



**DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA VEGETAL
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA**

HÍBRIDOS NATURAIS DE PTERIDÓFITAS BRASILEIRAS

Projeto de pesquisa apresentado por:

Prof. Dr. Pedro Bond Schwartzburd – Professor Adjunto IV do Departamento de Biologia Vegetal (DBV), da Universidade Federal de Viçosa (UFV); Curador do Herbário (VIC); membro do Laboratório de Sistemática e Evolução de Plantas (LASEP); orientador do Programa de Pós-Graduação em Botânica (PPG-Bot).

Equipe: Prof. Dr. Jéferson Nunes Fregonezi (UFV, LASEP), Dra. Raquel Santana Schwartzburd (autônoma); Mestrando Miguel Trancoso Medeiros (PPG-Bot), Bruno Alonso Silva de Magalhães Carvalho (UFV – Agronomia), Graduanda Ana Beatriz Araújo de Moraes (UFV – Ciências Biológicas).

**Fevereiro de 2026
Viçosa, MG, Brasil**

RESUMO

Enquanto que nos EUA e Canadá estima-se que um quinto de suas pteridófitas sejam espécies de origem híbrida, no Brasil, com três vezes mais espécies deste grupo, pouco se sabe sobre híbridos naturais, e menos ainda sobre *espécies de origem híbrida*. O presente projeto tem como objetivo adentrar neste ramo da ciência ainda obscuro no Brasil, continuando investigações prévias dos presentes autores. A metodologia consistirá em: análises populacionais *in loco*, coleta de espécimes de pteridófitas, análises morfológicas dos supostos híbridos e seus parentais, sequenciamento de regiões do DNA do cloroplasto e da mitocôndria (identidade materna), e sequenciamento de regiões do DNA nuclear (identidade materna e paterna).

Palavras-chave: especiação; evolução reticulada; hibridização; Pteridophyta; samambaias

ABSTRACT

It is estimated that one fifth of the pteridophytes from USA and Canada are species of hybrid origin. In Brazil, with three times more species than these two countries, there is little knowledge about natural hybrids, and even less data on *species with hybrid origin*. In this project, we intend to enter in this branch of science still obscure in Brazil, continuing our previous studies. The methodology consists of: local observation of populations, collection of specimens, morphological analyses of the putative hybrids and their parents, chloroplast and mitochondrial DNA sequencing (maternal inheritance), and nuclear DNA sequencing (maternal and paternal inheritance).

Key-words: ferns; hybridization; Pteridophyta; reticulate evolution; speciation

INTRODUÇÃO

Nos sistemas de classificação atuais (*e.g.*, PPG I 2016) as pteridófitas correspondem a duas Classes de plantas: Polypodiopsida e Lycopodiopsida. Polypodiopsida compreende plantas popularmente chamadas de samambaias, avencas, cavalinhas, xaxins, samambaiúços, orelhas-de-onça, chifres-de-veado e rendas. Já Lycopodiopsida compreende as selaginelas, patas-de-lobo, e algumas espécies ornamentais erroneamente chamadas de “musgos” (musgo-azul, musgo-brasileiro, musgo-variegado). Estes dois grupos somam cerca de 12.000 a 15.000 espécies no Mundo (Moran 2008; PPG I 2016). O Brasil, com sua vasta extensão territorial e, principalmente, pelas florestas montanhosas quentes e úmidas favoráveis à diversidade destes grupos, abriga 1.427 espécies atualmente conhecidas – ou seja, cerca de 10% da biodiversidade mundial (Prado *et al.* 2015; Flora do Brasil 2020; Flora & Funga do Brasil 2026). O número de espécies conhecidas vem constantemente aumentando, tendo subido de 1.053 a 1.111 no intervalo dos anos 2010 a 2015, por exemplo (Prado *et al.* 2015).

