa Vista e arredores, 2.121 m, *Viana et al. 3212* (BHCB); [Itamonte], Serra do Papagaio, Nov 1897, *Silveira 19* (R); Monte Verde, Pico do Bispo, 1.890 m, 18 Ago 2001, *Melo et al. 90* (BHCB).—RIO DE JANEIRO: Itatiaia, 2.300 m, Mar 1937, *Brade 3320* (BHCB, CESJ); idem, Serra de Itatiaia, 2.300 m, Set, 1913, *Brade 6586* (PACA, SP); idem, 2.400 m, s.d., *Brade 6436* (ICN); idem, Serra do Itatiaia, 2.000 m, Mar 1894, *Ule 66* (R); idem, Serra do Itatiaia, Agulhas Negras, 27 Jul 1901, *Hemmenchorf 637* (HB, R); idem, Serra do Itatiaia, 2.300 m, 10 Jun 1913, *Brade 6435* (HB); idem, Serra do Itatiaia, 2.200 m, 29 Mai 1902, *Dusén 408* (R); idem, Serra do Itatiaia, 2.300 m, 21 Jun 1930, *Brade 10186* (R, RB); idem, Serra do Itatiaia, 2.300 m, Jun 1913, *Toledo 780* (RB); idem, Itatiaia at km road to Planalto from Cruzeiro to Caxambu road, 150 km, west-northwest of Rio de Janeiro, 06 Nov 1965, *Tryon & Tryon 6729* (HB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Brejo da Lapa, 15 Jun 2004, *Sylvestre & Condack 1721* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Planalto, proximidades das Prateleiras, 24 Jan 1996, *Braga et al. 3218* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, estrada para o Pico das Agulhas Negras, 22 Mai 1995, *Silva Neto et al. 569* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Estrada Nova, km 6, 25 Mar 1942, *Barros 73* (RB); idem, Estrada

Nova, km 6, 25 Mar 1942, *Brade 17269* (ICN, RB); idem, Estrada Nova, Km 11, 2.100 m, Mai 1950, *Brade 20295* (ICN, RB); idem, Itatiaia, Serra das Prateleiras, próximo ao Pico, 2.465 m, 16 Jul 2009, *Schwartsburd et al. 2165* (VIC); idem, estrada para o Planalto, entre km 9 e 11, 2.200 m, 14 Jul 2009, *Schwartsburd et al. 2123* (VIC); idem, Parque Nacional do Itatiaia, estrada para o Pico das Agulhas Negras, 1950 m, 02 Dez 1997, *Braga et al. 4472* (CEPEC, MBM, RB); idem, road to plateau, 2.333 m, 06 Nov 2014, *Weigand et al. 133* (UFRN); idem, Campo do Itatiaia, 29 Abr 1906, *Luederwaldt 632* (SP); idem, Parque Nacional do Itatiaia, subida para o Rebouças, 2.200 m, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4021* (HUCS); Petrópolis, Vale do Rio Bonfim, antiga Fazenda Bonfim, 17 Ago 1989, *Sylvestre 262* (RB); Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Trilha da Pedra do Sino, mata atrás do abrigo, 2.035 m, 25 Out 2012, *Dinato et al. 61* (HRCB); idem, Serra dos Órgãos, 2.100 m, 27 Fev 1937, *Brade 12456* (R); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Caminho das Orquídeas, 1.950 m, 07 Jul 2010, *Engelmann et al. RE0718* (RB); idem, Serra dos Órgãos, Castello, 2.000 m, 28 Jun 1931, *Brade 10932* (R); idem, 20 Mar 1932, *Brade 11524* (R); idem, RJ 81, hm 84, 800 m, 28 Mar 1997, *Almeida-Neto 125* (HB).—SÃO PAULO: Campos do Jordão, Reserva do Instituto Florestal, São José dos Alpes, ao lado de Guaratinguetá, 2.000 m, 29 Set 1976, *Davis et al. 2974* (UEC); idem, São José dos Alpes, Três Pontas, 30 Jun 1984, *Novelino et al. 234* (CESJ); idem, São José dos Alpes, junto ao Parque Estadual de Campos do Jordão, 1.800 m, 11 Abr 1981, *Vieira Filho 11a* (HRCB); idem, Parque Estadual, São José dos Alpes, 1.900 m, 22 Nov 1975, *Batista & Barroso 239* (RB); idem, São José dos Alpes, divisa com Pindamonhangaba, 1.800 m, 19 Nov 1980, *Windisch 2862* (SJRJ); idem, Parque Estadual de Campos do Jordão, a caminho de São José dos Alpes, 1.800 m, 08 Jun 1992, *Salino 1414* (BHCB); Serra da Bocaina, 1.800 m, 14 Mai 1951, *Brade 20972* (RB).—PARANÁ: Alexandra,

PARNA Sanint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400 m, 20 Mai 2005, *Paciencia et al. s.n.* (MBM, UPCB); Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, 1.300 m, 29 Set 2007, *Pereira et al. 38* (UPCB); idem, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratuva, 1.500 m, 26 Fev 2008, *Pereira & Matos 213* (UPCB); idem, 18 Mar 2008, *Pereira & Meyer 236* (UPCB, VIC); idem, Parque Estadual Pico Paraná, Pico Caratuva, 03 Out 2009, *Michelon 514* (UPCB); idem, Pico Camapuã, 1.423 m, 14 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2954* (HUCS); idem, Pico Paraná, trilha de acesso ao Pico, 1.350 m, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2971* (HUCS); idem, Serra de Ibituracquire, 13 Ago 2009, *Ariati & Struminski 266* (HUCP); idem, Morro Caratuva, 2009, *Ariati et al. 1059* (MBM); idem, Morro do Capivari, 28 Abr 2005, *Kersten 1368* (HUCP); idem, Morro Capivari Grande, 24 Fev 2013, *Canestraro et al. 545* (MBM); Guaratuba, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.400m, 17 Mai 2006, *Matos et al. 1155* (CEPEC, SP, RB, UPCB); idem, Morro dos Perdidos, 24 Jun 2008, *Lynes & Itou s.n.* (HUCP 19577); idem, Morro dos Perdidos, 24 Nov 2007, *Suelen & Renata s.n.* (HUCP 19181); idem, Morro dos Perdidos, 1.400 m, 05 Abr 2007, *Kersten 1116* (HUCP); Morretes, Parque Estadual do Morumbi, 1.400 m, 15 Out 2004, *Labiak et al. 3400* (UPCB); idem, Parque Estadual do Pico do Marumbi, Pico do Boa Vista, 1.300 m, 10 Dez 2001, *Labiak & Kaehler 2053* (UPCB); Piraquara, Morro do Canal, 1.250 m, 12 Ago 2009, *Michelon 480* (HUCP); idem, 04 Jul 2009, *Michelon 462* (UPCB); idem, Torre do Vigia, 30 Out 2009, *Michelon et al. 594* (HUCP); idem, Parque Estadual do Pico Marumbi, Morro do Canal, 20 Abr 2013, *Canestraro et al. 651* (MBM).—SANTA CATARINA: Garuva, Alto Quiriri, 1.370 m, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 3000* (HUCS); Joinville, Cubatão, 06 Jul 2010, *Cadorin et al. 2917* (FURB). —RIO GRANDE DO SUL: São José dos Ausentes, Pico Montenegro, 1.247 m, *Gonzatti 2829* (HUCS).

**Material examinado adicional—Bolivia.** La Paz, Murrilo, vale Rio Zongo, 3.000 m, 09 Ot 1982, *Solomon 8418* (MBM); idem, Vale do Rio Zongo, 23.6 km ao norte do cume, 3.000 m, 08 Jan 1988, *Solomon 17451* (MBM); idem; Rodovia La Paz, Coroico, ca 72 km de La Paz, 3.000 m, 28 Jul 1980, *Windisch 2447 et 2449* (HB, SJRP); Nor Yungas, Downhill from Cotapata, on La Paz-Yolosa road, 2.800 m, 13 Ago 1990, *Fay & Fay 3006* (HB, MO); Yungas, Tunare, Rodovia Cachabamba, km 72-73, 22 Jul 1980, *Windisch 2295* (HB). **Costa Rica.** Cisma, bei San Jeronimo G., 22 Abr 1910, *Brade & Brade 616* (HB); Vulcan Barba, 1.800 m, 22 Jan 1909, *Brade & Brade 610* (HB). **Ecuador.** Loja: immediately W the passa between Loja and Zamora, 2.800 m, 24 Set 1967, *Sparre 18955* (RB). **Guatemala,** Pansomala, Jul 1886, *Türckheim 948*, in Dr. E. Rosenstock, *Filices Guatemalensis Exsiccatae n.10* (HB, R). **Jamaica.** Trail from Marocos Gap to Vinegar Hill, 1.300 m, 06 Mar 1920, *Maxon & Killip 739* (HB, US). **Panamá.** Panama, Campo Tres, 3 mi northeast of Altos de Pacora, 500 m, 10 Mar 1973, *Croat 22751* (RB).

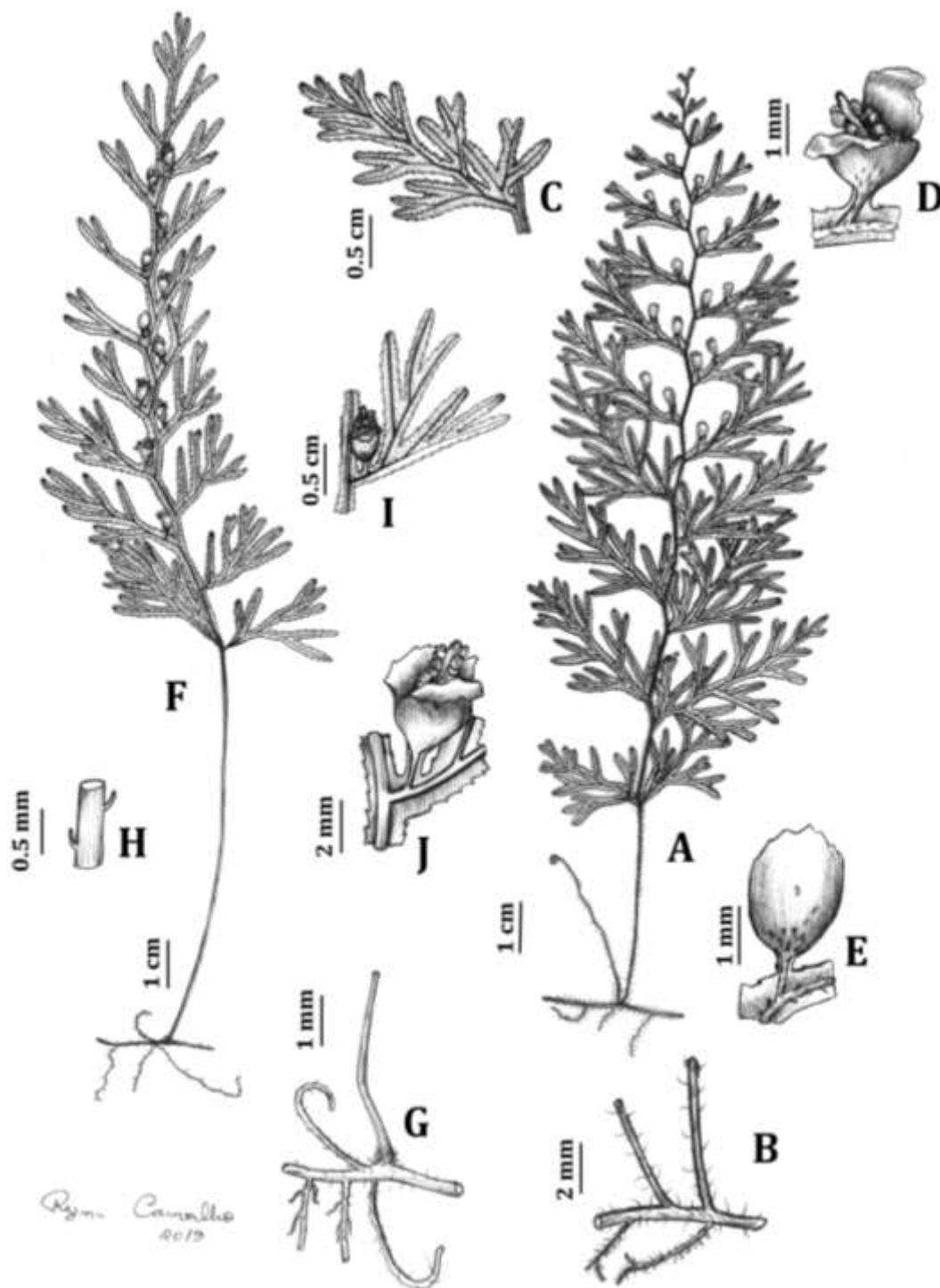


Fig. 6. A—E: *Hymenophyllum fucoides*. A. Hábito. B. Rizoma e base dos estipes. C. Detalhe de uma pina estéril. D. Face adaxial do soro. E. Face abaxial do soro, em evidência os tricomas da base do involúcro. Voucher: *F. Gonzatti 4021* (HUCS). F—J: *H. megachilum*. F. Hábito. G. Detalhe do rizoma e base dos estipes. H. Ampliação da região mediana do estipe evidenciando os tricomas. I. Detalhe de uma mediana fértil. J. Vista adaxial de um soro. Voucher: *F. Gonzatti 3140* (HUCS).

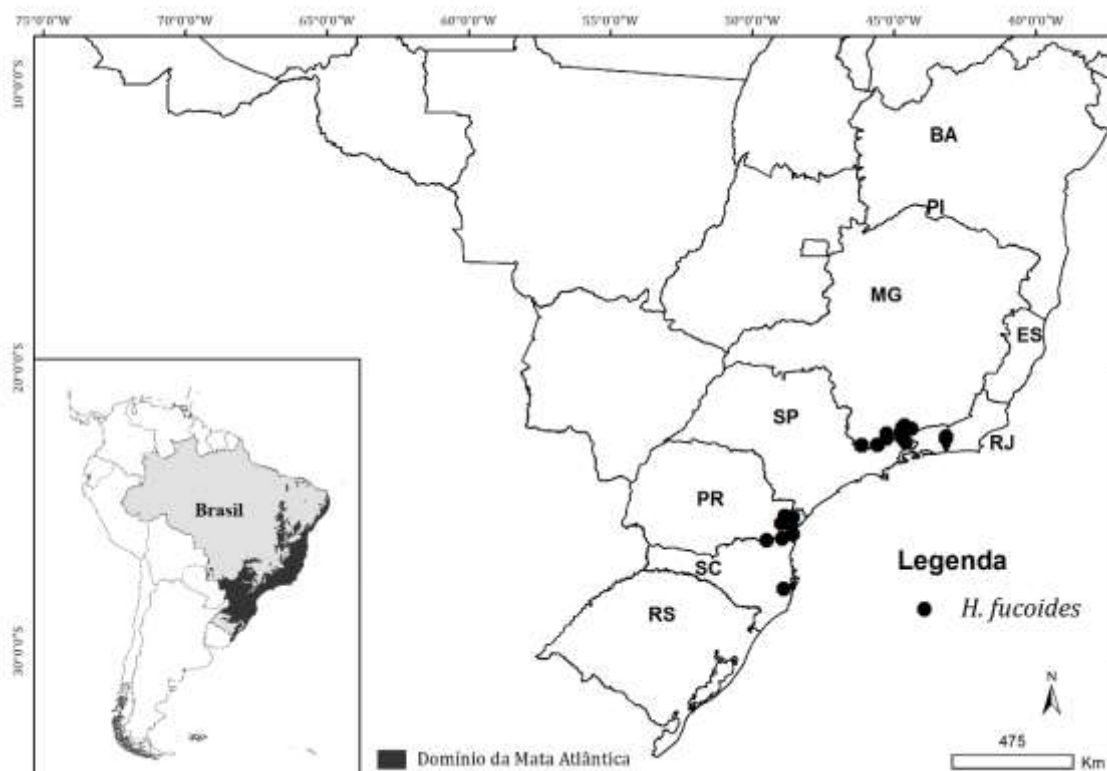


Fig. 7. Padrão de distribuição geográfico de *Hymenophyllum fucoides* ao longo do Domínio da Mata Atlântica.

*HYMENOPHYLLUM MEGACHILUM* C.Presl, Abh. Boehm. Ges. Wiss. v. 5: 337, t. 8B. 1848.

TIPO: BRASIL. [Rio de Janeiro] Serra do Órgãos, 1838, *G. Gardner 212* (lectótipo, aqui designado: PR [Presl Herbarium, foto]!; isolectótipos: K [K000589635]!, P [P01329906, P01329911]!, W [W0003936]!).

*HYMENOPHYLLUM VACILANS* Christ in Schwacke, Pl. Nov. Mineir. 2: 14. 1900. TIPO:

BRASIL. [Santa Catarina] Hab. St. Catharina, São Francisco, rochers du Pão d'Assucar, *E.H.G. Ule s.n.* (provavelmente em P, não localizado).

**Rizoma** longo rastejante, ramificado, formando relva, filiforme, cilíndrico, 0.2–0.3 mm diam, recoberto por tricomas simples, cilíndricos, castanho-claros, 0.2–0.5 mm long., multicelulares (2–5 cel., isomorfas), mais densos nos rizomas jovens

e gemas, decíduos e ralos nos rizomas maduros. **Fronde**s eretas a pendentes, contíguas, 2.1–12 × 1.2–2.6 (8 × 2.4) cm, arqueadas. **Estipes** cilíndricos, castanho-escuros, 0.2–0.3 mm diam., 0.5–3.6 cm comp., recobertos por tricomas iguais aos do rizoma, não alados. **Lâmin**as lanceolada a lineares, 1.7–10.1 (5.6) × 1.2–2.6 (2.4) cm, bipinado-pinatífidas, recobertas nos eixos da face abaxial por tricomas iguais aos do estípite mesclados a tricomas capitados bicelulares, face adaxial glabrecente, com esparsos tricomas capitados sobre as nervuras. **Raques** marcadamente flexuosas, aladas na metade superior, não aladas na metade inferior ou estreitamente alada pela base decorrente das pinas superiores, ala 0.1–0.2 mm, planas, margem inteira. **Pin**as pinado-pinatífidas, 8–18 pares, 0.6–2.1 × 0.5–1.1 cm, determinadas, levemente assimétricas, mais desenvolvidas no lado acroscópico, no plano da raque, fortemente ascendentes, as basais reduzidas, pecioladas ou não, por vezes adnatas à raque, as mediadas completamente adnatas. **Segment**os simples, 0.5–1.0 (0.7) mm larg., fortemente conduplicados em material herborizado, ápice truncado a arredondado, margem denteada a serreada, dentes pronunciados, 3–4 cel. long. **Soros** axilares, 1-2 por pina, restritos ao lado acroscópico da pina, 1.7–2.1 × 1.0–1.4 mm, arqueados de forma oblíqua para o plano adaxial da fronde, pedicelados, imersos no segmento sorífero. **Invólucros** lanceolados a ovados, verdes a castanho-claros, base aguda, ápice agudo, margem irregularmente denteada a lacerada a partir da metade superior, metade basal lisa, revestidos na base por tricomas capitados bicelulares, mais densos na face abaxial, válvulas abrindo-se até a base. **Receptáculos** filiformes, 0.3 mm diam., imersos, iguais ou mais curtos que o invólucro, sem paráfises, esporângios desenvolvendo-se desde a base. Figuras 2 E–G; 4 F; 5; 6 F–J; 8.

**Distribuição geográfica e habitat** — *Hymenophyllum megachilum* ocorre

desde o Estado de Minas Gerais até o Rio Grande do Sul, nas cadeias de montanhas da Serra Geral, Serra do Mar, Serra da Mantiqueira e Cadeia do Espinhaço, acima de 870 m alt. Habita florestas ombrófilas altomontanas, nebulares ou então em vales com vegetação arbustiva nos campos de altitude e campos rupestres, onde cresce em base de árvores, sob depósitos húmicos, ou rupestres. Geralmente está associada a vales úmidos, onde pode ocorrer em bordos de regatos ou até mesmo em rochas no interior dos cursos d'água, sempre entremeadas a tapetes de briófitas. Raramente terrestres. Os indivíduos podem formar relvas com mais de 1 m de extensão.

**Notas**— Embora não o tipo de *Hymenophyllum vacillans* não pode ser localizado após exaustivas buscas em diferentes herbários, a proposição deste nome como sinônimo heterotípico de *H. megachilum* está baseada nas informações oferecidas no protólogo da espécie. Na descrição, Christ (1900) apresenta vários elementos que deixam claro que *H. vacillans* compartilha dos mesmos caracteres morfológicos que seu sinônimo *H. megachilum*, como: as dimensões (4 cm long.), fronde ovado-deltóides, pinas sub-flabeladas, a largura dos segmentos (1–1.2 mm larg.), os soros encurvados, e com recorte inciso dentados. Além disto, discute na diagnose que *H. vacillans* é similar às espécies do subgênero *Leptocionium* C. Presl, a qual pertenciam na época muitas das espécies atualmente reconhecidas no subgênero *Hymenophyllum*. Christ (1900) assim descreve: “*C’este une forme appartenant à peine à la section Leptocionium, vu ces eils épineux très-rares*”. Com base nestas informações a sinonímia é proposta, mesmo que o tipo não tenha sido localizado para consulta.

**Status de Conservação**— Os dados calculados de EOO e AOO são respectivamente 509,744 km<sup>2</sup> e 112 km<sup>2</sup>, baseados em 28 ocorrências. A espécie



apresenta poucas populações conhecidas dentro do seu padrão de distribuição geográfico, que é amplo. No entanto as populações são continuamente distribuídas ao longo do padrão da espécie. Além disto, através de observações de campo pode-se perceber que a espécie apresenta populações bastante extensas em suas áreas de ocupação. Neste sentido poder-se-ia atribuir o status de pouco preocupante (LC) para a espécie.

