



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

DAVID SANÍN ROBAYO

TAXONOMIC REVISION OF *SERPOCAULON*
(POLYPODIACEAE), AND PHYLOGENETIC INFERENCE
OF *SERPOCAULON TAYRONAE*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de Concentração Morfologia, Sistemática e Diversidade Vegetal.

BELO HORIZONTE – MG

2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



DAVID SANÍN ROBAYO

TAXONOMIC REVISION OF *SERPOCAULON*
(POLYPODIACEAE), AND PHYLOGENETIC INFERENCE
OF *SERPOCAULON TAYRONAE*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Área de Concentração Morfologia, Sistemática e Diversidade Vegetal.

Orientador: Prof. Dr. ALEXANDRE SALINO
Universidade Federal de Minas Gerais

BELO HORIZONTE – MG

2020

043

Robayo, David Sanín.

Taxonomic revision of *Serpocaulon* (Polypodiaceae), and phylogenetic inference of *Serpocaulon tayronae* [manuscrito] / David Sanín Robayo. - 2020.
455 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Prof. Dr. Alexandre Salino.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Morfologia vegetal. 2. Taxonomia vegetal. 3. Filogenia. 4. Samambaias. I. Salino, Alexandre. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 581



UFMG

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal
Universidade Federal de Minas Gerais
ICB - Departamento de Botânica

Tese defendida por David Sanín Robayo em 16 de julho de 2020 e aprovada pela Banca Examinadora constituída pelos professores:

Dr. Alexandre Salino (Universidade Federal de Minas Gerais)

Dra. Thaís Elias Almeida (Universidade Federal do Oeste do Pará)

Dr. Fernando Bittencourt de Matos (Universidade Federal de Viçosa)

Dr. Vinícius Antonio de Oliveira Dittrich (Universidade Federal de Juiz de Fora)

Dr. João Aguiar Nogueira Batista (UFMG)

AGRADECIMENTOS

Brasil sempre foi um intrigante território para mim, que representava o mais emocionante desafio como botânico e especialmente como ser humano. Sua gente, costumes e idiossincrasia, junto a sua diversa extensão e incrível história, significavam o maior mistério. Porém, foi o complexo de *Serpocaulon catharinae* o que mais me interessou a vir ao país da *Paubrasilia echinata*. E Alexandre foi quem abriu essa atemporal porta, e é por quem vou estar sempre agradecido.

Agradeço ao sistema educativo brasileiro, que por meio das suas agências de fomento, CAPES e CNPq, me permitiram estudar na Universidade Federal de Minas Gerais e ser parte do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, e assim concluir um sonho que eu tinha faz tempo.

Agradeço ao meu orientador, prof. Dr. Alexandre Salino, por me aceitar a ser parte de sua família de helechológos. Obrigado pela confiança e generosidade, e por todos ensinamentos e valiosas discussões durante esses anos, as quais foram fundamentais na realização desse processo.

Ao Dr. Juan Camilo Ospina Gonzáles, mestre e amigo, o qual sempre esteve presente quando mais precisei.

Aos membros da banca examinadora, Dra. Thais E. Almeida, Drs. Fernando B. Matos, Vinicius A. O. Dittrich e Joao N. A. Batista, por terem aceito o convite para colaborar com esse trabalho. Obrigado pelas contribuições e sugestões, que serão parte desse aporte agora.

A todos os curadores dos herbários estudados, especialmente as pessoas que enviaram fotografias dos exemplares tipo.

Ao Luís Fernando Coca, Felix Grewe, Thorsten Lumbsch, Todd Widhelm, Dawson White, Erica Zane, Isabel Distefano e Kevin Feldheim, pela amizade, apoio e ensinamentos das técnicas moleculares no laboratório de Pritzker Laboratory for Molecular Systematics and Evolution, no Field Museum, Chicago.

Aos professores, funcionários e colegas do Departamento de Botânica,

especialmente aos professores Dra. Adáises Maciel, Dr. João Batista e Dr. João Stehmann, por todo aprendizado e exemplo de profissionalismo.

Ao Wagner Rocha do Laboratório de anatomia, pelo ensino das técnicas e pela sua amabilidade.

À minha amiga Daniela Silva dos Reis, pela sua alegria e pelo apoio por compartilhar sua experiência na citometria.

À Ingridy Moura, Raquel Viveros, Carolina Leroy, Augusto Santiago, Filipe Soares, Luiz Góes Neto, Lucas Lima e Gabriel Massaine pela amizade, companhia e discussões no campo e laboratório.

Aos amig@s do Laboratório de Sistemática Vegetal: Gabriel Peñaloza, Yuri Goevêa, Jenny Paucal, Thamyris Bragioni e Mariana Augsten, por terem me recebido com carinho e pelos cafês da sistemática. Agradeço também aos amig@s do Laboratório de Anatomia Vegetal, Mariana Duarte, Igor Ballego e Stéphanie Bonifácio, pelas alegrias e pelo apoio com o processamento de amostras.

As pessoas que me brindaram com sua amizade durante este tempo em Belo Horizonte: Alberto, Cecília, Igor, Mariana, Stéphanie, Marcelo, Richard e Vagner, muito obrigado!

Se Alexandre abriu a porta do Brasil, foi a Dy quem me fez sentir em casa. Muito obrigado Dy pela amizade, apoio e a boa energia que fez fluir a viagem do jeito que foi.

À Mariana Duarte, pelo seu sorriso e carinho...a melhor companhia e amizade em uma pandemia.

À minha família, especialmente à minha mãe, foco do meu processo. Dedico esse trabalho a vocês.