As pteridófitas são caracterizadas por serem plantas vasculares, com marcada alternância de geração, na qual o gametófito é a fase haploide, produtora de gametas masculinos e femininos, e o esporófito, a fase diploide, produtora de esporos via meiose. O esporófito é a fase perene, vegetativa, duradoura, macroscópica, conhecida pelas pessoas em geral; já o gametófito é efêmero, temporário, quase microscópico e praticamente imperceptível. A partir da década de 1950, principalmente a partir da obra de Manton (1950), passou-se a saber que as pteridófitas são plantas que comumente hibridizam na natureza. Em outras palavras, duas espécies distintas, porém filogeneticamente próximas (da mesma família, gênero, clado, etc.), quando produzem gametófitos espacialmente próximos, são capazes de inter-fecundar seus gametas e produzir esporófitos híbridos. O resultado destas hibridizações são, geralmente, plantas com crescimento e desenvolvimento vegetativo normais, porém inférteis, incapazes de parear cromossomos e, por conseguinte, incapazes de formar esporos viáveis e se dispersar (Manton 1950). Porém, alguns botânicos foram além (ver compilação em Grusz 2016) e descobriram que as pteridófitas apresentam um incrível mecanismo biológico que pode contornar esta impotencialidade: elas podem sofrer apomixia, ou seja, a formação de esporos sem a ocorrência de meiose (diplosporia), seguida da formação de gametófitos diploides, culminando em esporófitos formados a partir de células somáticas dos gametófitos (apogamia). Assim, estes híbridos inicialmente estéreis passam a formar populações viáveis.

Uma outra mudança, ainda mais radical que pode acontecer com estes híbridos estéreis, é a formação de seres alotetraploides. Inicialmente, os híbridos seguem o mesmo caminho apomítico: a

formação de esporos sem a ocorrência de meiose, seguida da formação de gametófitos diploides; porém, os gametófitos formam gametas viáveis (também diploides) que podem se fecundar, seja por auto-fecundação do gametófito, ou seja por fecundação cruzada de gametófitos adjacentes. O resultado é a germinação de esporófitos alotetraploides. Estes alotetraploides passam então a produzir esporos viáveis, uma vez que são capazes de parear os cromossomos duplicados. Por consequência da ploidia duplicada, estes híbridos passam a ser reprodutivamente incompatíveis com seus progenitores. Com este isolamento reprodutivo há, então, a *especiação*: a formação de uma nova espécie através da evolução reticulada, diferente de ambas as espécies progenitoras (Barrington *et al.* 1989; Haufler 2008; Chao *et al.* 2012; Sessa *et al.* 2012; Sigel 2016). Na literatura, estes seres são chamados de *híbridos alotetraploides* ou, melhor, de *espécies de origem híbrida alotetraploide*.

Os EUA e Canadá juntos apresentam praticamente o dobro da extensão territorial do Brasil, porém cerca de apenas 400 espécies de pteridófitas (FNAEC 1993; Moran 2008), devido ao clima menos favorável. Destas ca. 400 espécies, a estimativa é que 20% (ca. 80 espécies) sejam de origem híbrida alotetraploide ou alopoliplóide (FNAEC 1993; Haufler 2008; Sigel 2016). No Brasil, com cerca de três vezes mais espécies, o conhecimento sobre os híbridos e *espécies de origem híbrida* ainda está se iniciando, sendo alvo de alguns estudos recentes, principalmente pelos proponentes do presente projeto. Até o momento, foram documentados híbridos entre espécies dos seguintes gêneros: *Alsophila* (Conant 1983), *Anemia* (Mickel 2016; Rabelo & Schwartzburd 2016; Pena *et al.* 2017; Pereira *et al.* 2022), *Blechnum* (Dittrich *et al.* 2015; Medeiros & Schwartzburd 2023; Carvalho *et al. in prep.*), *Cyathea* (Lehnert & Weigand 2013; Schwartzburd *et al.* 2015), *Doryopteris* (Sehnem 1979; Schwartzburd *et al.* 2017; Oliveira *et al.* 2024), *Hypolepis* (Schwartzburd & Prado 2016; Schwartzburd *et al.* 2020; Yañez *et al.* 2022), *Isoetes* (Pereira *et al.* 2015, 2019), *Lygodium* (Rabelo & Schwartzburd 2016), *Oleandra* (Schwartzburd *et al.* 2016; Miranda & Schwartzburd *in press*), *Salvinia* (Miranda & Schwartzburd 2019; Holt Jr. *et al.* 2023; Sigel *et al.* 2025), e *Serpocaulon* (Schwartzburd & Smith 2013; Sanín *et al.* 2023; Schwartzburd *et al. in press*). Dois híbridos inter-genéricos também já foram relatados, entre os gêneros-irmão *Cyclodium* e *Polybotrya* (Engels & Canestraro 2017; Schwartzburd *et al.* 2018).