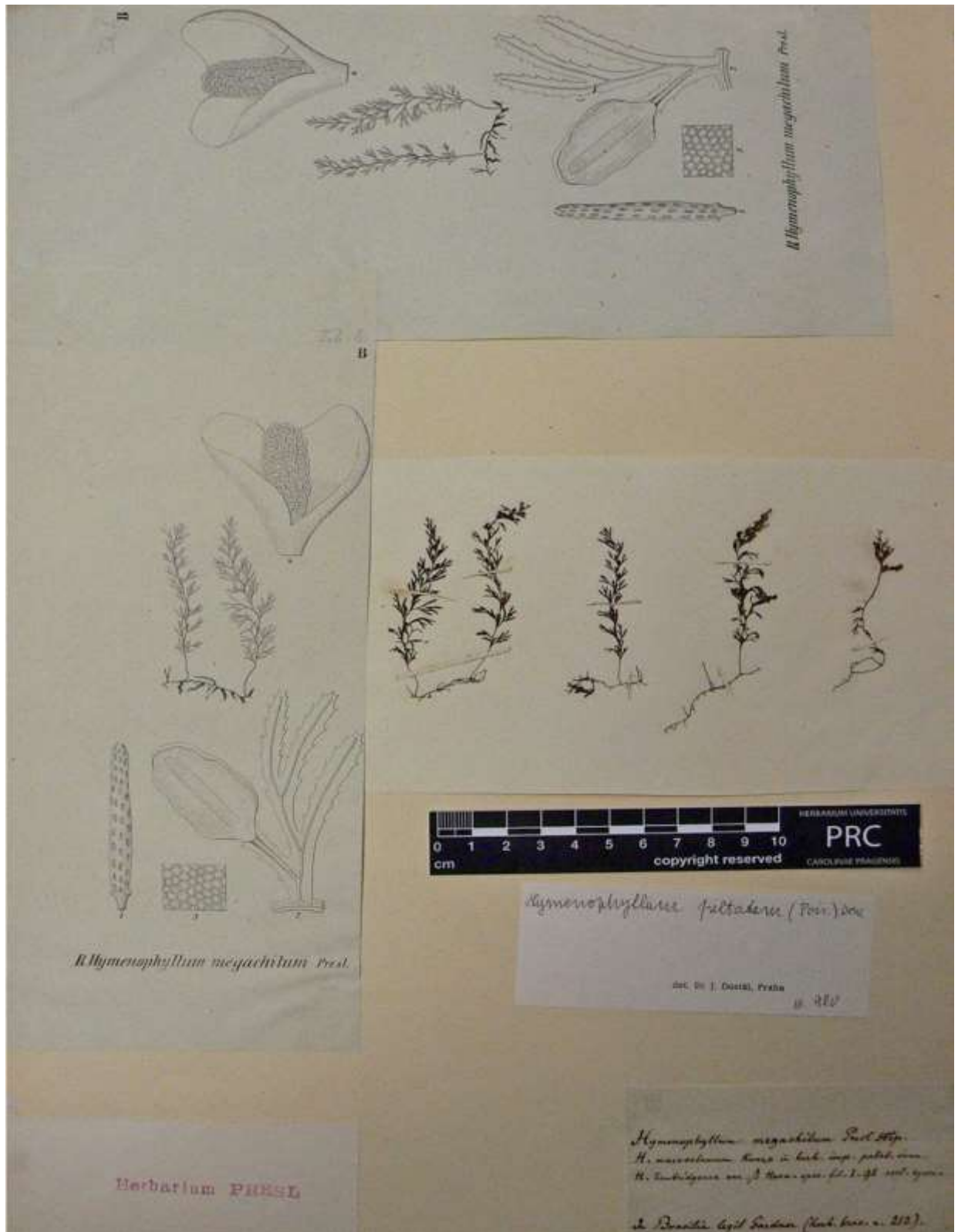


Fig. 8. Espécime original de *Hymenophyllum megachilum* pertencente ao Herbário C. Presl (PR), designado aqui como lectótipo. Créditos da foto: Dr. Patrik Mráz (PR).

**Material examinado—Brasil.**—MINAS GERAIS: Aiuruoca, Parque Nacional do Itatiaia, Cachoeira do Aiuruoca, 22°21'37"S, 44°40'06"W, 2325 m, 08 Dez 2019, *Gonzatti et al. 5283* (HUCS); Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira Bonita, 1.750 m, 11 Jul 2009, *Schwartsburd et al. 2100* (VIC); idem, Parque Nacional do Caparaó, próximo ao Terreirão, 2.400 m, 20 Abr 1989, *Krieger et al.* (CESJ 24172); idem, Parque Nacional do Caparaó, caminho para o Terreirão, 2.400 m, 30 Abr 1989, *Salino et al. s.n.* (BHCB 7424, UEC); idem, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 1.320 m, 18 Nov 2013, *Almeida et al. 3365* (BHCB); idem, Serra do Caparaó, 2.100 m, Nov 1941, *Brade 17117* (HUCS, RB); Camanducaia, Vila Monte Verde, (Serra da Mantiqueira), ca. 22° 48' S, 45° 55'W, caminho para o "plateau", ca. 1.500 m, 13 Jan 1991, *Windisch 5910a* (HB); Catas Altas, Cadeia do Espinhaço, Serra da Caraça, RPPN Caraça, 1.300 m, 02 Jun 2008, *Schwartsburd et al. 1800* (SP, VIC); idem, Serra d Caraça, Topo do Morro do Inficcionado, 2.070 m, 31 Mai 2008, *Schwartsburd et al. 1725* (SP, VIC); Bocaina de Minas, Parque Nacional do Itatiaia, trilha para o Alto dos Brejos, 1.600 m, 31 Mai 2006, *Cordero et al. 35* (RB); Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região de Pedra Menina, Macieira, 1.200 m, 25 Nov 2006, *Salino et l. 11498* (BHCB); Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca, Trilha para a Janela do Céu passando pelo Pico da Lombada, 1.593 m, 22 Jun 2007, *Almeida et al. 1241* (BHCB); Itamonte, Parque Nacional do Itatiaia, a caminho da nascente do Aiuruoca, 2.325 m, 11 Jul 2007, *Salino et al. 12450* (BHCB); Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, Pico do Itambé, trilha do Capivari, 1.932 m, 06 Out 2006, *Almeida et al. 549 et 574* (BHCB).—ESPÍRITO SANTO: Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 1.000 m, 12 Set 2008, *Salino et al. 13829* (BHCB).—RIO DE JANEIRO: [Itatiaia] Serra do Itatiaia, 2.300 m, Set 1913, *Brade & Tamandaré 6586* (HB, MBM); idem, Serra do Itatiaia, 2.300 m, 21 Jun

1930, *Brade 10086* (R); idem, Itatiaia, Rio das Flores, 2.200 m, Mar 1937, *Brade 15554* (RB); idem, Serra do Itatiaia, 30 Dez 1895, *Ule 672* (R); idem, Serra do Itatiaia, 28 Mai 1902, *Dusén 259* (R); idem, Itatiaia, Rio das Flores, Set 1934, *Brade 14031* (RB); idem, Parque Nacional do Itatiaia, Rio das Flores, 2.200 m, 19 Nov 2017, *Gonzatti et al. 4020* (HUCS); Nova Friburgo, Pico da Caledônia, 2.200 m, 07 Mai 2012, *Bonnet & Caglioni 93* (FURB); idem, Pico da Caledônia, 2.200 m, 09 Mai 2012, *Bonnet & Caglioni 126* (FURB); idem, São Lourenço, Estrada da Olaria, Córredo d'Anta, 1.400 m, 29 Mar 1989, *Sylvestre et al. 174* (RB); [Teresópolis], Serra dos Órgãos, 1940, *Brade 3323* (CESJ); idem, Serra dos Órgãos, Sete Quedas, 1.500 m, 11 Jul 1940, *Brade 16341* (HB, HUCS, PACA, R, UB, US); idem, Rio Paquequer, 04 Out 1929, *Brade 9571* (R); idem, Serra dos Órgãos, Castellos, 2.100 m, 20 Mar 1932, *Brade 11525* (R); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio Beija-flor, 1.100 m, 20 Out 1977, *Maas & Martinelli 3372* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 2034 m, 18 Nov 2017, *Gonzatti et al. 3992 et 3993* (HUCS); idem, Serra dos Órgãos, s.d., *Glaziou 6408* (RB); idem, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 1.100 m, Abr 1941, *Lutz 1800* (R); idem, Abr 1943, *Lutz 1974* (R); idem, Jan 1944, *Lutz 2071* (R).—SÃO PAULO: Campos do Jordão, São José dos Alpes, Três Pontas, 03 Jun 1984, *Novelino et al. 240* (CESJ); Pindamonhangaba, divisa com Campos do Jordão, Serra da Mantiqueira, São José dos Alpes, 1.700 m, 15 Mai 1999, *Windisch et al. 9120* (PACA); São José do Barreiro, Parque Nacional da Serra da Bocaina, 1.531 m, 29 Abr 2018, *Gonzatti et al. 4344 et 3477* (HUCS); [São José do Barreiro], Serra da Bocaina, 1.700 m, 19 Mai 1951, *Brade 21134* (CESJ, RB).—PARANÁ: Campina Grande do Sul, Parque Estadual Pico Paraná, 1.400 m, 29 Set 2007, *Pereira et al. 59* (SP, UPCB, VIC); idem, Parque Estadual do Pico do Paraná, 1.300 m, 08 Jun 2008, *Labiak et al. 4756* (MBM); idem, Pico Paraná, trilha de acesso ao Pico, 1.350 m, 15 Nov 2016, *Gonzatti et al. 2975* (HUCS); idem,

Rio Siri, 30 Ago 2009, *Ariati & Struminski 290* (HUCP); idem, Parque Estadual Pico do Paraná, Pico Caratuva, 03 Out 2009, *Michelon 516* (UPCB); Guaratuba, Parque Nacional Saint-Hilaire/Lange, Serra da Prata, 1.300 m, 17 Mai 2006, *Matos et al. 1147 et 1157* (CEPEC, MBM, SP, UPCB); idem, Morro dos Perdidos, 29 Out 2011, *Jaqueline & Iara s.n.* (HUCP 22516); Laranjeiras do Sul, Reserva, Rio dos Touros, 20 Mar 1967, *Lindeman & Haas 5226* (MBM); Morretes, Serra da Graciosa, Morro Mãe Catira, 1.200 m, 25 Abr 2007, *Matos 1427* (UPCB); Piraquara, Morro do Canal, 1.250 m, 04 Jul 2009, *Michelon & Selusniaki 471* (HUCP); idem, Morro do Canal, 1.400 m, 30 Abr 2009, *Michelon 446* (HUCP); idem, Parque Estadual Pico do Marumbi, Morro do Canal, 1.375 m, 15 Ago 2009, *Michelon 497* (UPCB); idem, Morro do Canal, 05 Jun 2009, *Selusniaki & Moledo 2783* (HUCP); idem, Mananciais da Serra, 11 Set 2009, *Bianchi 45* (HUCP).—SANTA CATARINA: Bom Retiro, Campos dos Padres, 1.700 m, 16 Jan 1957, *Sehnem 6970* (HUCS, PACA); idem, Fazenda Campo dos Padres, 1.650 m, 19 Nov 1956, *Smith et al. 7771* (R); idem, Campo dos Padres, 2.000 m, 20 Dez 1948, *Reitz 2584* (RB); Garuva, Alto Quiriri, 1.370 m, 17 Nov 2016, *Gonzatti et al. 3002* (HUCS); Paineira, Fazenda Farofa, 1.358 m, 07 Abr 2007, *Salino et al. 12015* (BHCB, SPF, UEC); São Bonifácio, Serra do Tabuleiro, 1.201 m, 29 Jul 2017, *Gonzatti et al. 3733* (HUCS); São Joaquim, s.d., *Spannagel 178* (HUCS, NY); idem, Parque Nacional de São Joaquim, Campos de Santa Bárbara, Morro do Baú, 1.605 m, 11 Dez 2016, *Gonzatti 3160* (HUCS); idem, Parque Nacional de São Joaquim, Sede do Parque, 1.339 m, 12 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3220* (HUCS); Urubici, Xaxim, 27 Abr 2009, *Gasper & Verdi 2099* (BHCB, FURB); idem, Morro da Igreja, 1.703 m, 11 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3183* (HUCS); Urupema, Fazenda Farofa, 1.535 m, 04 Abr 2007, *Salino et al. 11974* (BHCB, SPF, UEC); idem, Morro da Antena, 1.646 m, 12 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3231* (HUCS).—RIO GRANDE DO SUL: Cambará do Sul, Fazenda Irmãos Nunes, 1.031 m, 01

Set 2016, *Gonzatti 2634, 2644 et 2648* (HUCS); idem, estrada para o Cânion Fortaleza, antigo abatedouro, 1.041 m, 03 Nov 2016, *Gonzatti 2702* (HUCS); idem, topo do morro da Serra do Faxinal, 958 m, 16 Jan 2017, *Gonzatti & Valduga 3315* (HUCS); Caxias do Sul, Criúva, Cânion dos Palanquinhos, 807 m, 21 Jul 2016, *Gonzatti et al. 2544* (HUCS); [Cambará do Sul] Itaimbezinho, 25 Mai 1990, *Senna 22* (ICN); São Francisco de Paula, Serra do Faxinal, 1.000 m, 19 Dez 1950, *Sehnem 5100* (PACA); São José dos Ausentes, Serra da Rocinha, s.d., *Bueno s.n.* (ICN 68657); idem, Serra da Rocinha, Aparados da Serra, 10 Jan 1950, *Sehnem 4311 et 4355* (HUCS, PACA); idem, 17 Jan 1961, *Sehnem 7793* (PACA); idem, distrito de Silveiras, Pico Montenegro, 1.400 m, 27 Abr 1997, *Windisch 8735* (PACA, SJRP); idem, Pico Montenegro, matas do entorno, 1.247 m, 10 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3140* (HUCS); idem, Fazenda Potreirinhos, 1.200 m, 15 Out 2016, *Gonzatti et al. 2763 et 2764*(HUCS); idem, a 1 km ao Sul do trevo de acesso a Serra da Rocinha, 1.078 m, 09 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3107* (HUCS); idem, Caminho para o Silveirão, 1.225 m, 09 Dez 2016, *Gonzatti et al. 3122* (HUCS).

#### AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem aos curadores e as equipes dos herbários citados pelo auxílio durante o estudo dos espécimes, em especial ao Dr. Patrik Mráz curador do PR pelo envio das imagens de *Hymenophyllum megachilum*. Também agradecem a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro nos trabalhos de campo. Aos colegas, Guilherme P. Coelho, Josimar Kulkamp e Bárbara Botura pelo auxílio nos trabalhos de campo.

## CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

O primeiro autor delineou o trabalho, realizou os trabalhos de campo e revisões taxonômicas e as análises filogenéticas. Sergio Scheverrigaray e Fernando Scariot providenciaram a extração de DNA, purificação e sequenciamento das amostras, bem como discussões. Mara Ritter e Paulo G. Windisch providenciaram muitos contatos os herbários, coleta de amostras, delimitação das espécies, desenvolvimentos das discussões, descrição das espécies e revisão do manuscrito.

## LITERATURA CITADA

- Buscalioni, L. 1917. – Su i tricoma della Felci con particolare riguardo alle parafisi. *Malpighia* 28: 163-178; 271-284; 545-554, pls. 3.
- Christ, E.H.G. 1900. Spicilegium Pteridologicum Austro-Brasiliense. Pp. 11–41 in *Plantas Novas Mineiras*. Ed. Schwacke, C.A.W.. Belo Horizonte: Imprensa Oficial do Estado de Minas Gerais.
- Copeland, E. B. 1938. Genera Hymenophyllacearum. *Philippine Journal of Science* 67:1–110.
- Del Rio, C., S. Hennequin, G. Rouhan, A. Ebihara, P. P. Lowry II, J.-Y. Dubuisson & M. Gaudeul. 2017. Origins of the fern genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) in New Caledonia: Multiple independent colonizations from surrounding territories and limited in situ diversification. *Taxon* 66: 1041–1064.
- Diem, J. & J. S. Lichtenstein. 1959. Las himenofiláceas del área argentino–chilena del sud. *Darwiniana* 11: 611–760.

- Doyle, J. J. and J. L Doyle. 1987 A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical Bulletin* 19:11–15.
- Ebihara, A., J.-Y. Dubuisson, K. Iwatsuki, S. Hennequin & M. Ito. 2006. A taxonomic revision of the Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280.
- Ebihara, A. & K. Iwatsuki. 2007. The Hymenophyllaceae of the Pacific area. 1. *Hymenophyllum* subgenus *Hymenophyllum*. *Bulletin of the National Science Museum, series B (Botany)* 33: 55–68.
- ESRI. 2010. *ArcMap 10.1*. Redlands, California: Environmental Systems Research Institute.
- Falkenberg, D. B. & J. C. Voltolini. 1995. The montane cloud forest in southern Brazil. Pp. 138–149 in *Tropical montane cloud forests*. ed. Hamilton, L. S., J.O. Juvik & F. N. Scatena. New York: Springer Verlag.
- Farrar, D. R. 1993. Hymenophyllaceae: film ferns family. Pp. 190–197 in *Flora of North America and North Mexico*. ed. N. R. Morin. New York: Oxford University Press, Inc.
- Gómez, L. D. & A. L. Arbeláez. 2009. *Flora de Nicaragua, tomo IV helechos*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Gonzatti, F. & P. G. Windisch. 2018. Flora of Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia* 69: 611–629.
- Gonzatti, F, P. G. Windisch, F. J. Scariot, S. Echeverrigaray, & M. R. Ritter. 2020. Revision of *Hymenophyllum* subg. *Sphaerocionium* (Hymenophyllaceae) in the Atlantic forest domain (Brazil), Based on Molecular and Morphological Evidence. *Systematic Botany*.
- Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuisson. 2003. Molecular systematics of the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae) based



on chloroplastic coding and noncoding regions. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 27: 283–301.

Hennequin, S., A. Ebihara, M. Ito, K. Iwatsuki, and J.-Y. Dubuisson. 2006a.

Phylogenetic systematics and evolution of the genus *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta). *Fern Gazette* 17: 247–257.

Hennequin, S., A. Ebihara, J.-Y. Dubuisson & H. Schneider. 2010. Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 47–59.

IUCN Standards and Petitions Committee. 2019. Guidelines for Using the IUCN

Red List Categories and Criteria. Version 14. Prepared by the Standards and Petitions Committee. Available on: <http://www.iucnredlist.org/documents/RedListGuidelines.pdf> (accessed December 2019).

Iwatsuki, K. 1984. Studies in the systematics of filmy ferns: VII. A scheme of classification based chiefly on the Asiatic species. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 35: 165–179.

Iwatsuki, K. 1985. The Hymenophyllaceae of Asia, excluding Malesia. *Journal of Faculty of Science, University of Tokyo* 12: 501–551.

JSTOR. 2019. *Global Plants on Jstor*. <http://plants.jstor.org/> (accessed February 2019).

Katoh, K., J. Rozewicki and K. D. Yamada. 2017. MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics* bbx108. <https://mafft.cbrc.jp/alignment/server/> (accessed Dec 2018).

- Kessler, M. & A. R. Smith. 2017. Prodrromus of a fern flora for Bolivia. X. Hymenophyllaceae. *Phytotaxa* 328: 201–226.
- Kumar, S., G. Stecher, and K. Tamura. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33: 1870–1874.
- Laínz, M. 1986. Hymenophyllaceae. Pp. 73–76 in Flora Iberica: plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Ed. Castroviejo, S., M Laínz, G. L. Gonzáles, P. Montserrat, F. M. Garmendia, J. Paiva & L. Villar. Madrid: Real Jardín Botánico, C.S.I.C.
- Larsen, C., M. M. Ponce, & M. A. Scataglini. 2013. Revisión de las especies de *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) del sur de Argentina y Chile. *Gayana Botanica* 70:274–329.
- Larsen, C., M. D. Arana, J. M. Acosta, and M.M. Ponce. 2017. Two new species segregated from *Hymenophyllum tunbrigense* (Hymenophyllaceae) in southern South America, based on morphological, anatomical, molecular and distributional evidence. *Phytotaxa* 303: 218–232.
- Lellinger D. B. 1989. *The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó*: part I, Psilotaceae though Dicksoniaceae. Series: Pteridologia n. 2A. Washington: American Fern Society.
- Lellinger, D.B. 1994. Hymenophyllaceae. Pp. 1-67 in *Flora of the Guianas. Series B: Ferns and Ferns allies*. Fasc. 3. ed. A. R. A. Görts-Van Rijn Koenigstein, Germany: Koeltz Scientific Books.
- Lellinger, D. B. 2002. *A modern multilingual glossary for Taxonomic Pteridology*. Pteridologia n. 3. Washington, DC: American Fern Society.
- Lineu, C. von. 1753. *Species Plantarum* 2: 1098.

- McNeill, J. 2014. Holotype specimens and type citations: General issues. *Taxon* 63: 112–113.
- Mickel J.T. & Smith A. R. 2004. *The pteridophytes of Mexico*. Memoirs of the New York Botanical Garden 88: 1–1054.
- Morton, C. V. 1968. The genera, subgenera and sections of the Hymenophyllaceae. *Contributions from the United States National Herbarium* 38: 153–214.
- Nagalingum, N., H. Schneider, and K. M. Pryer. 2007. Molecular phylogenetic relationships and morphological evolution in the heterosporous fern genus *Marsilea*. *Systematic Botany* 32: 16–25.
- Nylander, J. A. A. 2004. *MrModeltest v2*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Disponible at: <https://github.com/nylander/MrModeltest2>.
- Pabst, G.F.J. 1967. Alexandre Curt Brade. *Taxon* 16 (3): 161–252.
- Pacheco, L. 1995. *Hymenophyllum*. Pp. 63-71 in *Flora Mesoamericana*, v.1, Psilotaceae a Salviniaceae. ed. R. C. Moran. & R. Riba. Mexico: UNAM.
- Pichi Sermolli, R. E. G. 1977. Tentamen Pteridophytorum genera in taxonomicum ordinem redigendi. *Webbia* 31: 313–512.
- Prado, J. F., R. Y. Hirai & R. C. Moran. 2015. (046-048) Proposals Concerning Inadvertent Lectotypifications (And Neotypifications). *Taxon* 64: 651.
- Proctor, G. R. 1985. *Ferns of Jamaica: A guide to the Pteridophytes*. Dorchester, London: The Dorset Press.
- Proctor, G. R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Memoirs of The New York Botanical Garden* 53: 1–389.
- Pryer, K. M., A. R. Smith, J. S. Hunt, and J.-Y. Dubuisson. 2001. *RbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American*

*Journal of Botany* 88: 1118–1130.