Foco, força e fé
Criolo

SUMÁRIO

ABSTRACT	1
RESUMO	2
GENERAL INTRODUCTION	3
Capítulo 1	9
ABSTRACT.....	9
INTRODUCTION	10
MATERIALS AND METHODS.....	11
RESULTS	15
TAXONOMIC HISTORY.....	15
USES	24
INDIGENOUS OR VERNACULAR NAMES	25
KARYOLOGY	26
MORPHOLOGY	26
<i>Grow form</i>	26
<i>Roots</i>	27
<i>Rhizomes</i>	28
<i>Phyllopodia</i>	28
<i>Rhizome and laminar scales</i>	28
<i>Fronde</i>	30
<i>Petioles</i>	30
<i>Leaves</i>	30
<i>Venation patter</i>	31
<i>Laminar hairs</i>	32
<i>Sori</i>	33
<i>Spores</i>	33
INTERACTIONS WITH FUNGI AND ANIMALS.....	34
DISTRIBUTION AND ECOLOGY	35
SYSTEMATIC	43
NOMENCLATURE	43
CHOROLOGICAL NOVELTIES	44
TAXONOMIC TREATMENT	48
Serpocaulon A.R. Sm	48
KEY TO THE SPECIES OF <i>SERPOCAULON</i>	50
DESCRIPTION OF SPECIES.....	55
1. Serpocaulon adnatum (Kunze ex Klotzsch) A.R. Sm.....	55
2. Serpocaulon antioquianum D. Sanín	59
3. Serpocaulon appressum (Copel.) A.R. Sm.	60
4. Serpocaulon articulatum (C. Presl) Schwartsb. & A.R. Sm.....	63
5. Serpocaulon attenuatum (Humb. & Bonpl. ex. Willd.) A.R. Sm.	69
6. Serpocaulon australe D. Sanín, J.C. Ospina, I.O. Moura & Salino.....	74
7. Serpocaulon catharinae (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.....	77
8. Serpocaulon concolorum (M. Kessler & A.R. Sm.) A.R. Sm.....	86
9. Serpocaulon crystalloneuron (Rosenst.) A.R. Sm.	89
10. Serpocaulon dasypleuron (Kunze) A.R. Sm.....	93
11. Serpocaulon demissum (Fée) D. Sanín.....	99
12. Serpocaulon dissimile (L.) A.R. Sm.	102
13. Serpocaulon eleutherophlebium (Fée) A.R. Sm.....	107

14. <i>Serpocaulon falcaria</i> (Kunze) A.R. Sm.	113
15. <i>Serpocaulon fraxinifolium</i> (Jacq.) A.R. Sm.	118
16. <i>Serpocaulon funckii</i> (Mett.) A.R. Sm.	128
17. <i>Serpocaulon glandulosissimum</i> (Brade) Labiak & J. Prado	131
18. <i>Serpocaulon intricatum</i> (M. Kessler & A.R. Sm.) A.R. Sm.	134
19. <i>Serpocaulon lasiopus</i> (Klotzsch) A.R. Sm.	137
20. <i>Serpocaulon latipes</i> (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.	145
21. <i>Serpocaulon latissimum</i> (R.C. Moran & B. Øllg.) A.R. Sm.	152
22. <i>Serpocaulon levigatum</i> (Cav.) A.R. Sm.	156
23. <i>Serpocaulon loriceum</i> (L.) A.R. Sm.	164
24. <i>Serpocaulon maritimum</i> (Hieron.) A.R. Sm.	170
25. <i>Serpocaulon meniscifolium</i> (Langsd. & Fisch.) A.R. Sm.	173
26. <i>Serpocaulon nanegalense</i> (Sodirol) A.R. Sm.	181
27. <i>Serpocaulon patentissimum</i> (Mett. ex Kuhn) A.R. Sm.	185
28. <i>Serpocaulon polystichum</i> (Link) A.R. Sm.	189
29. <i>Serpocaulon psychotrium</i> A.R. Sm. ex. Mostacero & D. Sanín (Ined.)	200
30. <i>Serpocaulon ptilorhizon</i> (H. Christ) A.R. Sm.	207
31. <i>Serpocaulon rex</i> Schwartsb. & A.R. Sm.	211
32. <i>Serpocaulon richardii</i> (Klotzsch) A.R. Sm.	215
33. <i>Serpocaulon sessilifolium</i> (Desv.) A.R. Sm.	219
34. <i>Serpocaulon subandinum</i> (Sodirol) A.R. Sm.	228
35. <i>Serpocaulon triseriale</i> (Sw.) A.R. Sm.	234
36. <i>Serpocaulon vacillans</i> (Link) A.R. Sm.	253
37. <i>Serpocaulon wagneri</i> (Mett.) A.R. Sm.	263
HYBRIDS	268
38. <i>Serpocaulon</i> × <i>manizalense</i> D. Sanín & Torrez	269
39. <i>Serpocaulon</i> × <i>rojasianum</i> J.M. Chaves, R.C. Moran & F. Oviedo	269
40. <i>Serpocaulon</i> × <i>semipinnatifidum</i> (Fée) D. Sanín	269
41. <i>Serpocaulon</i> × <i>sessilipinum</i> A. Rojas & J.M. Chaves	273
42. <i>Serpocaulon</i> × <i>tabuleirensis</i> D. Sanín & Salino	273
ACKNOWLEDGMENTS	276
NAMES TREATED	277
NEW SYNONYMS	285
NEW STATUS	286
NEW TAXA DERIVED OF THIS THESIS	286
NEW COMBINATION DERIVED FROM THIS THESIS	286
EXCLUDED SPECIES	286
<i>NOMINA DUBIA</i>	288
<i>NOMINA NUDA</i>	291
NUMERIC LIST OF TAXA	292
LITERATURE CITED	294
SPECIMEN EXAMINED	304
Capítulo 2.	432
ABSTRACT	432
INTRODUCTION	433
MATERIALS AND METHODS	435
RESULTS	438
DISCUSSION	439
TAXONOMIC TREATMENT	443