Boa parte dos híbridos acima citados foram evidenciados apenas por estudos morfológicos; alguns outros por estudos morfológicos acompanhados de estudos populacionais *in loco*. Mas, apenas uns poucos tiveram também estudos genéticos para evidências mais robustas, principalmente na confirmação do progenitor materno, via sequências do cloroplasto (*e.g.*, Schwartzburd *et al.* 2020; Yañez *et al.* 2022; Holt Jr. *et al.* 2023).

Quanto à *espécies de origem híbrida*, esta lacuna no conhecimento evidencia o quanto ainda não se sabe sobre a biodiversidade brasileira, o quanto a pesquisa básica ainda precisa avançar neste grande território, e o quão longe ainda se está da qualidade de pesquisa dos EUA e Canadá, por exemplo. Dentre os estudos acima citados, apenas uma espécie de *Alsophila*, uma de *Cyathea*, e algumas de *Isoetes* e *Salvinia* foram categorizadas como “*espécies de origem híbrida*” (Conant 1983; Lehnert & Wigand 2013; Pereira *et al.* 2015, 2019; Holt Jr. 2023; Sigel *et al.* 2025). Ainda assim, dentre elas, apenas as espécies de *Isoetes* e *Salvinia* tiveram evidências genéticas de suporte – as espécies *Alsophila* e *Cyathea* foram assim classificadas baseando-se apenas em características morfológicas.

No cenário atual de perda de biodiversidade, quer seja pela destruição total ou fragmentação de habitats, quer seja por mudanças climáticas, quer seja por outros motivos, o quanto se está ganhando em biodiversidade? Quantas espécies estão sendo formadas em tempo real? Assim, através deste projeto, os proponentes pretendem investir neste ramo das Ciências Naturais ainda obscuro no Brasil. Pretende-se evidenciar a evolução reticulada em pteridófitas brasileiras, investigando a hibridização natural e *espécies de origem híbrida*.

OBJETIVO GERAL

Evidenciar a evolução reticulada em pteridófitas brasileiras, investigando a hibridização natural e *espécies de origem híbrida*.

Objetivos Específicos

Investigar e descrever novos eventos de hibridização natural nas pteridófitas brasileiras;

Inferir sobre as heranças materna e paterna dos híbridos;

Inferir sobre *espécies de origem híbrida*.

MATERIAIS & MÉTODOS

Expedições a campo

Serão feitas expedições a campo para a visualização *in loco* de populações e para a procura de potenciais híbridos de pteridófitas. Serão coletados amostras em forma de exsicatas, a serem tombadas nos herbários RB, SP, UCB e VIC; e também fragmentos laminares acondicionados em sílica-gel.

Análise morfológica

A primeira evidência de hibridização ocorre quando se constata que espécimes com morfologia intermediária entre duas espécies conhecidas. Inclusive, para validamente publicar o nome de um híbrido, deve-se fazer uma descrição morfológica do mesmo, comparando com e indicando os prováveis progenitores (Turland *et al.* 2018 – Capítulo H). O estudo morfológico é feito com observações e medições de exsiccatas, macroscopicamente e também sob estereo-microscópios.

Identidade materna

Estudos prévios indicam que o cloroplasto e a mitocôndria das pteridófitas são herdados através da célula gamética feminina (= oosfera), similar a muitos outros organismos (*e.g.*, Sheffield, 2008; Wolf & Roper 2008; Sessa *et al.* 2012; Kuo *et al.* 2018). Assim, os DNAs destas organelas de gerações F1 é igual aos do G materno. No caso dos híbridos, eles têm os mesmos cpDNA e mtDNA da espécie diploide que contribuiu com a oosfera – é imprescindível lembrar que a tetraploidia ocorre no DNA nuclear, e não no das organelas. Logo, por comparações de sequências de cpDNA e mtDNA é possível identificar qual espécie é a progenitora materna dos híbridos.