Rivers, M. C., S. P. Bachman, T. R. Meagher, E. N. Lughadha, and N. A. Brummitt. 2010.

Subpopulations, locations and fragmentation: applying IUCN red list criteria to herbarium specimen data. *Biodiversity Conservation* 19: 2071–2085.

Ronquist F., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B.

Larget, L. Liu, M. A. Suchard, and J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematics Biology* 61:539–542.

Roux, J. P. 2009. Synopsis of the Lycopodiophyta and Pteridophyta of Africa, Madagascar and neighbouring islands. *Strelitzia* 23. South African National Biodiversity Institute, Pretoria.

Sehnem, A. 1971. Himenofiláceas. Pp. 01–98 in *Flora Ilustrada Catarinense* (Himen). ed. R. Reitz. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.

Smith, A. R. 1981. *Flora of Chiapas Part 2, Pteridophytes*. San Francisco: California Academic of Sciences.

Smith, A. 1995. *Hymenophyllaceae*. Pp. 159-185 in *Flora of the Venezuelan Guayana*. V2. Pteridophytes, Spermatophytes Acanthaceae-Araceae. Ed. P. E. Berry, B. K. Holst & K. Yatskievych. Hong Kong: Timber Press, Inc.

Soñora, F. X., S. Ortiz & J. Rodríguez-Oubiña. 1992. *Hymenophyllum wilsonii* Hooker (Hymenophyllaceae) in the Iberian Peninsula. *Rhodora* 94 (879): 316–318.

Souza-Chies, T. T., G. Bittar, S. Nadot, L. Carter, E. Besin, and B. Lejeune. 1997.

Phylogenetic analysis of Iridaceae with parsimony and distance methods using the plastid gene *rps4*. *Plant Systematic and Evolution* 204: 109–123.

Stafleu F.A., Cowan R.S. 1986. *Taxonomic literature: A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types*, vol. 1: A–G. 2 ed.

- Utrecht/Antwerpen: Bohn, Scheltema & Holkema & The Hague/Boston: dr. W. Junk b.v., Publishers, 1136 pp.
- Stolze R. G. 1976. *Ferns and ferns allies of Guatemala: part I, Ophioglossaceae through Cyatheaceae*. Vol. 39. Chicago: Field Museum of Natural History.
- Stöver, B. C. and K. F. Müller. 2010. TreeGraph 2: Combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. *BMC Bioinformatics* 11: 7.
- Stuessy, T. F. 1990. *Plant Taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*. New York: Columbia University Press.
- Sturm, J. W. 1859. Hymenophyllaceae. Pp. 239–304 in *Flora Brasiliensis*, vol. 1(II), ed. C.V. Martius. Leipzig: Frid. Fleischer in Comm.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 4. Sunderland: Sinauer Associates.
- Tryon, A. F. 1965. Trichomes and Paraphyses in Ferns. *Taxon* 14: 214–218.
- Tryon, R. M. & R. G. Stolze. 1989. Pteridophyta of Peru. *Fieldiana, Botany* 20: 49–96.
- Turland, N. J., J. H. Wiersema, F. R. Barrie, W. Greuter, D. L. Hawksworth, P.S. Herendeen, S. Knapp, W.-H. Kusber, D.-Z. Li, K. Marhold, T. W. May, J. McNeill, A. M. Monro, J. Prado, M. J. Price, and G. F. Smith (eds.). 2018. *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
- YOUNG, K. R. & B. LEON. 1991. Diversity, ecology and distribution of high-elevation pteridophytes within Rio Abiseo National Park, North-Central Peru. *Fern Gazette* 14: 25–39.
- Wagner, W. H. 1964. Paraphyses: Filicinea. *Taxon* 13: 56–64.
- Windisch, P.G. 2000. On the itineraries of Alfred & Alexander Curt Brade in Costa

Rica. *American Fern Journal*. 90: 108–109.

Windisch, P. G. 2014. Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no Estado do Rio Grande do Sul. *Pesquisas, Botânica* 65: 15–48.

APÊNDICE 1. Espécimes (espécie, voucher e país) utilizados na análise filogenética com seus respectivos números de *GenBank* para os marcadores *rbcl*, *rbcl-accD*, *rps4-trnS* e *trnG-R*; novas sequências geradas para este estudo são apresentadas com um asterisco; a presença de um traço representa a ausência de dados. (*H.* = *Hymenophyllum*).

*H. apiculatum* Mett. ex Kuhn, J.-Y. Dubuisson HV 1997-23, Venezuela, AF275642, AY775438, AY775411, GU200697. *H. armstrongii* (Baker) Kirk, A. R. Smith 2610, s.l., AY095109, AY095128. *H. armstrongii* A. Ebihara 01122-03, Nova Zelândia, AB162691, GU200698. *H. asperulum* Kunze, C. Larsen 167, Argentina, KY688276, KY688281, KY688286, KY624598. *H. asperulum* Kunze, C. Larsen 164, Argentina, KY688277, KY688282, KY688287, KY624599. *H. barbatum* (Bosch) Baker, A. Ebihara 000319-01, Japão, AB064287, AB064299. *H. barbatum* (Bosch) Baker, J. Muzinger 297, Laos, AY095124, GU200699. *H. caespitosum* Gaudich., W.C. Taylor 6076, P and F, AF275649, AY095130. *H. caespitosum*, P. Danton s.n., Chile, Ilhas de Juan Fernadez, GU200700. *H. caespitosum*, T.A. Ohsawa 2014, Chile, AB191456. *H. cordobense* (Hieron.) C. Larsen & M.D. Arana, C. Larsen 107, Argentina, KY688279, KY688284, KY688289, KY624601. *H. cordobense*, C. Larsen 140, Argentina, KY688280, KY688285, KY688290, KY624602. *H. cordobense*, F.O. Zuloaga 11323, Argentina, KY688278, KY688283, KY688288, KY624600. *H. cruentum* Cav., M. Wedin H38, AY095107, AY095133. *H. cruentum*, T.A. Ohsawa 2015, Chile, AB191455.

*H. cruentum*, P. Danton s.n., Chile, Ilhas de Juan Fernandez, GU200701. *H. cupressiforme* Labill., A. Ebihara 010915-01, Austrália, AB496560, AB496560, AB496582, AB496600. *H. demissum* (G. Forst.) Sw., Glasgow B. G. 830, cult. Royal Botanic Garden of Edinburgh, Nova Zelândia, AY775416, GU200702. *H. deplanchei* Mett., A. Ebihara 001224-03, Nova Caledônia, AB064288. AB064300, *H. deplanchei*, J. Muzinger 367, s.l., AY095136. *H. deplanchei*, J. Muzinger 368, s.l., GU200703. *H. dicranotrichum* (Pr.) Sadeb., T.A. Ohsawa 2019, Chile, AB496562, AB496562, GU200682, GU200704. *H. dilatatum* (G.Forst.) Sw., W. C. Taylor 90584, UC, AY095138. *H. dilatatum*, D. Callen s.n., Nova Zelândia, GU200706. *H. dimidiatum* Mett., A. Ebihara 001225-08, Nova Caledônia, AB064289, AB064301, GU200683, GU200707. *H. exsertum* Wall., H. Tsukaya 9821046, Índia, AB496567, AB496567, AB496588, AB496604. *H. feejeense* Brack., J. Game s.n., Fiji, GU200663, GU200672, GU200684, GU200708. *H. flabellatum* Labill., Tahiti, AY775417. *H. flabellatum*, J. Nitta 63, French Polynesia, Moorea, EU123067. *H. fucooides* (Sw.) Sw., M. Kessler 7053 et al., s.l., AY095142. *H. fucooides*, J.-H. Dubuisson HV 1997-9, Venezuela, GU200710. *H. fucooides*, F. Gonzatti 4021, Brasil, XXXXXX\*, XXXXXX\*. *H. hirsutum* (L.) Sw. (I), J.-Y. Dubuisson HR 1999-6, French, La Réunion, AY775407, AY775450, AY775432, GU200712. *H. megachilum* C.Presl, F. Gonzatti 3002, Brasil, XXXXX\*, XXXXX\*. *H. megachilum*, F. Gonzatti 3140, Brasil, XXXXX\*, XXXXX\*. *H. megachilum*, F. Gonzatti 3315, Brasil, XXXXX\*, XXXXX\*. *H. megachilum*, F. Gonzatti 3993, Brasil, XXXXX\*, XXXXX\*. *H. megachilum*, F. Gonzatti 4340, Brasil, XXXXX\*, XXXXX\*. *H. multifidum* (G.Forst.) Sw., E. Ebihara 011217-06, Nova Zelândia, GU200664, GU200673, GU200686, GU200717. *H. peltatum* (Poir.) Desv., E. Grangaud 1515, França, La Réunion, GU200718. *H. peltatum*, T. Arikawa 298, Malásia, AB496601. *H. perrieri* Tardieu, G. Rouhan 456, Madagascar, AB496578, AB496578, AB496598, GU200719.

*H. polyanthos* (Sw.) Sw., *unknow 40*, French Polynesia, Tahiti, AY775425, GU200720.  
*H. pumilum* Hook. & Baker, *E. Ebihara 040126-01*, Nova Zelândia, AB496574,  
AB496574, AB496594, AB496608. *H. revolutum* Colenso, *D. Callen s.n.*, Nova  
Zelândia, GU200666, GU200675, GU200690, GU200722. *H. rolandi-principis*  
Rosenst., *H. van der Werff 16045*, Nova Caledônia, AY095110, AB083286, AY095143,  
GU200723. *H. serrulatum* (C.Presl) C.Chr., *A. Ebihara 000223-009*, Malásia,  
AB496565, AB496565, AB496586, AB496602. *H. sibthorpioides* (Bory) Mett.,  
*J.-Y. Dubuisson HR-1999-1*, La Reunion., AY095117, AB162688, AY095127. *H.*  
*sibthorpioides*, *G. Rouhan 273*, Madagascar, GU200726. *H. subdimidiatum* Rosenst., *A.*  
*Ebihara 001226-01*, Nova Caledônia, AB064290, AB064302. *H. subdimidiatum*, *J.*  
*Muzinger 978*, s.l., AY095140. *H. subdimidiatum*, *J. Muzinger 678*, Nova Caledônia,  
GU200727. *H. tenellum* D. Don, *J.-Y. Dubuisson HR-1999-27*, La Réunion, AY095116,  
AB191453, AY095126. *H. tenellum*, *S. Hennequin 2002-10*, La Réunion, GU200728. *H.*  
*tunbridgense* (L.) Sm., *S. Hennequin 2004-2*, Portugal, GU200670, GU200679,  
GU200694, GU200731. *H. tunbridgense*, *F. Katzer 5*, Escócia, GU200671, GU200680,  
GU200695, GU200732. *H. tunbridgense*, *G. Rouhan 505*, Tanzânia, AB496576,  
AB496576, AB496596, GU200733. *H. villosum* Colenso, *A. Ebihara 011223-01*, Nova  
Zelândia, AB191454. *H. villosum*, *D. Callen s.n.*, Nova Zelândia, AY775429, GU214753.  
*H. wilsonii* Hook., *F. Katzer 01*, Escócia, GU200669, GU200679, GU200693,  
GU200729.



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A revisão taxonômica das espécies do gênero *Hymenophyllum* no domínio da Mata Atlântica foi baseado no estudo de uma base amostral de cerca de 4.500 amostras depositadas em 67 herbários. Adicionalmente, 12 expedições de campo foram realizadas ao longo da área de estudo, cobrindo oito estados brasileiros: Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais, Bahia e Pernambuco. Sequências de DNA de 49 amostras de *Hymenophyllum* da área de estudo foram sequenciadas para este estudo, muitas das quais representam o primeiro acesso às informações genéticas da espécie.

No tratamento taxonômico foram inclusos dados moleculares, levando o estudo das espécies ocorrentes na região a outro nível, permitindo melhor entender melhor alguns grupos de espécies de difícil diferenciação nos tratamentos tradicionais, baseados puramente em caracteres morfológicos e anatômicos. São apresentadas descrições morfológicas, dados ecológicos e atualizações no status de conservação e mapas de distribuição geográfica de 26 espécies. No total, 40 novas lectotipificações foram propostas, além da apresentação de um nome novo e uma espécie nova. Duas chaves de identificação, uma para os subgêneros de *Hymenophyllum* e outra para as espécies ocorrentes na área de estudo foram apresentadas. A chave geral para identificação das espécies será atualizada com as espécies de ocorrência amazônica e posteriormente será publicada virtualmente na sinopse de *Hymenophyllum* no Brasil, junto ao projeto Flora do Brasil 2020, do qual o autor e o coorientador desta tese participam como responsáveis pela revisão taxonômica do grupo.

O estudo das espécies através da associação de técnicas que visem uma melhor caracterização, tanto das estruturas morfológicas, bem como das relações filogenéticas do grupo, permitiu a obtenção de dados mais robustos para sustentar as delimitações taxonômicas dos taxa. As análises de microscopia eletrônica de varredura e de biologia molecular mostraram-se bastante eficientes neste contexto de interpretar os *taxa* em uma abordagem evolutiva.

Dentro dos cinco subgêneros estudados, percebeu-se que o conjunto de caracteres morfológicos úteis na delimitação dos *taxa* é bastante heterogêneo. Enquanto que em *Sphaerocionium* há um peso significativo na presença/ausência dos tricomas estrelados e sua configuração morfológica, nos demais grupos este caractere é pouco importante, até mesmo porque as frondes podem ser glabras. Este aspecto impõe um desafio no estudo de *Hymenophyllum* por depender de um estudo muito particular para cada um dos subgêneros.

Alguns complexos de espécies existentes, como: *Hymenophyllum hirsutum*, *H. polyanthos* e *H. tunbrigense*, puderam ser melhor compreendidos a partir do estudo das relações filogenéticas. Algumas destas relações puderam ser sustentadas por caracteres clássicos dentro do grupo, bem como pela evidência de caracteres não usuais, como a presença de paráfises, depósitos farináceos nos rizomas ou então a morfologia dos receptáculos. Estas abordagens reforçam que o desenvolvimento de estudos de morfologia básica no grupo pode trazer novidades que podem ser úteis, tanto no entendimento das relações evolutivas dos *taxa*, bem como para constituir caracteres diagnósticos nas chaves de identificações.

Como propósito futuro, devem ser considerados estudos que visem uma caracterização anatômica dos esporófitos, principalmente dos vasos condutores, que podem ser úteis especialmente nos grupos onde os caracteres vegetativos são

escassos, como em *Mecodium* e *Hymenoglossum*. Outro caractere que parece ser de importância para o entendimento da história evolutiva das espécies de *Hymenophyllum* em geral, incluindo a delimitação dos taxa, seria uma abordagem citogenética mais detalhada. Estes estudos podem incluir contagem do número de cromossomos básico e análises de citometria de fluxo. Do ponto de vista molecular, o aumento gradativo do sequenciamento de outras regiões do DNA plastidial e nuclear podem contribuir para elucidar muitas questões sobre hibridação, poliploidia e evolução reticulada de alguns complexos de espécies.

No contexto de distribuição geográfica e ecológica, percebe-se uma congruência bastante forte entre as os padrões apresentados pelas espécies estudadas. Ao contrário dos demais gêneros de Hymenophyllaceae, *Hymenophyllum* apresenta, no domínio da Mata Atlântica, distribuição essencialmente às formações florestais das Florestas Ombrófila Densa e Ombrófila Mista dos níveis montano e altomontano, sobretudo acima de 750 m. Algumas espécies, como *Hymenophyllum hirsutum*, *H. sturmii* e *H. schomburgkii* estendem a distribuição para formações de menor altitude (nível do mar), onde geralmente ocorrem com populações menores ou restritas. As formações nebulares, com frequente formação de neblina e temperaturas amenas, constituem o ambiente preferencial para o desenvolvimento das espécies de *Hymenophyllum*. Talvez, esta afinidade ecológica seja explicada pela origem evolutiva austral do grupo (Nova Zelândia). Esta característica faz com que sua distribuição de *Hymenophyllum* seja centra nas cadeias de montanhas úmidas do domínio da Mata Atlântica. Uma rarefação das populações ou mesmo uma interrupção dos contínuos de distribuição fica evidente em dois limites, ao sul, a partir do paralelo 29° S (Caxias do Sul, RS) e ao norte do paralelo 11° S (Santa Terezinha, BA).

Alguns padrões biogeográficos são identificados, principalmente nos subgêneros onde a riqueza de espécies é maior. No subgênero *Sphaerocionium* o padrão de distribuição disjunta entre a Mata Atlântica com as florestas tropicais do norte da América do Sul e América Central é um modelo que ainda precisa ser estudado do ponto de vista da biogeografia histórica, para identificar a origem destas linhagens e elucidar os eventos biogeográficos que resultaram em tal padrão. O mesmo pode ser aplicado ao subgênero *Mecodium*. Já nos subgêneros *Hymenophyllum*, *Globosa* e *Myrmecostylum* o padrão disjunto é evidente com as formações do extremo sul da América do Sul. Somente quatro subgêneros apresentam espécies endêmicas no domínio da Mata Atlântica: *Hymenophyllum delicatulum*, *H. glaziovii*, *H. rufum*, *H. venustum* e *H. vestitum* no subgênero *Sphaerocionium*; *H. sturmii* e *H. viridissimum* no subgênero *Mecodium*; *H. caudiculatum* no subgênero *Globosa*; e, *H. megachilum* e *H. bradeanum* no subgênero *Hymenophyllum*.

No que tange a conservação das espécies, na área do domínio da Mata Atlântica são encontradas espécies em diferentes status de conservação, desde espécies pouco preocupantes (LC) (9 spp.), por apresentar distribuição geográfica ampla e extensivas populações na área de estudo, até espécies regionalmente extintas, como *Hymenophyllum trapezoidale*, não coletada desde 1941. Onze espécies são consideradas como vulneráveis (VU), duas como em perigo (EN) e uma quase ameaçada (NT). Duas espécies são consideradas como deficientes de dados, pelo desconhecimento dos reais padrões de distribuição geográfico e o número de populações existentes na natureza. Embora as espécies tenham crescimento rizomatoso e dispersão por esporos, algumas espécies apresentam populações

bastante reduzidas e de ocorrência bastante restrita dentro da área geográfica que ocupam.

O fato das espécies de *Hymenophyllum* ocorrerem basicamente em florestas nebulares, os riscos de extinção associados são relativamente baixos, pois constituem áreas de relevo acidentado, muitas vezes próximos a cursos d'água, ou cumes onde o desenvolvimento das atividades agrícolas é supostamente impraticável. Entretanto, um fato importante é que nas áreas campestres próximas geralmente a pecuária é desenvolvida, e esta, representa o principal impacto às espécies, pois o gado altera a composição do sub-bosque e dos substratos onde as espécies crescem. Embora muitos táxons apresentem ampla distribuição, muitas espécies apresentam populações não contínuas, o que as torna relevantes do ponto de vista de conservação. Futuramente, estudos de modelagem de nicho poderão direcionar esforços de coleta para outras localidades, e conseqüentemente reduzir o nível de ameaça das espécies.

## APÊNDICE I:

MANUSCRITO PUBLICADO NO ÂMBITO DO PROJETO FLORA DO ESPÍRITO SANTO, NO PERIÓDICO  
RODRIGUÉSIA, NO ANO DE 2018.



## Flora do Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) Flora of Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae)

Felipe Gonzatti<sup>1,2,\*</sup> & Paulo Gintar Windisch<sup>2</sup>

### Resumo

É apresentado o inventário das espécies do gênero *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) ocorrente no estado do Espírito Santo. O tratamento taxonômico inclui descrições das espécies, comentários e imagens dos tíxons, bem como, chaves de identificação dos gêneros de Hymenophyllaceae ocorrentes na área de estudo e no Brasil e das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes no Espírito Santo. O padrão de distribuição das espécies, juntamente com observações ecológicas também estão inclusos. No total foram encontradas 15 espécies pertencentes a cinco subgêneros. As espécies ocorrem amplamente no bioma Mata Atlântica, em florestas ombrófilas e nebulares, com exceção de *Hymenophyllum caparaóense* que é endêmica no Parque Nacional do Caparaó. **Palavras-chave:** biodiversidade, filicinae, florística, Mata Atlântica, samambaias.

### Abstract

The inventory of species of *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae) occurring in state of Espírito Santo is presented. The taxonomic treatment includes: description, comment, images and key of species of *Hymenophyllum* occurring in state of Espírito Santo, as well as, a key for Hymenophyllaceae genera occurring in study area and Brazil. The geographical distribution pattern and ecological notes also are included. A total of 15 species belonged to five subgenera were recorded. The species are wide distribution in Atlantic Forest biome, in ombrophilous forest and nebulous forest, with exception of *Hymenophyllum caparaóense* which is endemic of Caparaó National Park.