ACKNOWLEDGMENTS	443
LITERATURE CITED	444

LISTA DE FIGURAS

Figuras Capítulo 1	327
Figure 1. Ornamental use in Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil.....	327
Figure 2. Secondary hemiepiphytic habit in <i>Serpocaulon</i>	328
Figure 3. Different states of growing in <i>Serpocaulon</i>	329
Figure 4. Habits of growing in <i>Serpocaulon</i>	330
Figure 5. Rhizomes in <i>Serpocaulon</i>	331
Figure 6. Some features evaluated in <i>Serpocaulon</i>	332
Figure 7. Rhizome and laminar scales in <i>Serpocaulon</i>	333
Figure 8. Laminae morphology I.	334
Figure 9. Laminae morphology II.....	335
Figure 10. Laminae morphology III.....	336
Figure 11. Laminae morphology IV	337
Figure 12. Laminae morphology V.....	338
Figure 13. Trichomes in <i>Serpocaulon</i> I.	339
Figure 14. Trichomes in <i>Serpocaulon</i> II.	340
Figure 15. Trichomes in <i>Serpocaulon</i> III.....	341
Figure 16. Spores in <i>Serpocaulon</i> , Group I. Irregularly depressed verrucae.....	342
Figure 17. Spores in <i>Serpocaulon</i> , Group I. Irregularly depressed verrucae (Continuation).....	343
Figure 18. Spores in <i>Serpocaulon</i> , Group II. Folded perinae.	344
Figure 19. Spores in <i>Serpocaulon</i> , Group III. Depressed regular verrucae.....	345
Figure 20. Spores in <i>Serpocaulon</i> , Group IV. Prominent verrucae and gemmulate. ...	346
Figure 21. Nectaries in <i>Serpocaulon</i>	347
Figure 22. <i>Serpocaulon</i> interactions with other groups.....	348
Figure 23. Elevational distribution of <i>Serpocaulon</i> species.	349
Figure 24. Distribution of <i>Serpocaulon</i> species by country.	350
Figure 25. Distribution of all <i>Serpocaulon</i> specimens examined.....	351
Figure 26. <i>Serpocaulon adnatum</i> . Illustration.	352
Figure 27. <i>Serpocaulon adnatum</i> . Photos.....	353
Figure 28. <i>Serpocaulon antioquianum</i> . Illustration	354
Figure 29. <i>Serpocaulon appressum</i> . Illustration	355
Figure 30. <i>Serpocaulon appressum</i> . Photos.....	356
Figure 31. <i>Serpocaulon articulatum</i> . Illustration.....	357
Figure 32. <i>Serpocaulon articulatum</i> . Photos.	358
Figure 33. <i>Serpocaulon attenuatum</i> . Illustration	359
Figure 34. <i>Serpocaulon attenuatum</i> . Photos.....	360
Figure 35. <i>Serpocaulon australe</i> . Illustration	361
Figure 36. <i>Serpocaulon australe</i> . Photos.....	362
Figure 37. Distribution of <i>Serpocaulon adnatum</i> , <i>S. antioquianum</i> , <i>S. appressum</i> , <i>S.</i> <i>articulatum</i> , <i>S. attenuatum</i> , and <i>S. australe</i>	363
Figure 38. <i>Serpocaulon catharinae</i> . Illustration	364
Figure 39. <i>Serpocaulon catharinae</i> . Photos.....	365
Figure 40. <i>Serpocaulon concolorum</i> . Illustration	366
Figure 41. <i>Serpocaulon concolorum</i> . Photos.....	367
Figure 42. <i>Serpocaulon crystalloneurum</i> . Illustration	368
Figure 43. <i>Serpocaulon dasypleuron</i> . Illustration.....	369

Figure 44. <i>Serpocaulon dasypleuron</i> . Photos.....	370
Figure 45. <i>Serpocaulon demissum</i> . Illustration.....	371
Figure 46. <i>Serpocaulon demissum</i> . Photos.....	372
Figure 47. <i>Serpocaulon dissimile</i> . Illustration.....	373
Figure 48. <i>Serpocaulon dissimile</i> . Photos.....	374
Figure 49. Distribution of <i>Serpocaulon catharinae</i> , <i>S. concolorum</i> , <i>S. crystalloneurum</i> , <i>S. dasypleuron</i> , <i>S. demissum</i> , and <i>S. dissimile</i>	375
Figure 50. <i>Serpocaulon eleutherophlebium</i> . Illustration.....	376
Figure 51. <i>Serpocaulon eleutherophlebium</i>	377
Figure 52. <i>Serpocaulon falcaria</i> . Illustration.....	378
Figure 53. <i>Serpocaulon falcaria</i> . Photos.....	379
Figure 54. <i>Serpocaulon fraxinifolium</i> . Illustration.....	380
Figure 55. <i>Serpocaulon fraxinifolium</i> . Photos.....	381
Figure 56. <i>Serpocaulon funckii</i> . Illustration.....	382
Figure 57. <i>Serpocaulon funckii</i> . Photos.....	383
Figure 58. <i>Serpocaulon glandulosissimum</i> . Illustration.....	384
Figure 59. <i>Serpocaulon glandulosissimum</i> . Photos.....	385
Figure 60. <i>Serpocaulon intricatum</i> . Illustration.....	386
Figure 61. <i>Serpocaulon intricatum</i> . Photos.....	387
Figure 62. Distribution of <i>Serpocaulon eleutherophlebium</i> , <i>S. falcaria</i> , <i>S. fraxinifolium</i> , <i>S. funckii</i> , <i>S. glandulosissimum</i> , and <i>S. intricatum</i>	388
Figure 63. <i>Serpocaulon lasiopus</i> . Illustration.....	389
Figure 64. <i>Serpocaulon latipes</i> . Illustration.....	390
Figure 65. <i>Serpocaulon latipes</i> . Photos.....	391
Figure 66. <i>Serpocaulon latissimum</i> . Illustration.....	392
Figure 67. <i>Serpocaulon levigatum</i> . Illustration.....	393
Figure 68. <i>Serpocaulon levigatum</i> . Photos.....	394
Figure 69. <i>Serpocaulon loriceum</i> . Illustration.....	395
Figure 70. <i>Serpocaulon maritimum</i> . Illustration.....	396
Figure 71. <i>Serpocaulon maritimum</i> . Photos.....	397
Figure 72. Distribution of <i>Serpocaulon lasiopus</i> , <i>S. latipes</i> , <i>S. latissimum</i> , <i>S. levigatum</i> , <i>S. loriceum</i> , and <i>S. maritimum</i>	398
Figure 73. <i>Serpocaulon meniscifolium</i> . Illustration.....	399
Figure 74. <i>Serpocaulon meniscifolium</i> . Photos.....	400
Figure 75. <i>Serpocaulon nanegalense</i> . Illustration.....	401
Figure 76. <i>Serpocaulon nanegalense</i> . Photos.....	402
Figure 77. <i>Serpocaulon patentissimum</i> . Illustration.....	403
Figure 78. <i>Serpocaulon patentissimum</i> . Photos.....	404
Figure 79. <i>Serpocaulon polystichum</i> Illustration.....	405
Figure 80. <i>Serpocaulon polystichum</i> . Photos.....	406
Figure 81. <i>Serpocaulon psychotrium</i> . Illustration.....	407
Figure 82. <i>Serpocaulon psychotrium</i> . Photos.....	408
Figure 83. <i>Serpocaulon ptilorhizon</i> . Illustration.....	409
Figure 84. Distribution of <i>Serpocaulon meniscifolium</i> , <i>S. nanegalense</i> , <i>S. patentissimum</i> , <i>S. polystichum</i> , <i>S. psychotrium</i> , and <i>S. ptilorhizon</i>	410
Figure 85. <i>Serpocaulon rex</i> . Illustration.....	411
Figure 86. <i>Serpocaulon rex</i> . Photos.....	412
Figure 87. <i>Serpocaulon richardii</i> . Illustration.....	413
Figure 88. <i>Serpocaulon richardii</i> . Photos.....	414
Figure 89. <i>Serpocaulon sessilifolium</i> . Illustration.....	415