Para esta identificação serão utilizados pelo menos dois marcadores gênicos do cloroplasto: um de evolução lenta, para se atestar a posição filogenética dos híbridos e dos parietais; e outro de evolução rápida, para se detectar nuances no DNA que refinem as posições filogenéticas.

A princípio serão sequenciados o *rbcL* de todos os táxons a serem analisados – o *rbcL* é considerado um dos *fingerprints* de plantas. Já o marcador de evolução rápida, será escolhido de acordo com cada grupo, por exemplo o *rpl16* para Dennstaedtiaceae (Schwartzburd *et al.* 2020), o *rps4-trnS* para Polypodiaceae (Labiak & Moran 2017), e assim por diante.

Para a extração de DNA se seguirá o protocolo padrão de CTAB. Os protocolos de PCR seguirão trabalhos de filogenia já existentes para cada grupo (*e.g.*, Labiak & Moran 2017; Schwartzburd *et al.* 2020). A extração de DNA e a produção de PCRs serão feitas no LASEP, laboratório onde os proponentes trabalham. O sequenciamento dos produtos de PCR será feito por companhias terceirizadas.

Uma vez com as sequências em mãos, elas serão pareadas e editadas no *software* Geneious v. 9.1.2 (Biomatters Ltd., San Francisco, California, USA), e alinhadas com o *plugin* MAFFT neste mesmo *software*. Com a adição de sequências de *outgroups* adquiridas no GenBank, serão feitas árvores filogenéticas a partir de análises de Máxima Verossimilhança e Análise Bayesiana. As árvores geradas serão analisadas no *software* FigTree (Rambaut 2018).

Identidade paterna

Para a identidade paterna existem algumas técnicas diferentes. Alguns pesquisadores utilizaram com sucesso o sequenciamento de próxima geração (*next generation*), no qual grandes partes ou a totalidade do genoma nuclear é sequenciado (*e.g.*, Rothfels et al. 2016). Infelizmente, no Brasil esta técnica é ainda muito cara e dependeria de financiamento complementar a este projeto. Entretanto, existem técnicas mais baratas para se a origem paterna dos híbridos: o sequenciamento de regiões específicas do DNA nuclear. Nas pteridófitas, dois marcadores têm dados respostas positivas neste sentido, o *gapCp* e o *PgiC* (Schuettelpelz et al. 2008; Chao et al. 2012; Sessa et al. 2012). Quando o sequenciamento destes marcadores geram mais de uma sequência para uma mesma amostra, percebe-se que são diferentes alelos, evidenciando-se, assim, heranças híbridas. Pretende-se sequenciar estes dois marcadores, no presente projeto.

CRONOGRAMA E ORÇAMENTO

O cronograma do projeto é maleável, dependendo da disponibilidade das viagens de coleta – tanto por parte dos pesquisadores proponentes, quanto pela recepção pelas Unidade de Conservação. Depois de uma expedição de coleta feita (1º mês), nos dois meses seguintes serão feitas a identificação dos espécimes e a extração de DNA; no quarto mês serão produzidos os PCRs e o sequenciamento. No quinto e sexto mês fazem-se as análises filogenéticas; e no sétimo e oitavo mês os resultados são escritos na forma de artigos científicos a serem publicados.

Este projeto é custeado em parte pela FAPEMIG, em parte pela CAPES (via PROAP), e em parte pela própria UFV.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barrington, D.S., Paris, C.A. & Ranker, T.A. 1986. Systematic inferences from spore and stomate size in the ferns. *American Fern Journal* 76: 149–159.
- Barrington, D.S., Haufler, C.H. & Werth, C.R. 1989. Hybridization, reticulation, and species concepts in the ferns. *American Fern Journal* 79: 55–64.
- Carvalho, B.A.S.L., Moraes, A.B.A., Oliveira, A.G.S., Rogalski, M., Fregonezi, J.N. & Schwartzburd, P.B. *in prep.* cpDNA and mtDNA reveal two cryptic lineages of *Blechnum occidentale* in Viçosa, Brazil (Blechnaceae; Pteridophyta). *In prep.*