**Key words:** biodiversity, filices, floristic, Atlantic Forest, ferns.

### Introdução

Hymenophyllaceae Mart. compreende cerca de 600 espécies distribuídas nas florestas tropicais úmidas com poucos representantes nas regiões temperadas (Iwatsuki 1990). Sua distribuição está relacionada predominantemente aos ambientes florestais, nebulares, entornos de cachoeiras e sobre rochas úmidas ao longo de riachos (Ebihara *et al.* 2007). Sua morfologia é distinta dentre as samambaias, pois a maioria das espécies apresenta uma única camada de células de espessura no tecido laminar (Iwatsuki 1990). Esta característica, juntamente com soros marginais em forma de indúcio tubular-campanulado ou bivalvo e com esporângios apresentando ângulo oblíquo em relação ao receptáculo, constituem sinapomorfias importantes para a delimitação de

Hymenophyllaceae como um grupo monofilético (Tryon & Stolze 1989; Pryer *et al.* 2001; Smith *et al.* 2006; Ebihara *et al.* 2006; Christenhusz & Chase 2014).

Segundo a classificação proposta por Ebihara *et al.* (2006) são aceitos nove gêneros, sendo as espécies com indúsios bivalvos incluídas em um único gênero (*Hymenophyllum*) e as demais, com indúsios tubulares, foram segregadas em oito gêneros distintos: *Didymoglossum* Desv., *Crepidomanes* C.Presl, *Polyphlebium* Copel., *Vandenboschia* Copel., *Trichomanes* L., *Abrodictyum* C.Presl, *Cephalomanes* C.Presl e *Callistopteris* Copel.

O gênero *Hymenophyllum* compreende cerca de 250 espécies distribuídas em todo o mundo (Ebihara *et al.* 2006). Recentemente os estudos filogenéticos com o gênero, utilizando os

<sup>1</sup> Universidade de Caxias do Sul, Morbizio, R. Francisco Getúlio Vargas 1130, 95070-960, Caxias do Sul, RS, Brasil.

<sup>2</sup> Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Depto. Botânica, Prog. Pós-graduação em Botânica, Campus do Vale, Petrólio 41545, 91101-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

\* Autor para correspondência: fgonzatti@ucs.br

marcadores *rbcL*, *rps4-trnS* e *rps4*, têm revelado a história evolutiva deste grupo (Pryer *et al.* 2001; Hennequin 2003; Hennequin *et al.* 2010). Ebihara *et al.* (2006) propuseram uma divisão do gênero em 10 subgêneros, com base em análises filogenéticas e morfológicas, sendo: *Cardiomanas* (monotípico da Nova Zelândia), *Diplophyllum* (monotípico da Nova Zelândia), *Fuciformia* (duas espécies distribuídas no sul do Chile e Nova Zelândia), *Pleuromanas* (cerca de cinco espécies distribuídas no Paleotrópico, especialmente na região do Pacífico).

No Brasil, ocorrem os subgêneros *Hymenophyllum* (cerca de 100 espécies de distribuição cosmopolita), *Mecodium* (cerca de 35 espécies e distribuição cosmopolita), *Globoosa* (cerca de 25 espécies, distribuição na Ásia e Pacífico com apenas uma espécie na América), *Hymenoglossum* (três espécies conhecidas, ocorrendo no centro e sul da América e Madagascar), *Myrmecostylum* (oito espécies conhecidas, distribuídas no sul da América, Nova Zelândia e Nova Caledônia) e *Sphaerocionium* (cerca de 70 espécies de distribuição cosmopolita mas com maior diversidade no Neotrópico) (Ebihara *et al.* 2006).

Atualmente estima-se que, no Brasil, a família Hymenophyllaceae esteja representada por cerca de 88 espécies e o gênero *Hymenophyllum* por 32 espécies, distribuídas em todas as formações florestais, sendo a Amazônica e a Mata Atlântica, os biomas mais diversificados, e em ambos os biomas, carecem de revisões taxonômicas ou estudos florísticos com o grupo (Prado *et al.* 2015).

A Mata Atlântica constitui um dos biomas mais importantes para a ocorrência de samambaias e licófitas no Brasil, apresentando alta riqueza florística e elevadas taxas de endemismos (Salino & Almeida 2008). Neste contexto, o estado do Espírito Santo compreende uma das áreas com maior riqueza de espécies de samambaias e licófitas (439) (Prado *et al.* 2015), devido a apresentar uma diversidade fitofisionômicas que inclui Formações Pioneiras, Florestas Estacionais e Florestas Ombrófilas (Garbin *et al.* 2017), mas ainda pouco conhecido pela escassez de inventários florísticos e floras detalhadas.

O histórico acerca dos estudos taxonômicos e de inventários florísticos no estado do Espírito Santo não é extenso, visto que são poucos os trabalhos que surgem na bibliografia, dentre eles estão: Brade (1947), Behar & Viégas (1992),

Viégas-Aquije & Santos (2007), Andrade *et al.* (2016), Sylvestre *et al.* (2016), nos quais a família Hymenophyllaceae aparece com poucos representantes (de 2 a 11 espécies são apontadas nos levantamentos acima citados). Tal fator pode estar atrelado a carência de amostragem, mas também pela falta de chaves de identificação para correta determinação das espécies.

O objetivo desse trabalho é apresentar a primeira parte do tratamento taxonômico das espécies de Hymenophyllaceae ocorrentes no estado do Espírito Santo, que corresponde ao gênero *Hymenophyllum*, fornecendo ilustrações, descrições das espécies e comentários acerca da taxonomia, distribuição geográfica e habitat de cada uma.

### Material e Métodos

Para a compilação desta listagem, foram realizadas revisões nos materiais dos seguintes herbários: BHCN, CESJ, HUCC, ICN, MBML, SP, SPF, UPCB e VIES (acrônimos conforme Thiers, continuamente atualizado). Os materiais depositados no Herbários NY e RB foram consultados de forma virtual, por meio das imagens disponibilizadas. As definições nomenclaturais de morfologia seguiram Lellinger (2002), com exceção dos tricomas, no qual foi adotada a nomenclatura descrita por Morton (1947). A delimitação das espécies foi baseada nos conceitos aplicados nas mais diferentes revisões taxonômicas do grupo, bem como de floras realizadas no Neotrópico, sendo: Morton (1947), Diem & Lichtenstein (1959), Stolze (1976), Kramer (1978), Proctor (1985), Lellinger (1984), Lellinger (1989), Tryon & Stolze (1989), Windisch (1992; 2014), Larsen *et al.* (2013), bem como no conhecimento dos autores.

Observações de hábitat e ecologia foram obtidos com base na bibliografia, informações presentes nas exsicatas e observações diretas em campo. As definições de altitude referem-se à variação altitudinal da espécie dentro de seu padrão geral de distribuição, conforme observado no material examinado e na bibliografia. Algumas espécies, mesmo sem registros explícitos dentro da área política do estado do Espírito Santo foram incluídas por apresentarem ocorrência em áreas limítrofes. As imagens detalhadas dos esporófitos foram obtidas de espécimes representativos depositados nas coleções supracitadas, através de estereomicroscópio Leica EZ4D com câmera acoplada.



### Resultados e Discussão

**Hymenophyllaceae** Mart., Consp. Regn. Veg. 3. 1835.

Plantas geralmente terrestres, rupícolas, epífitas ou hemiepífitas, ocorrendo em ambientes úmidos, juntos a cursos d'água; caule geralmente fino, rizomatoso, longo, coberto por tricomas, por vezes robusto e ereto dando origem a plantas rosetadas; frondes normalmente monomorfas, espaçadas ou fasciculadas, dimorfas em algumas espécies, sem articulação com o rizoma, inteiras, flabeladas ou lineares até mais de três vezes decomposta; escamas ausentes, porém com indumento de tricomas muito variados, desde

tricomas glandulares unicelulares, simples, ou até 2-3 estrelado pluricelulares; nervação flabelada, catádroma ou anádroma, em geral livre, raramente anastomosante, falsas vênulas presentes ou ausentes; tecido laminar em geral com uma única camada de células; indúsios dos soros marginais, tubulares ou bivalvos, imersos ou não no tecido laminar, às vezes pedunculados; receptáculo dos soros pode ser curto ou longo, imerso ou exserto ao tubo do indúσιο, sempre como um prolongamento da nervura; esporângios sésseis a subsésseis, com anel transversal oblíquo não interrompido pelo pedicelo; esporos triletes e clorofilados de tamanhos variados entre 20 a 100µ.

### Chave de identificação dos gêneros de Hymenophyllaceae ocorrentes no estado do Espírito Santo e no Brasil

1. Indúσιο bivalvo, valvas orbiculares, fendidas até a metade ou base do indúσιο, nunca tubular, receptáculos geralmente inclusos..... *Hymenophyllum*
- 1'. Indúσιο tubular, obcônico ou infundibuliforme, valvas quando fendidas, somente na porção exserta ao tubo; receptáculo filiforme, geralmente exserto.
  2. Plantas com poucas raízes sobre o rizoma, estas delicadas (0,2-0,4 mm diam.), ou ausentes.
    3. Frondes geralmente pequenas, menos de 5 cm comp., inteiras, flabeliformes ou pinatífidas; falsas vênulas presentes no tecido laminar; raízes verdadeiras ausentes..... *Diymoglossum*
    - 3'. Frondes em geral maiores que 6 cm comp., fronde mais decomposta, raro inteira, falsas vênulas ausentes no tecido laminar, raízes verdadeiras presentes ou ausentes.
      4. Raízes verdadeiras presentes, finas; indúsios tubulosos ou infundibuliforme; alas da raque plana ou levemente ondulada..... *Polyphlebium*
      - 4'. Raízes verdadeiras ausentes; indúsios obcônicos; alas da raque ondulada..... *Crepidomanes*
  - 2'. Plantas com numerosas raízes, robustas (0,5 mm ou mais diam.).
    5. Tricomas ausentes nas margens dos segmentos laminares.
      6. Caule reptante; frondes espaçadas, tricomas clavados presentes no estípite e raques..... *Vandenboschia*
      - 6'. Caule ereto a subereto; frondes cespitosas, tricomas clavados ausentes no estípite e raque..... *Adrodictyum*
    - 5'. Tricomas presentes nas margens dos segmentos laminares..... *Trichomanes*

*Hymenophyllum* J. E. Smith, Mém. Acad. Roy. Sci. Turin 5: 418, t.9, fig. 8. 1793.

Plantas epífitas, rupícolas, humícolas ou ocasionalmente terrestres. Caule rizomatoso, longo reptante, filiforme, ou raro robusto, geralmente provido de tricomas castanhos a avermelhados adpressos ou patentes; frondes geralmente espaçadas, determinadas ou não. Frondes férteis e estéreis isomorfas, simples, pinatisssectas muitas vezes decompostas, 2-60 cm compr.; estípite delicado a rígido, frequentemente alado, principalmente no

subgênero *Sphaerocionium* recoberto por distintas combinações de tricomas; lâmina desde lineares a deltoides, nervação anádroma, sem falsas vênulas; segmentos terminais geralmente estreitos e filiformes, com os ápices arredondados ou emarginados, margens inteiras a serradas; indúσιο parcialmente ou não imerso no tecido laminar, suborbicular a elíptico ou obovado, profundamente fendido ou não, base por vezes cônica, porém nunca tubular; receptáculo filiforme, capitados ou espatulados, curto ou longo, geralmente incluso no indúσιο; esporângios

crescendo ao longo dos receptáculos, ou então somente no ápice desde, em número variado.

Gênero com cerca de 250 espécies, com distribuição majoritariamente tropical, com

espécies em áreas temperadas (Ebihara *et al.* 2006). No Espírito Santo ocorrem 15 espécies que podem ser distinguidas com base nos caracteres apresentados na chave abaixo.

#### Chave de identificação das espécies de *Hymenophyllum* ocorrentes no estado do Espírito Santo

1. Plantas com tricomas simples ou ramificados, multicelulares, dispersos sobre estípite, raque, nervuras e/ou superfície laminar (Subg. *Sphaerocionium*).
2. Tricomas presentes no estípite, raque, nervuras e superfície laminar (grupo *Lanata*).
3. Plantas robustas, lâmina geralmente com mais de 2,5–3,5 cm larg., raque não alada em toda sua extensão, geralmente no último terço distal; tricomas da raque e nervuras densos e de coloração arruivada.
  4. Pinas perfeitamente pecioladas; segmentos da pina geralmente simples, poucos bifidos; nervuras com expansões laminares em ambas as faces ..... 10. *Hymenophyllum plumocum*
  - 4'. Pinas adnatas à raque ao menos a partir do segundo terço distal da fronde; segmentos da pina flabelados, ou mais decompostos; nervuras sem expansões laminares em ambas as faces da pina ..... 13. *Hymenophyllum ruflum*
- 3'. Plantas geralmente de dimensões menores (lâmina com menos de 2,5 cm larg.), raque alada em toda sua extensão; tricomas da raque e nervuras dispersos, e de coloração hialina.
  5. Tricomas da superfície laminar e das nervuras estipitados, de comprimento uniforme, com célula basal de 0,1 mm de compr. ou maiores; pinas formadas por segmentos lineares, simples ou no máximo bifidos nos basais ..... 15. *Hymenophyllum venustum*
  - 5'. Tricomas da superfície laminar e das nervuras sésseis a subsésseis, de comprimento desigual, geralmente com célula basal menor que 0,1 mm de compr., apenas alguns tricomas das nervuras atingindo ou ultrapassando esta medida; pinas formadas por 1–5 segmentos flabeliformes ..... 5. *Hymenophyllum fragile*
- 2'. Tricomas restritos ao estípite, raque, nervuras, ou margem da superfície laminar, nunca disperso sobre a superfície laminar (grupo *Ciliata*).
6. Raque completamente alada em toda sua extensão.
  7. Estípite alado em toda sua extensão; tricomas simples, furcados ou estrelados, sobre as nervuras e margem da superfície laminar em ambas as faces da fronde ..... 6. *Hymenophyllum hirsutum*
  - 7'. Estípite alado somente no terço distal; tricomas simples, furcados ou estrelados restritos à face adaxial da fronde, face abaxial glabra ..... 8. *Hymenophyllum microcarpum*
- 6'. Raque não alada, ou somente alada no terço distal.
  8. Lâminas com até 1,5–2,2 cm de larg.; pinas com até 1,5 cm de compr., flabeliformes ..... 4. *Hymenophyllum elegans*
  - 8'. Lâminas com largura superior a 2,5 cm; pinas com mais de 1,5 cm de compr., romboides ou lanceoladas.
    9. Segmentos da pina, em ambos os lados acroscópico e basiscópico, simples, raro primeiro ou segundo par de segmentos furcados ou flabelados na região proximal, junto a raque; tricomas sobre margem da superfície laminar e nervuras estrelados, densos ..... 12. *Hymenophyllum pulchellum*
    - 9'. Segmentos da pina, em ambos os lados acroscópico e basiscópico, furcados, flabelados ou pinados, somente os últimos segmentos apicais simples; tricomas sobre margem da superfície laminar e nervuras furcados ou furcado-estrelados, esparsos ..... 2. *Hymenophyllum caparaoense*
- 1'. Plantas glabras, ou com tricomas com 1–2 células, glandulares ou não, porém nunca estrelados, restritos a raque ou nervuras, perceptíveis somente em frondes jovens.

10. Margem dos indúsios denteada ou ciliada.
11. Soros dispostos em ambos os lados (basiscópico e acroscópico) da pina; margem dos indúsios ciliada (subg. *Myrmecostyllum*) ..... 7. *Hymenophyllum magellanicum*
- 11'. Soros dispostos somente no lado acroscópico da pina; margem dos indúsios denteada, porém, nunca ciliada (subg. *Hymenophyllum*) ..... 14. *Hymenophyllum tunbrigense*
- 10'. Margem dos indúsios inteira, por vezes ondulada a crispada, porém nunca com recorte evidente.
12. Receptáculos dos soros curto e spatulado, com largura na porção apical superior a 0,3 mm (subg. *Glabosa*) ..... 3. *Hymenophyllum caudiculatum*
- 12'. Receptáculos dos soros longos ou curtos, porém sempre de formato filiforme a clavado, largura nunca superior a 0,3 mm.
13. Frondes inteiras ou pinatífidas (subg. *Hymenoglossum*) ..... 1. *Hymenophyllum asplenoides*
- 13'. Frondes pinadas a 3–4 vezes mais divididas (subg. *Mecodium*).
14. Indúsios globosos, nunca alongados, ovados ou oblongos; segmentos laminares férteis com uma constrição na superfície laminar junto a base do indúsio; tricomas glandulares de 1–2 células presentes sobre as nervuras em ambas as faces da fronde, mais perceptíveis logo abaixo dos indúsios ..... 9. *Hymenophyllum myriocarpum*
- 14'. Indúsios oblongos, ovados ou triangulares; segmentos férteis contínuos, não constritos; nervuras glabras ..... 11. *Hymenophyllum polyanthos*

1. *Hymenophyllum asplenoides* (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 2: 98. 1800. Fig. 1a

Rizoma filiforme, ramificado, marrom claro, 0,4–5,5 mm diam., tricomas pardacentos, simples, multicelular (5–7 cel.), 1–2 mm compr., adpressos sobre o rizoma, densos junto aos meristemas, escassos e deciduos na maturidade; frondes remotas a contiguas, (12,5–)3–15 × (2,2–)1,1–3,2 cm, determinadas; estípite marrom, cilíndrico, 0,4 mm de diam., 1–5,4 cm compr., não alado, ou somente 2–3 mm alado no ápice; lâmina linear, oblonga, ou lanceolada, inteira ou por vezes pinatífida ou pinatissecta, (8,7–)2–10,5 × (2,2–)1,1–3,2 cm, completamente glabra; raque marrom, cilíndrico, completamente alada, margem inteira, plana; pinas 2,2 × 1,6 cm, triangulares a trapeziformes, geralmente dimidiadas, alternas, pinatífidas, lado basiscópico com 1–2 nervuras, lado acroscópico 2–3 dicotomicamente divididas; segmentos lineares, curtos 1–3 × 2–4 mm, geralmente terminando com um soro, margem inteira, plana, por vezes ondulada ou levemente crispada; soros distribuídos ao longo de toda a fronde, 1–9 por pina, geralmente de coloração pardacenta em material recém-herborizado; indúsios orbiculares a ovados, com ápice obtuso, não imerso no tecido laminar, base truncada a obtusa, 1,9–2 × 2,1 mm, glabro; receptáculo filiforme ca. 0,8 × 0,1 mm, com a região meristemática orbicular.

**Material examinado:** Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 28.VI.2008, A. Salino et al. 13703 (BHCB); P.H. Labiak et al. 4831 (MBML, UPCB). Divino São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, 10.IX.2008, A. Salino et al. 13857 (BHCB); 10.II.2011, F.S. Souza et al.

1466 (BHCB); 6.IV.2011, F.S. Souza & T.M. Machado 1517 (BHCB). Itaguaçu, Morro do Caparaó, 17.VII.2007, P.H. Labiak 4170 (MBML, UPCB). Marechal Floriano, Sítio Almir Bressan, 21.VII.1988, O.J. Pereira 1647 (VIES). Santa Teresa, Estação Ecológica de Santa Lúcia, 24.II.1996, A. Salino 2627 (BHCB); Reserva Biológica de Nova Lombardia, estrada para Nova Lombardia, 20.II.2002, L. Kolimann et al. 5589 (BHCB, MBML); Reserva Biológica Augusto Ruschi, Trilha da Preguiça, 3.XII.2008, A. Salino et al. 14059 (BHCB).

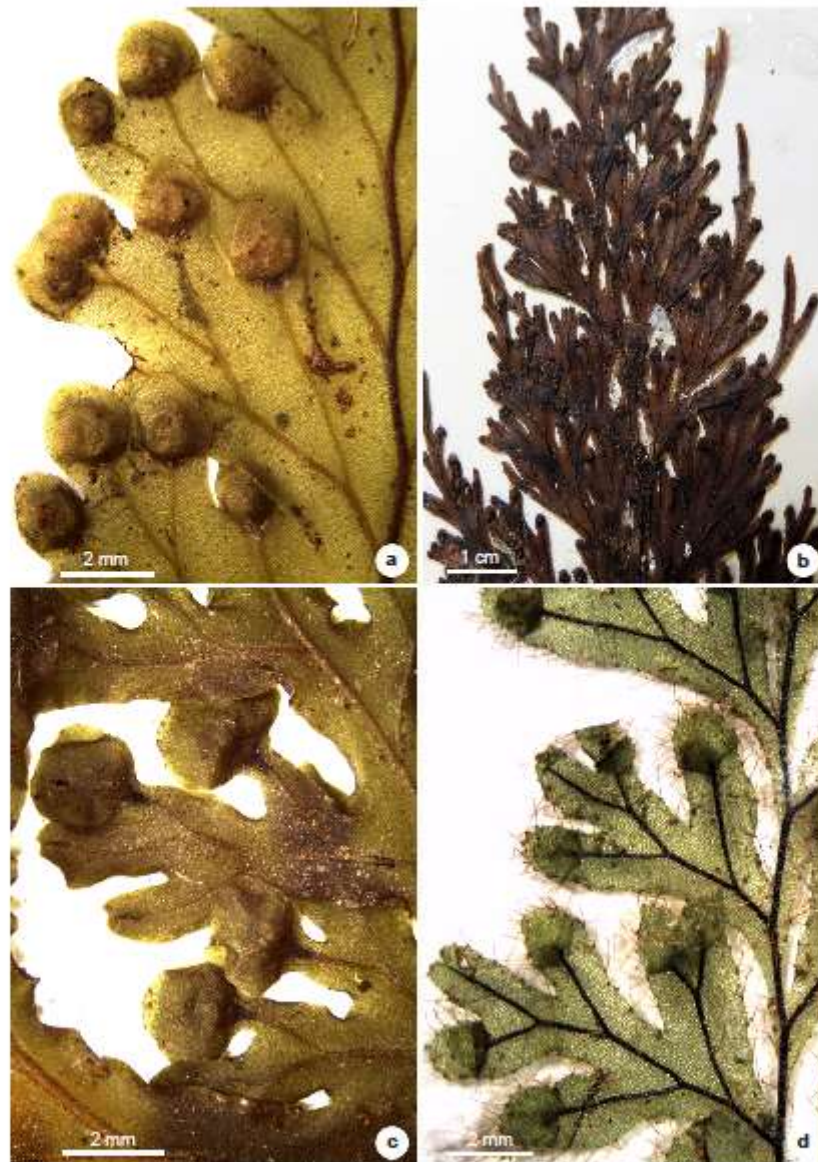
**Material adicional:** BRASIL. MINAS GERAIS: Serra do Caparaó, 29.IX.1977, L. Krieger (CESJ).