Figure 90. <i>Serpocaulon sessilifolium</i> . Photos.....	416
Figure 91. <i>Serpocaulon subandinum</i> . Illustration.....	417
Figure 92. <i>Serpocaulon subandinum</i> . Photos.	418
Figure 93. <i>Serpocaulon triseriale</i> . Illustration.....	419
Figure 94. <i>Serpocaulon triseriale</i> . Photos.	420
Figure 95. <i>Serpocaulon vacillans</i> . Illustration.....	421
Figure 96. <i>Serpocaulon vacillans</i> . Photos.....	422
Figure 97. Distribution of <i>Serpocaulon rex</i> , <i>S. richardii</i> , <i>S. sessilifolium</i> , <i>S. subandinum</i> , <i>S. triseriale</i> , and <i>S. vacillans</i>	423
Figure 98. <i>Serpocaulon wagneri</i> . Illustration	424
Figure 99. <i>Serpocaulon wagneri</i> . Photos.....	425
Figure 100. <i>Serpocaulon</i> × <i>semipinnatifidum</i> . Illustration.....	426
Figure 101. Distribution of <i>Serpocaulon wagneri</i> , and <i>S. ×semipinnatifidum</i>	427
Figure 102. <i>Serpocaulon</i> × <i>tabuleirensis</i> . Illustration.....	428
Figure 103. <i>Serpocaulon</i> × <i>tabuleirensis</i> . Photos.	429
Figure 104. Type locality, distribution and relative's species of <i>Serpocaulon</i> × <i>tabuleirensis</i>	430
Figure 105. Spores comparison of the related species of <i>Serpocaulon</i> × <i>tabuleirensis</i>	431
Figuras Capítulo 2	449
Figure 1. <i>Serpocaulon tayronae</i> . Photos.	499
Figure 2. Cladogram from the Bayesian inference (BI) of the combined data matrixes of the plastidial regions <i>rbcL</i> and <i>trnG-trnR</i>	450
Figure 3. Cladogram from the Bayesian inference (BI) of the combined data matrixes of the plastidial regions <i>rbcL</i> and <i>trnG-trnR</i> with the main clade collapsed and the Pruinose clade inside <i>Campyloneurum</i> showing micromorphological characters sharing with <i>S. tayronae</i>	451
Figure 4. Rhizome, rhizome scales and cells shape comparison from species of the Pruinose clade of <i>Campyloneurum</i>	452

LISTA DE TABELAS

Tabelas Capítulo 1	16
Table 1. Chronological description of the species of <i>Serpocaulon</i>	16
Table 2. Authors of the basionyms of <i>Serpocaulon</i> 's species and its nationality.....	20
Table 3. Distribution of <i>Serpocaulon</i> species in the regional centers of endemism in tropical America proposing by Tryon (1972).	36
Table 4. Distribution of <i>Serpocaulon</i> species by country, altitudinal range and habit of growing.	38
Table 5. Nomenclatural summary.....	44
Table 6. Comparison of two species of <i>Serpocaulon</i> and their putative hybrid, <i>Serpocaulon</i> × <i>tabuleirensis</i>	276
Tabela Capítulo 2 (Appendix 1)	453
Appendix 1. List of specimens and GenBank accession numbers of the species studied	453
CONSIDERAÇÕES FINAIS	456



Polypodium Andinum Karst.

Polypodium andinum (syn of *S. sessilifolium*) from H. Karsten (1858-1861) in *Flora Columbiae*

INTRODUÇÃO GERAL

**TAXONOMIC REVISION OF *SERPOCAULON* (POLYPODIACEAE), AND
PHYLOGENETIC INFERENCE OF *SERPOCAULON TAYRONAE***

David Sanín

ABSTRACT

This doctoral dissertation focus on the taxonomic and systematic revision of *Serpocaulon* A.R. Sm., a fern genus that was originally described with 40 species. It is an important fern flora element from the premontane and montane forest of the Neotropics. The genus is characterized by long-creeping (predominantly) rhizomes, clathrate scales, and veins regularly anastomosing (goniophleboid), the areoles chevron-shaped and with a single, free, included veinlet. Its taxonomy is difficult for several reasons: many names are unclear due to incomplete types and protologues; there is a lack of collections from some regions of the Neotropics; there is great morphological variation within some taxa ‘complexes’, such as those with *S. catharinae*, *S. eleutherophlebium*, *S. fraxinifolium*, *S. lasiopus*, *S. loriceum* and *S. triseriale*; and finally for the possible hybridization that can obscure species boundaries. A morphological analysis was performed from the study of 2167 specimens deposited in 41 herbaria or collected during field trips made in Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador and Peru. In the same way, the controversial circumscription of *Serpocaulon tayronae* was explored by the phylogenetic inference of two cpDNA markers from a data set of 99 species of Polypodiaceae. As a result of this dissertation, 37 species and five hybrids are now recognized in *Serpocaulon*. From these species, *S. australe* D. Sanín, J.C. Ospina, I.O. Moura & Salino and *S. psychotrium* Mostacero, D. Sanín & A.R. Sm., are described as new. *Serpocaulon demissum* (Fée) D. Sanín is proposed as a new combination. One new hybrid status is here proposed, *S. ×semipinnatifidum* (Fée) D. Sanín, and a new hybrid is described, *S. ×tabuleirensis* D. Sanín & Salino. On the other hand, nomenclatural and chorological results listed 259 names that were found. From these, 75 names were lectotypified (first step 41, second step 34), two neotypes were designated. Moreover, 19 names are newly synonymized, five species were excluded, 24 names were considered as *nomina dubia* and five as *nomina nuda*. The geographic distribution of 27 species was expanded, as well as the elevational range of the genus (0 to 4200 m). The Andes of Ecuador and Colombia are the main center of diversity and the Atlantic Rain forest of Brazil is the center of endemism with three

restricted species (*S. demissum*, *S. glandulosissimum* and *S. meniscifolium*). A taxonomic key, descriptions and taxonomical discussions, local names, uses, illustrations, photographs of the plants in the field, micro-photographs of the spores, and distribution maps of the species are provided in the Chapter 1. In the molecular phylogeny obtained, *Serpocaulon tayronae* was nested in the Pruinose clade of *Campyloneurum*. Morphologically, the long-creeping rhizomes with spreading rhizome scales that have auriculate bases and isodiametric cells are characters that it shares with the Pruinose clade. The new combination *Campyloneurum tayronae* (D. Sanín) D. Sanín is provided in the Chapter 2.