- Conant, D.S. 1983. A revision of the genus *Alsophila* (Cyatheaceae) in the Americas. *Journal of the Arnold Arboretum* 64: 333–382.
- Chao, Y.-S., Dong, S.-Y., Chiang, Y.-C., Liu, H.-Y. & Chiou, W.-L. 2012. Extreme multiple reticulate origins of the *Pteris cadieri* complex. *International Journal of Molecular Sciences* 13: 4523–4544. <https://doi.org/10.3390/ijms13044523>
- Der, J.P., Thomson, J.A., Stratford, J.K. & Wolf, P.G. 2009. Global chloroplast phylogeny and biogeography of bracken (*Pteridium*, Dennstaedtiaceae). *American Journal of Botany* 96: 1041–1049. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800333>
- Dittrich, V.A.O., Salino, A. & Monteiro, R. 2015. The *Blechnum occidentale* (Blechnaceae, Polypodiopsida) species group in southern and southeastern Brazil. *Phytotaxa* 231: 201–229.
- Engels, M.E. & Canestraro, B.K. 2017. ×*Cyclobotrya*: a new hybrid genus between *Cyclodium* and *Polybotrya* (Dryopteridaceae) from the Brazilian Amazon. *Brittonia* 69: 307–312.
- Flora do Brasil. 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>
- Flora & Funga do Brasil. 2026. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 10 Fev 2026.
- FNAEC (Flora of North America Editorial Committee) 1993. Flora of North America, north of Mexico vol. 2. Pteridophytes and Gymnosperms. Oxford University Press, Oxford.
- Grusz, A.L. 2016. A current perspective on apimixis in ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 656–665. <https://doi.org/10.1111/jse.12228>
- Haufler, C.H. 2008. Species and speciation. In: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (eds.) Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 303–331.
- Holt Jr., S.D., Sigel, E.M., Sutherland, B.L., Schwartzburd, P.B. & Beck, J.B. 2023. What is *Salvinia molesta* (Salviniaceae)? Determining the maternal progenitor and genetic diversity of the clonal invasive fern giant salvinia. *Biological Invasions* 25: 2131–2141. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03028-0>
- Kuo, L.-Y., Tang, T.-Y., Li, F.-W., Su, H.-J., Chiou, W.-L., Huang, Y.-M. & Wang, C.-N. 2018. Organelle genome inheritance in *Deparia* ferns (Athyraceae, Aspleniaceae, Polypodiales). *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00486>
- Labiak, P.H. & Moran, R.C. 2017. Phylogeny of *Campyloneurum* (Polypodiaceae). *International Journal of Plant Sciences* 179(1): 36–49. <https://doi.org/10.1086/694764>
- Lehnert, M. & Weigand, A. 2013. A proposal to distinguish several taxa in the Brazilian tree fern *Cyathea corcovadensis* (Cyatheaceae). *Phytotaxa* 155: 35–49.
- Maddison, D.R. & Maddison, W.P. 2018. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, v. 3.6. Disponível em: <http://www.mesquiteproject.org/>
- Manton, I. 1950. Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta. Cambridge University Press, Cambridge.
- Medeiros, M.T & Schwartzburd, P.B. 2023. Flora of Viçosa, MG, Brazil: Blechnaceae (Polypodiopsida; Tracheophyta). *Hoehnea* 50: e422022. <https://doi.org/10.1590/2236-8906e422022>
- Miranda, C.V. & Schwartzburd, P.B. 2019. *Salvinia* (Salviniaceae) in southern and southeastern Brazil—including new taxa, new distribution records, and new morphological characters. *Brazilian Journal of Botany* 42: 171–188. <https://doi.org/10.1007/s40415-019-00522-5>
- Miranda, C.V. & Schwartzburd, P.B. in press. An updated synopsis of Neotropical *Oleandra* (Oleandraceae). *Brittonia*: in press.