Ocorre desde o México até o sudeste do Brasil (Stolze 1976), onde é registrada nos seguintes estados: BA, MG, ES, SP, PR, SC e RS (Windisch 2014), como epífita e rupícola em matas úmidas de encosta, porém preferencialmente em matas nebulares, cerca 100–2.000 m alt.

Espécie de grande plasticidade, podendo variar de apenas 2 cm de tamanho até 15 cm, também no padrão de segmentação da fronde, podendo variar de uma fronde inteira até lobada, pinatífida ou pinatissecta. Espécimes menores de 5 cm compr. e com pinas simples tem sido tratados no bioma Amazônico como *Hymenophyllum brevifrons* Kunze ou *H. abruptum* Hook., porém ainda não foram identificados materiais com estas características no bioma Mata Atlântica.

2. *Hymenophyllum caparaense* Brade, Arq. Jard. Bot. Rio de Janeiro 11: 21, t.1. 1951. Fig. 1b

Rizoma filiforme, pouco ramificado, 0,4–0,6 mm diam., recoberto com tricomas simples, arruivados, 1–1,5 mm compr., pluricelulares,



**Figura 1** – a. *Hymenophyllum asplenoides* – segmento fértil. b. *H. caparaense* – vista mediana da fronde. c. *H. caudiculatum* – segmentos ondulados e indúcio. d. *H. elegans* – pinas medianas e indumento.

**Figure 1** – a. *Hymenophyllum asplenoides* – fertile segment. b. *H. caparaense* – view of median frond. c. *H. caudiculatum* – undulated segments and indusium. d. *H. elegans* – median pinnae and indument.

adpressos; frondes espaçadas, 7,9–28,5 × 2,5–4 cm, determinadas; estípite marrom, cilíndrico, 0,7 mm diam., 9–11 cm compr., não alado, recoberto de tricomas simples pluricelulares e estrelados; lâmina ovado-lanceolada, 3-pinatífida, (13) 5–17 × 2,5–4 cm, revestida nas margens e nervuras por tricomas simples, furcados, furcado-estrelado ou duas vezes estrelados em ambas as faces; raque marrom, cilíndrico, ca. 0,5 mm de diam., revestida por tricomas estrelados e duas vezes estrelados, alada principalmente no último terço apical, ala aprox. 0,5 mm larg., margem inteira, plana e revestida por tricomas furcados ou duas vezes estrelados; pinas lanceoladas, 1–2-pinatífidas, segmentos furcados ou mais divididos em ambos os lados, 2,2–4,2 × 1,2–1,5 cm, assimétricas, geralmente com a base acróscópica mais desenvolvida, alternas, às vezes um pouco imbricadas, revestida de tricomas nas margens da superfície laminar e sobre as nervuras; segmentos flabeliformes a pinado-pinatífidos, 1,4–2 mm larg., margem inteira, plana, com tricomas simples, furcados ou estrelados; soros em ambas as faces da pina, pouco inclusos, 1 × 0,9 mm, um pouco alongados, um por segmento; indúsios arredondados, fendidos desde a base, base arredondada, imersos no tecido laminar, margem inteira, recoberta por tricomas simples, furcados ou estrelados; receptáculo cilíndrico, capitado, incluso, ca. 0,6 mm, esporângios desenvolvendo-se restritamente no ápice do receptáculo.

**Material examinado:** BRASIL. MINAS GERAIS: Serra do Caparaó, 9.IX.1941, A.C. Brade 16875 (holótipo RB, isótipos B, CESJ, ICN, NY, SPF, UPCB).

Endêmica das matas nebulares do Parque Nacional do Caparaó (Brade 1951). Erva epífita, a 2.000 m alt.

Embora o material tipo coletado por A.C. Brade tenha sido registrado na área do Parque pertencente ao estado de Minas Gerais, optou-se por incluí-la na lista, pois provavelmente ocorreu/ocorre na área de estudo. Após o registro realizado por Brade, a espécie nunca mais foi encontrada em campo, o que sugere que é uma espécie muito rara na área de estudo. *Hymenophyllum caparaoense* é muito similar a outras espécies do subgênero *Sphaerocionium* como *Hymenophyllum hirsutum*, *H. pulchellum* e *H. microcarpum*, no entanto, difere destas por apresentar caracteres exclusivos, como a ausência de ala no estípite, tricomas furcados ou furcado-estrelados na margem da superfície laminar em ambas as faces da fronde. Por ter sido descrita posteriormente à revisão Neotropical de *Sphaerocionium* apresentada por Morton (1947),

e não ter sido incluída em trabalhos florísticos, o nome apresenta-se como não resolvido nas bases de dados virtuais, porém, é considerado aqui como um nome válido para a espécie.

**3. *Hymenophyllum caudiculatum* Mart., Icon. Pl. Crypt. 102, tab. 67. 1834. Fig. 1c**

Rizoma filiforme, ramificado, marrom, 0,5–0,9 mm diam., recoberto por tricomas simples, castanhos, catenados, pluricelulares, ca. 1,3 mm compr., adpressos, abundantes sobre as gemas e rizomas jovens, caducos na maturidade; frondes remotas a contíguas, 7,9–22,5 × 2–7,5 cm, determinadas; estípite marrom claro, cilíndrico, 0,5–0,9 mm diam., 2,5–6,4 cm compr., completamente alado, ou somente até 1–3 cm da base (em frondes maiores), decorrente sobre o estípite, ala 0,4–1,2 mm larg., plana ou ondulada; lâmina ovado-lanceolada, triangular a elíptica, 3–4-pinatífida, (13–)5–16,5 × 2–7,5 cm, completamente glabra; raque marrom, cilíndrica, alada em toda sua extensão, ala aprox. 1,5 mm larg., margem inteira, às vezes ondulada; pinas ovado-lanceolada, 1–2-pinatífida, 1,4–5,2 × 1–2 cm, simétricas, alternas, por vezes imbricadas; segmentos lineares, 1,5–2 mm larg., margem inteira, às vezes undulada; soros em ambos os lados da pina, ca. 2,6 × 2,2 mm, geralmente mais largos que longos, tecido laminar do segmento fértil com um constricção logo abaixo do soro; indúsios orbiculares a quadriformes, fendidos desde a base, base truncada, não imersa no tecido laminar, margem inteira a irregular, glabro; receptáculo amplo, claviforme a espatulado, complanado, incluso, ca. 1,2 mm compr., 0,3–2 mm larg., esporângios desenvolvendo-se ao longo de todo o receptáculo.

**Material examinado:** Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 28.VI.2008, A. Salino et al. 13694 (BHCB); 13.II.2008, P.H. Labiak et al. 4577 (MBML, UPCB). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12.IX.2008, A. Salino et al. 13887 (BHCB); Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, 10.II.2011, F.S. Souza et al. 1444 (BHCB). Fundão, Goipabo-açu, 3.V.2003, A.P. Fontana & R.C. Brito 569 (BHCB, MBML). Iúna, Parque Nacional do Caparaó, Região da Cachoeira Bonita, F.S. Souza et al. 1235 (BHCB); Serra do Valentim, propriedade do Senhor Aristides, 4.VI.2004, J.P.F. Zorzaneli 1018 (BHCB). Santa Teresa, Reserva Biológica de Santa Lúcia, 6.IX.1993, G.M.F.V. Aquije & E. Bausen 191 (BHCB, MBML); 26.IX.1993, G.M.F.V. Aquije & E. Bausen 171 (BHCB, MBML); 26.IX.1993, G.M.F.V. Aquije & E. Bausen 175 (BHCB, MBML); 24.II.1996, A. Salino 2628 (BHCB); 3.IX.1998, L. Kohlmann et al. 458 (MBML);

Valsugana Velha, propriedade particular do Leomir, 14.VI.2000, *V. Demunier et al. 1127* (BHCB); Reserva Biológica Augusto Ruschi, 17.VII.2002, *R.R. Vervoet et al. 492* (BHCB, MBML); 21.VIII.2002, *G.M.F.F. Aquije et al. 341* (BHCB, MBML); 6.II.2003, *R.R. Vervoet et al. 1791* (BHCB, MBML); 12.VII.2003, *J. Rossini et al. 416* (MBML); 2.XII.2008, *A. Salino et al. 14038* (BHCB); 22.VIII.2012, *T.B. Flores & G.O. Romão 1060* (RB, foto). Serra, Reserva Biológica Mestre Álvaro, 24.VI.1989, *O.J. Pereira 2080* (VIES).

Ocorre disjuntamente no sul do Chile e Argentina e na Mata Atlântica, onde é registrada nos seguintes estados: BA, MG, ES, SP, PR, SC e RS (Windisch 2014). Epífita, rupícola ou terrícola em locais sombreados e muito úmidos, tais como margens de regatos em florestas de encosta, barrancos úmidos de matas ciliares, ou matas nebulares, cerca 300–2.000 m alt.

Espécie de ampla distribuição geográfica e plasticidade ecológica, podendo variar amplamente no tamanho, padrão de segmentação da fronde e no formato dos indúsios. Larsen *et al.* (2013) discute a possibilidade de as populações do sul austral comporem um táxon distinto das populações ocorrentes na Mata Atlântica, devido a alguns caracteres como a ala do estípite, e espessura do rizoma, porém, ainda se necessitam de mais detalhamento morfológico para sustentar tal segregação.

**4. *Hymenophyllum elegans* Spreng., Syst. Veg., ed. 16, 4(1):133. 1827. Fig. 1d**

Rizoma filiforme, ramificado, castanho, 0,1–0,2 mm diam., recoberto por tricomas simples arruivados, cilíndricos, multicelulares (ca. 5 cel.), 0,8–1,5 mm compr., patentes, densos, principalmente sobre os meristemas; frondes agrupadas ou curto distanciadas, 1,8–8,2 × 0,9–2,2 cm; estípite castanho escuro a nigrescente, cilíndrico, 0,1–0,2 mm diam., 1,1–9,4 mm compr., não alado ou estreitamente alado no ápice, recoberto por tricomas simples, estipitado-furcados ou eventualmente estrelados, com três a quatro raios, ca. 0,9 mm compr.; lâmina linear a lanceolada, 1-pinado-pinatifida na base, ápice pinatifido, 1,7–7,7 × 0,9–2,2 cm, pilosa, tricomas sobre raque, nervuras e bordos da superfície laminar, tricomas simples, 1–4-furcados na base, furcados ou estrelados, pardacentos; raque cilíndrica, castanho escuro a nigrescente, lustrosa, alada a partir do último terço distal ou com ala curta proveniente da base decorrente das pinas, recoberta por tricomas furcados ou estrelados, raramente com tricomas simples unicelulares ou bicelulares; pinas ovadas

ou lanceoladas, sésseis e adnatas à raque no lado acroscópico, 3–10 segmentos cada, 1,2 × 1,1 cm, simétricas; segmentos lineares, simples, por vezes furcados, 1,6–1,9 mm larg., ápice arredondado, margem inteira, plana, recoberta por tricomas na margem; soros em ambos os lados da pina, orbiculares, ca. 1 × 1 mm; indúsios orbiculares, recobertos nas margens por tricomas simples, furcados ou estrelados, base imersa no tecido laminar; receptáculo filiforme, cilíndrico, ca. 0,3 mm, imerso, ca. de até 20 esporângios.

**Material examinado:** Castelo, Parque Estadual Forno Grande, 28.VI.2008, *A. Salino et al. 13691* (BHCB). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12.IX.2008, *A. Salino et al. 13878* (BHCB). Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, Nova Lombardia, 5.XI.2002, *J. Rossini et al. 121* (MBML); 23.III.2003, *R.R. Vervoet et al. 2046* (BHCB, MBML); 13.VII.2007, *P.H. Labiak et al. 4088* (MBML, UPCB). São Roque do Canaã, Alto Misterioso, 13.VII.2007, *P.H. Labiak et al. 4101* (MBML); *P.H. Labiak 4114* (MBM).

**Material adicional:** BRASIL. MINAS GERAIS: Simonésia, RPPN Mata do Sossego, 17.XI.2013, *T. Almeida et al. 3361* (BHCB).

Ocorre no Neotrópico, desde a Guatemala até a Mata Atlântica (Morton 1947; Stolze 1976), onde ocorre nos seguintes estados: BA, ES, MG, RJ, SP e PR. Epífita ou rupícola, em matas úmidas de encosta, galeria e nebulares, cerca 700–2.000 m alt.

Espécie muito variável dentro da área geográfica onde ocorre, podendo apresentar distintas combinações quanto ao padrão de segmentação da fronde e da composição dos tricomas, porém, a presença de tricomas somente na raque, nervuras e margem da superfície laminar, juntamente a base da fronde pinada com as pinas adnatas à raque são características diagnósticas da espécie.

**5. *Hymenophyllum fragile* (Hedw.) C.V.Morton, Contr. U.S. Natl. Herb. 29(3): 172. 1947. Fig. 2a**

Rizoma filiforme, ramificado, marrom, 0,1–0,2 mm diam., tricomas pardacentos, simples, multicelulares, ca. 0,5 mm compr., patentes, abundantes; frondes contíguas, 4,5–8,2 × 1,5–2,4 cm, lineares a lanceoladas, recobertas por tricomas em todas as estruturas; estípite marrom, cilíndrico, 0,1 mm diam., 0,5–1,9 cm compr., alado somente no ápice, recoberto por tricomas simples, furcados e estrelados, ca. 0,4 mm compr.; lâmina linear, 1-pinado-pinatifida, 3,9–7 × 1,5–2,4 cm, recoberta em toda as superfícies (raque, lâmina e nervuras) por tricomas estrelados, ou duas ou três vezes mais



Figura 2 – a. *Hymenophyllum fragile* – pina mediana e indumento. b. *H. hirsutum* – indumento e indúscio. c. *H. magellanicum* – segmentos cílios e indúscio tubuloso. d. *H. microcarpum* – indumento e indúscio alongados. Barras: 2 mm  
 Figure 2 – a. *Hymenophyllum fragile* – median pinnae and indument. b. *H. hirsutum* – indument and indusium thaps. c. *H. magellanicum* – ciliate segment; and tubulose indusium. d. *H. microcarpum* – indument and elongate indusium. Barr: 2 mm

decompostos, de diferentes comprimentos, desde sésseis a 1 mm; raque pardacenta, cilíndrica, alada em toda a extensão, ca. 1,1 mm larg., margem inteira, raque e ala recobertas por tricomas estrelares pardacentos; pinas furcadas, flabeliformes a pinatífidas, 1–5 segmentos, as basais mais divididas, as apicais flabeliformes, 1,3 × 1,2 cm, simétricas; segmentos simples, lineares, até 2,2 mm de larg., ápice arredondado, bordo inteiro, plano, margem e superfície laminar recobertos por tricomas estrelados sésseis, a curto estipitados, cel. basal com até 0,1 mm comp.; soros em ambos os lados da pina, um por segmento; indúscios orbiculares, 0,9 × 1,2 mm, base truncada, não ou pouco imersos no tecido laminar, recobertos por tricomas estrelados como os da lâmina; receptáculo filiforme, cilíndrico, imerso, ca. 0,6 mm compr., com inúmeros esporângios.

**Material examinado:** Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 13.II.2008, P.H. Labiak et al. 4590 (MBML); 26.VI.2008, A. Salino et al. 13663 (BHCB); 28.VI.2008, A. Salino et al. 13688 (BHCB); 18.VII.2008, P.H. Labiak et al. 4824 (MBML, UPCB); 15.X.2008, P.H. Labiak 4960 (MBML, UPCB). Braço do Sul, 14.VIII.1948, A.C. Brade 19426 (ICN, RB, foto!). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12.X.2008, A. Salino et al. 13854 (BHCB); Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra Escorada, 10.II.2011, F.S. Souza et al. 1448 (BHCB). Domingos Martins, São Paulo do Aracê, entorno do Parque Estadual da Pedra Azul, 6.XII.2008, A. Salino et al. 14175 (BHCB). Itua, Parque Nacional do Caparaó, região da Cachoeira Bonita, 3.XII.2010, F. Demuner et al. 1238 (BHCB); trilha para o Poço dos Desejos e Cemitério dos Jesuítas, 12.V.2011, F.S. Souza et al. 1544 (BHCB). Santa Teresa, Reserva Biológica Augusto Ruschi, 16.VII.2002, R.R. Vervoet 476 (BHCB, MBML); 25.II.2003, R.R. Vervoet et al. 1921 (BHCB, MBML, UPCB). Sem município, Limoeiro, Santa Maria, 17.V.1946, A.C. Brade 18294 (CESJ, RB, HUCS).

**Material adicional:** BRASIL. MINAS GERAIS: Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região de Pedra Menina, Macieira e estrada descendo para a portaria do Parque, 25.XI.2006, A. Salino et al. 11489 (BHCB).

Ocorre no Neotrópico, desde o México até a Mata Atlântica (Morton 1947; Stolze 1976), onde ocorre nos seguintes estados: BA, ES, MG, RJ, SP, PR, SC, RS. Epífita ou rupícola em paredes húmidas ou troncos de árvores em locais úmidos e sombreados de florestas ciliares, de encosta e nebulares, cerca 150–2.000 m alt.

Espécie muito próxima a *Hymenophyllum venustum* por compartilhar muitos caracteres como a distribuição dos tricomas em todas as estruturas foliares e por ocorrerem no mesmo hábitat, porém, podem ser diferenciadas pelos segmentos em geral

flabeliformes (mais detalhes em *H. venustum*). Também é próxima a *Hymenophyllum angustum* Bosch, da qual, segundo Morton (1947), distingue-se pelo tamanho das frondes (5–20 vezes mais longas que largas em *H. angustum* e 5–7 vezes em *H. fragile*) porém, esta delimitação ainda é confusa e árdua, já que ambas ocorrem simpatricamente no bioma Amazônico.

**6. *Hymenophyllum hirsutum* (L.) Sw., J. Bot. (Schrader) 2: 99. 1800. Fig. 2b**

Rizoma filiforme, ramificado, marrom, ca. 0,3 mm de diam., recoberto por tricomas simples de ca. 1,4 mm compr., pluricelulares (4–7 células), pardacentos a arruivados, patentes, raízes finas e abundantes; frondes remotas a contíguas, 5,6–14,5 × 1,5–3 cm; estípide castanho, cilíndrico, 0,4 mm diam., 1,4–4,1 cm compr., alado até a base, recoberto de tricomas simples, furcados, estrelados, ala decorrente ao longo do estípide, até 1,1 mm larg., plana, recoberta de tricomas furcados ou furcado-estrelados na margem; lâmina elíptica a lanceolada, 1–2-pinado-pinatífida, 5,1–10,5 × 1,5–3 cm, determinada, pilosa, recoberta de tricomas sobre a margem da superfície laminar, raque e nervuras, tricomas simples, furcados na base, estrelados, ou duas vezes furcado-estrelados; raque castanho escura, cilíndrica, alada em toda sua extensão, margem inteira, por vezes pontuada na inserção dos tricomas, plana, recoberta por tricomas na margem; pinas triangulares, pinatífidas a pinado-pinatífidas, 2 × 1,1 cm, simétricas, adnatas à raque, alternas; segmentos lineares, geralmente simples, os proximais por vezes mais decompostos, ca. 2 mm larg., ápice arredondado, planos a corrugados quando secos; soros em ambos os lados da pina, ca. 1,3 × 1,3 mm, terminais, um por segmento, com base imersa no tecido laminar; indúscios orbiculares, fendidos na metade superior, base obtusa a arredondada, margem inteira, recoberta por tricomas simples, furcados ou estrelados; receptáculo filiforme, cilíndrico a capitado, incluído, ca. 0,4 mm, com inúmeros esporângios.

**Material examinado:** Alfredo Chaves, São Bento de Urânia, 10.VIII.1994, G. Hatschbach & J.M. Silva 61200 (MBM). Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 12.II.2012, P.H. Labiak et al. 4552 (MBML); 26.VI.2008, A. Salino 13665 (BHCB). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12.VIII.2008, A. Salino et al. 13891 (BHCB); Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, 10.II.2011, F.S. Souza et al. 1450 (BHCB); F.S. Souza et al. 1465 (BHCB); Pedra Escorada, 6.IV.2011, F.S.



Souza & T.M. Machado 1516 (BHCB); F.S. Souza & T.M. Machado 1518 (BHCB). Domingos Martins, São Paulo do Aracã, 6.XII.2008, A. Salino et al. 14174 (BHCB). Itaguaçu, Morro do Caparaó, 17.VII.2007, P.H. Labiak et al. 4169 (MBML). Santa Teresa, trilha que sobe a encosta ao lado da entrada do Country Club, 25.II.1996, A. Salino 2654 (BHCB); Reserva Biológica Augusto Ruschi, Nova Lombardia, 2.IX.2003, J. Rossini et al. 510 (MBML); Trilha da Cachoeira, 2.XII.2008, A. Salino et al. 13980 (BHCB); A. Salino et al. 13981 (BHCB); 4.XII.2008, A. Salino et al. 14084 (BHCB). São Roque do Canaã, Alto Misterioso, 13.VII.2007, P.H. Labiak 4214 (MBML).

Ocorre na América Tropical, desde o México e Cuba, até o bioma Mata Atlântica (Morton 1947; Stolze 1976), onde ocorre nos seguintes estados: CE, PE, BA, ES, MG, RJ, SP, PR, SC, RS. Epífita ou rupícola em locais úmidos e sombreados, em florestas de encosta e nebulares, cerca 500–2.000 m alt.