Keywords: *Campyloneurum*, ferns, morphology, nomenclature, molecular phylogeny, Tropical America.

RESUMO GERAL

Esta tese de doutorado lida com a revisão taxonômica do gênero de samambaias *Serpocaulon* A.R. Sm, um gênero de samambaias que foi descrito originalmente com 40 espécies reconhecidas. Esse é um importante elemento da flora de samambaias de bosques premontano e montano do neotrópico. O gênero se caracteriza pelos rizomas longamente reptantes (predominantemente), escamas clatradas com nervuras anastomosadas (gonioflebioides) que apresentam aréolas com forma chevroide e cada uma com uma vênula livre incluída. A sua taxonomia é difícil por vários razões: muitos nomes não são claros devido a os tipos e protólogos incompletos; a ausência de coleções em algumas regiões dos Neotropicos; existe uma grande variação morfológica dentro de alguns táxons “complexos” como *S. catharinae*, *S. eleutherophlebium*, *S. fraxinifolium*, *S. lasiopus*, *S. loriceum* e *S. triseriale*; e finalmente, pela possível hibridização que oculta os limites das espécies. Uma análise morfológica foi desenvolvida em 2167 espécimes depositadas em 41 herbários, ou coletadas em viagens de campo realizados em Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Costa Rica, Equador e Peru. Da mesma forma, a controversa circunscrição taxonômica de *Serpocaulon tayronae* foi explorada pela inferência filogenética de dois marcadores plastidiais através de uma matriz de dados com 99 espécies de Polypodiaceae. Como resultados taxonômicos e sistemáticos desta tese, 37 espécies e cinco híbridos são reconhecidos in *Serpocaulon*. Dessas espécies, *S. australe* D. Sanín, J.C. Ospina, I.O. Moura & Salino e *S. psychotrium* Mostacero, D. Sanín & A.R. Sm. são descritas como novas. *Serpocaulon demissum* (Fée) D. Sanín é proposta

como uma combinação nova. Um novo status híbrido e proposto aqui, *S. ×semipinnatifidum* (Fée) D. Sanín, e um novo híbrido é descrito, *S. ×tabuleirensis* D. Sanín & Salino. Por outro lado, os resultados nomenclaturais e corológicos listam 259 nomes que foram encontrados. Deles 75 foram lectotipificados (41 como primeiro passo, 34 como segundo passo), dois neótipos foram designados. Ademais 19 nomes foram sinonimizados, cinco espécies foram excluídas, 24 nomes são considerados como *nomina dubia* e cinco como *nomina nuda*. A distribuição geográfica de 27 espécies foi expandida em países diferentes, assim como a amplitude altitudinal do gênero (0 ate 4200 m). Os Andes do Equador e da Colômbia são os principais centros de diversidade, e a Mata Atlântica do Brasil é o centro de endemismo, com três espécies restritas (*S. demissum*, *S. glandulosissimum* e *S. meniscifolium*). Uma chave de identificação, descrições e discussões taxonômicas, nomes locais, usos, ilustrações, fotografias das plantas no campo, microfotografias dos esporos e mapas da distribuição das espécies são fornecidos no Capítulo 1. Na filogenia molecular obtida, *Serpocaulon tayronae* foi agrupado no clado Pruinoso de *Campyloneurum*. Morfologicamente, as escamas do rizoma patentes, que possui bases auriculadas e células isodiamétricas são caracteres que se compartilham com o clado Pruinoso. A nova combinação *Campyloneurum tayronae* (D. Sanín) D. Sanín é proposta no Capítulo 2.

Palavras chave: *Campyloneurum*, samambaias, morfologia, nomenclatura, filogenia molecular, América Tropical.

GENERAL INTRODUCTION

Serpocaulon A.R. Sm. (Polypodiaceae) was described from the segregation of *Polypodium* L., based on the molecular phylogenetic analyses of four plastid regions that supported its monophyly (Smith et al., 2006) and the circumscription of 40 species. The genus is characterized by long-creeping rhizomes, clathrate scales, and regularly anastomosing (goniophlebioid) veins, the areoles chevron-shaped and with a single, free, included veinlet (Smith et al., 2006).

The genus is neotropical, with some species occurring in subtropical regions of South America (Chapter 1). Most of the species exhibits distribution on mountain habitats, especially the Andes, home of nearly three-fourths of the species (Smith et al., 2006; Labiak & Prado, 2008; Sanín, 2018).

The first taxonomic revision of *Serpocaulon* was done by Hensen (1990), who recognized 23 species in the so called '*Polypodium loriceum* complex', presented a phylogenetic hypothesis based on morphology, and included distribution maps, SEM photos of the spores and diaphanization images of the pinnae or segments for some species. Additionally, the author presented 36 new synonyms and clarified typifications for several names. Nevertheless, Moran (1990) considered that Hensen's revision had serious problems: 1. Too few herbaria were consulted, 2. Intraspecific names were not accounted for. 3. Representative specimens, with locality data, were not cited. 4. Too many species that seem distinct to Moran were lumped. Leaving in evidence, the lack of taxonomic, nomenclatural, and systematic work to be done.

The area that is dealing in this study is the Neotropics, geographic region described by Morrone (2014). Correspond to the tropical area of America, in most of South America, Central America, southern and central Mexico and the Antilles. According to the author, this territory extents from 30° N to 45° S. Nevertheless, records of the herbaria consulted here goes from 25° N and 40° S, from the south of Mexico and north of Antilles to the center of Argentina, and only excluding Chile.

Concerning the study area, there are taxonomic revisions available for some countries, as well as checklists and florulas, where in most cases the species were treated as *Polypodium*. For Mexico, Mickel and Beitel (1988) registered three species for Oaxaca. Later, Mickel and Smith (2004), recognized four species for the whole country, including the only known record of *Serpocaulon fraxinifolium* for Mexico. In Flora de Nicaragua, Gómez and Arbeláez (2009) recognized 10 species and recorded misconceptions for some taxa, such as *S. articulatum*, *S. falcaria*, and others. Stolze (1981) recorded five species for the flora of Guatemala. Lellinger (1989) presented 11 species for Costa Rica, Panama and the Colombian Chocó. Moran (1995) recognized 13 species of the *Polypodium loriceum* group in Flora Mesoamericana, and suggested that the center of diversity of this group is the Andes. A similar record of 13 species was presented by Correa et al. (2004) for Panamá.