- Moran, R.C. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. In: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (eds.) *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 367–394.
- Oliveira, A.G.S., Smith-Braga, N.S. & Schwartzburd, P.B. 2024. *Doryopteris* (Pteridaceae) of Minas Gerais and Espírito Santo, Brazil, including the recognition of three “new” hybrids and six lectotypifications. *Brittonia* 76: 105–124. <https://doi.org/10.1007/s12228-024-09775-1>
- Pena, N.T.L., Schwartzburd, P.B. & Alves-Araújo, A. 2017. Anemiaceae from Pedra do Elefante, Espírito Santo state, Brazil, with notes on a new hybrid. *Hoehnea* 44(4): 588–598. <http://dx.doi.org/10.1590/2236-8906-105/2016>
- Pereira, J.B.S., Labiak, P.H., Stützel, T. & Schulz, C. 2019. Nuclear multi-locus phylogenetic inferences of polyploid *Isoëtes* species (Isoëtaceae) suggest several unknown diploid progenitors and a new polyploid species from South America. *Botanical Journal of the Linnean Society* 189: 6–22.
- Pereira, J.B.S., Mittelbach, M. & Labiak, P.H. 2015. Studies on chromosome numbers and spore size in Brazilian *Isoëtes*. *American Fern Journal* 105: 226–237.
- Pereira, J.B.S., Nunes, M.G. & Labiak, P.H. 2022. Novelty in the *Anemia elegans* clade (Anemiaceae), with a new species and nothospecies from Brazil. *Syst. Bot.* 47(3): 840–845.
- Prado, J., Sylvestre, L.S., Labiak, P.H., Windisch, P.G., Salino, A., Barros, I.C.L., Hirai, R.Y., Almeida, T.E., Santiago, A.C.P., Kieling-Rubio, A.M., Pereira, A.F.N., Øllgaard, B., Ramos, C.G.V., Mickel, J.T., Dittrich, V.A.O., Mynssen, C.M., Schwartzburd, P.B., Condack, J.P.S., Pereira, J.B.S. & Matos, F.B. 2015. Diversity of ferns and lycophytes in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1073–1083.
- PPG (The Pteridophyte Phylogeny Group) I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54: 563–603.
- Rabelo, L.S. & Schwartzburd, P.B. 2016. Schizaeales (Filicopsida, Tracheophyta) of Viçosa, Minas Gerais, Brazil, with special reference to hybrids. *Brittonia* 68: 379–396.
- Rambaut, A. 2018. FigTree v. 1.4.4. disponível em: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>
- Rothfels, C.J., Pryer, K.M., & Li, F.W. 2016 Next generation polyploid phylogenetics: rapid resolution of hybrid polyploid complexes using PacBio single-molecule sequence. *New Phytologist*: <http://dx.doi.org/10.1111/nph.14111>
- Sanín, D. Salino, A. & Smith, A.R. 2023. Taxonomic revision of *Serpocaulon* (Polypodiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 108: 288–464.
- Schuettpelz, E., Grusz, A.L., Windham, M.D. & Pryer, K.M. 2008. The utility of nuclear *gapCp* in resolving polyploid fern origins. *Systematic Botany* 33: 621–629.
- Schwartzburd, P.B., Becari-Viana, I., Lopes, L.R. & Lehnert, M. 2015. A new hybrid and further taxonomic notes on Brazilian tree ferns (Cyatheaceae). *Phytotaxa* 231(1): 42–52. <http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.231.1.4>
- Schwartzburd, P.B., Canestraro, B.K., Moran, R.C., Prado, J. & Smith, A.R. 2018. A second *×Cyclobotrya* (Dryopteridaceae) from Brazil. *Brittonia* 70(1): 25–30. <http://dx.doi.org/10.1007/s12228-017-9501-5>
- Schwartzburd, P.B., Miranda, C.V., Pena, N.T.L., Oliveira, M.H., Vinícius da Silva, R. & Marcolino, F. 2017. Checklist of ferns and lycophytes from Parque Estadual Mata das Flores, Castelo, Espírito Santo, Brazil. *Checklist* 13(5): 621–633. <https://doi.org/10.15560/13.5.621>
- Schwartzburd, P.B., Miranda, C.V. & Prado, J. 2016. *Oleandra* (Oleandraceae) in the Brazilian Atlantic Forest. *American Fern Journal* 106(3): 191–205. <http://dx.doi.org/10.1640/AFJ-D-16-00004.1>