*Hymenophyllum hirsutum* é uma espécie de ampla distribuição geográfica e consequente variação fenotípica, sendo considerada por muitos autores como várias espécies distintas [*H. caulopteron* Fée, *H. gardnerianum* Sturm, *H. ulai* Christ & Giesenh., *H. vestitum* (C.Presl) Bosch]. Lellinger (1991) considerou todo o material ocorrente no bioma Mata Atlântica como *Hymenophyllum vestitum* devido ao maior tamanho das frondes destas populações, o que foi endossado por Windisch (2014) no detalhamento das espécies ocorrentes no estado do Rio Grande do Sul. Mesmo dentro do bioma Mata Atlântica percebe-se uma ampla plasticidade no tamanho das frondes, tamanho do estípite e sua ala, principalmente entre as populações ocorrentes na Região Sul, até São Paulo e Rio de Janeiro com as populações ocorrentes em Minas Gerais, Espírito Santo, Bahia e Pernambuco. No entanto, a presença de materiais com caracteres intermediários aos indicados por Lellinger (1991) para a separação de *Hymenophyllum hirsutum* de *H. vestitum* dificulta a delimitação das espécies, e portanto foram consideradas aqui como um único táxon de senso amplo.

7. *Hymenophyllum magellanicum* (Desv.) Willd. ex Kunze, Bot. Zeitung 5: 226. 1847. Fig. 2c

Rizoma filiforme, ramificado, castanho escuro, 0,6 mm diam., recoberto por tricomas simples ou furcados, sobre uma célula basal alargada, pardacentos, adpressos, 0,8–1,3 mm compr.; frondes remotas, 8–10,6 × 3,6–6,9 cm, glabras em ambas as faces; estípite castanho escuro, cilíndrico, 0,6–0,8 mm diam., 2,6–4,2 cm compr., alado em toda a sua extensão, glabro, recoberto

somente na base com tricomas semelhantes ao do rizoma, ala ondulada, de margem erosa a esparsa ciliada, ca. 1 mm larg.; lâmina ovada a triangular, 3-pinado-pinatifida, 6,4 × 3,6–6,9 cm, encurvada, glabra; raque castanho escura, cilíndrica, alada em toda sua extensão, ala ciliada, ondulada, ca. 0,5 mm larg.; pinas lanceoladas a ovadas, 2-pinado-pinatifida, 3,6 × 1,6 cm, simétricas, alternas; segmentos lineares, 0,8–1 mm larg., ápice emarginado, margem ciliada, plana; soros em ambas as faces da pina, um por segmento, no plano da superfície laminar, tubulares, ca. 2 × 0,8 mm; indúsios alongados, oblongos, base aguda, imersa no tecido laminar, ápice agudo, margem ciliada, valvas abertas no último terço distal; receptáculo filiforme, cilíndrico, projetando-se para fora dos indúsios, inúmeros esporângios desenvolvendo-se ao longo de todo o receptáculo.

**Material examinado:** Sem município, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira Bonita, 4.XI.2010, F.S. Souza et al. 1145 (BHCB). Itáma, Parque Nacional do Caparaó, região da Cachoeira Bonita, 3.XII.2010, F.S. Souza et al. 1232 (BHCB); Cachoeira Bonita, 16.09.2016, A. Salino 16247 (BHCB). Sem município, Serra do Caparaó, X.1941, A.C. Brade (ICN). Sem município, SE slope of Serra do Caparaó, Y.E.J. Mexia 4069 (NY00807912, foto!).

**Material adicional:** BRASIL, MINAS GERAIS: Parque Nacional do Caparaó, C. Bonita, 15.X.1988, M.C. Brügger et al. (CESJ 23517).

Ocorre no Chile, Argentina e Brasil (Larsen et al. 2013; Windisch 2014), onde ocorre nos seguintes estados: ES, MG, RJ, SP, PR, SC, RS. Epífita, rupícola e humícola em matas nebulares a cerca 950–2.500 m. alt.

8. *Hymenophyllum microcarpum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 333. 1827. Fig. 2d

Rizoma robusto, pouco ramificado, marrom, 0,7–0,9 mm diam., recoberto por tricomas castanho claros, ca. 1,5 mm compr., simples, pluricelulares (5–8 células), adpressos a patentes, caducos na maturidade; frondes remotas, 19–24 × 6–10,6 cm; estípite castanho escuro, cilíndrico, 0,8 mm diam., 8,2–10 cm compr., recoberto por tricomas pluricelulares, simples ou estrelados, alado no ápice, ala decorrente sobre o estípite ca. 1–2,4 cm, ala 0,5–0,6 mm larg., margem inteira ou pontuada, tricomas simples, furcados ou estrelados restritos à margem; lâmina ovada, 3–4-pinado-pinatifida, 10,5–15,5 × 6–10,6 cm, pilosa somente na face adaxial, face abaxial com tricomas restritos à base da raque; raque castanho escura, cilíndrica, alada em toda a extensão, margem inteira, com

tricomas pluricelulares simples ou furcados, plans; pinas ovadas a lanceoladas, 4,6–6,5 × 1–2,2 cm, 1–2-pinado-pinatífida, simétricas, alternas, as basais arqueadas para o ápice, adnatas à raque, tricomas simples, furcados e estrelados restritos às nervuras da face adaxial; segmentos lineares, 0,6–1,1 mm larg., ápice arredondado, planos, margem inteira, recoberta por tricomas simples adpressos, 1–2 celulares restritos à margem da superfície laminar; soros em ambos os lados da pina, um por segmento; indúsios lanceolados, não ou pouco imerso na base, base aguda, ápice agudo, margem erosa, por vezes ciliada, com tricomas simples, valvas abrindo-se até a base; receptáculo filiforme, cilíndrico, incluso até a metade do comprimento do indúsio, ca. 0,6 mm compr., com 10–30 esporângios se desenvolvendo ao longo de todo o receptáculo.

**Material examinado:** Castelo, 12.VIII.1948, A.C. Brade 19239 (CESJ, RB, foto!); Parque Estadual Forno Grande, 28.VI.2008, A. Salino 13708 (BHCB). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, Pedra Escorada, 6.IV.2011, F.S. Souza & T.M. Machado 1519 (BHCB). Itina, Serra do Valentim, 1.XII.2013, J.P.F. Zorzaneli & L. Bacci 889 (BHCB, VIES).

**Material adicional:** BRASIL, MINAS GERAIS: Espera Feliz, Parque Nacional do Caparaó, região de Pedra Menina, Macieira e estrada descendo para a portaria do Parque, 25.XI.2006, A. Salino et al. 11488 (BHCB).

Ocorre no Neotrópico, desde as Antilhas até o sudeste e parte do sul do Brasil (Morton 1947; Stolze 1976), onde ocorre nos seguintes estados: ES, MG, RJ, SP, PR e SC. Epífita ou rupícola em florestas úmidas e nebulares, cerca de 800–2.000 m alt.

**9. *Hymenophyllum myriocarpum* Hook., Sp. Fil. 1: 106, t.37d. 1844. Fig. 3a**

Rizoma robusto, ramificado, pardacento, 0,3–0,5 mm diam., tricomas castanhos, simples, pluricelulares, 1–1,7 mm compr., adpressos, escassos, principalmente nos rizomas maduros; frondes remotas, 13,1–23,5 × 4,3–8,0 cm; estípite pardacento, cilíndrico, 0,4–0,6 mm diam., 2,85–7,5 cm compr., recoberto na base com tricomas semelhantes aos do rizoma, alada até  $\frac{3}{4}$  superior, ala plana, 0,1–0,2 mm larg., decorrente sobre o estípite; lâmina lanceolada a ovada, 3–4-pinado-pinatífida, 10,3–16 × 4,3–8 cm, recoberta na face adaxial por tricomas glandulares; raque castanha, cilíndrica, alada em toda sua extensão, 0,3–0,5 mm, margem inteira, plana, recoberta com esparsos tricomas glandulares, 1–2 celulares; pinas lanceoladas a triangulares, 1–2-pinado-pinatífidas, ca. 5,5 × 2,3 cm, simétricas, alternas, ascendentes; segmentos

lineares ou flabelados, 1,1–1,8 mm larg., ápice emarginado, margem inteira, plana, nervuras com tricomas 1–2 celulares, capitados e nigrescentes na face adaxial; soros em ambos os lados da pina, globosos, por vezes mais largos que longos, 1,5 × 1,5 mm, desenvolvendo-se sobre um segmento simples com uma constrição no tecido laminar abaixo do soro; indúsios orbiculares, amplos, por vezes imbricados, não imersos no tecido laminar, fendidos até a base, base e ápice arredondado, margem inteira; receptáculo filiforme, cilíndrico a clavado, incluso, ca. 0,5 × 0,3 mm, com ca. de 15–30 esporângios.

**Material examinado:** Castelo, Parque Estadual do Forno Grande, 5.IX.2004, L. Kolimann & R.M. Kolimann 7018 (MBML); 18.VII.2007, P.H. Labiak et al. 4234 (MBML, UPCB, HUCS).

**Material adicional:** BRASIL, MINAS GERAIS: Baependi, Parque Estadual da Serra do Papagaio, 21.III.2015, V.A.O. Dittrich 1989 (CESJ).

Ocorre na América Tropical, desde o México até o sudeste do Brasil (Stolze 1976), onde ocorre nos seguintes estados: BA, MG, ES, RJ, SP. Epífita em florestas úmidas de encosta e matas nebulares, acima de 1.000 m alt.

Espécie geralmente confundida com *Hymenophyllum polyanthos* nas coleções de herbário, da qual difere pela presença de tricomas glandulares 1–2 celulares sobre as nervuras da pina e segmentos da face adaxial. A disposição dos soros sobre um segmento alongado e simples também é uma característica diagnóstica para a espécie, assim como os indúsios orbiculares, geralmente mais largos do que longos. A espécie é pouco amostrada dentro do bioma Mata Atlântica, o que dificulta a delimitação correta de sua área de distribuição.

**10. *Hymenophyllum plumosum* Kaulf., Enum. Filic. 267. 1824. Fig. 3b**

Rizoma longo reptante, filiforme, ramificado, pardacento, 0,5–0,7 mm diam., recoberto por tricomas ruivos, filiformes, simples, por vezes dendríticos, pluricelulares, 2–3 mm, patentes; frondes contíguas, 20–37 × 3–4,5 cm; estípite castanho claro, cilíndrico, 0,5–0,7 mm diam., 1,9–5,4 cm compr., por vezes parecendo mais longo pela decomposição das pinas mais velhas, não alado, piloso, recoberto por uma mescla de tricomas simples, principalmente na base, e tricomas estrelados e dendríticos, glabrescentes na maturidade; lâmina linear, pinada-pinatífida, 15–35 × 3–4,5 cm, pilosa, densamente recoberta por tricomas estrelados e dendríticos; raque castanho clara a pardacenta, cilíndrica, não alada, totalmente

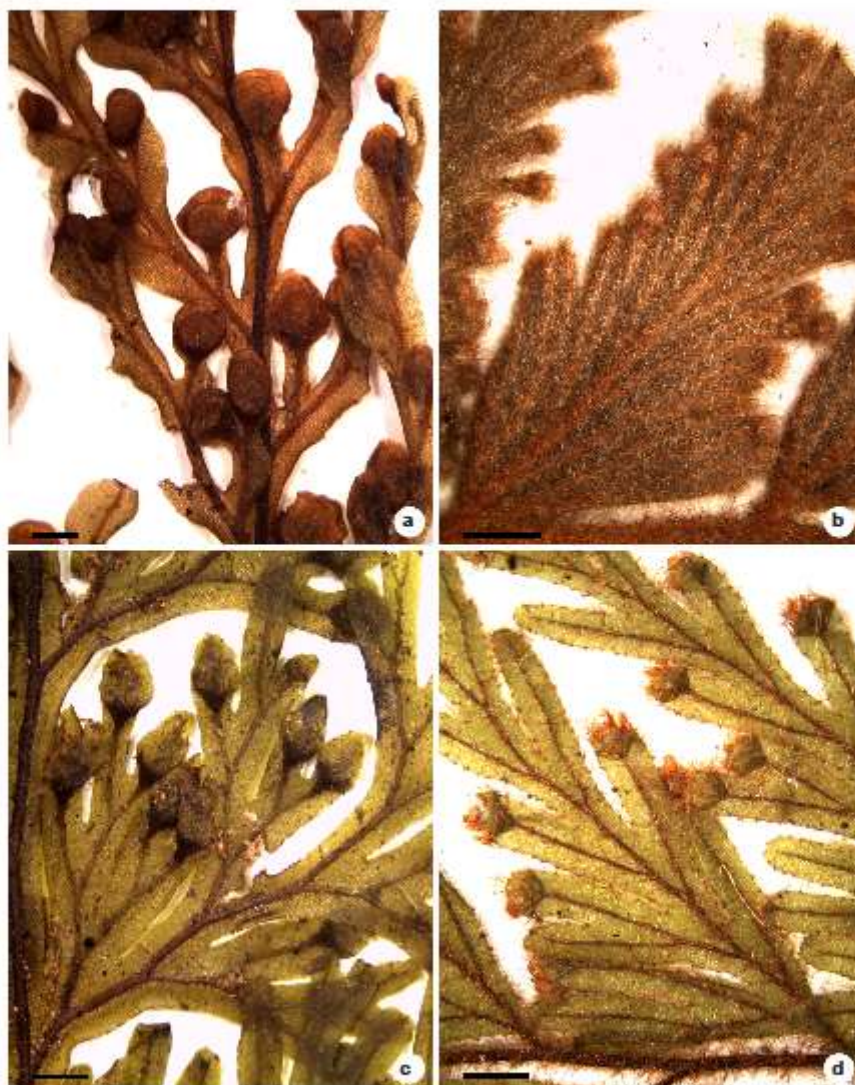


Figura 3 – a. *Hymenophyllum myriocarpum* – segmentos férteis. b. *H. plunosum* – indumento. c. *H. polyanthos* – segmentos. d. *H. pulchellum* – indumento e segmentos férteis. Barras: 1 mm

Figure 3 – a. *Hymenophyllum myriocarpum* – detail of fertile segment. b. *H. plunosum* – details of laminar tissue indument. c. *H. polyanthos* – fertile segments. d. *H. pulchellum* – indument and fertile segment. Bars: 1 mm

recoberta por tricomas iguais aos da lâmina; pinas triangulares a trapeziformes, pinatífidas, alguns segmentos proximais bifidos,  $4 \times 1,1$  cm, simétricas, alternas, ascendentes; recobertas densamente por tricomas estrelados, biestrelados ou dendríticos, pluricelulares, ruivos, sobre as nervuras e superfície laminar em ambas as faces da pina, nervuras com expansões laminares, ca. 0,05–0,1 mm, em ambas as faces; segmentos lineares, 0,5–0,7 mm larg., planos, margem inteira, geralmente terminando em um sorro; sorros em ambos os lados da pina, globosos,  $0,7 \times 0,7$  mm; indúsios orbiculares, não imersos no tecido laminar, fendidos até a base, base e ápice arredondados, margem inteira, densamente revestidos por tricomas iguais aos da lâmina; receptáculo cilíndrico, filiforme, incluso, ca. 0,5 mm, contendo ca. de 20–30 esporângios.

**Material examinado:** Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, Rio do Veado, Pedra Escorada, 10.II.2011, *F.S. Souza et al. 1454* (BHCB). Itua, Parque Nacional do Caparaó, trilha para o Poço dos Desejos e Cemitério dos Jesuítas, *F.S. Souza et al. 1545* (BHCB). Sem município, SE slope of Serra da Caparaó, *Y.E.J. Mexia 4051* (NY00807934, foto).

**Material adicional:** BRASIL. MINAS GERAIS: Lima Duarte, Parque Estadual de Ibitipoca, Cachoeira dos Macacos, à direita descendo o Rio do Salto, 15.V.1993, *R.F. Novelino et al. 1050* (CESJ). Sem município, Serra do Caraça, Parque Natural, acima da Cascatinha, 23.X.1993, *A. Salino 4983* (BHCB).

Ocorre no Neotrópico, desde a Costa Rica até o sudeste do Brasil (Morton 1947; Tryon & Stolze 1989), onde ocorre nos seguintes estados: MG, ES, RJ, SP e PR. Epífita, terrícola ou rupícola em afloramentos rochosos, em florestas de encosta ou nebulares, cerca 800–2.500 m alt.

Espécie muito próxima de *Hymenophyllum pulchellum* e *H. ruftum*. De *Hymenophyllum pulchellum* pode ser facilmente diferenciada pela presença dos tricomas sobre as nervuras e superfície laminar, que em *H. pulchellum* estão restritos somente às margens e nervuras. De *Hymenophyllum ruftum*, difere pela presença das expansões laminares sobre as nervuras em ambas as faces, mais evidentes em pinas senescentes, ou pela remoção dos tricomas.

**11. *Hymenophyllum polyanthos* (Sw.) Sw., J. Bot. (Schrader) 2: 101. 1800.** Fig. 3c

Rizoma filiforme, ramificado marrom, 0,2–0,5 mm diam., revestido por esparsos tricomas simples, castanhos, até 1,3 mm compr., adpressos, caducos na maturidade; frondes contíguas,  $3,4–18,5 \times 1–6,2$  cm; estípite castanho, cilíndrico, 0,2–0,7

mm de diam. 0,7–7,3 cm compr., com esparsos tricomas iguais aos do rizoma, alado em toda a extensão, ala plana, ca. 0,1–0,3 mm; lâmina oblonga a triangular, 3–4-pinado-pinatífida,  $2,2–12 \times 1–6,2$  cm, glabra em toda a superfície; raque castanha, cilíndrica, completamente alada, ala plana ou ondulada, margem da ala inteira; pinas ovadas a lanceoladas, 2–3-pinado-pinatífidas,  $0,8–4,6 \times 0,5–2,2$  cm, simétricas, alternas; segmentos curto lineares a flabeliformes, 0,7–1,1 mm larg., ápice emarginado, margem inteira, plana ou levemente ondulada; sorros em ambos os lados da pina, um por segmento; indúsios orbiculares, ovados ou triangulares, imersos até a metade ou não, até  $1,8 \times 1,3$  mm, fendidos até a metade ou até a base, base truncada, aguda ou arredondada, ápice arredondado, agudo ou cuneado, margem inteira, glabra; receptáculo filiforme, incluso ou exserto, ca. de 0,4–0,8 mm compr., com inúmeros esporângios.

**Material examinado:** Castelo, Parque Estadual Forno Grande, 28.VI.2008, *A. Salino et al. 13685* (BHCB). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, Pedra Escorada, 6.V.2011, *F.S. Souza & T.M. Machado 1509* (BHCB). Domingos Martins, São Paulo do Aracê, entorno do Parque Estadual da Pedra Azul, 6.XII.2008, *A. Salino et al. 14191* (BHCB). Ibitirama, Parque Nacional do Caparaó, base de Pedra Rosa, 13.IX.2008, *A. Salino et al. 13920* (BHCB). Itaguaçu, Morro do Caparaó, 17.VII.2007, *P.H. Labiak 4174* (MBML). Itua, Parque Nacional do Caparaó, região da Cachoeira Bonita, 3.XII.2010, *F.S. Souza 1236* (BHCB). Santa Teresa, 28.IX.1993, *G.M.F.V. Aquije et al. 203* (MBML); *G.M.F.V. Aquije et al. 205* (MBML); Estação Biológica de Santa Lúcia, 26.VIII.1993, *G.M.F.V. Aquije 146* (MBML); 24.II.1996, *A. Salino 2625* (BHCB); 4.III.1997, *A.F. Silva et al. 1946* (BHCB); Reserva Biológica de Santa Lúcia, trilha que dá acesso ao túnel do Augusto Ruschi, 27.X.1999, *G.M.F.V. Aquije et al. 279, 280* (BHCB, MBML); Reserva Biológica Augusto Ruschi, Nova Lombardia, 4.X.2001, *L. Kollmann & E. Bausen 4500* (BHCB, MBML); 4.IX.2002, *R.R. Werhloot et al. 831* (BHCB, MBML); 21.VIII.2002, *G.M.F.V. Aquije et al. 340* (MBML); Trilha da Preguiça, 2.XII.2008, *A. Salino et al. 14068* (BHCB); Trilha da Cachoeira, 2.XII.2008, *A. Salino et al. 14039* (BHCB).

**Material adicional:** BRASIL. MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 29.XI.2010, *F.S. Souza et al. 1158* (BHCB).

Possui distribuição Pantropical (Tryon & Stolze 1989). No Brasil ocorre praticamente em todos os estados e biomas (Windisch 2014). Epífita, rupícola ou terrícola em depósitos húmicos do solo, no interior de matas de encosta, nebulares ou também em ambientes abertos, sobre rochas úmidas, desde 400–2.000 m alt.

Espécie de ampla distribuição geográfica e variação morfológica, o qual deixa dúvidas quanto a delimitação exata da espécie. Variações no tamanho e na forma da ala da raque e estípites, associadas ao formato dos indúsios e ao tamanho e inserção dos receptáculos sugerem que existam mais de uma espécie coocorrendo dentro do bioma Mata Atlântica. Algumas morfologias semelhantes às ocorrentes na Mata Atlântica têm sido reportadas como *Hymenophyllum decurrens* (Jacq.) Sw. e *H. trichomanoides* Bosch, por Lellinger (1984) para a região Amazônica, porém ainda deve-se estudar com maior detalhe tais variações para o melhor delimitação das espécies. Portanto, neste trabalho optou-se por manter *Hymenophyllum polyanthos* em um senso genérico, para acomodar tais variações morfológicas.

**12. *Hymenophyllum pulchellum* Schtdl. & Cham., Linnaea 5: 618. 1830. Fig. 3d**

Rizoma filiforme, pardacento ramificado, 0,3–0,5 mm diam., recoberto por tricomas filiformes, pluricelulares, arruivados, até 1,1–1,2 mm long., patentes, densos; frondes contíguas, 12,6–33,5 × 2–7 cm; estípites castanho claro a pardacento, cilíndrico, 0,4–0,6 mm diam., 3,2–6,6 cm compr., não alado, recoberto na base por tricomas simples iguais aos do rizoma, na porção distal por tricomas estrelados, biestrelados e dendríticos; lâmina linear, pinada-pinatífida, 9,2–27,5 × 2–7 cm, pilosa; raque castanho clara, cilíndrica, não alada, ou alada somente no ápice pela base das pinas decorrentes; pinas lanceoladas a triangulares, pinatífidas, 1,6–4,1 × 0,6–1,2 cm, simétricas, alternas, pecioladas, as apicais adnatas à raque, recobertas por tricomas estrelados, biestrelados ou dendríticos sobre a margem e nervuras, superfície laminar glabra, nervuras sem expansões laminares em ambas as faces; segmentos simples em ambos os lados da pina, os proximais (1–2 pares) por vezes bifidos ou mais decompostos geralmente no lado acroscópico, ca. 0,8 mm larg., recobertos por tricomas estrelados na margem e sobre as nervuras, ápice arredondado a emarginado, margem inteira, plana; soros em ambos os lados da pina, orbiculares, 0,6 × 0,8 mm, um por segmento; indúsios orbiculares, imersos no tecido laminar, fendidos até a base, por vezes abertos na maturidade expondo os esporângios, base e ápice arredondados, margem inteira, ciliada com tricomas estrelados; receptáculo filiforme, cilíndrico a capitado, imerso, ca. de 0,4 mm, contendo ca. de 20–30 esporângios.

**Material examinado:** Castelo, Braço do Sul, 14.VIII.1948, *A.C. Brade* (ICN). Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12.IX.2011, *A. Salino 13853* (BHCB); Parque Nacional do Caparaó, Pedra Escorada, 7.IV.2011, *F.S. Souza & T.M. Machado 1523* (BHCB). Itaguaçu, Morro do Caparaó, 17.VII.2007, *P.H. Labiak 4171* (MBML, SP).

**Material adicional:** BRASIL, MINAS GERAIS: Araponga, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Serra das Cabeças, no final da trilha a cerca de 100 m do platô da Serra das Cabeças, 16.IX.2000, *G.E. Valente 568b* (BHCB).

Ocorre no Neotrópico, desde o México até o sudeste do Brasil (Morton 1947; Stolze 1976), onde ocorre nos seguintes estados: BA, ES, MG, RJ, SP, PR, SC, RS. Epífita ou rupícola em matas ombrófilas montanas e altomontanas, 500–2.000 m alt.

Espécie confundida com *Hymenophyllum rufum*, da qual difere pela ausência de tricomas estrelados sobre a superfície laminar. Espécie com interação muito forte com insetos a qual é facilmente observada pela formação de galhas nos rizomas, raque tecido laminar.

**13. *Hymenophyllum rufum* Fée, Crypt. Vasc. Brésil 1: 198, t.70, f.4. 1869. Fig. 4a**

Rizoma filiforme, castanho, ramificado, 0,4–0,5 mm diam., recoberto por tricomas filiformes, pluricelulares, arruivados, até 1,3 mm long., patentes, densos; frondes contíguas, 10,4–17,5 × 2,1–4,5 cm; estípites castanho, cilíndrico, 0,4–0,6 mm diam., 3,7–4,1 cm compr., não alado, recoberto na base por tricomas simples iguais aos do rizoma, glabrescente acima, ou com esparsos tricomas estrelados; lâmina ovado-lanceolada, 1–2-pinado-pinatífida, 8,1–14 × 2,1–4,5 cm, pilosa; raque castanho clara, cilíndrica, geralmente alada no último terço distal, pilosa, com tricomas estrelados; pinas triangulares a ovadas, pinado-pinatífidas, 1,9–3 × 1–1,4 cm, simétricas, alternas, pecioladas, as apicais adnatas à raque, levemente ascendentes, recobertas por tricomas estrelados sobre a margem, nervuras e superfície laminar, nervuras sem expansões laminares em ambas as faces; segmentos lineares, bifidos, flabeliformes ou pinados, ca. 1,1 mm larg., recobertos por tricomas estrelados na margem, nervuras e superfície laminar, ápice arredondado ou emarginado, margem inteira, plana; soros em ambos os lados da pina, orbiculares, 0,9 × 0,9 mm, um por segmento; indúsios orbiculares, imersos no tecido laminar até a metade, fendidos até a base, base aguda,



Figura 4 – a. *Hymenophyllum rufum* – indumento e segmentos férteis. b. *H. nobrigense* – margem dos segmentos e indúcio. c. *H. venustum* – indumento, segmentação e indúcios.

Figura 4 – a. *Hymenophyllum rufum* – indument and fertile segments. b. *H. nobrigense* – segment margin and indusium. c. *H. venustum* – indumenta, segmentation and indusium shape.

ápice arredondado, margem inteira, ciliada com tricomas estrelados a biestrelados; receptáculo filiforme, cilíndrico a capitado, imerso, ca. de 0,4 mm, contendo ca. de 20–30 esporângios.

**Material examinado:** Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Cachoeira da Farofa, 15.X.2010, F.S. Souza *et al.* 1287 (BHCB).

**Material adicional:** BRASIL, MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 18.XI.2013, T. Almeida *et al.* 3365 (BHCB).

Espécie endêmica do sul e sudeste do Brasil (Morton 1947), onde ocorre nos seguintes estados: MG, ES, RJ, SP, PR, SC e RS. Epífita ou rupícola em matas montanas e altomontanas, ca. de 800–2.100 m alt.

**14. *Hymenophyllum tunbrigense* (L.) Sm., Mém. Acad. Roy. Sci. Turin 5: 418. 1793. Fig. 4b**

Rizoma filiforme, ramificado, castanho escuro, 0,1–0,2 mm diam., tricomas castanho escuros, simples, 2–5 celulares, até 0,5 mm, mais abundantes nos meristemas; frondes esparsas, 3,1–4,4 × 0,9–1,4 cm; estípite castanho escuro, cilíndrico, 0,1–0,2 mm diam., 0,5–1,6 cm compr., geralmente não alado, ou somente no ápice; lâmina lanceolada, 1–2-pinado-pinatifida, 2,5–3 × 0,9–1,4 cm; raque castanha, cilíndrica, com esparsos tricomas simples 1–3 celulares, alada, às vezes somente no ápice, margem inteira, plana, ca. 0,1 mm; pinas flabeliformes, pinatifidas ou 1-pinada, até 0,8 × 0,6 cm, simétricas, alternas, as basais subopostas e pecioladas, as apicais adnatas à raque; segmentos lineares, ca. 0,6 mm larg., 6–10 por pina, margem denteada a serrilhada, ápice denteado, planos; soros restritos ao lado acrocóptico da pina, 1–2 por pina, 1,9 × 0,9 mm, encurvados para a face adaxial da fronde; indúsios elípticos, fendidos até a base, ápice arredondado, margem denteada, base cuneada, sustentada por um pequeno pedúnculo; receptáculo cilíndrico a fusiforme, incluso, ca. de 1,2 mm, contendo ca. de 20–30 esporângios desenvolvendo-se ao longo de todo o receptáculo.

**Material examinado:** Divino de São Lourenço, Parque Nacional do Caparaó, RPPN Águas do Caparaó, Cachoeira Alta, 12.IX.2008, A. Salino *et al.* 13829 (BHCB).

**Material adicional:** BRASIL, MINAS GERAIS: Alto Caparaó, Parque Nacional do Caparaó, Vale Verde, 18.XI.2013, T. Almeida *et al.* 3365 (BHCB). Lima Duarte, Parque Estadual de Ibitipoca, trilha para a Janela do Céu, passando pelo Pico da Lombada e pela Gruta dos Três Arcos, Campo Rupestre, mata de galeria e mata nebulosa, 22.VI.2007, T. Almeida 1241 (BHCB).

Santo Antônio do Itambé, Parque Estadual do Pico do Itambé, Pico do Itambé, Trilha do Capivari, e grotas perto do pico, campo rupestre e matas nebulares em grotas, 6.X.2006, T. Almeida 549 (BHCB).

Possui distribuição subcosmopolita, conhecida também na Europa, estendendo-se da Noruega até Austrália, Nova Zelândia, Ilhas do Atlântico Sul e Patagônia (Larsen *et al.* 2013). No Brasil ocorre nos seguintes estados: MG, ES, RJ, PR, SC e RS. Epífita ou rupícola em húmus em mata nebulosa altomontana, cerca 1.000–2.000 m alt.

Espécie com delimitação taxonômica ainda discutível e não clara. Windisch (2014) tratou os materiais compatíveis com esta morfologia como *Hymenophyllum peltatum* (Poir.) Desv., porém, este é um nome mal aplicado ao material ocorrente no Brasil, devido pertencer a um outro grupo de espécies de distribuição mais temperada, e que difere do material aqui ocorrente pela posição dos segmentos nas pinas, que no caso de *H. peltatum* são restritamente acrocópticos (Diem & Lichtenstein 1959). Os materiais analisados até o momento, tanto do ES como das demais localidades do Brasil e algumas da Europa, deixam dúvidas quanto a aplicação do nome *Hymenophyllum tunbrigense* para o Brasil. Algumas características como o recorte dos segmentos, tamanho e recorte dos indúsios, bem como a largura e extensão da ala da raque e estípite, diferem das populações Europeias da espécie *Hymenophyllum megachilum* C. Presl, também é um nome que tem sido utilizado para tratar os materiais desta morfologia. Porém, ainda deve-se realizar uma avaliação criteriosa do material tipo, e das variações morfológicas para melhor delimitação da espécie e do epíteto correspondente.

**15. *Hymenophyllum venustum* Desv., Mém. Soc. Linn. Paris 6: 332. 1827. Fig. 4c**

Rizoma filiforme, ramificado marrom, 0,1–0,2 mm diam., recoberto por tricomas filiformes, simples, 1–4 celulares, 0,5–1 mm compr., patentes, densos, hialinos a fracamente arruivados; frondes contíguas, pendentes, 3,3–10 × 0,9–1,5 cm; estípite marrom, cilíndrico, 0,1–0,2 mm diam., 0,7–3,5 cm compr., não alado, ou somente no ápice, recoberto por tricomas simples, 1–3 celulares, por tricomas furcados, estrelados ou biestrelados; lâmina lanceolada, 1-pinado-pinatifida, 2,2–9,6 × 0,9–1,5 cm, pilosa, completamente recoberta (raque, lâmina e nervuras) por tricomas estrelados de tamanho uniforme, com célula basal de 0,1

mm de compr. ou mais; raque castanho clara, cilíndrica, recoberta por tricomas estrelados, alada em toda sua extensão, margem da ala inteira, plana, recoberta na margem e na superfície laminar por tricomas estrelados; pinas lineares, formadas por segmentos simples ou com os basais bifidos, raramente mais decompostos, ascendentes, 5–15 × 2–5 mm, alternas, primeiro par basal geralmente simples e reduzido; segmentos lineares, até 1,5–2 mm larg., ápice arredondado ou emarginado, margem inteira, recobertos por tricomas na margem e sobre a superfície laminar uniformes, estrelados, com célula basal alongada; soros um por segmento, circulares a ovados; indúsios imersos no tecido laminar até a metade, 1–1,2 × 1–1,2 mm, fendidos até a base, base cuneada, ápice arredondado, margem inteira, recobertos totalmente por tricomas semelhantes aos da lâmina; receptáculo filiforme, cilíndrico a capitado, ca. 0,5 mm compr., imerso, contendo ca. de 15–20 esporângios.

**Material examinado:** Castelo, Forno Grande, 12.VIII.1948, A.C. Brade 19241 (RB, foto!).

**Material adicional:** BRASIL. MINAS GERAIS: Olaria, Serra do Cruz, 21.XII.2011, F.E. Alves 179 et al. (CESJ). Ouro Preto, Rio Acima (Nova Lima), 1.I.1937, J. Badini 237 (BHCB). São Gonçalo do Rio Preto, Parque Estadual do Rio Preto, Chapada, mata de galeria atrás da casa velha, na direção do Pico, 21.IV.2007, T. Almeida 797 (BHCB).

Ocorre no sudeste do Brasil, onde ocorre nos seguintes estados: MG, ES, RJ, SP, PR, SC e RS. Epífita em matas úmidas de encosta e nebulares, ca. de 150–2.000 m alt.

Morton (1947) considerou *Hymenophyllum venustum* como variedade de *H. fragile* [*H. fragile* var. *venustum* (Desv.) Morton], sem apontar uma justificativa para tal decisão, considerando esta variedade restrita para o sudeste e sul do Brasil (RJ, SP e SC). Materiais de *Hymenophyllum venustum* já eram identificados como espécie própria nas coleções de herbário, principalmente pelas identificações de A.C. Brade e A. Sehnem (1971), sob o nome de *H. raddianum* C. Müll. Na América Central, materiais idênticos a *Hymenophyllum venustum*, em morfologia e ecologia, foram considerados por Morton (1947), Proctor (1985) e Lellinger (1989) como *H. lanatum* Fée. A análise das descrições, ilustrações e imagem do tipo espécie indica que provavelmente *Hymenophyllum lanatum* seja um nome sinônimo de *H. venustum*, porém mais detalhamento é necessário para tal afirmação, e, portanto, optou-se por manter *H. venustum* como uma espécie em separado.

### Agradecimentos

Os autores agradecem a todos os curadores das coleções mencionadas, o auxílio no estudo dos materiais; aos coletores que por distintas razões preocuparam-se em coletar estes materiais que podem ser estudados neste momento; e aos revisores que prestaram grande contribuição na melhoria da redação do manuscrito. Também às Instituições Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Universidade de Caxias do Sul, a infraestrutura disponibilizada.

### Referências

- Andrade RC, Sylvestre LS & Menezes LFT (2016) Ferns and lycophytes in three fragments of Tabuleiro lowland forest in northern Espírito Santo state, Brazil: composition and floristic relationships in Atlantic forest. *Brazilian Journal of Botany* 40: 103–113.
- Behar L & Viégas GMF (1992) Pteridophyta da Restinga do Parque Estadual de Setiba, ES. *Boletim do Museu de Biologia Prof. Mello Leitão* 1: 39–59.
- Brade AC (1947) Contribuição para o conhecimento da flora do estado do Espírito Santo (I. Pteridophyta). *Rodriguésia* 21: 25–56.
- Brade AC (1951) Filices novae brasilienses VII. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 11: 21–38.
- Christenhusz MJM & Chase MW (2014) Trends and concepts in fern classification. *Annals of Botany* 113: 571–594.
- Diem J & de Lichtenstein JS (1959) Las himenofiláceas del área Argentino-Chilena del Sud. *Darwiniana* 11: 611–760.
- Ebihara A, Dubuisson J, Itawtsuki KI, Hennequin S & Ito M (2006) A taxonomic revision of Hymenophyllaceae. *Blumea* 51: 221–280.
- Ebihara A, Dubuisson J, Itawtsuki KI & Ito M (2007) Systematics of *Trichomanes* (Hymenophyllaceae: Pteridophyta), progress and future interests. *Fern Gazette* 18: 53–58.
- Garbin ML, Saiter FZ, Carrijo TT & Peixoto AL (2017) Breve histórico e classificação da vegetação capixaba. *Rodriguésia* 68: 1883–1894.
- Hennequin S (2003) Phylogenetic relationships within the fern genus *Hymenophyllum* s.l. (Hymenophyllaceae, Filicopsida): contribution of morphology and cytology. *Comptes Rendus Biologies* 326: 599–611.
- Hennequin S, Ebihara A, Dubuisson J-Y & Schneider H (2010) Chromosome number evolution in *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae), with special reference to the subgenus *Hymenophyllum*. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 55: 47–59.
- Iwatsuki K (1990) Hymenophyllaceae. In: Kubitzki K (ed.) *The families and genera of vascular plants*. Vol. 1. Pteridophytes and gymnosperms. Springer Verlag, Berlin. Pp. 157–163.



- Kramer KU (1978) The pteridophytes of Suriname: an enumeration with keys of the ferns and ferns-allies. Vol. 93. Natuurwetenschappelijke Studiekring voor Suriname en de Nederlandse Antillen, Utrecht. 198p.
- Larsen C, Ponce MM & Scataglini AM (2013) *Hymenophyllum* del sur de Argentina y Chile. *Gayana Botánica* 70: 274-329.
- Lellinger DB (1984) Hymenophyllaceae. In: Maguire B. The Botany of the Guayana highlands par XII. Memorial New York Botanical Garden 38: 9-46.
- Lellinger DB (1989) The ferns and ferns-allies of Costa Rica, Panamá, and the Chocó: part I, Psilotaceae through Dicksoniaceae. Series: Pteridologia n. 2A. American Fern Society, Washington, D.C. Pp. 185-228.
- Lellinger DB (1991) Notes on Neotropical Hymenophyllaceae. *American Fern Journal* 81: 24-37.
- Lellinger DB (2002) A modern multilingual glossary for Taxonomic Pteridology. Pteridologia n. 3. American Fern Society, Washington. 264p.
- Morton CV (1947) The American species of *Hymenophyllum* sect. *Sphaerocionium*. Contributions from the United States National Herbarium 29: 139-201.
- Prado J, Sylvestre LS, Labiak PH, Windisch PG, Salino A, Barros ICL, Hirai RY, Almeida TE, Santiago ACP, Kieling-Rubio MA, Pereira EFN, Øllgaard B, Ramos CGV, Mickel JM, Dittrich VAO, Mynssen CM, Schwartzburd PB, Condack JPC, Pereira JBS & Matos FB (2015) Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1-11.
- Proctor GR (1985) Ferns of Jamaica: a guide to the Pteridophytes. British Museum (Natural History), London. 631p.
- Pryer KM, Smith AR, Hunt JS & Dubuisson JY (2001) *rbcL* data reveal two monophyletic groups of filmy ferns (Filicopsida: Hymenophyllaceae). *American Journal of Botany* 88: 1118-1130.
- Salino A & Almeida TE (2008) Diversidade e conservação das pteridófitas na Cadeia do Espinhaço, Brasil. *Megadiversidade* 4: 78-98.
- Sehnem A (1971) Himenofiláceas. In: Reitz R (ed.) *Flora Ilustrada Catarinense (Himen)*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. 98p.
- Smith AR, Pryer KM, Schmettpelz E, Korall P, Schneider H & Wolf PG (2006) A classification for extant ferns. *Taxon* 55: 705-731.
- Stolze RG (1976) Ferns and fern allies of Guatemala: part I. Ophioglossaceae through Cyatheaceae. Vol. 39. Field Museum of Natural History, Chicago. Pp. 1-90.
- Sylvestre LS, Almeida TE, Mynssen CM & Salino A (2016) Samambaias e Licófitas da Reserva Natural Vale, Linhares, ES. In: Rolim SG, Menezes LFT & Srbek-Araújo AC (eds.) *Floresta Atlântica de Tabuleiro: diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale*. Roma ed., Belo Horizonte. Pp. 157-166.
- Thiers B [continuamente atualizado]. Index Herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em <<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>>. Acesso em abril 2014.
- Tryon RM & Stolze RG (1989) Pteridophyta of Peru, Part I. *Fieldiana Botany* 20: 1-145.
- Viegas-Aquije GMF & Santos IKF (2007) Levantamento Florístico de Pteridófitas da Reserva Biológica Augusto Ruschi, Santa Teresa, ES. *Revista Brasileira de Biociências* 5: 909-911.
- Windisch PG (1992) *Trichomanes crispum* L. (Pteridophyta, Hymenophyllaceae) and allied species. *Bradea* VI: 78-117.
- Windisch PG (2014) Hymenophyllaceae (Polypodiopsida) no estado do Rio Grande do Sul. Instituto Anchieta de Pesquisas, Herbário PACA, Unisinos, RS. *Pesquisas, botânica* 65: 15-48.

Editora de área: Dra. Valquíria Dutra

Artigo recebido em 20/09/2017. Aceito para publicação em 29/09/2017.

 This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.

## APÊNDICE II:

MANUSCRITO PUBLICADO NO ÂMBITO DO PROJETO: GALHAS NAS SAMAMBAIAS DO BRASIL, NO  
PERIÓDICO BRAZILIAN JOURNAL OF BIOLOGY.



## Galls on Brazilian ferns: new records and notes

R. P. Farias<sup>a</sup>, V. L. Silva<sup>b\*</sup>, F. Gonzatti<sup>c</sup>, L. V. Lima<sup>d</sup>, J. L. Schmitt<sup>e</sup>  
and M. G. Santos<sup>f</sup><sup>a</sup>Laboratório de Peridófitas, Universidade Federal de Pernambuco – UFPE, Rua Prof. Nelson Chaves, s/n, Cidade Universitária, CEP 50670-420, Recife, PE, Brasil<sup>b</sup>Laboratório de Acarologia, Universidade do Vale do Taquari – Univates, CEP 95914-014, Lajeado, RS, Brasil<sup>c</sup>Herbário da Universidade de Caxias do Sul, Rua Francisco Getúlio Vargas, 1130, Petrópolis, CEP 95070-560, Caxias do Sul, RS, Brasil<sup>d</sup>Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG, Av. Presidente Antônio Carlos, 6627, Pampulha, CEP 31270-901, Belo Horizonte, MG, Brasil<sup>e</sup>Laboratório de Botânica, Universidade Feevale – Feevale, ERS-239, 2755, CEP 93525-075, Novo Hamburgo, RS, Brasil<sup>f</sup>Faculdade de Formação de Professores, Universidade do Estado do Rio de Janeiro – UERJ, Rua Dr. Francisco Portela, 1470, Patronato, CEP 24435-005, São Gonçalo, RJ, Brasil\*e-mail: [vuicivileao@gmail.com](mailto:vuicivileao@gmail.com)Received: September 26, 2018 – Accepted: December 6, 2018 – Distributed: February 28, 2020  
(With 5 figures)

Galls are abnormal growths of plant tissues generated from processes of hyperplasia and cellular hypertrophy, induced especially by insects and mites (detailed definition in Raman, 2007). Galls on ferns (i.e. seedless vascular plants) have been neglected in many inventories worldwide. In consequence, basic information such as the identity of gall host ferns, the frequency and locations of the interaction are still poorly known. Until present, only 16 fern species have been recorded as galls hosts in Brazil (see synopsis in Santos and Maia, 2018). In this note, we catalog ten ferns hosting galling agents, including four new records of galls, and report new locations to some ferns recorded as hosts, and characterize the morphology of the galls.

The study was conducted in five sites along the Atlantic Forest and Cerrado domain, situated in Southern and Southeastern Brazil: I - National Forest of São Francisco de Paula, municipality of São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul State (29°25'28"S, 50°23'08"W, 906 m); II - Cambará site, municipality of Cambará do Sul, Rio Grande do Sul State (29°10'29"S, 50°01'58"W, 996 m); III - Serra da Bocaina National Park, municipality of São José do Barreiro, São Paulo State (22°44'03"S, 44°36'59"W, 1.520 m); IV - Serra do Tabuleiro, municipality of São Bonifácio, Santa Catarina State (27°49'01"S, 48°53'53"W, 1.165 m); and V - Itaipoca State Park, municipality of Santa Rita do Itaipoca, Minas Gerais State (21°42'32"S, 43°53'38"W, 1.345 m). All sites occur in highlands (800-1800 m.a.s.l.) and belong to Araucaria Forest (sites I, II and III), Rainforest (site IV) and "Campos Rupestres" (site V) phytogeography formations. The climatic conditions among the sites I, II, III and IV are the same, presenting annual rainfall above 2.400 mm, with the hottest month  $\leq 22$  °C and normally with occurrence of 20-30 frozen days a year, mild summers without a dry season (Type Cfb, Peel et al., 2007). At site V, the mean annual rainfall is over 2.000 mm, with the temperature of

the hottest month  $\geq 22$  °C, no occurrence of frozen days, dry winters and hot summers (Type Cwb, Peel et al., 2007). Eight collections were carried out between 2017 and 2018. The names of the authors of the ferns species were abbreviated according with the website Flora do Brasil 2020. All gall morphotypes were photographed and collected. Gall shapes were standardized in accordance with Isaias et al. (2013).

The ten host ferns here cataloged are represented by three families (Gleicheniaceae, Hymenophyllaceae and Polypodiaceae) and five genera (*Dicranopteris*, *Hymenophyllum*, *Campyloneurum*, *Niphidium* and *Pleopeltis*, Table 1). *Dicranopteris nervosa* (Figure 1A, B), *D. rufinervis* (Figure 2A, B), *H. plumosum* (Figure 3G, H) and *H. rufum* (Figure 4A, B) are registered as gall hosts for the first time. The other two records to *Hymenophyllum* fill the gap on the geographic distribution, not recorded in the seminal work performed by Houard (1933). The records of *N. crassifolium* (Figure 5A, B), *C. nitidum* (Figure 5C, D) and *P. hirsutissima* (Figure 5E, F) presented here were first obtained from tropical rain forests of Rio de Janeiro State (Santos and Maia, 2018), representing new locations to these gall host ferns. The galls observed in *H. pulchellum* (Figure 4C-F) and *H. hirsutum* (Figure 3A-F) were recorded in two locations in the South and Southeast region of São Paulo and Rio Grande do Sul States (Table 1). The latter gall morphotypes were reported in Brazil by Houard (1933), without details on geographic distribution.

The morphological characterization demonstrated the occurrence of leaf galls on all host ferns (Table 1, Figure 1-5). In the case of *Hymenophyllum* species, leaf galls occur on both the blade and the petiole (Table 1). In addition, *Hymenophyllum* galls also occurred in the stems (i.e. rhizome) as reported to other epiphytic ferns: *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Kraus et al., 1993) and *M. vacciniifolia* (Langsd. &

Farias, R.P. et al.

Fisch.) Copel. (Maia and Santos, 2011, 2015). Galls in the leaves and stems of *H. pulchellum* and *H. ruftum* do not seem to present a different morphology (Figures 3 and 4).

Houard (1933) also recorded galls on leaves and stems of *H. pulchellum*. This ability of the gall inducers to manipulate different organs in the same plant is occasionally

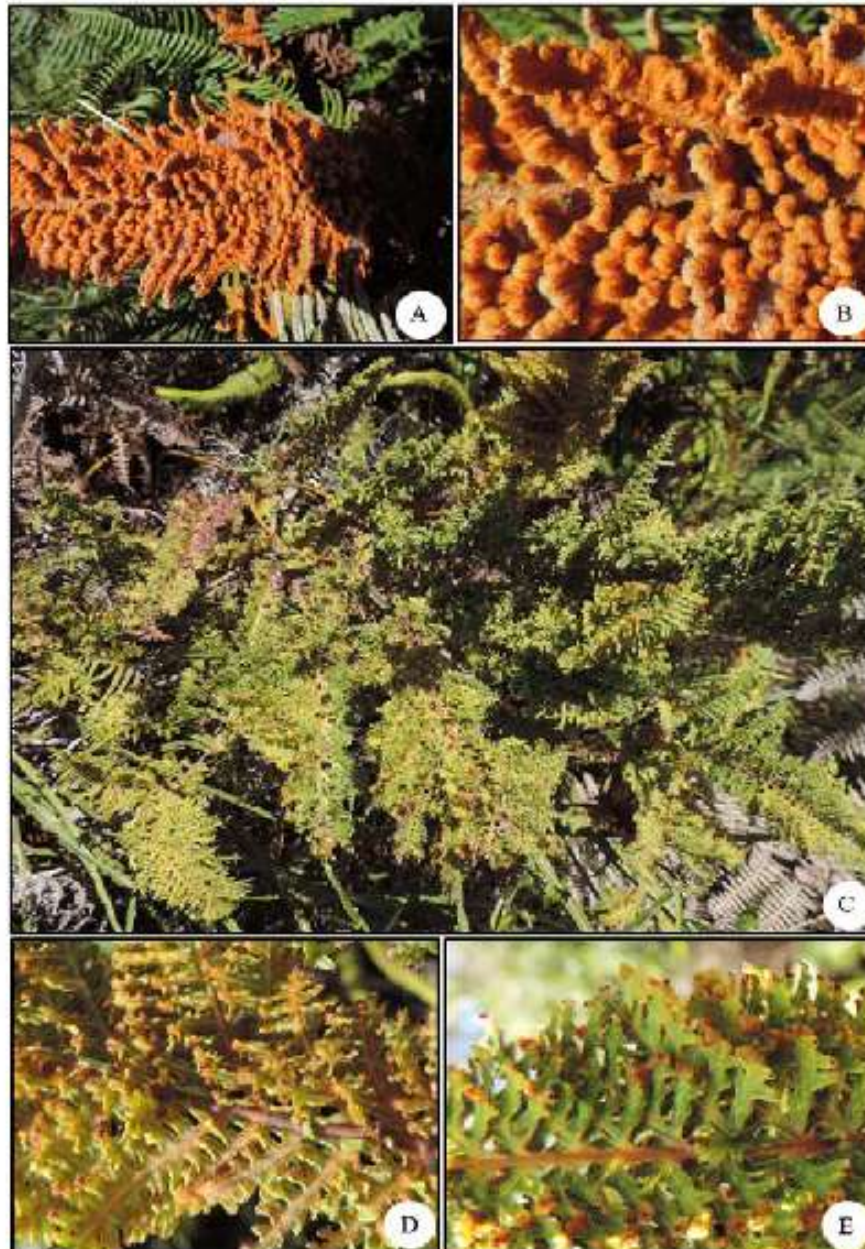


Figure 1. Galls on Gleicheniaceae family. *Dicranopteris nervosa*, (A, B) leaf gall. *Dicranopteris flexuosa*, (C-E) leaf gall.

## Galls on Brazilian ferns

reported for angiosperms (e.g. Maia and Oliveira, 2010). The predominance of galls on leaves is a common pattern of this plant-insect interaction, attributed to the greater abundance of nutrients and resources in this organ (Mani, 1964). In fact, the guild diversification of gallers has shown to be influenced by leaf variability, ranging from coriaceous leaves in semi-arid zones (e.g. Carvalho-Fernandes et al., 2012), to the typically one-cell thick and few-centimeter

long membranous leaves of filmy ferns (see Gonzatti and Windisch, 2018). Interestingly, in *H. puichellum*, the galls are close to tufts of leaves (Figure 4C-E), which may be a source of nutrients to galling or only an error in the manipulation of plant systems. In Gleicheniaceae, galls induce a complete modification of leaf shape, the "witches' broom" (Table 1), already described by Santos and Maia (2018) on *D. flexuosa* (Figure 1C-E) in Rio de Janeiro

**Table 1.** Records of host ferns species of galling from sites in southern-southern Brazil, and gall morphology.

Host plant (Ferns)	Organ with gall	Gall shape	Trichomes	Sites
<b>Gleicheniaceae</b>				
<i>Dicranopteris flexuosa</i> (Schrad.) Underw.	Leaf	"Witches' broom" (amorphous)	-	III, IV
<i>Dicranopteris nervosa</i> (Kaulf.) Maxon *	Leaf	"Witches' broom" (amorphous)	Present	III, IV
<i>Dicranopteris rufo-nervis</i> (Mart.) Ching*	Leaf	"Witches' broom" (amorphous)	Present	V
<b>Hymenophyllaceae</b>				
<i>Hymenophyllum hirsutum</i> (L.) Sw.	Leaf	Lenticular	Present	II, III
<i>Hymenophyllum plumosum</i> Kaulf. *	Leaf	-	-	III
<i>Hymenophyllum puichellum</i> Schldl. & Cham	Leaf/Stem (Rhizome)	Globoid/Amorphous (grouped)	Present	II, III
<i>Hymenophyllum rugifolium</i> Fée *	Leaf/Stem (Rhizome)	Lenticular	Present	II
<b>Polypodiaceae</b>				
<i>Campylopusium nitidum</i> (Kaulf.) C. Presl	Leaf	Lenticular	Absent	I
<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger	Leaf	Clavate	Absent	I
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	Leaf	Globoid	Present	I

Sites: I = National Forest of São Francisco de Paula, Rio Grande do Sul State; II = A particular Forest fragment in Rio Grande do Sul State; III = Serra da Bocaina National Park, São Paulo State; IV = A particular Forest fragment in Santa Catarina State; and V = Itaipoca State Park, Santa Rita do Itaipoca, Minas Gerais. \*Ferns recorded as gall host for the first time.



**Figure 2.** Galls on Gleicheniaceae family. *Dicranopteris rufo-nervis*, (A, B) leaf gall.

Farias, R.P. et al.

State, Brazil. The segments are wider and thicker than normal leaves, and more intensely divided (Figure 1 and 2).

The trichomes were present in *H. pulchellum*, *D. nervosa*, *D. rigbournis* and *P. hirsutissima* (Table 1). The presence

of trichomes in galls may have two implications, the first related to the protection of the gallier against parasitoids and/or small sucking herbivores (Fernandes et al., 1987), and the second related to water control and maintenance

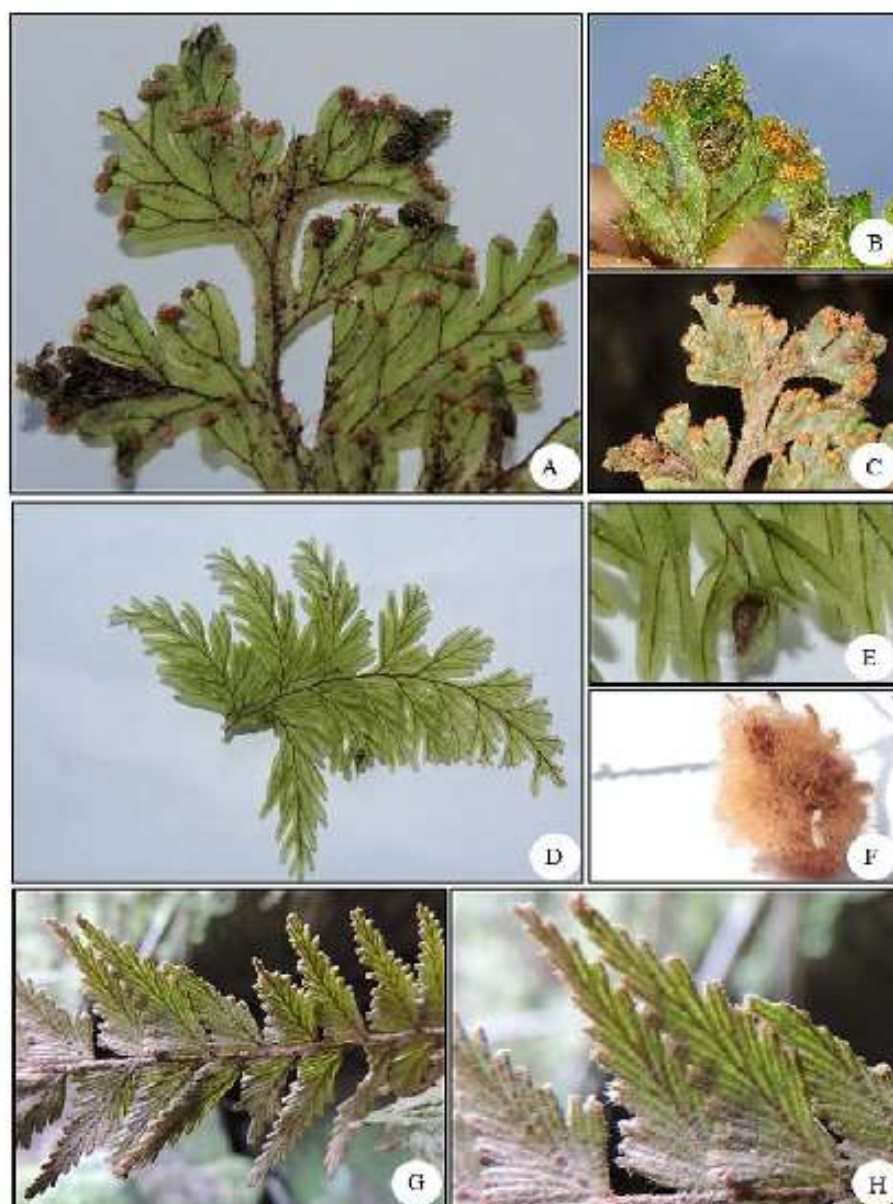


Figure 3. Galls on Hymenophyllaceae family. *Hymenophyllum hirsutum*, (A-E) leaf gall and (F) stem gall. *Hymenophyllum plumosum*, (G, H) leaf gall.

## Galls on Brazilian ferns

of the internal temperature (Stone and Schönrogge, 2003). The gall morphotypes were variable and included lenticular (three morphotypes), globoid (two), "Witches' broom", completely amorphous (three), and clavate (one) shapes (Table 1). Additionally, globoid galls in *H. pulchellum*

may be grouped, generating an amorphous structure (Figure 4C-F).

Galls on *P. hirsutissima* are induced by a Cecidomyiidae (Diptera) not yet identified, while the gall inducer on *C. nitidum* and *N. crassifolium* remains unknown (see Santos



Figure 4. Galls on Hymenophyllaceae family. *Hymenophyllum rugosum*, (A, B) leaf gall. *Hymenophyllum pulchellum*, (C-E) leaf gall; and (F) stem gall.

Farias, R.P. et al.



Figure 5. Leaf galls on Polypodiaceae family. *Niphidium crassifolium*, (A) adaxial side of the leaf and (B) abaxial side of the leaf. *Campyloneurum nitidum*, (C) adaxial side of the leaf and (D) abaxial side of the leaf. *Plaeopeltis hirsutissima*, (E, F) both on the adaxial side of the leaf.



## Galls on Brazilian ferns

and Maia, 2018 for more details). Houard (1933) reports Diptera species as gallers of *H. hirsutum* and *H. pulchellum*. Santos and Maia (2018) suggested mites as inducers of the "witches' broom" galls on *D. flexuosa*, an assumption extended to *D. nervosa* and *D. rigthnervis*. Efforts must be directed to identify all these organisms.

The list of fern species hosting galling agents presented here, including four new records of galls, increases the knowledge of the richness of gall-inducing herbivores in fern lineages in unexplored sites. Results as these come to change the rather widespread thought that ferns do not have interactions with herbivores. As the knowledge on host plant species is fundamental for forthcoming studies (Araújo et al., 2015), we encourage descriptions of the inducing species, and biogeographic and ecological approaches of ferns. Future histological studies aiming to understand the changes caused by gallers in those plants, and comparisons with the available information about galls in angiosperms are also necessary. Finally, we highlight that Brazil may be at the forefront of the knowledge about interactions between ferns and gall inducers provided sampling efforts in different ecosystems are undertaken (e.g. Amazonian, Cerrado and Caatinga domains) as well as teamwork among botanists, ecologists and entomologists.

## Acknowledgements

The authors are grateful to the University of Caxias do Sul (UCS) and FEEVALE University for permitting the use of their facilities. This study was financed in part by Coordination for the Improvement of Higher Education Personnel (CAPES) financial code-001 for to L.V.Lima (88887.19244/2018-00) and V.L. Silva (88887.146950/2017-00, and Postdoctoral scholarship CAPES n°. 1805977). J. L. Schmitt would like to thank the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) for the financial support provided (PQ-308926/2017-0). M. G. Santos thanks the CNPq (PQ-308045/2017-3), Carlos Chagas Filho Research Support Foundation of Rio de Janeiro state (FAPERJ E-26/203.236/2017) and the Scientific, Technical and Artistic Production Incentive Program (PROCIENCIA) of Rio de Janeiro State University (UERJ) for financial support.

## References

ARAÚJO, W., PORFÍRIO JUNIOR, E., RIBEIRO, B., SILVA, T., SILVA, E., GUILHERME, F., SCARELI-SANTOS, C. and SANTOS, B., 2015. Checklist of host plants of insect galls in the state of Goiás in the Midwest Region of Brazil. *Biodiversity Data Journal*, vol. 3, no. 3, pp. e6835. <http://dx.doi.org/10.3897/BDJ.3.e6835>. PMID:26696767.

CARVALHO-FERNANDES, S.P., ALMEIDA-CORTEZ, J.S. and FERREIRA, A.L.N., 2012. Riqueza de galhas entomogênicas em áreas antropizadas e preservadas do Caatinga. *Revista Arvore*, vol. 36, no. 2, pp. 269-277. <http://dx.doi.org/10.1590/S0100-67622012000200008>.

FERNANDES, G.W., MARTINS, R.P. and TAMEIRÃO-NETO, E., 1987. Food web relationship involving *Anadiplosis* sp. galls (Diptera: Cecidomyiidae) on *Machaerum aculeatum* (Leguminosae). *Brazilian Journal of Botany*, vol. 10, pp. 117-132.

GONZATTI, F. and WINDISCH, P.G., 2018. Flora do Espírito Santo: *Hymenophyllum* (Hymenophyllaceae). *Rodriguésia*, vol. 69, no. 2, pp. 611-629. <http://dx.doi.org/10.1590/2175-7860201869225>.

HOUARD, C., 1933. *Les zoocécidies des plantes de l'Amérique du Sud et de l'Amérique Centrale*. Paris: Hermann et Cie. 549 p.

ISAIAS, R.M.S., CARNEIRO, R., OLIVEIRA, D.C. and SANTOS, J.C., 2013. Illustrated and annotated checklist of Brazilian gall morphotypes. *Neotropical Entomology*, vol. 42, no. 3, pp. 230-239. <http://dx.doi.org/10.1007/s13744-013-0115-7>. PMID:23949804.

KRAUS, J.E., MONTENEGRO, G. and KIM, A.J., 1993. Morphological studies on entomogenous stem galls of *Microgramma squamulosa* (Kunf) Sota (Polypodiaceae). *American Fern Journal*, vol. 83, no. 4, pp. 120-128. <http://dx.doi.org/10.2307/1547588>.

MAIA, V.C. and OLIVEIRA, J.C., 2010. Insect galls of the Reserva Biológica Estadual da Praia do Sul (Ilha Grande, Angra dos Reis, RJ). *Biotropica*, vol. 10, no. 4, pp. 227-237. <http://dx.doi.org/10.1590/S1676-06032010000400028>.

MAIA, V.C. and SANTOS, M.G., 2011. A new genus and species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) associated with *Microgramma vacciniifolia* (Lamour. & Fisch.) Copel. (Polypodiaceae) from Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, vol. 55, no. 1, pp. 40-44. <http://dx.doi.org/10.1590/S0085-56262011000100008>.

MAIA, V.C. and SANTOS, M.G., 2015. Record of insects in two fern species of the genus *Microgramma* (Polypodiaceae) in the Atlantic Rain Forest, Rio de Janeiro state, Brazil. *Brazilian Journal of Botany - Revista Brasileira de Botânica*, vol. 75, no. 4, suppl. 1, pp. 253-254. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.11114>. PMID:26602333.

MANI, M.S., 1964. *Ecology of plant galls*. The Hague: Junk. 434 p. <http://dx.doi.org/10.1007/978-94-017-6230-4>.

PEEL, M.C., FINLAYSON, B.L. and MCMAHON, T.A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences*, vol. 11, no. 5, pp. 1633-1644. <http://dx.doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>.

RAMAN, A., 2007. Insect-induced plant galls of India: unresolved questions. *Current Science*, vol. 92, no. 6, pp. 748-757.

SANTOS, M.G. and MAIA, V.C., 2018. A synopsis of fern galls in Brazil. *Biotropica*, vol. 18, no. 3, pp. e20180513. <http://dx.doi.org/10.1590/1676-0611-br-2018-0513>.

STONE, G.N. and SCHÖNRÖGGE, K., 2003. The adaptive significance of insect gall morphology. *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 18, no. 10, pp. 512-522. [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347\(03\)00247-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-5347(03)00247-7).