In the Antilles, Proctor (1985) recorded four species for Jamaica, three for Puerto Rico and the Virgin Islands (Proctor, 1989), and presented important typifications.

In South America, Sanín (2014; 2015) and Sanín and Torrez (2014) described two species and a hybrid from Colombia. *Serpocaulon obscurinervium* D. Sanín is here considered as synonym of *S. concolorum*, whereas *S. tayronae* presents a controversial circumscription (Almeida et al., 2017)

when compared to other species of *Polypodium* with ascending segments and free veins (Sanín, 2015; Chapter 2). Later, Sanín (2018) presented a taxonomic treatment for the 27 taxa registered in Colombia. Between the taxonomic, nomenclatural, and chorological novelties that the author presented, it is possible to account one new species described (*Serpocaulon antioquianum*), one new synonym and one new record for the country. Considering that 65% of the total diversity of the genus inhabit Colombia, Sanín (2018) stands as the most comprehensive treatment for the genus so far. Smith (1995) recognized 11 species in Venezuelan Guayana, whereas Funck et al. (2007) listed 13 species for the Guiana Shield. While in Ecuador, Smith (1983) cited 18 species. Tryon and Stolze (1993) cited only 12 species for Peru (including a broad species concept for *P. loriceum*). In Bolivia, the later contribution was made by Smith et al. (2018), who listed 21 species for that country. Finally, for Argentina, Sanín et al. (2019a) published a new species, *S. australe*, which was segregated from the reinterpretation of *S. gilliesii*, derived in the record that stated the existence of five species in that territory (Sanín et al. 2019a; 2019b).

Brazil deserves special attention, not only because it represents the main center of endemism of *Serpocaulon*, but also for the taxonomic complexity that is illustrated by the literature (Langsdorff & Fischer, 1810; Raddi, 1819; Brade, 1935, 1951; Sehnem, 1970; Pichi-Sermolli & Bizzarri, 2005; Labiak & Prado, 2008; Schwartzburd & Smith, 2013; Sanín & Salino, 2018, 2020). Where with the exception of Langsdorff and Fischer (1810), Brade (1951), Sanín and Salino (2018; 2020), most of the contributions mentioned above published names that are here considered synonyms.

Although those contributions represent an important improvement in the knowledge and comprehension of the genus, there are still problems in our understanding of the species and their taxonomic boundaries. This has been pointed out by several authors, who suggested the necessity for a modern taxonomic revision of the group (Moran, 1990, 1995; Smith et al., 2006; Kreier et al., 2008; Labiak & Prado, 2008; Schwartzburd & Smith, 2013; Sanín, 2018; Smith et al., 2018).

The current contribution deals with these concerns, presenting the taxonomic revision of the fern genus *Serpocaulon* in the Chapter 1, and exploring the phylogenetic and systematic circumscription of *Serpocaulon tayronae* in Chapter 2.

Literature Cited

- Almeida, T. E., A. Salino, J.-Y. Dubuisson & S. Hennequin. 2017. *Adetogramma* (Polypodiaceae), a new monotypic fern genus segregated from *Polypodium*. *PhytoKeys* 78: 109–131.
- Brade, A. C. 1935. Contribuição para a flora de Itatiaia. *Arq. Inst. Biol. Veg.* 1: 223–230.
- Brade, A. C. 1951. Filices novae Brasilienses VII. *Arq. Jard. Bot.* 11: 21–36.
- Correa, M. D., C. Galdames & M. S. de Stapf. 2004. Catálogo de las plantas vasculares de Panamá. Universidad de Panamá, Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Editora Novo Art. Bogotá, Colombia.
- Funck, V., T. Hollowell, P. Berry, C. Kelloff & S. N. Alexander. 2007. Checklist of the Guiana Shield (Venezuela: Amazonas, Bolívar, Delta Amacuro; Guyana, Surinam, French Guiana). *Contr. U.S. Natl. Herb.* 55: 1–584.
- Gómez, L. D. & A. L. Arbeláez. 2009. Helechos, *in*, W. D. Stevens, O. M. Montiel & A. Pool (eds.), *Flora de Nicaragua*. Tomo IV. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 116: 1–348.
- Hensen, R.V. 1990. Revision of the *Polypodium loriceum*-complex. *Nova Hedwigia* 50: 279–236.
- Kreier, H. P., M. Rex, K. Weising, M. Kessler, A. R. Smith & H. Schneider. 2008. Inferring the diversification of the epiphytic fern genus *Serpocaulon* (Polypodiaceae) in South America using chloroplast sequences and amplified fragment length polymorphisms. *Plant Sys. Evol.* 274: 1–16.
- Labiak, P. & J. Prado. 2008. New combinations in *Serpocaulon* and a provisional key for the Atlantic Rain Forest species. *Amer. Fern J.* 98: 139–159.
- Langsdorff, L. & F. Fischer 1810. *Plantes recueillies pendant le voyage des Russes autor do monde*. Expédition dirigée par M. de Krusenstern. A Tubingue, Chez J. G. Cotta, Libraire.
- Lellinger, D. B. 1989. The fern and fern-allied of Costa Rica, Panama and the Chocó, Part I. Psilotaceae through Dicksoniaceae. *Pteridologia* 2A: 1–364.
- Mickel, J. T. & J. M. Beitel, 1988. Pteridophyte Flora of Oaxaca, Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 46: 1–568.
- Mickel, J. T. & A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. *Mem. New York Bot. Gard.* 88: 1–1054.
- Moran, R. C. 1990. Revision of the *Polypodium loriceum*-complex (Filicales, Polypodiaceae), by Raymond V. Hensen. *Amer. Fern J.* 80: 118–119

- Moran, R. C. 1995. Polypodiaceae. Pp: 333–366, *in*: G. Davidse, M. Sousa & S. Knapp (eds). *Flora Mesoamericana, Psilotaceae a Salviniaceae*. México: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782: 1–110.
- Pichi-Sermolli, R. E. G. & M. P. Bizzarri. 2005. A revision of Raddi's pteridological collection from Brazil (1817–1818). *Webbia* 60: 1–403.
- Proctor, G. R. 1985. Ferns of Jamaica. British Museum (Natural History). No. 895, Henry Ling Ltd. Dorchester, England.
- Proctor, G. R. 1989. Ferns of Puerto Rico and the Virgin Islands. *Mem. New York Bot. Gard.* 53: 1–389.
- Raddi, G. 1819. Synopsis filicum brasiliensium auctore Josepha Raddio ex XLviris Societatis Italicae Scientiarum aliarumque Academicarum Socia. pp. 1–19. tav. 1–2. Bononiae (Typ. Annesii de Nobilibus). [seors. prae-impr. ex Opusc. Sci. 3(5): 279–297. tav. XI–XII. 1819].
- Sanín, D. 2014. *Serpocaulon obscurinervium* (Polypodiaceae), a new fern species from Colombia and Ecuador. *Plant Eco. Evol.* 147: 127–133.
- Sanín, D. 2015. *Serpocaulon tayronae* (Polypodiaceae), a new species from the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Phytotaxa* 213: 243–252.
- Sanín, D. 2018. *Serpocaulon* (Polypodiaceae), Flora de Colombia. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- Sanín, D. & A. Salino. 2018. Five new synonyms in *Serpocaulon*. *Phytotaxa* 360: 125–134.
- Sanín, D. & A. Salino. 2020. Rediscovery and new combination of *Serpocaulon demissum* (Polypodiaceae), an endangered endemic species to the Brazilian inselbergs. *Phytotaxa* 449: 52–64.
- Sanín, D. & V. Torrez. 2014. *Serpocaulon* ×*manizalense*: a new hybrid between simple- and pinnate-leaved species of *Serpocaulon* (Polypodiaceae) from Colombia. *Blumea* 59: 123–130.
- Sanín, D., J. C. Ospina, I. O. Moura & A. Salino. 2019a. A morphometric analysis of *Serpocaulon gilliesii* (Polypodiaceae) reveals a new species for Yungas Montane Forest, *S. australe*. *Sys. Bot.* 44: 90–100.

- Sanín, D., O. G. Martínez & A. Salino. 2019b. New record of *Serpocaulon triseriale* (Sw.) A.R. Sm. (Polypodiaceae) in Argentina, with morphological comparison of relatives. *Check List* 15: 175–189.
- Schwartzburd, P. & A. R. Smith. 2013. Novelties in *Serpocaulon* (Polypodiaceae). *J. Bot. Res. Inst. Texas* 7: 85–93.
- Sehnem, A. 1970. Polipodiáceas. Pp. 1–173, *in*: R. Reitz (ed.). *Flora Ilustrada Catarinense*. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Smith, A. R. 1983. Polypodiaceae-Thelypteridaceae, *in*: G. Harling & L. Anderson (eds.), *Flora of Ecuador* 14: 1–148.
- Smith, A. R. 1995. Polypodiaceae, *in*: *Flora of the Venezuelan Guayana*. Vol. 2 Pteridophytes, Spermatophytes. Ed. Steyermark, J. A., P. E. Berry & B. K. Holst, Missouri Botanical Garden. Timber Press, Portland. USA.
- Smith, A. R., H. P., Kreier, C. H., Haufler, T. A., Ranker & H. Schneider. 2006. *Serpocaulon*, a new genus segregated from *Polypodium*. *Taxon* 55: 919–930.
- Smith, A. R., M., Kessler, B., León, T. E., Almeida, I. Jiménez-Pérez & M. Lehnert. 2018. Prodrómus of a fern flora for Bolivia. XL. Polypodiaceae. *Phytotaxa* 354: 1–67.
- Stolze, R. G. 1981. Ferns and fern allies of Guatemala, Part II, Polypodiaceae. *Fieldiana, Bot.*, n.s. 6: 182–199.
- Tryon, R. M. & R. G. Stolze. 1993. Pteridophyta of Peru, Part V, Aspleniaceae-Polypodiaceae. *Fieldiana, Bot.*, n.s. 32: 1–190.



*Polypodium radice sub caerulea
et punctata.*

Fr. C. Plumier Minimus B.R.D. et Sc.

Polypodium loricatum L. from C. Plumier (1705) in *Traite des Fougères de L'Amérique*

CAPÍTULO 1.**TAXONOMIC REVISION OF *SERPOCAULON* (POLYPODIACEAE)**

Revisão a ser submetida para a revista *Annals of the Missouri Botanical Garden*

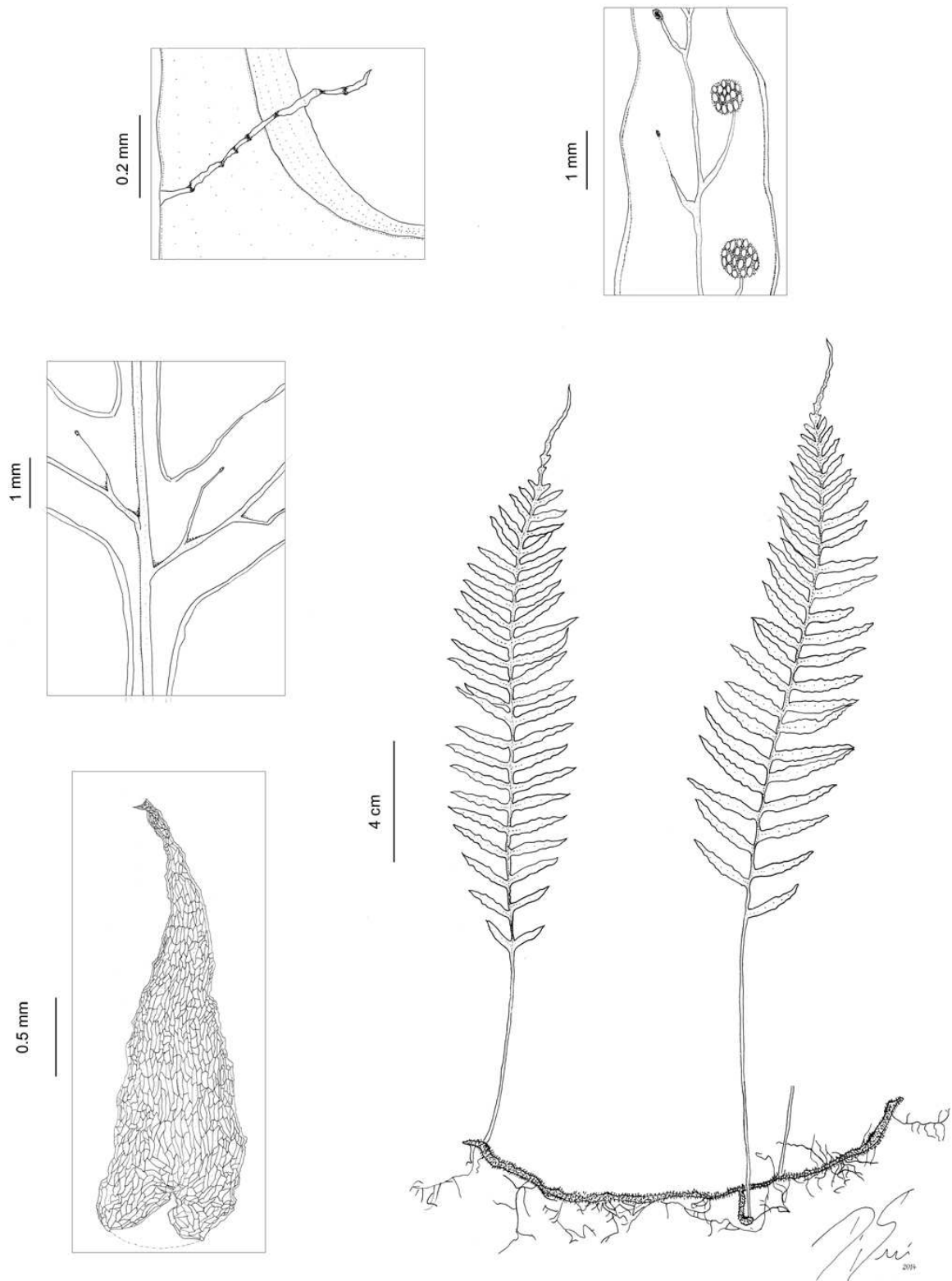
David Sanín^{1*} & Alexandre Salino¹

¹ Herbário BHCB, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais, 486, 30123-970, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

* Author for correspondence: dav.sanin@gmail.com

ABSTRACT

A taxonomic revision of *Serpocaulon* A.R. Sm. (Polypodiaceae), a tropical American fern genus is here presented. Our work is based on the morphological analysis of 56 characters recorded from 2167 specimens deposited in 41 herbaria. Field trips were carried out in Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador and Peru, where valuable observations on the habit and habitat of several species were made. Digital images were also consulted. A total of 259 names were found and their nomenclatural types were studied, resulting in the lectotypification of 75 names (first step 41, second step 34 names) and the designation of two neotypes. We recognized 37 species and five hybrids in *Serpocaulon*, one of the hybrids is here provided with a new status (*S. ×semipinnatifidum* (Fée) D. Sanín) and another one is described (*S. ×tabuleirensis* D. Sanín & Salino). Moreover, 19 names are newly synonymized, five species are excluded, 24 names are considered as *nomina dubia* and five as *nomina nuda*. Twenty-seven species expand its distribution in different countries, as well as the elevational range of the genus (0 to 4200 m). The Andes of Ecuador and Colombia are the main center of diversity and endemism, and then, the Atlantic Rain forest of Brazil with three restricted species (*S. demissum*, *S. glandulosissimum* and *S. meniscifolium*). A taxonomic key, descriptions and taxonomical discussions, local names, uses, illustrations, photographs of the plants in the field, micro-photographs of the rhizome scales and the spores, and distribution maps of the species are provided.



Serpocaulon tayronae from Sanín (2015) in Phytotaxa 213: 243–252.

CAPÍTULO 2.

NEITHER *POLYPODIUM* NOR A *SERPOCAULON*: PHYLOGENETIC AND SYSTEMATIC POSITION OF *CAMPYLONEURUM TAYRONAE* (POLYPODIACEAE)

Artigo a ser submetido para a revista *Annals of the Missouri Botanical Garden*

David Sanín^{1*} & Alexandre Salino¹

¹ Herbário BHCB, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Minas Gerais, CEP 486, 30123-970, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

* Author for correspondence: dav.sanin@gmail.com

ABSTRACT

The phylogenetic position of *Serpocaulon tayronae* is inferred from the analysis of cpDNA sequences of *rbcL* and *trnG-trnR*. Our dataset included 99 species from the polygrammoid clade, plus three species of *Oleandra*. *Serpocaulon tayronae* is endemic to the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, where it grows from 1520 to 1600 m. It superficially resembles some species of *Polypodium*, particularly those of the *P. plesiosorum* complex, to which it was compared in the protologue. The results of our molecular phylogenetic study, however, support the taxonomic placement of this species within the Pruinose Clade of *Campyloneurum*. Despite the pinnatisect laminae, the following morphological characters agree with this clade: long-creeping rhizomes, auriculate, strongly attached, spread, concolorous, yellowish, light-colored rhizome scales with isodiametric cells, branched trichomes, and spores with an ellipsoid or sub-ellipsoid to globular shape and dense, rounded, evenly distributed verrucae. The new combination *Campyloneurum tayronae* is provided, along with photographs of the plants in the field and SEM images of spores and hairs.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

1. Foram esclarecidos os conceitos de *Serpocaulon catharinae*, *S. eleutherophlebium*, *S. fraxinifolium*, *S. lasiopus*, *S. loriceum* e *S. triseriale* e as suas espécies similares.
2. Foi possível verificar que *Serpocaulon fraxinifolium* não habita o Brasil, sendo confundida pela espécie *S. polystichum*, assim como outras 27 espécies que expandiram a sua distribuição.
3. Observações em campo permitiram reconhecer que a maior parte das espécies do gênero não são epífitas (holoepífitas), mas sim hemiepífitas secundárias ou facultativas.
4. A morfologia intermediária, a sobreposição das distribuições e o registro de zonas híbridas, verificaram que as barreiras reprodutivas entre espécies foram frágeis, registrando cinco híbridos publicados e vários outros para serem descritos.
5. O tratamento taxonômico fundamenta as bases para futuras estudos ecológicos, filogenéticos e biogeográficos no gênero.
6. O estudo dos 259 nomes relacionados ao gênero, resultou na sinonimização de 19 nomes, lectotipificação de 75 nomes, designação de dois neótipos, a exclusão de cinco nomes e a consideração de 24 nomes como *nomina dubia* e cinco como *nomina nuda*.
7. As relações filogenéticas de *Serpocaulon tayronae* indicaram que pertence ao gênero *Campyloneurum*.
8. São reconhecidas 37 espécies e cinco híbridos, das quais *S. australe* e *S. psychotrium* foram descritas como novas. *Serpocaulon demissum* (Fée) D. Sanín foi uma nova combinação para o gênero. *Serpocaulon* × *semipinnatifidum* (Fée) D. Sanín recebeu um novo status como híbrido, e *S.* × *tabuleirensis* representa um novo híbrido.