- Schwartzburd, P.B., Perrie, L.R., Brownsey, P., Shepherd, L.D., Shang, H., Barrington, D.S. & Sundue, M.A. 2020. New insights into the evolution of the fern family Dennstaedtiaceae from an expanded molecular phylogeny and morphological analysis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 150: 106881. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106881>
- Schwartzburd, P.B. & Prado, J. 2015. A Taxonomic revision of the South American species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae), part I. *American Fern Journal* 105(4): 263–313.
- Schwartzburd, P.B. & Prado, J. 2016. A taxonomic revision of the South American species of *Hypolepis* (Dennstaedtiaceae), part II. *American Fern Journal* 106: 1–53.
- Schwartzburd, P.B., Prado, J., Hirai, R.Y. & Labiak, P.H. *in press*. An alternative taxonomy for *Serpocaulon* (Polypodiaceae) from southern and southeastern Brazil. *American Fern Journal: in press*.
- Schwartzburd, P.B. & Smith, A.R. 2013. Novities in *Serpocaulon* (Polypodiaceae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 7(1): 85–93.
- Sehnem, A. 1972. Pteridáceas. In: Reitz, R. (ed.). *Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Sessa, E.B., Zimmer, E.A. & Givnish, T.J. 2012. Unravelling reticulate evolution in North American *Dryopteris* (Dryopteridaceae). *BMC Evolutionary Biology* 12: 104. <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/12/104>
- Shang, H., Sundue, M., Wei, R., Wei, X.-P., Luo, J.-J., Liu, L., Schwartzburd, P.B., Yan, Y.-H. & Zhang, X.-C. 2018. *Hiya*: a new genus segregate from *Hypolepis* in the fern family Dennstaedtiaceae, based on phylogenetic evidence and charcater evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 127: 449–458. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.04.038>
- Sheffield, E. 2008. Alternation of generations. In: Ranker, T.A. & Haufler, C.H. (eds.). *Biology and evolution of ferns and lycophytes*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 49–74.
- Sigel, E.M. 2016. Genetic and genomic aspects of hybridization in ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54(6): 638–655. <https://doi.org/10.1111/jse.12226>
- Sigel, E.M., Mendez-Reneau, J.I., Sutherland, B.L., Schwartzburd, P.B., Holt Jr., S.D. & Beck, J.B. 2025. Being ghosted: determining the progenitor genomes and biogeographic origin of the invasive fern giant salvinia. *Biological Invasions* 27: 121. <https://doi.org/10.1007/s10530-025-03580-x>
- Smith, A.R. & Mickel, J.T. 1977. Chromosome counts for Mexican ferns. *Brittonia* 29: 391–398.
- Turland, N.J., Wiersema, J.H., Barrie, F.R., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Kusber, W.-H., Li, D.-Z., Marhold, K., May, T.W., McNeill, J., Monro, A.M., Prado, J., Price, M.J. & Smith, G.F. (eds.) 2018: *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017*. Regnum Vegetabile 159. Koeltz Botanical Books, Glashütten. <https://doi.org/10.12705/Code.2018>
- Wolf, P.G. & Roper, J.M. 2008. Structure and evolution of fern plastid genomes. Cambridge University Press eBooks, pp. 159–174. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541827.007>
- Yañez, A., Schwartzburd, P.B. & Marquez, G.J. 2022. Further evidence for the hybrid status of the Brazilian native fern *Hypolepis* $\times$ *paulistana* (Dennstaedtiaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 4(Suppl. 3): e20201962 <https://doi.org/10.1590/0001-3765202220201962>

Documento: **Schw_hybrids.pdf**.

Assinatura Simples realizada por: **Pedro Bond Schwartzburd (XXX.928.309-XX)** em 11/02/2026 15:05 Local: CIDADAO.

Inserido ao protocolo **25.412.285-8** por: **Pedro Bond Schwartzburd** em: 11/02/2026 15:05.



Documento assinado nos termos do Art. 38 do Decreto Estadual nº 7304/2021.

A autenticidade deste documento pode ser validada no endereço:
<https://www.eprotocolo.pr.gov.br/spiweb/validarDocumento> com o código: