



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

CAROLINA DO VALLE MONTEIRO DE SOUSA

EVOLUÇÃO BIOGEOGRÁFICA E FENOTÍPICA DO GÊNERO DE SAMAMBAIAS
***Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae)**

Recife
2025

CAROLINA DO VALLE MONTEIRO DE SOUSA

EVOLUÇÃO BIOGEOGRÁFICA E FENOTÍPICA DO GÊNERO DE SAMAMBAIAS
***Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito parcial para obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal. Área de concentração: Sistemática e Evolução. Linha de pesquisa: Taxonomia e filogenia molecular.

Orientadora: Thaís Elias Almeida

Coorientador: Lucas Vieira Lima

Recife

2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Sousa, Carolina do Valle Monteiro de.

Evolução biogeográfica e fenotípica do gênero de Samambaias *Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae) / Carolina do Valle Monteiro de Sousa. - Recife, 2025.

89f.: il.

Dissertação (Mestrado)- Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, 2025.

Orientação: Thaís Elias Almeida.

1. Biogeografia; 2. Diversificação; 3. Epífitas; 4. Evolução de traços; 5. Inferência filogenética molecular; 6. Samambaias. I. Almeida, Thaís Elias. II. Título.

UFPE-Biblioteca Central

CAROLINA DO VALLE MONTEIRO DE SOUSA

EVOLUÇÃO BIOGEOGRÁFICA E FENOTÍPICA DO GÊNERO DE SAMAMBAIAS
***Pleopeltis* Humb. & Bonpl. ex Willd. (Polypodiaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, na área de Sistemática e Evolução, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestra em Biologia Vegetal.

Aprovada em 26/09/2025.

BANCA EXAMINADORA

Prof(a). Dra Thaís Elias Almeida (Orientadora)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof(a). Dra. Amabily Bohn (Examinadora externa)
Universidade Federal do Paraná

Prof(a). Dra. Annelise Frazão (Examinadora interna)
Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

Agradeço às minhas queridas avós, Beatriz do Valle e Áurea Nina, por todo carinho, atenção e por serem as maiores incentivadoras dos meus estudos. Vocês são exemplos de amor e bondade e foram cruciais desde a graduação. Sem vocês, eu não estaria aqui.

Agradeço à minha mãe, que sempre confiou em mim e nunca limitou minhas escolhas. Sei do cuidado e da preocupação dela, e sou grata por esse apoio que sempre me acompanhou. Agradeço ao meu pai, com quem passo horas ao telefone, sempre carinhoso e disposto a ajudar quando preciso. Ele sempre me apoiou com respeito e confiança em cada decisão que tomei.

A minha irmã Áurea, minha parceira de LoL e de desabafos, que sempre me escuta, incentiva e me passa confiança. À minha irmã Nayara, pelo carinho constante e por sempre acreditar em mim. E à Nayla, a caçula, que me ensina todos os dias sobre afeto e paciência. Sei que posso contar com vocês em qualquer momento.

Ao meu amigo Lucas que mesmo estando longe, sempre acompanhou de perto toda minha trajetória acadêmica e pessoal. Muito obrigada por sempre me incentivar, apoiar e ou ouvir meus desabafos. Você é um amigo maravilhoso! Às minhas grandes amigas Kayla e Ionara, com quem compartilhei boa parte da infância. Apesar da distância, agradeço por todas as conversas, pela amizade e apoio durante essa jornada mesmo estando distante.

Gostaria de agradecer à minha orientadora Thaís pela paciência, empatia e acolhimento durante toda a pesquisa. Sua orientação tornou o processo mais leve e, ao mesmo tempo, inspirador, sempre mostrando até onde a pesquisa pode nos levar. Estar próxima a você me motiva a ir além.

Ao Lucas Lima, meu coorientador, agradeço pelo acompanhamento constante e pelo incentivo científico fundamental em cada etapa da minha formação.

Agradeço imensamente ao Laboratório de Evolução de Samambaias e Licófitas, onde tive a alegria de passar grande parte do meu tempo de mestrado. Foi um espaço de pesquisa intensa, mas também de convivência com pessoas animadas e divertidas, sempre dispostas tanto a discutir ciência quanto a compartilhar bons momentos fora do laboratório. Muito obrigada por me receberem tão bem em Recife!

Quero agradecer à Profª. Michela, ao Prof. José Mauro e a toda a galera do LEVEBIO e do Laboratório de Ecologia Aplicada por me acolherem e concederem o espaço para finalizar minha dissertação. Esse lugar que mistura arte, educação e pesquisa me fez sentir em casa. Muito obrigada pela companhia, pelas conversas e pela diversão sempre garantida com o pessoal. A presença de vocês tornou essa etapa final muito mais leve.

Ao Prof. Alexandre Salino e à Ingridy Moura pela ajuda com os dados e amostras, e ao Prof. Daniel Tejero-Díez pelo apoio com informações fenotípicas.

Agradeço também aos avaliadores do meu projeto, qualificação e seminário, Matheus Colli-Silva e André Luís de Gasper, pelas valiosas contribuições, críticas e sugestões que ajudou muito no desenvolvimento desta pesquisa.

Agradeço à CAPES pela concessão da bolsa de estudos e à FAPEMIG pelo apoio financeiro, fundamentais para a realização deste trabalho. À UFPE, pelo suporte institucional durante todo o meu mestrado.

RESUMO

As samambaias constituem um grupo antigo e morfologicamente diverso, com ampla distribuição global, especialmente expressiva em regiões tropicais. Dentre os desafios da macroevolução está a compreensão de como os processos de dispersão, vicariância e extinção moldaram a distribuição de linhagens ao longo do tempo e identificação de traços fenotípicos associados à diversificação. O gênero *Pleopeltis* (Polypodiaceae), composto por cerca de 90 espécies, representa um excelente modelo para estudos macroevolutivos por ter uma ampla variação fenotípica e uma distribuição disjunta entre as regiões neotropical e afrotropical, com maior diversidade concentrada nas florestas montanhosas da Mesoamérica e dos Andes. O objetivo deste trabalho foi investigar os principais processos responsáveis por moldar a distribuição do gênero *Pleopeltis*, avaliar se há diferenças nas taxas de diversificação entre os grandes clados e verificar se determinados traços fenotípicos estão associados a variações nas taxas de diversificação. Utilizamos uma inferência filogenética com base em genes plastidiais, registros de ocorrência e traços morfológicos. A inferência biogeográfica foi conduzida com o pacote BioGeoBEARS. Para identificar heterogeneidade nas taxas de diversificação ao longo da filogenia, utilizamos o software BAMM. Para investigar associações entre características fenotípicas e taxas de diversificação, aplicamos as abordagens BiSSE, HiSSE e MuSSE. A dispersão foi identificada como o principal processo responsável pela distribuição geográfica de *Pleopeltis*, com destaque para eventos de dispersão a longa distância entre o Neotrópico e o Paleotrópico, e para o papel central da Mesoamérica e dos Andes como áreas de origem e distribuição da diversidade. Os principais clados do gênero apresentaram taxas de diversificação semelhantes, e não foram detectadas associações estatisticamente robustas entre os traços fenotípicos avaliados e as taxas de diversificação. O dimorfismo foliar e a presença de folhas inteiras mostraram tendência a taxas de diversificação mais elevadas em alguns modelos, porém essas associações não foram corroboradas pelos modelos que incorporam estados ocultos. Esses resultados reforçam o papel da Mesoamérica e dos Andes como centros dinâmicos na diversificação e distribuição da biodiversidade global. Além disso, os traços analisados podem atuar em escalas ecológicas ou em interação com fatores ambientais, sendo difícil a detecção de efeitos diretos sobre as taxas de diversificação.

Palavras-chave: biogeografia; diversificação; epífitas; evolução de traços; inferência filogenética molecular; samambaias

ABSTRACT

Ferns represent an ancient and morphologically diverse group, with a wide global distribution that is particularly prominent in tropical regions. Among the challenges of macroevolution is understanding how processes such as dispersal, vicariance, and extinction have shaped the distribution of lineages over time, as well as identifying phenotypic traits associated with diversification. The genus *Pleopeltis* (Polypodiaceae), composed of approximately 90 species, serves as an excellent model for macroevolutionary studies due to its broad phenotypic variation and disjunct distribution between the neotropical and afrotropical regions, with the highest diversity concentrated in the montane forests of Mesoamerica and the Andes. This study aimed to investigate the main processes responsible for shaping the distribution of the genus *Pleopeltis*, assess whether diversification rates differ among major clades, and determine whether specific phenotypic traits are associated with variation in diversification rates. We used a phylogenetic inference based on plastid genes, occurrence records, and morphological traits. Biogeographic inference was conducted using the BioGeoBEARS package. To identify heterogeneity in diversification rates across the phylogeny, we used the BAMM software. To investigate associations between phenotypic traits and diversification rates, we applied BiSSE, HiSSE, and MuSSE approaches. Dispersal was identified as the main process driving the geographic distribution of *Pleopeltis*, with a notable role for long-distance dispersal events between the Neotropics and Paleotropics, and for Mesoamerica and the Andes as key areas of origin and redistribution of diversity. The main clades of the genus exhibited similar diversification rates, and no statistically robust associations were found between the evaluated phenotypic traits and diversification rates. Leaf dimorphism and the presence of entire leaves showed a tendency toward higher rates in some models, but these associations were not supported by models incorporating hidden states. These results reinforce the role of Mesoamerica and the Andes as dynamic centers of diversification and distribution of global biodiversity. Additionally, the traits analyzed may operate at ecological scales or interact with environmental factors, making it difficult to detect direct effects on diversification rates.

Keywords: biogeography; diversification; epiphytes; ferns; molecular phylogenetic inference; trait evolution

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 –	Distribuição do gênero <i>Pleopeltis</i>	15
-------------------	--	----

CAPÍTULO 1 – Mesoamerican roots: the biogeographic history of the fern genus *Pleopeltis*

Figura 1 –	Ancestral areas estimated by BioGeoBEARS based on the divergence time estimation tree resulting from the BEAST analysis for the genus <i>Pleopeltis</i>	44
Figura 2 –	Dispersal events estimated using stochastic biogeographic mapping.....	45
Figura 3 –	Long-distance dispersal events inferred in the biogeographic history of <i>Pleopeltis</i>	46
Figura S1 –	Bioregion definitions by Infomap. Dark blue = Africa (A); light blue = Eastern South America (B); purple = Amazon (C); pink and light green = Andes (D); red and yellow = Mexico+Central America (E); dark green = Antilles (F).....	57
Figura S2 –	Maximum credibility tree based on the combined dataset using <i>rbcL</i> , <i>rps4</i> , and <i>trnL-trnF</i> sequences of <i>Pleopeltis</i> . Horizontal blue bars correspond to 95% HPD intervals for median ages. Dates are provided in millions of years ago (Mya).....	58

CAPÍTULO 2 –Diversificação e evolução fenotípica no gênero de samambaias *Pleopeltis* (Polypodiaceae)

Figura 1 –	Taxas de diversificação ao longo da filogenia do gênero <i>Pleopeltis</i> estimadas com o BAMM.....	82
Figura 2 –	Variação na taxa de diversificação ao longo do tempo do gênero <i>Pleopeltis</i>	83
Figura 3 –	Comparação da taxa de diversificação líquida para as características.....	84

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 – Mesoamerican roots: the biogeographic history of the fern genus

Pleopeltis

Tabela 1 –	Generated sequences and GenBank accessions.....	46
Tabela 2 –	Comparative statistics among tested biogeographic models.....	54
Tabela 3 –	Stochastic biogeographic mapping counts for <i>Pleopeltis</i> using the DEC+j model.....	54
Tabela 4 –	Events estimated in the evolutionary history of <i>Pleopeltis</i> through Stochastic Biogeographic Mapping (BSM).....	54
Tabela S1–	Selected nucleotide substitution models for each partition obtained through JModelTest. The first column represents the partition, the second column indicates the sequence length and the third column specifies the models.....	58

CAPÍTULO 2 – Diversificação e evolução fenotípica no gênero de samambaias

Pleopeltis (Polypodiaceae)

Tabela 1 –	Resumo das características estudadas, com codificação, análises, melhor modelo e resultados de comparação de taxas.....	84
Tabela S1–	Modelos de substituição de nucleotídeos selecionados para cada partição, obtidos por meio do JModelTest. A primeira coluna representa a partição, a segunda coluna indica o comprimento da sequência e a terceira coluna especifica os modelos.....	85
Tabela S2–	Comparação do ajuste de diferentes modelos BiSSE.....	86
Tabela S3–	Comparação do ajuste de diferentes modelos HiSSE.....	86
Tabela S4–	Comparação do ajuste de diferentes modelos MuSSE.....	87

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL.....	11
2	REFERENCIAL TEÓRICO.....	12
2.1	Biogeografia das samambaias.....	12
2.2	Diversificação.....	13
2.3	O gênero <i>Pleopeltis</i>	14
	CAPÍTULO 1 – Mesoamerican roots: the biogeographic history of the fern genus <i>Pleopeltis</i>.....	21
	CAPÍTULO 2 – Diversificação e evolução fenotípica no gênero de samambaias <i>Pleopeltis</i> (Polypodiaceae)	61
3	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75

1 INTRODUÇÃO GERAL

A distribuição e a diversidade das espécies são moldadas por uma combinação complexa de fatores históricos, ecológicos e evolutivos. Processos como dispersão, vicariância e extinção atuam em diferentes escalas espaciais e temporais, influenciando como as linhagens se espalham, persistem e se diversificam ao longo do tempo (Barrington, 1993; Morris, 2011; Wu *et al.*, 2023). No caso das samambaias, a capacidade de dispersão de seus esporos, frequentemente facilitada por vetores abióticos como o vento, permite colonizações a longas distâncias, o que pode gerar distribuições amplas, descontínuas e até intercontinentais (Tryon, 1972; Suissa *et al.*, 2021).

Ao mesmo tempo, fatores intrínsecos às espécies, como características morfológicas, fisiológicas e genéticas, também desempenham um papel central na dinâmica de diversificação. Essas características podem influenciar diretamente as taxas de especiação e extinção, afetando a habilidade de colonização, adaptação e persistência em diferentes ambientes (Cooney *et al.*, 2016; Pender *et al.*, 2021). A identificação de traços associados à diversificação é, portanto, essencial para compreender os padrões desiguais de riqueza entre diferentes linhagens (Sundue *et al.*, 2015; Xue *et al.*, 2020).

O gênero *Pleopeltis* (Polypodiaceae), composto por cerca de 90 espécies com hábitos epifíticos, terrestres e rupícolas, representa um excelente modelo para investigar como processos históricos e ecológicos interagem na formação da biodiversidade. Com uma distribuição majoritariamente neotropical, mas com ocorrências também na África e na Ásia, o gênero oferece evidências tanto de eventos de dispersão intercontinentais quanto de diversificação regional associada à heterogeneidade ambiental (Otto *et al.*, 2009; Smith & Tejero-Díez, 2021).

Diante desse cenário, este trabalho tem como objetivo investigar os principais fatores históricos e ecológicos que moldaram a diversidade e a distribuição geográfica do gênero *Pleopeltis*. Especificamente, buscamos testar a hipótese de que eventos de dispersão, especialmente em direção Leste (West–East), desempenharam um papel central na história evolutiva do grupo, contribuindo para sua distribuição intercontinental. Além disso, avaliamos se há heterogeneidade nas taxas de diversificação entre os principais clados de *Pleopeltis* e se características fenotípicas específicas, como a forma das frondes e estruturas reprodutivas, estão associadas a essas variações. Ao integrar abordagens biogeográficas e macroevolutivas, este estudo visa compreender de forma abrangente como os padrões atuais de riqueza e distribuição desse gênero foram moldados ao longo do tempo.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Biogeografia das Samambaias

Eventos geológicos e climáticos históricos, como a deriva continental (Kruckeberg, 1986), o soerguimento de cadeias montanhosas (Sun *et al.*, 2017; de la Parra & Benson, 2025) e os ciclos glaciais (Pennington *et al.*, 2004), influenciaram significativamente a diversidade das samambaias, assim como ocorreu com animais e plantas com sementes (Meyer *et al.* 2020; Cai *et al.* 2023). Esses eventos atuaram como motores de processos evolutivos como vicariância, dispersão e extinção que, ao longo do tempo, moldaram os padrões de distribuição observados nos grupos atuais (Yoder & Nowak, 2006; Pirie *et al.*, 2015).

Em samambaias, muitos padrões de distribuição e especiação refletem fortemente o papel da vicariância. Na família Dicksoniaceae, por exemplo, a distribuição disjunta está relacionada à fragmentação de Gondwana (Noben *et al.*, 2017). Já na família Blechnaceae, os gêneros *Anchistea* C.Presl, *Lorinseria* C.Presl e *Woodwardia* J.E.Sm. podem ter migrado da Europa para a América do Norte por meio da ponte de terra da Beringia (Testo *et al.*, 2022). No entanto, quando as disjunções geográficas ocorrem entre continentes que se separaram há milhões de anos, como América do Sul e África, essas podem ser resultado de eventos de dispersão a longa distância (Tryon, 1972; Lewis *et al.*, 2014; Almeida *et al.*, 2021).

A dispersão a longa distância (LDD) é um fator dominante na biogeografia das samambaias (Suissa *et al.*, 2021). Ao contrário de muitas plantas com sementes, que frequentemente dependem de polinizadores ou dispersores animais, as samambaias dependem mais de vetores abióticos, como ventos, correntes oceânicas e eventos climáticos extremos, como furacões e ciclones, para dispersar seus esporos (Munoz *et al.*, 2004; Wu *et al.*, 2023). Seus esporos minúsculos e leves são capazes de percorrer longas distâncias (Haufler *et al.*, 2016). No entanto, para que a LDD seja bem-sucedida, são necessárias várias etapas complexas, como a produção em massa de esporos, o transporte até um ambiente adequado e a capacidade de se estabelecerem e se reproduzirem com sucesso (Wolf *et al.*, 2001; Wu *et al.*, 2023).

Após a chegada, um dos principais fatores limitantes para o estabelecimento das samambaias é sua dependência de água para a fecundação, etapa essencial do ciclo reprodutivo (Haufler *et al.*, 2016). A maioria das samambaias homosporadas forma gametófitos bissexuais, o que permite a autofecundação. Apesar dessa estratégia poder reduzir a variabilidade genética, ela pode ser vantajosa para o estabelecimento de novas populações em áreas isoladas, especialmente após eventos de dispersão a longas distâncias (Haufler *et al.*, 2016).

Todos esses mecanismos evolutivos impulsionados por eventos climático e geológicos, aliados às particularidades reprodutivas das samambaias, ajudam a explicar os padrões atuais de distribuição e diversidade do grupo, especialmente em regiões montanhosas tropicais. Entre essas regiões que concentram altos níveis de endemismo e riqueza destacam-se Mesoamérica, Grandes Antilhas, Guianas, Andes, Sudeste do Brasil, Madagascar, Leste Asiático e Malásia, todas elas marcadas por ambientes montanhosos (Suisa *et al.*, 2021). Essas áreas, embora representem apenas 7% da superfície terrestre, abrigam cerca de 58% da riqueza global de samambaias (Suisa *et al.*, 2021). Essa riqueza diminui em regiões áridas, frias ou com baixa altitudes (Kessler & Kluge, 2022). Esses ambientes montanhosos, por abrigarem uma grande diversidade de habitats, concentram uma enorme quantidade de biodiversidade (Körner, 2000; Antonelli *et al.*, 2018). Todos esses dados reforçam a importâncias dos ambientes montanhosos para a diversidade das samambaias (Suisa *et al.*, 2021; Kessler & Kluger, 2022).

2.2 Diversificação

Uma das explicações para o fato de algumas linhagens apresentarem um grande número de espécies é que grupos mais antigos tiveram mais tempo para acumular espécies ao longo da evolução (McPeck & Brown, 2007). Outra possibilidade é que diferentes linhagens acumulem espécies em taxas distintas: clados jovens com muitas espécies indicam uma taxa de diversificação líquida elevada, enquanto clados mais antigos com poucas espécies refletem uma taxa de diversificação mais baixa (McPeck & Brown, 2007).

Estimar as taxas de diversificação é fundamental para compreender os padrões de riqueza de espécies e identificar os fatores que impulsionam a diversificação. Essas taxas refletem os processos de especiação e extinção ao longo do tempo (Ricklefs, 2007). Wiens (2017) destaca a importância de, além de considerar variações associadas a um único traço, testar a correlação com múltiplas características para identificar quais fatores estão mais fortemente relacionados às variações nas taxas. Os padrões observados podem ser impulsionados por diversos fatores, como a evolução do nicho climático, oportunidade ecológica, mudanças ambientais, fluxo gênico, interações entre espécies, tamanho do genoma e características funcionais ou morfológicas marcantes (Wiens, 2017; Descombes *et al.*, 2018; Nevado *et al.*, 2018; Folk *et al.*, 2019; Qi *et al.*, 2023).

Haufler *et al.* (2000) destacam que a diferenciação ecológica ao longo de gradientes altitudinais atua como um mecanismo primário de especiação em samambaias tropicais. Já Testo *et al.* (2015), embora tenham observado uma alta taxa de diversificação associada ao hábito terrestre e à presença de frondes unipinadas, sugerem que a exploração bem-sucedida e

recorrente de novos tipos de habitat pode ser o principal fator impulsionador da diversidade nas samambaias.

Nesse sentido, as regiões montanhosas tropicais se destacam por concentrarem uma grande diversidade de samambaias, especialmente epífitas (Suissa *et al.*, 2021). Esses ambientes, por ter uma combinação entre relevo acidentado, variações na incidência solar e na inclinação das encostas resulta em uma ampla diversidade de condições microclimáticas (Körner, 2000). Quando associadas à heterogeneidade de solos e aos diferentes regimes hídricos e nutricionais, essas condições favorecem a formação de múltiplos micro-habitats, cada um sustentando comunidades biológicas distintas (Körner, 2000; Maselli *et al.*, 2010). Como resultado, essas regiões apresentam elevada evolução de nicho e grande heterogeneidade ambiental, o que faz com que linhagens que ocorrem nesses ambientes tendam a apresentar taxas de diversificação mais rápidas (Testo *et al.*, 2019; Qi *et al.*, 2023).

2.3 O gênero *Pleopeltis*

O gênero *Pleopeltis* está inserido na família Polypodiaceae, que é uma das famílias mais rica diversas de samambaias epífitas de florestas tropicais e subtropicais (Schneider *et al.*, 2004). Após ter passado por diversas circunscrições (Tryon & Tryon, 1982; Moran & Riba, 1995), *Pleopeltis* como atualmente circunscrito é monofilético e irmão de *Polypodium* L. e *Pecluma* M.G.Price (Schneider *et al.*, 2004; Otto *et al.*, 2009).

O gênero *Pleopeltis* é predominantemente neotropical (Figura 1), com aproximadamente 90 espécies reconhecidas (Otto *et al.*, 2009; Smith & Téjero-Díez, 2014); no entanto, novas espécies têm sido recentemente descritas e sugeridas como parte do gênero (Pena & Schwartzburd, 2021; Arana *et al.*, 2024). Embora a maioria das espécies ocorra no Neotópico, duas espécies — *P. macrocarpa* (Bory ex Willd.) Kaulf. e *P. ecklonii* (Kunze) A.R.Sm. — e um híbrido também são encontrados na África, Índia e Sri Lanka (Smith & Tejero-Díez, 2014). O centro de diversidade do gênero está localizado entre o sul do México e o Panamá (Otto *et al.*, 2009). Além disso, algumas espécies apresentam populações disjuntas entre continentes, ilhas e regiões contínuas (Moran & Smith, 2001; Souza e Silva *et al.*, 2024).

As espécies de *Pleopeltis* apresentam hábitos terrestres, rupícolas e epifíticos (Smith & Tejero-Díez, 2021) e exibem grande variação morfológica, com diferentes formas de frondes, disposições dos soros e presença de diversas formas de escamas nas lâminas, além de paráfises nos soros na maioria das espécies. As escamas das frondes são uma característica importante para a distinção entre as espécies, podendo ser ovadas, arredondadas, lanceoladas, com ápice arredondado, agudo, acuminado ou filiforme (Souza & Salino, 2021). As escamas peltadas,

presentes na maioria das espécies, constituem uma característica apomórfica do gênero (Otto *et al.*, 2009) e, em alguns representantes, principalmente os pertencentes ao clado Squamata, estão associadas ao comportamento poiquilohídrico, ou seja, à capacidade de tolerar extrema dessecação (John & Hasenstein, 2017).



Figura 1- Distribuição do gênero *Pleopeltis* (elaborada pela autora).

REFERÊNCIAS

- Almeida, T. E., Salino, A., Dubuisson, J. Y., & Hennequin, S. (2021). Insights into long-distance dispersal and ecological and morphological evolution in the fern genus *Microgramma* from phylogenetic inference. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 196(3), 294-312. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa107>
- Arana, M. D., Slanis, A., & Bulacio, E. (2024). *Pleopeltis glandulosa* (Polypodiales: Polypodiaceae), a new species from the Prepuna district of Monte biogeographic province in Argentina. *Phytotaxa*, 677(2), 181-188. <https://doi:10.11646/phytotaxa.677.2.7>
- Antonelli, A., Nylander, J. A., Persson, C., & Sanmartín, I. (2009). Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24), 9749-9754. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- Barrington, D. S. (1993). Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography*, 20 (3) 275-279. <https://doi.org/10.2307/2845635>
- Cai, L., Kreft, H., Taylor, A., Schrader, J., Dawson, W., Essl, F., ... & Weigelt, P. (2023). Climatic stability and geological history shape global centers of neo-and paleoendemism in seed plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 120(30), e2300981120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2300981120>
- Cooney, C. R., Seddon, N., & Tobias, J. A. (2016). Widespread correlations between climatic niche evolution and species diversification in birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(4), 869-878. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12530>
- de la Parra, F., & Benson, R. (2025). Diversification dynamics of vegetation during the Cenozoic in the Neotropics: a palynological perspective from Colombia. *Paleobiology*, 1-14. <https://doi.org/10.1017/pab.2024.62>
- Descombes, P., Gaboriau, T., Albouy, C., Heine, C., Leprieur, F., & Pellissier, L. (2018). Linking species diversification to palaeo-environmental changes: A process-based modelling approach. *Global Ecology and Biogeography*, 27(2), 233-244. <https://doi.org/10.1111/geb.12683>
- Folk, R. A., Stubbs, R. L., Mort, M. E., Cellinese, N., Allen, J. M., Soltis, P. S., ... & Guralnick, R. P. (2019). Rates of niche and phenotype evolution lag behind diversification in a temperate radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(22), 10874-10882. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817999116>

- Haufler, C. H., Hooper, E. A., & Therrien, J. P. (2000). Modes and mechanisms of speciation in pteridophytes: implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats. *Plant Species Biology*, 15(3), 223-236. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2000.00042.x>
- Haufler, C. H., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Sessa, E. B., Farrar, D. R., Moran, R., ... & Windham, M. D. (2016). Sex and the single gametophyte: Revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research. *BioScience*, 66(11), 928-937. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw108>
- John, S. P., & Hasenstein, K. H. (2017). The role of peltate scales in desiccation tolerance of *Pleopeltis polypodioides*. *Planta*, 245(1), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2631-2>
- Kessler, M., & Kluge, J. (2022). Mountain ferns: what determines their elevational ranges and how will they respond to climate change?. *American Fern Journal*, 112(4), 285-302. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-112.4.285>
- Körner, C. (2000). Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology & Evolution*, 15(12), 513-514. [http://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)02004-8](http://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)02004-8)
- Kruckeberg, A. R. (1986). An essay: the stimulus of unusual geologies for plant speciation. *Systematic Botany*, 11 (3), 455-463. <https://doi.org/10.2307/2419082>
- Lewis, L. R., Rozzi, R., & Goffinet, B. (2014). Direct long-distance dispersal shapes a New World amphitropical disjunction in the dispersal-limited dung moss *Tetraplodon* (Bryopsida: Splachnaceae). *Journal of Biogeography*, 41(12), 2385-2395. <https://doi.org/10.1111/jbi.12385>
- Maselli, D., Spehn, E., & Körner, C. (2010). Mountain Biodiversity and global change. *Global Mountain Biodiversity Assessment (GMB) of Diversitas with the support of the Swiss Agency for Development and Cooperation, Switzerland*, 59.
- Meyer, N. F., Moreno, R., Sutherland, C., de la Torre, J. A., Esser, H. J., Jordan, C. A., ... & Jansen, P. A. (2020). Effectiveness of Panama as an intercontinental land bridge for large mammals. *Conservation Biology*, 34(1), 207-219. <https://doi.org/10.1111/cobi.13384>
- McPeck, M. A., & Brown, J. M. (2007). Clade age and not diversification rate explains species richness among animal taxa. *The American Naturalist*, 169(4), E97-E106. <https://doi.org/10.1086/512135>

- Moran, R.C., & Riba, R. (1995). Flora Mesoamericana Volume 1: Psilotaceae a Salviniaceae. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- Moran, R. C., & Smith, A. R. (2001). Phylogeographic relationships between neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia*, 53(2), 304-351. <https://doi.org/10.1007/BF02812704>
- Morris, D. W. (2011). Adaptation and habitat selection in the eco-evolutionary process. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1717), 2401-2411. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0604>
- Munoz, J., Felicísimo, A. M., Cabezas, F., Burgaz, A. R., & Martínez, I. (2004). Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science*, 304(5674), 1144-1147. <https://doi.org/10.1126/science.109521>
- Nevado, B., Contreras-Ortiz, N., Hughes, C., & Filatov, D. A. (2018). Pleistocene glacial cycles drive isolation, gene flow and speciation in the high-elevation Andes. *New Phytologist*, 219(2), 779-793. <https://doi.org/10.1111/nph.15243>
- Noben, S., Kessler, M., Quandt, D., Weigand, A., Wicke, S., Krug, M., & Lehnert, M. (2017). Biogeography of the Gondwanan tree fern family Dicksoniaceae—A tale of vicariance, dispersal and extinction. *Journal of Biogeography*, 44(11), 2648-2659. <https://doi.org/10.1111/jbi.13056>
- Otto, E. M., Janßen, T., Kreier, H. P., & Schneider, H. (2009). New insights into the phylogeny of Pleopeltis and related Neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(1), 190-201. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.001>
- Pender, J. E., Hipp, A. L., Hahn, M., & Starr, J. R. (2021). Trait evolution rates shape continental patterns of species richness in North America's most diverse angiosperm genus (*Carex*, Cyperaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 59(4), 763-775. <https://doi.org/10.1111/jse.12739>.
- Pennington, R. T., Lavin, M., Prado, D. E., Pendry, C. A., Pell, S. K., & Butterworth, C. A. (2004). Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 359(1443), 515-538. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1435>

- Pena, N. T. L., & Schwartsburd, P. B. (2021). *Pleopeltis guttisquamata* (Polypodiaceae): a new epiphytic fern from the inselbergs of Espírito Santo, Brazil. *Brittonia*, 73(2), 152-159. <https://doi.org/10.1007/s12228-020-09651-8>
- Pirie, M. D., Litsios, G., Bellstedt, D. U., Salamin, N., & Kissling, J. (2015). Back to Gondwanaland: can ancient vicariance explain (some) Indian Ocean disjunct plant distributions?. *Biology Letters*, 11(6), 20150086.
- Qi, Z. C., Li, P., Wu, J. J., Gamisch, A., Yang, T., Zhao, Y. P., ... & Fu, C. X. (2023). Climatic niche evolution in Smilacaceae (Liliales) drives patterns of species diversification and richness between the Old and New World. *Journal of Systematics and Evolution*, 61(5), 733-747. <https://doi.org/10.1111/jse.12998>
- Ricklefs, R. E. (2007). Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(11), 601-610. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.013>
- Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Hildebrand, T. J., Haufler, C. H., & Ranker, T. A. (2004). Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Molecular phylogenetics and evolution*, 31(3), 1041-1063. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.09.018>
- Smith, A. R., & Tejero-Díez, J. D. (2014). *Pleopeltis* (Polypodiaceae), una redefinición genérica y novedades nomenclaturales. *Botanical Sciences*, 92(1), 43-58. <https://doi.org/10.17129/botsci.29>
- Souza e Silva, D. V., Mendonça, N. A., Barros, M. F., Almeida, T. E., & Santiago, A. C. P. (2024). Isolated in biogeographic islands: discovery of a disjunct population of a fern in Northeastern Atlantic Forest. *Revista Peruana de Biología*, 31(4). <http://dx.doi.org/10.15381/rpb.v31i4.28802>
- Sun, H., Zhang, J., Deng, T., & Boufford, D. E. (2017). Origins and evolution of plant diversity in the Hengduan Mountains, China. *Plant Diversity*, 39(4), 161-166. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2017.09.004>
- Testo, W. L., Sessa, E., & Barrington, D. S. (2019). The rise of the Andes promoted rapid diversification in Neotropical *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae). *New Phytologist*, 222(1), 604-613. <https://doi.org/10.1111/nph.15544>

- Testo, W. L., de Gasper, A. L., Molino, S., Galán, J. M. G. Y., Salino, A., Dittrich, V. A. D. O., & Sessa, E. B. (2022). Deep vicariance and frequent transoceanic dispersal shape the evolutionary history of a globally distributed fern family. *American Journal of Botany*, 109(10), 1579-1595. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16062>
- Tryon R. (1972) Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. *Biotropica*, 4,121-131. <https://doi.org/10.2307/2989774>
- Tryon, R.M., & Tryon, A.F. (1982). Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- Yoder, A. D., & Nowak, M. D. (2006). Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* ., 37(1), 405-431. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110239>
- Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life? New research is revealing the causes of the dramatic variation in species numbers across branches of the Tree of Life. *BioEssays*, 39(3), 1600128. <https://doi.org/10.1002/bies.201600128>
- Wolf, P. G., Schneider, H., & Ranker, T. A. (2001). Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance?. *Journal of Biogeography*, 28(2), 263-270. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00531.x>
- Wu, Z. Y., Milne, R. I., Liu, J., Nathan, R., Corlett, R. T., & Li, D. Z. (2023). The establishment of plants following long-distance dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*, 38(3), 289-300. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.003>

Capítulo 1

Submetido ao *Botanical Journal of the Linnean Society*

(IF 2.2, Scopus Percentile 81%)

Mesoamerican roots: the biogeographic history of the fern genus *Pleopeltis*

Carolina do Valle¹, Alexandre Salino^{2,4}, Lucas Vieira Lima³, Ingridy Oliveira Moura⁴, Thaís Elias Almeida¹

¹Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Biociências, Departamento de Botânica, Av. Professor Moraes Rego, 1235, CEP 50.670-420, Recife, PE, Brazil.

²Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Av. Antônio Carlos, 6627, CEP: 31.270-901, Belo Horizonte, MG, Brazil.

³Programa de Pós-graduação em Engenharia Florestal, Herbário Dr. Roberto Miguel Klein, Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, Santa Catarina, Brazil.

⁴Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG, Brazil

Corresponding Author: carolina.valle@ufpe.br

Running Head: Biogeographic History of *Pleopeltis*

Abstract

The genus *Pleopeltis* stands out for its high species richness in tropical montane regions and its disjunct neotropical-afrotropical distribution, with most species occurring in the Neotropics. This distribution provides a unique opportunity to explore dispersal patterns, a key mechanism in fern biogeography. In this study, we aimed to identify the biogeographic processes shaping the distribution of *Pleopeltis* and the directionality of its dispersal events throughout evolutionary history. We analyzed a combined dataset of three plastid regions from 70 species to infer divergence times. Ancestral area reconstruction and stochastic biogeographic mapping were employed to elucidate biogeographic patterns and processes. Our findings showed that dispersal was the main process driving the genus's distribution, accounting for nearly half of the inferred biogeographic events. Notably, we identified a recent west-to-east dispersal pattern connecting the Neotropics with the Paleotropics, highlighting the significance of long-distance dispersal in ferns. Mexico and Central America were identified as the center of origin and diversity for the genus and the main source of dispersal. The Andes were the second most important center, functioning as a source and sink for dispersal events. These findings emphasize the critical roles of these dynamic centers in the diversification and distribution of global biodiversity.

Keywords: dispersal directionality, long-distance dispersal, phylogenetic inferences, source-sink

Introduction

The distribution of a population is influenced by several dynamic factors, including dispersal, adaptation, environmental characteristics, and natural selection (Morris 2011, Huang *et al.* 2021, Wu *et al.* 2023). Interaction between populations and these factors can create opportunities for changes in the size and extent of the distribution area of a species over time (Sheth *et al.* 2020). An isolated distribution often suggests restricted adaptation, whereas a generalized distribution may indicate broader adaptive capabilities (Eckhart 2011). In contrast, disjunct distributions typically point to long-distance dispersal or vicariant events (Tryon 1972, Lewis *et al.* 2014, Almeida *et al.* 2021).

As with seed plants, the primary evolutionary biogeographic processes in ferns include vicariance, dispersal, and extinction, which can act simultaneously to shape the distribution of groups (Barrington 1993). The distribution of fern richness mirrors that of angiosperms, with both groups being predominantly concentrated in tropical regions (Suissa *et al.* 2021). While three diversity hotspots exist for ferns in the Paleotropics, the Neotropical region is home to five (Suissa *et al.* 2021). These hotspots are all associated with montane environments, which support a remarkable diversity of habitats and high levels of biodiversity (Körner 2000, Antonelli *et al.* 2018, Marder *et al.* 2025). Much of the fern diversity in tropical regions at medium to high elevations is represented by epiphytic ferns (Cardelús *et al.* 2006, Suissa and Sundue 2020). Families such as Hymenophyllaceae and Polypodiaceae are especially diverse in these environments, including terrestrial, lithophytic, and, in particular, epiphytic lineages (Schuettpeitz and Pryer 2009, Testo and Sundue 2016).

Long-distance dispersal (LDD) is an important process in shaping fern distributions (Suissa *et al.* 2021). Unlike seed plants, which often rely on pollinators or animal dispersers, ferns depend on abiotic vectors such as wind, ocean currents, and extreme climatic events like hurricanes and cyclones to disperse (Munoz *et al.* 2004, Wu *et al.* 2023). Their tiny, lightweight spores are well-suited for travel across large distances (Haufler *et al.* 2016) and have even been detected in high atmospheric concentrations (Gradstein and van Zanten 1999). Studies on islands have demonstrated that spore rain can traverse great distances to colonize new habitats, further emphasizing the dispersal potential of ferns, primarily by wind (Tryon 1970, Perrie *et al.* 2010, Groot *et al.* 2012).

For LDD to succeed, several complex steps are required, including the production and transport of numerous spores, their arrival in suitable environments where establishment is

possible, and their reproductive viability (Wolf *et al.* 2001, Wu *et al.* 2023). Following arrival, one of the main limiting factors for fern establishment is their dependency on water for fertilization, which is essential for their reproduction (Haufler *et al.* 2016). In their life cycle, most homosporous ferns produce bisexual gametophytes, a trait that facilitates self-fertilization (Haufler *et al.* 2016). While self-fertilization may reduce genetic variability, it can also be advantageous for establishing populations in isolated areas after long-distance dispersals (Haufler *et al.* 2016).

Moran and Smith (2001) recorded several fern groups occurring in a neotropical–afrotropical disjunction, among which is *Pleopeltis*. This genus belongs to Polypodiaceae, one of the diverse fern families with abundant epiphytic species in tropical and subtropical regions (Benzing 2008). *Pleopeltis* is a monophyletic genus comprising approximately 90 species with terrestrial, lithophytic, and epiphytic habits (Otto *et al.* 2009, Smith and Tejero-Díez 2021). While most species are distributed throughout the Neotropics, three species and one hybrid are found in Africa and Asia (Smith and Tejero-Díez, 2021). The major center of diversity for the genus is located between southern Mexico and Panama (Otto *et al.* 2009).

The predominantly neotropical distribution of *Pleopeltis* suggests that its evolutionary history has significantly shaped the genus' richness and endemism in this region (Otto *et al.* 2009, Suissa *et al.* 2021). Studying the flora of Neotropics and Afrotropics helps us understand dispersal and vicariance processes that have shaped the history of the genus and ferns' biogeography. In this study, we tested the hypothesis that dispersal has been one of the key drivers of the current distribution of *Pleopeltis*, supported by previous studies indicating the importance of this process in fern biogeography (Barrington 1993). Additionally, based on previous studies (Bauret *et al.* 2017a, 2017b, Testo *et al.* 2018, Moura 2021, Almeida *et al.* 2021, Wan *et al.* 2023, Medeiros & Almeida 2025), we expect *Pleopeltis* to present a West–East dispersal directionality pattern, as observed in other groups exhibiting a neotropical–afrotropical disjunction (Moran and Smith, 2001).

Materials and Methods

Taxon Sampling

Our sample comprised 70 species (Table 1), including 61 *Pleopeltis* species (64 specimens) and nine outgroups. The outgroups are: *Adenophorus oahuensis*, *Adetogramma chrysolepis*, *Campyloneurum phyllitidis*, *Microgramma percussa*, *Pecluma ptilodon*, *Phlebodium pseudoaureum*, *Polypodium eatonii*, *P. echinolepis* and *P. puberulum*. The sample included 68 newly generated sequences for 26 species and 139 accessions obtained from GenBank (Table 1) for *Pleopeltis* sensu PPG I (2016) and Smith and Tejero-Díez (2014).

DNA extraction, amplification, and sequencing

Total DNA was extracted from fresh tissue collected in the field or stored in silica gel using the Qiagen DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen Inc. Valencia, CA, USA). For species without fresh collections, samples were obtained from recent herbarium specimens, and DNA extraction was performed using either the CTAB protocol adapted from Doyle and Doyle (1987) or the Qiagen DNeasy Plant Mini Kit (Qiagen Inc., Valencia, CA, USA). Polymerase chain reaction (PCR) amplifications were performed for plastid regions: *rbcL* (coding region; approximately 1,300 bp), *rps4* (gene *rps4* and intergenic spacer *rps4-trnSR*; approximately 1,100 bp), and *trnL* – *trnF* (intron, parts of the *trnL* and *trnF* exons, and *trnL* – *trnF* intergenic spacer; approximately 1,200 bp). Amplifications used primers 1F and 1365R for *rbcL* (Haufler and Ranker 1995), primers *rps5F* (Nadot *et al.* 1995) and *trnSR* (Smith and Cranfill, 2002) for the *rps4* gene and the *rps4-trnSR* intergenic spacer, and *Fern1* (Trewick *et al.* 2002) and *TRNTFF* (Taberlet *et al.* 1991) for the fragment spanning the *trnL* intron, *trnL-trnF* intergenic spacer, and parts of the *trnL* and *trnF* genes. These regions are commonly used for inferring phylogenetic relationships within Polypodiaceae, as demonstrated in various studies, for example, Schneider *et al.* (2004), Otto *et al.* (2009), and Almeida *et al.* (2017, 2021).

PCR reactions were conducted in a 21 µL solution containing 1.0 µL of undiluted genomic DNA, 2.0 µL of PCR buffer (Qiagen 10× PCR Buffer), 1.0 µL of BSA (5 mg/mL), 0.4 µL of dNTPs (10 mM), 0.3 µL of each forward and reverse primer (10 µM), 0.12 µL (0.6 units) of Taq DNA polymerase (Qiagen, 5 units/µL), and 15.88 µL of ultrapure water. Thermal cycling conditions consisted of an initial denaturation step at 94°C for 3 minutes, followed by 35 cycles of denaturation at 94°C for 45 seconds, annealing at 53°C for 60 seconds, and extension at 72°C for 90 seconds, with a final extension step at 72°C for 5 minutes. Amplification products were purified using the EDTA 125 mM and absolute ethanol and resuspended in ultrapure deionized water. The samples were sequenced in both directions by Macrogen (Seoul, South Korea).

Alignment

The sequences were edited, and consensus sequences were assembled using Geneious software (Geneious R11 - <https://www.geneious.com>). After this, the edited sequences were aligned automatically with the MUSCLE package (Edgar 2004), and the alignment was manually inspected using MEGA 7 software (Kumar *et al.* 2018).

Divergence Times Estimations

Divergence times were estimated using BEAST 2.7.6 software (Bouckaert *et al.* 2019), with all parameters set using BEAUti (Drummond *et al.* 2012). Each DNA region (*rbcL*, *rps4* gene, *rps4* IGS, *trnL* intron, and *trnL-trnF* IGS) was treated as a separate partition. Evolutionary

models for each DNA region were determined using jModelTest2 (Table S1) (Darriba *et al.* 2012, Guindon and Gascuel 2003). An optimized log-normal relaxed clock model and a Birth-Death Model tree were employed. Calibration was based on a 15.97 mya fossil record from the Dominican Republic of *Pleopeltis dominicensis* H.Schneid., Heinrichs, A.R.Schmidt, the only known fossil of the genus (Schneider *et al.* 2015). Two Markov Chain Monte Carlo (MCMC) chains were run with 70 million generations, recording trees every 70,000 generations. The runs were analyzed using Tracer 1.7.2 (Rambaut *et al.* 2018) to ensure sufficient ESS values for all parameters. The maximum clade credibility tree was generated from 1,000 trees, discarding 10% as burn-in, using TreeAnnotator (Bouckaert *et al.* 2019).

Biogeographic Inferences

A total of 45,555 occurrence records with geographic coordinates were obtained from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF – doi: 10.15468/dl.5rew99) and SpeciesLink. Although these platforms are integrated, data transfer from SpeciesLink to GBIF may be delayed, thus, records were retrieved from both sources. Data were verified and filtered using the *openxlsx* package in R (Schauberger & Walker, 2024). Duplicate records, such as identical coordinates for the same species, collector, and collection number, were removed. Records without precise locality descriptions were excluded. For specimens lacking coordinates but with detailed locality data, geographic coordinates were assigned. To do this, we used QGIS v3.34.4 (QGIS Development Team 2024) and Google Earth (<https://earth.google.com>) to visualize occurrence records, exclude records with coordinates located in the ocean, and manually verify species distributions against bibliographic data (Tejero-Díez and Smith 2014; Souza and Salino 2021). The resulting dataset consisted of 18,277 occurrence records.

After verification, the records and topology recovered from the phylogenetic analyses were input into Infomap Bioregions v2.0.0 (Edler *et al.* 2017). This software clusters species in geographic space based on their occurrences and phylogenetic relationships. We conducted ten trials with a minimum cell size of $1/2^\circ$ and a maximum of 4° , with a record capacity of 10 to 700 per cell. Based on the results from Infomap Bioregions (Fig. S1), we made adjustments to the bioregions according to the distribution patterns of the genus described in previous studies (Otto *et al.* 2009, Tejero-Díez and Smith 2014). The defined bioregions were: A – Africa, B – eastern South America, C – Amazon, D – Andes, E – Mexico+Central America, F – Antilles, and G – Hawaii.

The biogeographic history was reconstructed using the BioGeoBEARS package (Matzke 2013) in R 4.3.0 (R Core Team 2023). All models implemented in BioGeoBEARS were tested, including DEC (Dispersal–Extinction–Cladogenesis) (Ree and Smith, 2008),

DIVALIKE (Dispersal–Vicariance) (Ronquist 1997), and BAYAREALIKE (Bayesian inference for discrete areas) (Landis *et al.* 2013). Models were evaluated with and without the "j" parameter, which accounts for founder-event speciation (Matzke, 2014). The best-fit model was selected based on AICc values (Matzke, 2016). Using this model, estimates of the biogeographic events shaping the genus's history were conducted through Stochastic Biogeographic Mapping (BSM) (Dupin *et al.* 2016, Matzke 2016). Event frequencies were estimated using 100 iterations in BSM.

Results

Divergence Time

Our results indicate that *Pleopeltis* likely originated from an ancestor that diverged, on average, 16.82 mya (7.69–26.31 mya 95% HPD) (Fig. S2) from the clade formed by *Pecluma* and *Phlebodium*. Subsequent divergence is marked by the diversification of the genus, averaging 15.43 mya (8.44–21.88 mya, 95% HPD) (Fig. S2), which led to the formation of the Squamata clade and the group comprising the Angusta and Macrocarpa clades (Fig. S2). In the Squamata clade, estimates show that lineage divergence occurred approximately 10.97 mya (4.78–17.06 mya, 95% HPD) (Fig. S2). The divergence between the Angusta and Macrocarpa clades is marked by a node with an average age of 12.8 mya (6.46–18.06 mya, 95% HPD) (Fig. S2). The Macrocarpa clade diverged around 10.78 mya (5.19–15.96 mya, 95% HPD) (Fig. S2), followed by divergence within the Angusta clade, averaging 10.37 mya (5.11–14.99 mya, 95% HPD) (Fig. S2).

Biogeographic Analysis

According to AICc (Corrected Akaike Information Criterion) and log-likelihood values, the best-fit model was DEC+J (AIC = 418.98; LnL = -206.49) (Table 2), followed by DEC (AIC = 419.73; LnL = -207.86) and DIVALIKE (AIC = 439.04; LnL = -217.52) (Table 2). Based on the best-fit model, we present the ancestral area reconstruction results from BioGeoBEARS using the DEC+J model (Dispersal Extinction Cladogenesis with jump dispersal) (Fig. 1).

The ancestral area reconstruction indicates that *Pleopeltis* originated from an ancestral lineage likely occurring in Mexico+Central America (Fig. 1). The three major clades (Macrocarpa, Angusta, and Squamata) have Mexico+Central America as their putative area of origin (Fig. 1). In the Squamata clade, the species *P. bombycina* appears polyphyletic. One terminal from Bolivia appears as sister to the remaining species, with a likely origin in Mexico+Central America (Fig. 1), with possible subsequent dispersals to the Andes and the Amazon, forming the current distribution of the species. The area of origin for the other

specimen of *P. bombycina* could not be established. This specimen appears in a clade with *P. trinidadensis*, *P. alborufula*, and *P. lepidopteris*, whose origin was recovered as eastern South America (Fig. 1).

Subsequently, the clade formed by *P. tridens* and *P. insularum*, endemic to the Galápagos archipelago, likely has an Andean ancestor that dispersed via long-distance dispersal. The sister clade, comprising *P. collinsii*, *P. hirsutissima*, *P. lepidotricha*, *P. macrolepis*, *P. minarum*, *P. myriolepis*, *P. pyrrholepis*, *P. rosei*, and *P. sanctae-rosae*, originated in Mexico+Central America with a dispersal to eastern South America that gave origin to a clade with *P. minarum* and *P. hirsutissima* (Fig. 1).

Within the Macrocarpa clade, *P. muenchii*, the sister lineage to the remaining clades, originated in Mexico+Central America (Fig. 1). The clade that includes *P. rzedowskianum*, *P. plebeia*, *P. montigena*, *P. madrese*, *P. guttata*, *P. platylepis*, and *P. thysanolepis* likely also originated in Mexico+Central America (Fig. 1), with *P. platylepis* and *P. thysanolepis* expanding to other bioregions. In a separate clade, *P. crassinervata*, *P. mexicana*, *P. polylepis*, and *P. konzattii* also trace their origins to Mexico+Central America. The ancestral area reconstruction for *P. macrocarpa*, was inconclusive (Fig. 1). *Pleopeltis macrocarpa* has the widest distribution within the genus, occurring throughout the Neotropics and Afrotropics, and extending as far as Sri Lanka (Smith and Tejedo-Díez, 2014). Our sampling did not cover all localities for a more accurate reconstruction of the biogeographic history of this lineage at a population level. Our analysis recovered the most recent common ancestor of *P. macrocarpa* and its sister species, *P. crassinervata*, as likely occurring in Mexico+Central America.

The ancestral area of the subsequent clade, including *P. fallax*, *P. fructuosa*, *P. intermedia*, and *P. wiesbaui*, could have been either Mexico+Central America or the Andes, with the same ambiguity found for the ancestor of *P. wiesbaui*+*P. fructuosa*. Meanwhile, *P. fallax* likely originated in Mexico+Central America, whereas the sister lineage, *P. astrolepis*, had an inconclusive origin (Fig. 1).

In the Angusta clade, two major clades were identified. The first lineage possibly originated from a dispersal from Mexico+Central America to the Andes. This Andean ancestor gave rise to *P. apressa*, *P. balliviani*, *P. buchtienii*, *P. fraserii*, *P. monosora*, *P. murora*, *P. pycnocarpa*, *P. remota*, and *P. tweediana* (Fig. 1). However, for *P. pleopeltifolia* and *P. pleopeltidis*, the analysis recovered a more recent origin from an ancestor in eastern South America, suggesting two possible dispersal events to this region from an Andean origin (Fig. 1). The recent origins of *P. remota* and *P. murora*, species with broader distributions, were inconclusive.

In the second major lineage within the Angusta clade, the ancestor of the clade including *P. christensenii*, *P. furcata*, and *P. desvauxii* was inconclusive. In contrast, its sister clade—composed of *P. angusta* var. *angusta*, *P. angusta* var. *stenoloma*, *P. complanata*, and *P. marginata*—was inferred to have originated in Mexico+Central America. Additionally, an LDD event to the Antilles was observed for *P. marginata*.

The last clade within the Angusta clade likely originated in Mexico, with *Pleopeltis bradeorum*, sister to the remaining taxa, also originating in this Bioregion. The ancestor of most species (*P. disjuncta*, *P. friedrichsthaliana*, *P. furfuracea*, *P. polypodioides* var. *acicularis*, *P. polypodioides* var. *polypodioides*, and *P. vilagranii*) was inferred to have originated in Mexico+Central America, with the following exceptions. An LDD event to the Andes gave rise to *P. minima* and *P. burchellii*, which subsequently expanded to eastern South America and the Amazon. Additionally, *P. disjuncta* from the Andes appears to have originated from another LDD event (Fig. 1).

Stochastic biogeographic mapping indicated that the main biogeographic process in the history of *Pleopeltis* was dispersal, accounting for 49.2% (64.45) of events, with 45.7% (59.87) (Table 3) attributed to range expansion and 3.4% (4.58) to founder events. Speciation by area accounts for 50.7% (66.42) of all modes, with 44.2% (57.85) (Table 3) attributed to sympatry and 6.5% (8.57) to vicariance.

In the total count of dispersal events (Table 4a), which includes both founder (Table 4b) and range expansion events (Table 4c), Mexico+Central America stood out as the main source, accounting for 37.3% (24.05) of total dispersal events (Table 4a). The Andes followed, contributing 29.5% (19.36) of total dispersal events (Table 4a). Together, these two bioregions represent the origin of 66.8% (43.41) of the total (64.45) dispersal events mapped (Table 4a). Eastern South America, the Amazon, the Antilles, Hawaii, and Africa collectively accounted for 33.2% (21.04) (Table 4a) of dispersal events. The main destinations for these dispersal events were the Andes with 25.3% (16.28), the Amazon with 24.8% (15.97), and eastern South America with 18.2% (11.74) (Table 4a), collectively accounting for approximately 68.3% (43.99) of destination areas.

For range expansion events (Table 4c), the results for major dispersal origins were similar to those of the total dispersal events, as range expansion represents the majority of these occurrences, accounting for 92.9% (59.9) of the total dispersal events (100% = 64.45) (Table 4c). The primary destination (sink) areas for range expansion events were the Amazon with 26.1% (15.56), the Andes with 24.3% (14.45), the Antilles with 17.5% (10.44), eastern South

America with 17.2% (10.26), Mexico+Central America with 13% (7.77), Africa with 1.7% (1), and Hawaii with 0.7% (0.39) (Table 4c).

Founder events, which represent long-distance dispersal (LDD), accounted for 7.1% (4.58) (Table 4b) of the total estimated dispersals. The primary sources were Mexico+Central America with 57.6% (2.64) and the Andes with 31.9% (1.46) of the total events (Table 4b). Subsequently, bioregions such as eastern South America, Hawaii, the Amazon, and the Antilles collectively account for only 10.5% (0.48) of founder event origins (Table 4b). The Andes, one of the main areas of origin, was also recovered as the primary sink, receiving 40% (1.83) of the total LDD events (Table 4b). Eastern South America is another significant sink, accounting for 32.3% (1.48) of these events (Table 4b). Mexico+Central America, the Amazon, Hawaii, and the Antilles together represent 28% (1.27) of the LDD destinations (Table 4b).

Discussion

Dispersal was one of the most important processes shaping the distribution of *Pleopeltis*, accounting for nearly half of the estimated biogeographic events (Table 3). These results support our initial hypothesis that dispersal is an important process responsible for the current distribution of this genus, aligning with the widely recognized role of dispersal in ferns (e.g. Barrington 1993, Moran and Smith 2001, Groot *et al.* 2012, Xiang *et al.* 2015). Dispersal efficiency in ferns is a reflection of the tiny, lightweight spores that facilitate both short- and long-distance dispersal (Haufler *et al.* 2000, Page 2002).

Our analyses revealed a predominant dispersal pattern originating dispersal from Mexico+Central America toward South America, especially the Andes (Figs 3, 4). Dispersal flows were bidirectional but asymmetrical, with a stronger signal from Mexico+Central America to the Andes than the reverse (Fig. 2). The Andes appear to act as a secondary dispersal source, facilitating subsequent colonization of adjacent regions, including Amazonia and eastern South America. This suggests a stepwise colonization pattern, in which lineages first establish in the Andes before expanding into other tropical South America regions. These findings highlight the importance of the Andes and Mesoamerica as key biogeographic sources for diversification within the neotropical region, with occasional dispersal to other continents.

This pathway, connecting Mexico and Central America to the Andes and subsequently to eastern South America, fits into a broader West-to-East dispersal pattern. Our data support this pattern not only within the neotropical region but also at an intercontinental scale, through long-distance dispersal (LDD) events connecting the Neotropics and Paleotropics (Fig. 3). These events primarily follow a West-to-East route, aligning with patterns widely observed in other fern groups (Bauret *et al.* 2017a, 2017b, Testo *et al.* 2018, Moura 2021, Almeida *et al.*

2021, Wan *et al.* 2023, Medeiros and Almeida 2025), especially in cases of neotropical–afrotropical disjunctions (Moran and Smith 2001).

Most of the dispersal events analyzed occurred via range expansion, which is expected since spores will have a higher probability of dispersing to areas close to the parent plant (Wolf *et al.* 1991). This process allows populations to gradually extend their geographic ranges by occupying adjacent areas (Shigesada and Kawasaki 2002). During these expansions, populations may encounter favorable environmental variations, allowing them to explore new habitats (Suarez and Tsutsui 2008). These environmental gradients act as selective filters, determining occupiable areas based on the species' adaptations (Suarez and Tsutsui 2008). In both range expansion and long-distance dispersal, when a species reaches and establishes in a new area, gene flow can decrease due to increased geographic distance and different adaptations to local selective pressures (Slatkin 1987, Edelaar and Bolnick 2012). As a result, these processes can generate genetic divergence within populations, potentially leading to speciation (Liu *et al.* 2023).

Long-distance dispersal events are rare, but several potential cases have been identified in *Pleopeltis* (Fig. 2). For example, *P. marginata* likely reached the Antilles through an LDD event of Mesoamerican origin, crossing the Caribbean Sea between 11.6 - 3 mya (Fig. 3). In other fern genera found in the Antilles, the origins of potential dispersal remain uncertain, as seen with *Amauropelta firma* and *A. basisceletica* (Moura 2021).

In South America, LDD events in *Pleopeltis* can be observed in the colonization of oceanic volcanic islands, such as the Galápagos Archipelago in the Pacific and Trindade Island in the Atlantic. Another example is *Pleopeltis macrocarpa*, which has populations not only in the Neotropics but also in Africa, Madagascar, and Sri Lanka (Smith and Tejero-Díez 2014). This species has a recent neotropical origin, dated between 2.6–0.2 mya (Fig. 3), suggesting recent LDD across the Atlantic. Similar dispersals from the Neotropics to Africa and Asia have also been observed in other fern genera, such as *Rumohra* (Bauret *et al.* 2017a), *Cochlidium*, *Melpomene* (Bauret *et al.* 2017b), *Amauropelta* (Moura 2021), *Microgramma* (Almeida *et al.* 2021), *Lomaridium*, *Parablechnum* (Testo *et al.* 2022), *Tectaria* (Wan *et al.* 2023), as well as in lycophytes such as *Phlegmariurus* (Bauret *et al.* 2018, Testo *et al.* 2018). The role of long-distance dispersal in the disjunction pattern of neotropical-afrotropical ferns and lycophytes (Moran and Smith 2001) is further supported by our findings, underscoring its strong influence on the distribution of spore-bearing vascular plants (Barrington 1993).

The neotropical region underwent major climatic and geological events during the Cenozoic, such as the uplift cycles of the Andes, the formation of the Isthmus of Panama, and

the rise of new mountain chains in the Antilles. These changes contributed to the emergence of new habitats (Gregory-Wodzicki 2000, Garziona *et al.* 2006, 2008). Thus, the various types of dispersal may not only have expanded the geographic range of *Pleopeltis* over time but also increased biodiversity in response to different environmental conditions along the neotropical gradient.

When analyzing the main sources of dispersal, southern Mexico, Central America, and the Andes stand out (Fig. 2). These areas have the highest number of endemic lineages of the genus (Smith and Tejero-Díez 2014) and are recognized hotspots of fern diversity (Suissa *et al.* 2021). The region including Mexico and Central America was not only recovered as the ancestral area of *Pleopeltis* but also emerged as the primary source of dispersal events (Figs. 2, 3), both through range expansion (Table 4c) and long-distance dispersal (Table 4b). Our results also showed that most sympatric speciation events also occurred within these regions (Table S2).

The Andes, a region known for hosting multiple radiations of vascular plants (Lagomarsino *et al.* 2016, Pérez-Escobar *et al.* 2017, Testo *et al.* 2019), stood out for its preponderant role as both source and sink (Table 4a). In contrast, the Amazon and eastern South America mainly stand out as sink regions. The Amazon's central location relative to the other bioregions favors its connectivity with migratory flows, although it predominantly hosts broadly distributed lineages, with only two known endemic species (Smith and Tejero-Díez 2014). Eastern South America, another sink region for *Pleopeltis* lineages, is part of the tropical montane biodiversity hotspots (Suissa *et al.* 2021) and is home to several relictual fern endemics (Suissa and Sundue 2020). The dynamic between sources and sinks directly influences distribution patterns over time (Novaes *et al.* 2024). Here, the main source bioregions for dispersal are recognized as sources of tropical fern diversity (Suissa *et al.* 2021). These patterns reinforce the central role of Mexico+Central America and the Andes as primary sources for generating diversity and dispersal of *Pleopeltis*, playing a fundamental role in the origin and maintenance of lineages over time.

Our findings revealed that the probable area of origin of *Pleopeltis* between the late Oligocene and late Miocene (Fig. S2) coincides with the genus's current diversity center (Fig. 1; Otto *et al.* 2009). During the Miocene, Central America experienced the initial uplift of the Isthmus of Panama (Leigh *et al.* 2014), altering ocean current directions and causing climate changes that influenced rainfall and wind patterns in Neotropical ecosystems (Leigh *et al.* 2014). These changes may have generated new environmental gradients that favored the

isolation and initial diversification of the ancestral group of *Pleopeltis*, which diverged from the clade formed by *Pecluma* and *Phlebodium*.

Furthermore, the divergence of the genus, which resulted in the major clades Angusta, Squamata, and Macrocarpa, may have occurred between the Miocene and Pliocene (Fig. 1). During the Pliocene, the closure of the Isthmus of Panama (Leigh *et al.* 2014) coincided with the ongoing uplift of the central to northern Andean cordilleras (Pennington and Dick 2010). The uplift of the Andes created a barrier that disrupted Pacific winds, shifting precipitation regimes eastward (Garzione *et al.* 2008) and altering the course of several South American rivers, giving rise to basins like the Amazon (Hoorn 2006, Hoorn *et al.* 2010). The late Pliocene marked the beginning of glacial cycles (Berger 1988), which extended into the Pleistocene and led to repeated habitat expansions and contractions (Hooghiemstra and Van der Hammen 2004). Studies show a strong correlation between the uplift of the Andes, the closure of the Isthmus of Panama, and high diversification rates in several vascular plant groups (Antonelli *et al.* 2009, Bacon *et al.* 2012, Testo *et al.* 2018). These geological and climatic events, by fragmenting habitats and contracting montane forest habitats during glacial cycles (Hooghiemstra and Van der Hammen 2004), may have driven the diversification of *Pleopeltis*, resulting in the formation of major groups coinciding with significant events in Neotropical history.

Conclusion

This study demonstrates that dispersal was the primary process shaping the distribution of the genus *Pleopeltis*, accounting for nearly half of the inferred biogeographic events and reinforcing its crucial role in the diversification of the genus. Furthermore, a distinct West–East dispersal pattern was observed, connecting the Neotropics to the Paleotropics and corroborating the role of long-distance dispersal (LDD) in ferns, a pattern consistent with findings in other groups (Bauret *et al.* 2017a, 2017b, Testo *et al.* 2018, Moura 2021, Almeida *et al.* 2021, Wan *et al.* 2023) and often associated with neotropical-afrotropical disjunctions (Moran and Smith 2001). Additionally, the Mexico+Central America bioregion was identified as the center of origin, diversity, and primary source of dispersal for *Pleopeltis*, while the Andes served as both a secondary source and a sink for dispersal events. These findings underscore the importance of these dynamic regions in generating and redistributing diversity.

Acknowledgments

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior—Brazil (CAPES)—Finance Code 001 awarded to C.V. (88882.347719/2015-01), to L.V. L. (88887.937988/2024-00), and to I.O. Moura (88887.334425/2019-00). We thank CNPq

for the research grant awarded to T.E.A. (317091/2021-2) and to A. S. (440474/20150-9, 313981/2020-5). We thank Fapemig for the research grant to A. S. (APQ-04153-15). The authors thank Matheus Colli-Silva, André Luís de Gasper, the editors and the anonymous reviewers for their valuable contributions to earlier versions of this manuscript.

CRedit authorship contribution statement

Carolina do Valle (Writing – original draft, Writing – review & editing, Data curation, Formal analysis, Investigation, Methodology, Visualization, Conceptualization), Alexandre Salino (Writing – review & editing, Funding acquisition), Lucas Vieira Lima (Writing – review & editing, Conceptualization, Supervision), Ingridy Oliveira Moura (Writing – review & editing, Methodology, Investigation) and Thaís Elias Almeida (Writing – original draft, Writing – review & editing, Supervision, Methodology, Investigation, Validation, Conceptualization).

Conflict of interests

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data Availability Statement

Data presented in this article are available in GenBank (accession numbers provided in Table.1)

References

- Antonelli A, Nylander JA, Persson C, et al. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 2009; **106**:9749–54. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>
- Antonelli A, Kissling WD, Flantua SG, et al. Geological and climatic influences on mountain biodiversity. *Nature Geoscience* 2018;**11**:718–25. <https://doi.org/10.1038/s41561-018-0236-z>
- Almeida TE, Salino A, Dubuisson JY, et al. Adetogramma (Polypodiaceae), a new monotypic fern genus segregated from Polypodium. *PhytoKeys* 2017;**78**:109–31. <https://doi.org/10.3897/phytokeys.78.12189>
- Almeida TE, Salino A, Dubuisson JY, et al. Insights into long-distance dispersal and ecological and morphological evolution in the fern genus *Microgramma* from phylogenetic inference. *Bot. J. Linn. Soc.* 2021; **3**:294–312. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boaa107>
- Barrington DS. Ecological and historical factors in fern biogeography. *Journal of Biogeography* 1993; **20**:275–279. <https://doi.org/10.2307/2845635>

- Bauret L, Rouhan G, Hirai RY, et al. Molecular data, based on an exhaustive species sampling of the fern genus *Rumohra* (Dryopteridaceae), reveal a biogeographical history mostly shaped by dispersal and several cryptic species in the widely distributed *Rumohra adiantiformis*. *Bot. J. Linn. Soc.* 2017a; **185**:463–481. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box072>
- Bauret L, Gaudeul M, Sundue M, et al. Madagascar sheds new light on the molecular systematics and biogeography of grammitid ferns: New unexpected lineages and numerous long-distance dispersal events. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2017b; **111**:1–17. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.03.005>
- Bauret L, Field AR, Gaudeul M, et al. First insights on the biogeographical history of *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae), with a focus on Madagascar. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2018; **127**: 488–501. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.05.004>
- Benzing DH. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge: University Press, 2008.
- Berger A. Milankovitch theory and climate. *Rev. Geophys.* 1988; **26**:624–657. <https://doi.org/10.1029/RG026i004p00624>
- Bouckaert R, Vaughan TG, Barido-Sottani J, et al. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Comput. Biol.* 2019; **15**:e1006650. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006650>
- Cardelús CL, Colwell RK, Watkins JE Jr. Vascular epiphyte distribution patterns: Explaining the mid-elevation richness peak. *J. Ecol.* 2006; **94**:144–156. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2005.01052.x>
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, et al. jModelTest 2: more models, new heuristics and high-performance computing. *Nat. Methods* 2012; **9**:772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- Doyle JJ, Doyle JL. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 1987; **19**:11–15.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, et al. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Mol. Biol. Evol.* 2012; **29**:1969–1973. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss075>
- Dupin J, Matzke NJ, Särkinen T, et al. Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *J. Biogeogr.* 2017; **44**:887–899. <https://doi.org/10.1111/jbi.12898>
- Eckhart VM, Geber MA, Morris WF, et al. The geography of demography: long-term demographic studies and species distribution models reveal a species border limited by adaptation. *Am. Nat.* 2011; **178**:S26–S43. <https://doi.org/10.1086/661782>

- Edelaar P, Bolnick DI. Non-random gene flow: an underappreciated force in evolution and ecology. *Trends Ecol. Evol.* 2012; **27**:659–665. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.009>
- Edgar RC. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 2004; **32**:1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Edler D, Guedes T, Zizka A, et al. Infomap bioregions: Interactive mapping of biogeographical regions from species distributions. *Syst. Biol.* 2017; **66**:197–204. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syw087>
- Garzzone CN, Molnar P, Libarkin JC, MacFadden BJ. Rapid late Miocene rise of the Bolivian Altiplano: Evidence for removal of mantle lithosphere. *Earth Planet. Sci. Lett.* 2006; **241**:543–556. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2005.11.026>
- Garzzone CN, Hoke GD, Libarkin JC, et al. Rise of the Andes. *Science* 2008; **320**:1304–1307. <https://doi.org/10.1126/science.1148615>
- Gradstein R, Van Zanten B. *High altitude dispersal of spores: an experimental approach*. St. Louis, XVI International Botanical Congress, 1999.
- Gregory-Wodzicki KM. Uplift history of the Central and Northern Andes: a review. *Geol. Soc. Am. Bull.* 2000; **112**:1091–1105. [https://doi.org/10.1130/0016-7606\(2000\)112<1091:UHOTCA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1130/0016-7606(2000)112<1091:UHOTCA>2.0.CO;2)
- Groot GA, Verduyn B, Wubs EJ, et al. Inter- and intraspecific variation in fern mating systems after long-distance colonization: the importance of selfing. *BMC Plant Biol.* 2012; **12**:1–13. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-3>
- Guindon S, Gascuel O. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.* 2003; **52**:696–704. <https://doi.org/10.1080/10635150390235520>
- Haufler CH, Ranker TA. *rbcL* sequences provide phylogenetic insights among sister species of the fern genus *Polypodium*. *Am. Fern J.* 1995; **85**:361–374. <https://doi.org/10.2307/1547815>
- Haufler CH, Hooper EA, Therrien JP. Modes and mechanisms of speciation in pteridophytes: implications of contrasting patterns in ferns representing temperate and tropical habitats. *Plant Species Biol.* 2000; **15**:223–236. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2000.00042.x>
- Haufler CH, Pryer KM, Schuettpelz E, et al. Sex and the single gametophyte: Revising the homosporous vascular plant life cycle in light of contemporary research. *BioScience* 2016; **66**:928–937. <https://doi.org/10.1093/biosci/biw108>
- Hooghiemstra H, Van der Hammen T. Quaternary Ice-Age dynamics in the Colombian Andes: developing an understanding of our legacy. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 2004; **359**:173–181. <https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1420>

- Hoorn C. The birth of the mighty Amazon. *Sci. Am.* 2006; **294**:52–59. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican052006-6RHrmcymDANs74O1vMYB2>
- Hoorn C, Wesselingh FP, Ter Steege H, et al. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 2010; **330**:927–931. <https://doi.org/10.1126/science.1194585>
- Huang E, Chen Y, Fang M, et al. Environmental drivers of plant distributions at global and regional scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2021; **30**:697–709. <https://doi.org/10.1111/geb.13251>
- Korall P, Pryer KM. Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaceae): evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *J. Biogeogr.* 2014; **41**:402–413. <https://doi.org/10.1111/jbi.12222>
- Körner C. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends Ecol. Evol.* 2000; **15**:513–514. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)02004-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)02004-8)
- Kumar S, Stecher G, Li M, et al. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 2018; **35**:1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Landis MJ, Matzke NJ, Moore BR, et al. Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Syst. Biol.* 2013; **62**:789–804. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt040>
- Lagomarsino LP, Condamine FL, Antonelli A, et al. The abiotic and biotic drivers of rapid diversification in Andean bellflowers (Campanulaceae). *New Phytol.* 2016; **210**:1430–1442. <https://doi.org/10.1111/nph.13920>
- Leigh EG, O'Dea A, Vermeij GJ. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biol. Rev.* 2014; **89**:148–172. <https://doi.org/10.1111/brv.12048>
- Lewis LR, Rozzi R, Goffinet B. Direct long-distance dispersal shapes a New World amphitropical disjunction in the dispersal-limited dung moss *Tetraplodon* (Bryopsida: Splachnaceae). *J. Biogeogr.* 2014; **41**:2385–2395. <https://doi.org/10.1111/jbi.12385>
- Liu H, Wang Z, Zhang Y, et al. Geographic isolation and environmental heterogeneity contribute to genetic differentiation in *Cephalotaxus oliveri*. *Ecol. Evol.* 2023; **13**:e9869. <https://doi.org/10.1002/ece3.9869>
- Marder E, Smiley TM, Yanites BJ, et al. Direct Effects of mountain uplift and topography on biodiversity. *Science* 2025; **387**:1287–1291. <https://doi.org/10.1126/science.adp7290>
- Matzke NJ. *BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and likelihood) evolutionary analysis in R Scripts*. R package, version 0.2, 1, 2013.

- Matzke NJ. Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. *Syst. Biol.* 2014; **63**:951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>
- Matzke NJ. Trait-dependent dispersal models for phylogenetic biogeography, in the R package BioGeoBEARS. *Integr. Comp. Biol.* 2016; **56**:E330. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syz034>
- Medeiros MB, Almeida TE. Evolutionary and Biogeographic History of Disjunct Species of Polypodiaceae Between the Neotropic and Afrotropic. *Acta Bot. Bras.* (in press).
- Moran RC, Smith AR. Phytogeographic relationships between neotropical and African-Madagascan pteridophytes. *Brittonia* 2001; **53**:304–351. <https://doi.org/10.1007/BF02812704>
- Morris DW. Adaptation and habitat selection in the eco-evolutionary process. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 2011; **278**:2401–2411. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.0604>
- Moura IO. Across and within continents dispersal shaped the biogeographic history of the fern genus *Amauropelta*. Master's dissertation. Universidade Federal de Minas Gerais, Brazil, 2021.
- Munoz J, Felicísimo AM, Cabezas F, Burgaz AR, Martínez I. Wind as a long-distance dispersal vehicle in the Southern Hemisphere. *Science* 2004; **304**:1144–1147. <https://doi.org/10.1126/science.109521>
- Nadot S, Bittar G, Carter L, et al. A phylogenetic analysis of monocotyledons based on the chloroplast gene *rps4*, using parsimony and a new numerical phenetics method. *Mol. Phylogenet. Evol.* 1995; **4**:257–282. <https://doi.org/10.1006/mpev.1995.1024>
- Novaes MD, Bertassoni A, De Marco Júnior P. What are a source and a sink under ecological and evolutionary perspectives? *Biol. J. Linn. Soc.* 2024; **142**:233–245. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blad138>
- Otto EM, Janßen T, Kreier HP, et al. New insights into the phylogeny of *Pleopeltis* and related Neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2009; **53**:190–201. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.001>
- Page CN. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2002; **119**:1–33. [https://doi.org/10.1016/S0034-6667\(01\)00127-0](https://doi.org/10.1016/S0034-6667(01)00127-0)
- Pennington RT, Dick CW. Diversification of the Amazonian flora and its relation to key geological and environmental events: a molecular perspective. In Hoorn C, Wesselingh FP (eds.), *Amazonia, Landscape and Species Evolution*. Oxford: Blackwell Publishing, 2010, 373–385. <https://doi.org/10.1002/9781444306408.ch23>

- Pérez-Escobar OA, Chomicki G, Condamine FL, et al. Recent origin and rapid speciation of Neotropical orchids in the world's richest plant biodiversity hotspot. *New Phytol.* 2017; **215**:891–905. <https://doi.org/10.1111/nph.14629>
- QGIS Development Team. *QGIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project, 2024. <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, R Foundation for Statistical Computing, 2023. <https://www.R-project.org/>.
- Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, et al. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst. Biol.* 2018; **67**:901–904. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>
- Ree RH, Smith SA. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Syst. Biol.* 2008; **57**:4–14. <https://doi.org/10.1080/10635150701883881>
- Ronquist F. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 1997; **46**:195–203. <https://doi.org/10.1093/sysbio/46.1.195>
- Schauberger P, Walker A. *openxlsx: Read, Write and Edit xlsx Files*. R package version 4.2.7. 2024. <https://github.com/ycphs/openxlsx>.
- Schneider H, Smith AR, Cranfill R, et al. Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004; **31**:1041–1063. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.09.018>
- Schneider H, Schmidt AR, Nascimbene PC, et al. A new Dominican amber fossil of the derived fern genus *Pleopeltis* confirms generic stasis in the epiphytic fern diversity of the West Indies. *Org. Divers. Evol.* 2015; **15**:277–283. <https://doi.org/10.1007/s13127-015-0200-3>
- Schuettpelz E, Pryer KM. Evidence for a Cenozoic radiation of ferns in an angiosperm-dominated canopy. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 2009; **106**:11200–11205. <https://doi.org/10.1073/pnas.081113610>
- Sheth SN, Morueta-Holme N, Angert AL. Determinants of geographic range size in plants. *New Phytol.* 2020; **226**:650–665. <https://doi.org/10.1111/nph.16406>
- Shigesada N, Kawasaki K. Invasion and the range expansion of species: effects of long-distance dispersal. In: Bullock JM, Kenward RE, Hails RS. *Dispersal Ecology*. Oxford, Blackwell, 2002, 350–373.
- Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 1987; **236**:787–792. <https://doi.org/10.1126/science.3576198>

- Smith AR, Cranfill RB. Intrafamilial relationships of the thelypteroid ferns (Thelypteridaceae). *Am. Fern J.* 2002; **92**:131–149. [https://doi.org/10.1640/0002-8444\(2002\)092\[0131:IROTTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1640/0002-8444(2002)092[0131:IROTTF]2.0.CO;2)
- Smith AR, Tejero-Diez JD. *Pleopeltis* (Polypodiaceae), a redefinition of the genus and nomenclatural novelties. *Bot. Sci.* 2014; **92**:43–58. <https://doi.org/10.17129/botsci.29>
- Souza FS, Salino A. *Pleopeltis* (Polypodiaceae) in Brazil. *Phytotaxa* 2021; **512**:213–256. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.512.4.1>
- Suarez AV, Tsutsui ND. The evolutionary consequences of biological invasions. *Mol. Ecol.* 2008; **17**:351–360. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03456.x>
- Suissa JS, Sundue MA. Diversity patterns of Neotropical ferns: revisiting Tryon's centers of richness and endemism. *Am. Fern J.* 2020; **110**:211–232. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-110.4.211>
- Suissa JS, Sundue MA, Testo WL. Mountains, climate and niche heterogeneity explain global patterns of fern diversity. *J. Biogeogr.* 2021; **48**:1296–1308. <https://doi.org/10.1111/jbi.14076>
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, et al. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol. Biol.* 1991; **17**:1105–1109. <https://doi.org/10.1007/BF00037152>
- Testo WL, Sundue M. A 4000-species dataset provides new insight into the evolution of ferns. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2016; **105**:200–211. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.09.003>
- Testo W, Øllgaard B, Field A, et al. Phylogenetic systematics, morphological evolution, and natural groups in neotropical *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 2018; **125**:1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.016>
- Testo WL, Sessa E, Barrington DS. The rise of the Andes promoted rapid diversification in Neotropical *Phlegmariurus* (Lycopodiaceae). *New Phytol.* 2019; **222**:604–613. <https://doi.org/10.1111/nph.15544>
- Testo WL, de Gasper AL, Molino S, et al. Deep vicariance and frequent transoceanic dispersal shape the evolutionary history of a globally distributed fern family. *Am. J. Bot.* 2022; **109**:1579–1595. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16062>
- Trewick SA, Morgan-Richards M, Russell SJ, et al. Polyploidy, phylogeography and Pleistocene refugia of the rockfern *Asplenium ceterach*: evidence from chloroplast DNA. *Mol. Ecol.* 2002; **11**:2003–2012. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01583.x>
- Tryon R. Development and evolution of fern floras of oceanic islands. *Biotropica* 1970; **2**:76–84. <https://doi.org/10.2307/2989765>

- Tryon R. Endemic areas and geographic speciation in tropical American ferns. *Biotropica* 1972; **4**:121–131. <https://doi.org/10.2307/2989774>
- Wolf PG, Schneider H, Ranker TA. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *J. Biogeogr.* 2001; **28**:263–270. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00531.x>
- Wu ZY, Milne RI, Liu J, et al. The establishment of plants following long-distance dispersal. *Trends Ecol. Evol.* 2023; **38**:289–300. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.11.003>
- Xiang JY, Wen J, Peng H. Evolution of the eastern Asian-North American biogeographic disjunctions in ferns and lycophytes. *J. Syst. Evol.* 2015; **53**:2–32. <https://doi.org/10.1111/jse.12141>

Figure 1. Ancestral areas estimated by BioGeoBEARS based on the divergence time estimation tree resulting from the BEAST analysis for the genus *Pleopeltis*. Colors represent the different bioregions: dark green = Africa (A), pink = Eastern South America (B), light green = Amazonia (C), blue = Andes (D), orange = Mexico (E), magenta = Antilles (F), cyan = Hawaii (G). Image credits: *Pleopeltis fallax* and *P. monosora* by M. Sundue (<https://www.fernsoftheworld.com>); *P. angusta* by A. Santiago; *P. furcata* by D.V.S. Silva; *P. angusta* var. *angusta* by A. San José Elizundia.

Figure 2. Dispersal events estimated using stochastic biogeographic mapping. The lines indicate the direction and frequency of all events, with thicker lines representing higher event frequency. The colors of the bioregions correspond to those in Fig. 1.

Figure 3. Long-distance dispersal events inferred in the biogeographic history of *Pleopeltis*. Dashed lines indicate origins with low credibility, while solid lines indicate high confidence in origin and/or destination. The colors of the bioregions correspond to those in Fig. 1. Figure drawn based on data from Fig. 1 and Table 4.

Table 1. Generated sequences and GenBank accessions. The codes represent accession numbers for sequences previously published and available in GenBank. "-" indicates unavailable sequences. "x" indicates new sequences generated in this study to be deposited in GenBank.

Table 2. Comparative statistics among tested biogeographic models. LnL = log-likelihood; d = dispersal rate; e = extinction rate; j = founder-event speciation; AIC = Akaike Information Criterion; DEC = Dispersal-Extinction-Cladogenesis model; DIVALIKE = BioGeoBEARS

implementation of the DIVA model; BAYAREALIKE = BioGeoBEARS implementation of the BayArea model.

Table 3. Stochastic biogeographic mapping counts for *Pleopeltis* using the DEC+j model. Average numbers and percentages for the different types of estimated events are presented here.

Table 4. Events estimated in the evolutionary history of *Pleopeltis* through Stochastic Biogeographic Mapping (BSM). (a)– Counts of all dispersal events; (b) – Founder counts; (c) – Range expansion counts. Rows represent the origin, and columns represent the destination areas. Standard deviations are shown in parentheses. The warmer the color, the more common the event. The values on the right and below the table represent the sum and percentage of events for each area. Letters correspond to different bioregions represented in parentheses.

Appendix - Supplementary Data

Figure S1 – Bioregion definitions by Infomap. Dark blue = Africa (A); light blue = Eastern South America (B); purple = Amazon (C); pink and light green = Andes (D); red and yellow = Mexico+Central America (E); dark green = Antilles (F).

Figure S2 – Maximum credibility tree based on the combined dataset using *rbcL*, *rps4*, and *trnL-trnF* sequences of *Pleopeltis*. Horizontal blue bars correspond to 95% HPD intervals for median ages. Dates are provided millions of years ago (Mya).

Table S1 – Selected nucleotide substitution models for each partition obtained through JModelTest. The first column represents the partition, the second column indicates the sequence length and the third column specifies the models.

Table S2 – Sympatry by bioregion. These results are based on all 100 BSM models. The columns represent the bioregions, and the rows indicate the average sympatry for each bioregion.

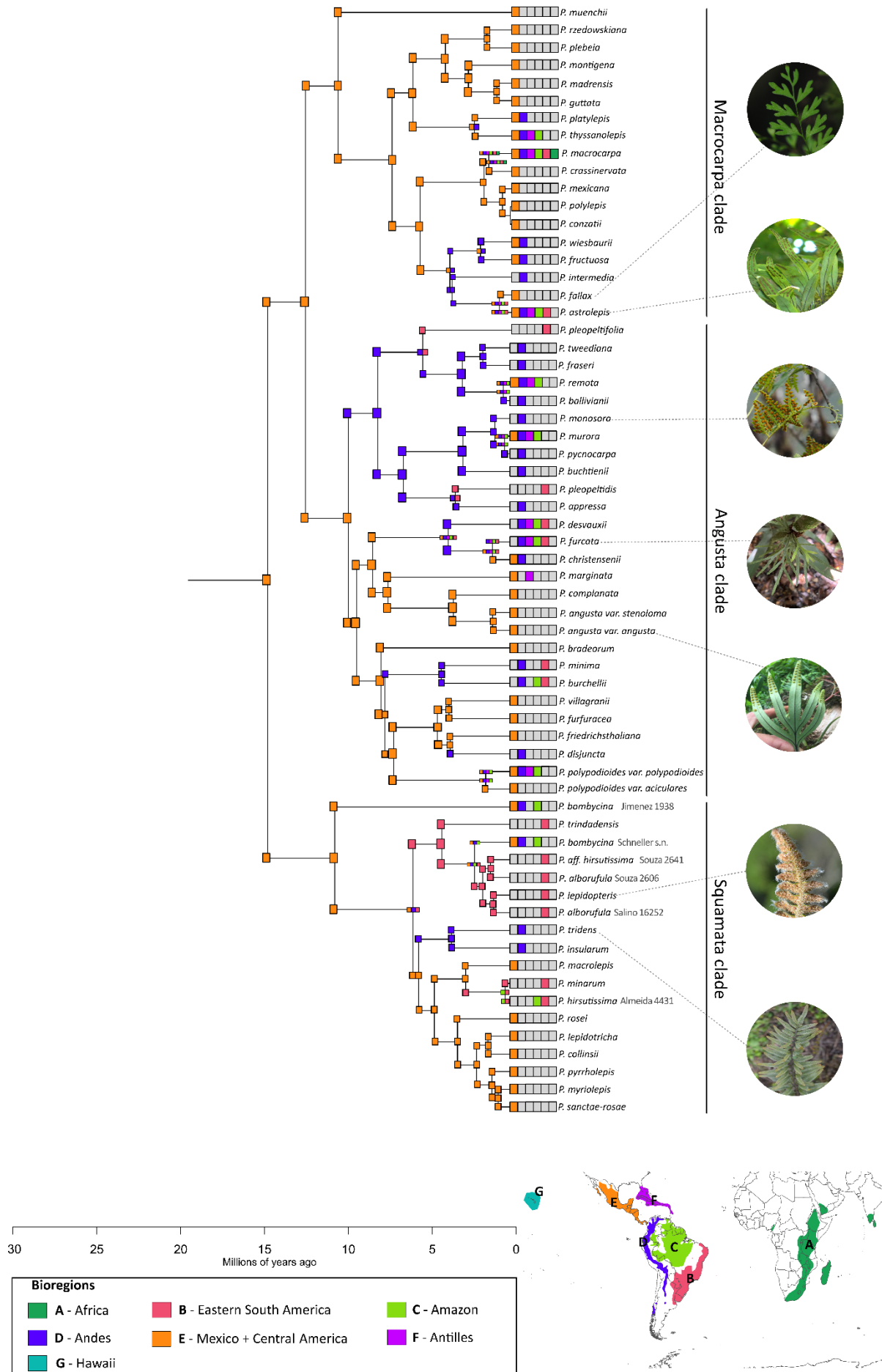


Figure 1 - Ancestral areas estimated by BioGeoBEARS based on the divergence time estimation tree resulting from the BEAST analysis for the genus *Pleopeltis*. Colors represent the different bioregions: dark green = Africa (A), pink = Eastern South America (B), light green = Amazonia (C), blue = Andes (D), orange = Mexico (E), magenta = Antilles (F), cyan = Hawaii (G). Image credits: *Pleopeltis fallax* and *P. monosora* by M. Sundue (<https://www.fernsoftheworld.com>); *P. angusta* by A. Santiago; *P. furcata* by D.V.S. Silva; *P. angusta* var. *angusta* by A. San José Elizundia.

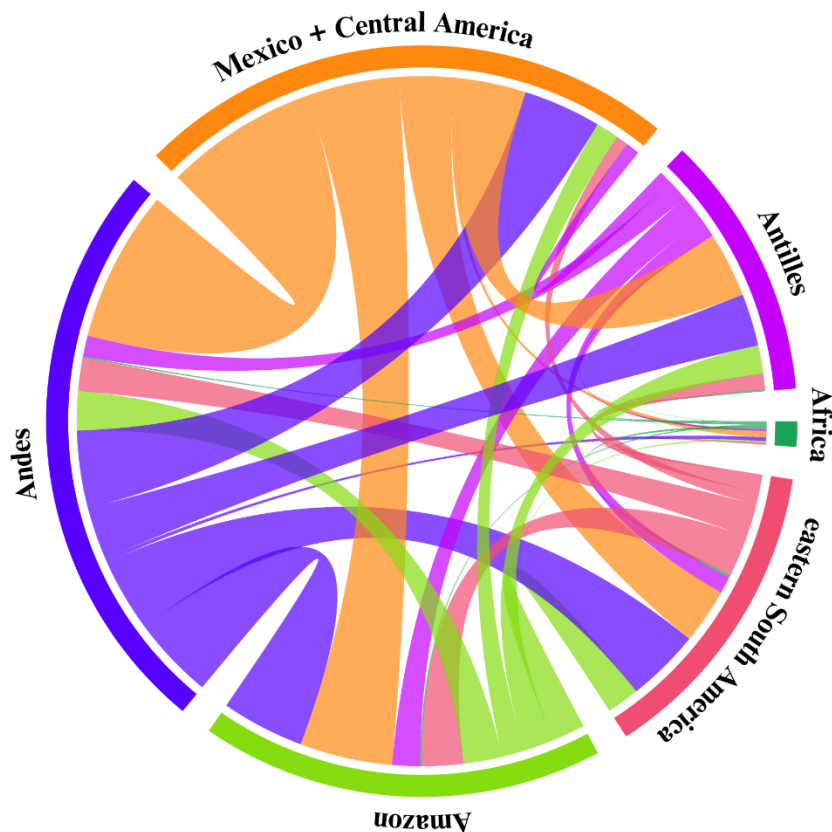


Figure 2 – Dispersal events estimated using stochastic biogeographic mapping. The lines indicate the direction and frequency of all events, with thicker lines representing higher event frequency. The colors of the bioregions correspond to those in Fig. 1.

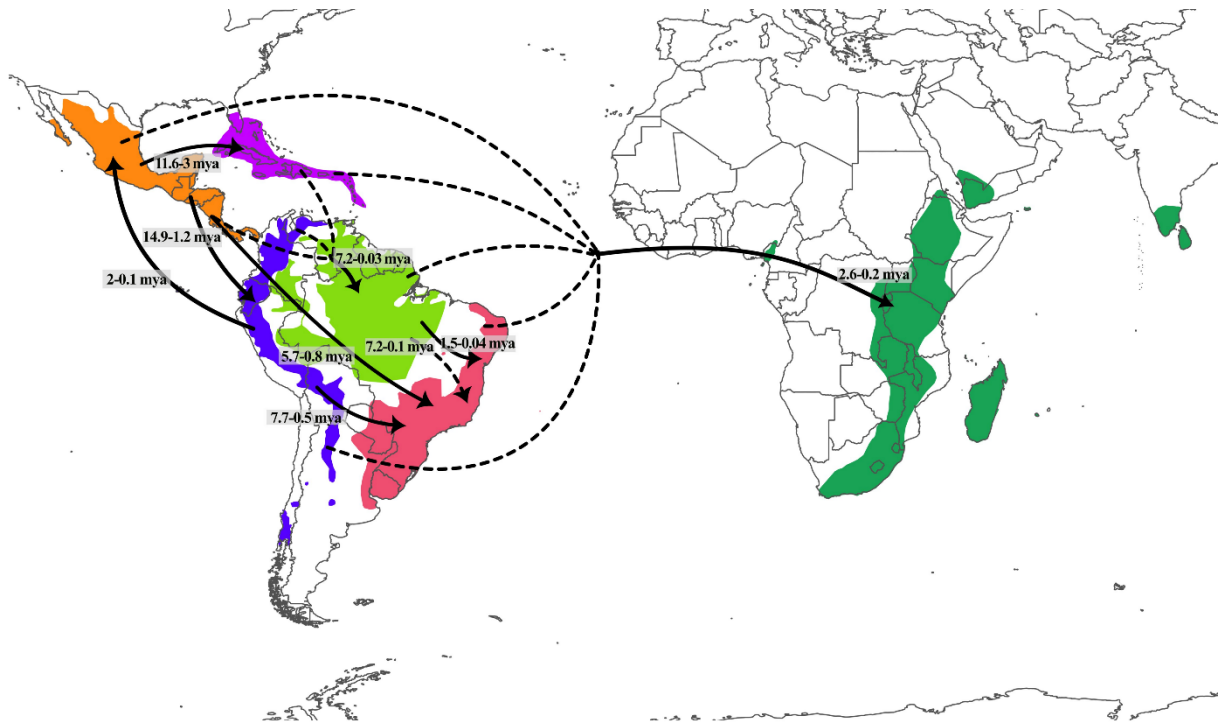


Figure 3 - Long-distance dispersal events inferred in the biogeographic history of *Pleopeltis*. Dashed lines indicate origins with low credibility, while solid lines indicate high confidence in origin and/or destination. The colors of the bioregions correspond to those in Fig. 1. Figure drawn based on data from Fig. 1 and Table 4.

Table 1 – Generated sequences and GenBank accessions. The codes represent accession numbers for sequences previously published and available in GenBank. "-" indicates unavailable sequences. "x" indicates new sequences generated in this study to be deposited in GenBank.

Taxa	Voucher	Country	<i>rbcL</i>	<i>rps4</i>	<i>trnL-trnF</i>
<i>Adenophorus oahuensis</i> (Copel.) L.E.Bishop	Ranker 969	USA	AY057382	AY09623 6	AY09623 6
<i>Adetogramma chrysolepis</i> (Hook.) T.E.Almeida	Almeida 3083	Brazil	KY84786 5	KY84785 8	-
<i>Campyloneurum phyllitidis</i> C.Presl	Almeida 2329	Brazil	KT780752	KT79413 2	-

<i>Microgramma percussa</i> (Cav.) de la Sota	Almeida 2235	Brazil	MT58376 2	MT80613 0	MT56882 3
<i>Peculuma ptilodon</i> (Kunze) M.G.Price	Lefebvre 3085	Mexico	AY362588	AY36258 8	AY36258 8
<i>Phlebodium pseudoaureum</i> (Cav.) Lellinger	Souza 2648	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis alborufula</i> (Brade) Salino	Salino 16252	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis alborufula</i> (Brade) Salino	Souza 2606	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis angusta</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Salino 15851	Mexico	x	x	x
<i>Pleopeltis angusta</i> var. <i>stenoloma</i> Farw.	Krömer 2122	Mexico	x	x	x
<i>Pleopeltis appressa</i> M.Kessler & A.R.Sm.	Jimenez 2356	Bolivia	DQ64217 2	DQ64221 1	DQ64 2259
<i>Pleopeltis astrolepis</i> (Liebm.) E.Fourn.	Krömer 2775	Mexico	EU650106	EU65 0145	EU65 0067
<i>Pleopeltis ballivianii</i> (Rosenst.) A.R.Sm.	Jimenez 2462	Bolivia	DQ64217 3	DQ64221 2	DQ64226 0
<i>Pleopeltis bombycina</i> (Maxon) A.R.Sm.	Jimenez 1938	Bolivia cult.	DQ64217 4	DQ64221 3	DQ64226 1
<i>Pleopeltis bombycina</i> (Maxon) A.R.Sm.	Schnelle r s.n.	BGZ	EU650136	EU65017 5	EU65009 7

<i>Pleopeltis bradeorum</i> (Rosenst.) A.R.Sm. & Tejero	cult. source (NYBG 336/89)	Costa Rica	AY362614	AY36268 6	-
<i>Pleopeltis buchtienii</i> (Christ & Rosenst.) A.R.Sm.	Jimenez 1113	Bolivia	DQ64217 5	DQ64221 4	DQ64226 2
<i>Pleopeltis burchellii</i> (Baker) Hickey & Sprunt ex A.R.Sm.	Almeida 4763	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis christensenii</i> A.R.Sm.	Schuettp elz s.n.	cult. BGBD	EU650099	EU65013 8	-
<i>Pleopeltis collinsii</i> (Maxon) A.R.Sm. & Tejero	Krömer 2705	Mexico	EU650130	EU65016 9	EU65009 1
<i>Pleopeltis complanata</i> (Weath.) E.A.Hooper	Nitta 823	Costa Rica	MW13818 6	-	-
<i>Pleopeltis konzattii</i> (Weath.) R.M.Tryon & A.F.Tryon	Tejero- Diez 4937	Mexico	EU650103	EU65014 2	EU65006 4
<i>Pleopeltis crassinervata</i> T.Moore	Salino 15731	Mexico	x	x	x
<i>Pleopeltis desvauxii</i> (Klotzsch) Salino	Lehnert 086	Bolivia	AY362584	AY36265 7	-
<i>Pleopeltis disjuncta</i> M.Kessler & A.R.Sm.	Jimenez 664	Bolivia	EU650127	EU65016 6	EU65008 8
<i>Pleopeltis fallax</i> (Schltdl. & Cham.) Mickel & Beitel	Salino 15714	Mexico	x	x	x

<i>Pleopeltis fraseri</i> (Kuhn) A.R.Sm.	Jimenez 817	Bolivia	DQ64217 6	DQ64221 5	DQ64226 3
<i>Pleopeltis friedrichsthaliana</i> (Kunze) A.R.Sm. & Tejero	Krieger 2332	Costa Rica	EU650128	EU65016 7	EU65008 9
<i>Pleopeltis frutuosa</i> (Maxon & Weath.) Lellinger	Krieger 2328	Costa Rica	EU650101	EU65014 0	EU65006 2
<i>Pleopeltis furcata</i> (L.) A.R.Sm.	Salino 16213	Mexico	x	x	x
<i>Pleopeltis furfuracea</i> (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero	Salino 15759	Mexico	x	x	x
<i>Pleopeltis guttata</i> (Maxon) E.G.Andrews & Windham	Tejero- Diez 4951	Mexico	EU650111	EU65015 0	EU65007 2
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	Almeida 4431	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis insularum</i> (C.V.Morton) A.R.Sm.	van der Werff 901	Ecuador	-	x	x
<i>Pleopeltis intermedia</i> M.Kessler & A.R.Sm.	Jimenez 2508	Bolivia	EU650107	EU65014 6	EU65006 8
<i>Pleopeltis lepidopteris</i> (Langsd. & Fisch.) de la Sota	Almeida 4785	Brazil	x	-	x
<i>Pleopeltis lepidotricha</i> (Fée) A.R.Sm. & Tejero	Tejero- Diez 4905	Mexico	EU650129	EU65016 8	EU65009 0

<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	Souza 2611	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	Hemp 3538	Tanzania	DQ642177	DQ642216	DQ642264
<i>Pleopeltis macrolepis</i> (Maxon) A.R.Sm. & Tejero	Sundue 960	Costa Rica	EU650134	EU650173	EU650095
<i>Pleopeltis madrensis</i> (J.Sm.) A.R.Sm. & Tejero	Tejero-Diez 4940	Mexico	EU650110	EU650149	EU650071
<i>Pleopeltis marginata</i> A.R.Sm. & Tejero	Monro 3217	Costa Rica	EU650100	EU650139	EU650061
<i>Pleopeltis Mexicana</i> (Fée) Mickel & Beitel	Tejero-Diez 4929	Mexico	EU650102	EU650141	EU650063
<i>Pleopeltis minarum</i> (Weath.) Salino	Moura 174	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis minima</i> (Bory) J.Prado & R.Y.Hirai	Gissi 317	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis monosora</i> (Desv.) A.R.Sm.	Moran 6768	Ecuador	EU650118	EU650157	EU650079
<i>Pleopeltis montigena</i> (Maxon) A.R.Sm. & Tejero	Sundue 961	Costa Rica	EU650114	EU650153	EU650075
<i>Pleopeltis muenchii</i> (Christ) A.R.Sm.	Tejero-Diez 4933	Mexico	EU650113	EU650152	EU650074

<i>Pleopeltis murorum</i> (Hook.) A.R.Sm. & Tejero	Sundue 920	Costa Rica	EU650119	EU65015 8	EU65008 0
<i>Pleopeltis myriolepis</i> (Christ) A.R.Sm. & Tejero	Krieger 2327	Costa Rica	EU650131	EU65017 0	EU65009 2
<i>Pleopeltis platylepis</i> (Mett. ex Kuhn) A.R.Sm. & Tejero	Tejero- Diez 4943	Mexico	EU650115	EU65015 4	EU65007 6
<i>Pleopeltis plebeia</i> (Schltdl. & Cham.) A.R.Sm. & Tejero	Tejero- Diez 4930	Mexico	EU650116	EU65015 5	EU65007 7
<i>Pleopeltis pleopeltidis</i> (Fée) de la Sota	Souza 2610	Brazil	x	x	x
<i>Pleopeltis pleopeltifolia</i> (Raddi) Alston	Bohs 3185	Paragua y	EU650121	EU65016 0	EU65008 2
<i>Pleopeltis polylepis</i> T.Moore	Tejero- Diez 4947	Mexico	EU650104	EU65014 3	EU65006 5
<i>Pleopeltis polypodioides</i> var. <i>acicularis</i> (Weath.) E.G.Andrews & Windham	Tejero- Diez 4942	Mexico	EU650125	EU65016 4	EU65008 6
<i>Pleopeltis polypodioides</i> var. <i>polypodioides</i> (L.) E.G.Andrews & Windham	Salino 15853	Mexico	x	x	x
<i>Pleopeltis pycnocarpa</i> (C.Chr.) A.R.Sm.	Sundue 815	Bolivia	EU650120	EU65015 9	EU65008 1

<i>Pleopeltis pyrrholepis</i> (Fée) A.R.Sm. & Tejero	Lautner 02- 44	Mexico	EU650133	EU65017 2	EU65009 4
<i>Pleopeltis remota</i> (Desv.) A.R.Sm.	Jimenez 1450	Bolivia	DQ64218 0	DQ64222 0	DQ64226 8
<i>Pleopeltis rosei</i> (Maxon) A.R.Sm. & Tejero	Kimnach 107	Mexico	AY362608	AY36268 0	AF15919 7
<i>Pleopeltis rzedowskiana</i> (Mickel) A.R.Sm. & Tejero	Krömer 2646	Mexico	EU650117	EU65015 6	EU65007 8
<i>Pleopeltis sanctae-rosae</i> (Maxon) A.R.Sm. & Tejero	Tejero- Diez 4946	Mexico	EU650132	EU65017 1	EU65009 3
<i>Pleopeltis sp.</i>	Souza 2641	Brazil	x	-	x
<i>Pleopeltis thyssanolepis</i> (A.Braun ex Klotzsch) E.G.Andrews & Windham	Tejero- Diez 4938	Mexico	EU650112	EU65015 1	EU65007 3
<i>Pleopeltis tridens</i> J.Sm.	Hagen 1051B	Ecuador	-	x	x
<i>Pleopeltis trinidadensis</i> (Brade) Salino	Alkmin- Faria 1081	Brazil	x		x
<i>Pleopeltis tweediana</i> (Hook.) A.R.Sm.	Jimenez 1318	Bolivia	DQ64218 2	DQ64222 2	DQ64227 0
<i>Pleopeltis villagranii</i> (Copel.) A.R.Sm. & Tejero	Salino 15730	Mexico	-	x	x

<i>Pleopeltis wiesbaurii</i> (Sodirol) Lellinger	Sundue 913	Costa Rica	EU650109	EU65014 8	EU65007 0
<i>Polypodium eatonii</i> Baker	Salino 15783	Mexico	x	x	x
<i>Polypodium echinolepis</i> Fée	Salino 15722	Mexico	x	x	x
<i>Polypodium puberulum</i> Schltdl. & Cham.	Salino 15801	Mexico	x	x	-

Table 2 - Comparative statistics among tested biogeographic models. LnL = log-likelihood; d = dispersal rate; e = extinction rate; j = founder-event speciation; AIC = Akaike Information Criterion; DEC = Dispersal-Extinction-Cladogenesis model; DIVALIKE = BioGeoBEARS implementation of the DIVA model; BAYAREALIKE = BioGeoBEARS implementation of the BayArea model.

Model	N° Free Parameters	LnL	d	e	j	AIC	AICc
DEC+J	3	-206.49	0.02	4.19e-09	0.00902	418.98	419.3
DEC	2	-207.86	0.0209	2.20e-08	0	419.73	419.9
DIVALIKE	2	-217.52	0.0247	1.00e-12	0	439.04	439.2
DIVALIKE+J	3	-217.19	0.0241	1.00e-13	0.00319	440.38	440.7
BAYAREALIKE+J	3	-226.43	0.0148	0.059	0.00748	458.87	459.2
BAYAREALIKE	2	-228.39	0.0178	0.085	0	460.79	461

Table 3 – Stochastic biogeographic mapping counts for *Pleopeltis* using the DEC+j model. Average numbers and percentages for the different types of estimated events are presented here.

Mode	Type	Means	%
Within-area speciation	Vicariance	8.57	6.54
	Sympatry	57.85	44.2
Dispersal	Founder events	4.58	3.49
	Range expansions	59.87	45.74
Total		130.87	100

Table 4. Events estimated in the evolutionary history of *Pleopeltis* through Stochastic Biogeographic Mapping (BSM). (a)– Counts of all dispersal events; (b) – Founder counts; (c) – Range expansion counts. Rows represent the origin, and columns represent the destination

areas. Standard deviations are shown in parentheses. The warmer the color, the more common the event. The values on the right and below the table represent the sum and percentage of events for each area. Letters correspond to different bioregions represented in parentheses.

(a) Range expansions+ Founder events (Standard deviations)

	A (Africa)	B (eastern of South America)	C (Amazon)	D (Andes)	E (Mexico and Central America)	F (Antilles)	G (Hawaii)	
A (Africa)	-	0.17 (0.38)	0.1 (0.3)	0.1 (0.3)	0.02 (0.14)	0.12 (0.33)	0 (0)	0.51 (0.8%)
B (eastern of South America)	0.13 (0.34)	-	2.68 (1.34)	2.14 (1.5)	0.78 (0.85)	1.02 (1.05)	0.02 (0.14)	6.77 (10.5%)
C (Amazon)	0.1 (0.3)	2.12 (1.47)	-	2.53 (1.64)	1.49 (1.42)	1.82 (1.31)	0.01 (0.1)	8.07 (12.5%)
D (Andes)	0.25 (0.44)	4.76 (1.7)	5.36 (2.04)	-	5.03 (2.52)	3.38 (1.55)	0.58 (0.5)	19.36 (29.5%)
E (Mexico and Central America)	0.39 (0.49)	3.59 (1.58)	6 (2.12)	9.83 (2.52)	-	4.22 (1.53)	0.02 (0.14)	24.05 (37.3%)
F (Antilles)	0.13 (0.34)	1.08 (1.09)	1.79 (1.17)	1.34 (1.12)	0.88 (0.81)	-	0.05 (0.22)	5.27 (8.1%)
G (Hawaii)	0 (0)	0.02 (0.14)	0.04 (0.2)	0.34 (0.5)	0.02 (0.14)	0 (0)	-	0.42 (0.6%)
	1 (1.5%)	11.74 (18.2%)	15.97 (24.7%)	16.28 (25.2%)	8.22 (12.7%)	10.56 (16.3%)	0.68 (1.0%)	64.45 (100%)

(b) Founder events (Standard deviations)

	A (Africa)	B (eastern of South America)	C (Amazon)	D (Andes)	E (Mexico and Central America)	F (Antilles)	G (Hawaii)	
	-	0	0	0	0	0	0	

A (Africa)		(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	(0)	0 (0%)
B (eastern of South America)	0		0.06	0.09	0.07	0	0.01	0.23 (5%)
	(0)	-	(0.24)	(0.29)	(0.26)	(0)	(0.1)	
C (Amazon)	0	0.01		0.04	0.02	0	0	0.07 (1.5%)
	(0)	(0.1)	-	(0.2)	(0.14)	(0)	(0)	
D (Andes)	0	0.73	0.05		0.36	0.04	0.28	1.46 (31.8%)
	(0)	(0.71)	(0.22)	-	(0.61)	(0.2)	(0.45)	
E (Mexico and Central America)	0	0.73	0.29	1.54		0.08	0	2.64 (57.6%)
	(0)	(0.72)	(0.56)	(1.14)	-	(0.27)	(0)	
F (Antilles)	0	0.01	0	0.01	0		0	0.02 (0.4%)
	(0)	(0.1)	(0)	(0.1)	(0)	-	(0)	
G (Hawaii)	0	0	0.01	0.15	0	0		0.16 (3.4%)
	(0)	(0)	(0.1)	(0.36)	(0)	(0)	-	
	0 (0%)	1.48 (32.3%)	0.41 (8.9%)	1.83 (39.9%)	0.45 (9.8%)	0.12 (2.6%)	0.29 (6.6%)	4.58 (100%)

(c) Range expansions (Standard deviations)

	A (Africa)	B (eastern of South America)	C (Amazon)	D (Andes)	E (Mexico and Central America)	F (Antilles)	G (Hawaii)	
A (Africa)	-	0.17	0.1	0.1	0.02	0.12	0	0.51 (0.5%)
		(0.38)	(0.3)	(0.3)	(0.14)	(0.33)	(0)	
B (eastern of South America)	0.13	-	2.62	2.05	0.71	1.02	0.01	6.54 (11%)
	(0.34)		(1.35)	(1.43)	(0.82)	(1.05)	(0.1)	
C (Amazon)	0.1	2.11	-	2.49	1.47	1.82	0.01	8 (13.4%)
	(0.3)	(1.47)		(1.62)	(1.39)	(1.31)	(0.1)	
D (Andes)	0.25	4.03	5.31	-	4.67	3.34	0.3	17.9 (30%)
	(0.44)	(1.79)	(2.03)		(2.31)	(1.55)	(0.46)	

E (Mexico and Central America)	0.39	2.86	5.71	8.29		4.14	0.02	21.41 (35.9%)
	(0.49)	(1.48)	(1.98)	(2.46)	-	(1.49)	(0.14)	
F (Antilles)	0.13	1.07	1.79	1.33	0.88	-	0.05	5.25 (8.3%)
	(0.34)	(1.09)	(1.17)	(1.11)	(0.81)		(0.22)	
G (Hawaii)	0	0.02	0.03	0.19	0.02	0	-	0.26 (0.4%)
	(0)	(0.14)	(0.17)	(0.42)	(0.14)	(0)		
	1 (1.6%)	10.26 (17.2%)	15.56 (26.1%)	14.45 (24.2%)	7.77 (13%)	10.44 (17.5%)	0.39 (0.6%)	59.87 (100%)

Supplementary material

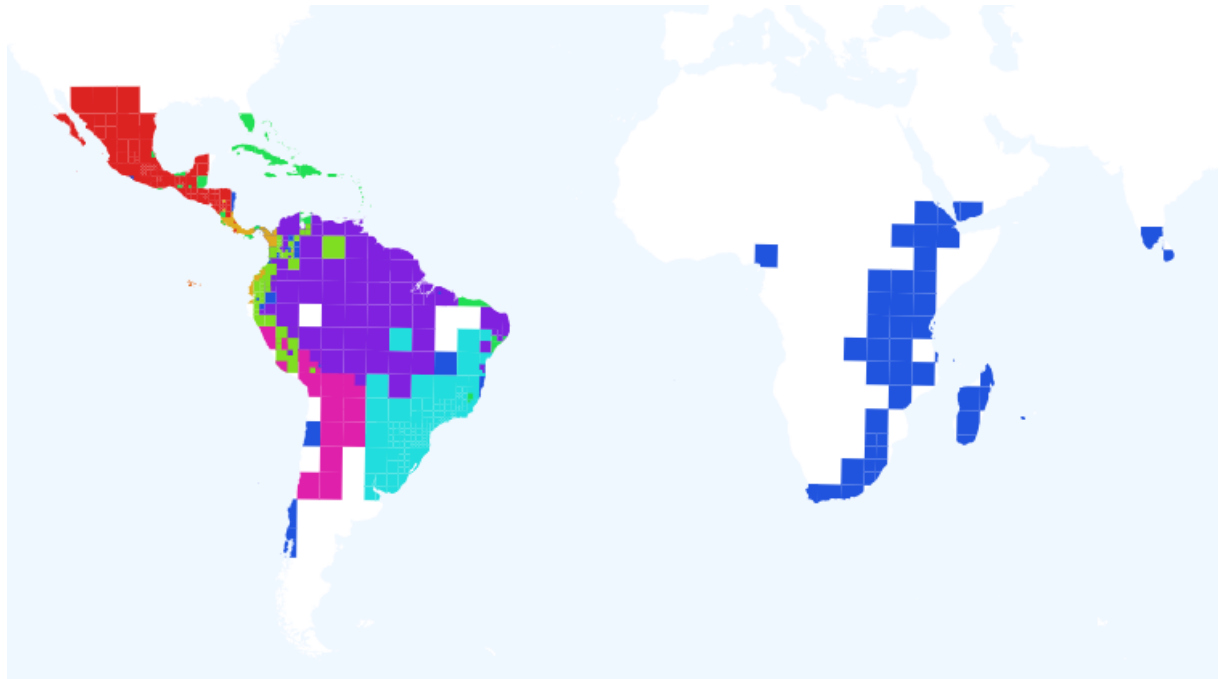


Figure S1 – Bioregion definitions by Infomap. Dark blue = Africa (A); light blue = Eastern South America (B); purple = Amazon (C); pink and light green = Andes (D); red and yellow = Mexico+Central America (E); dark green = Antilles (F).

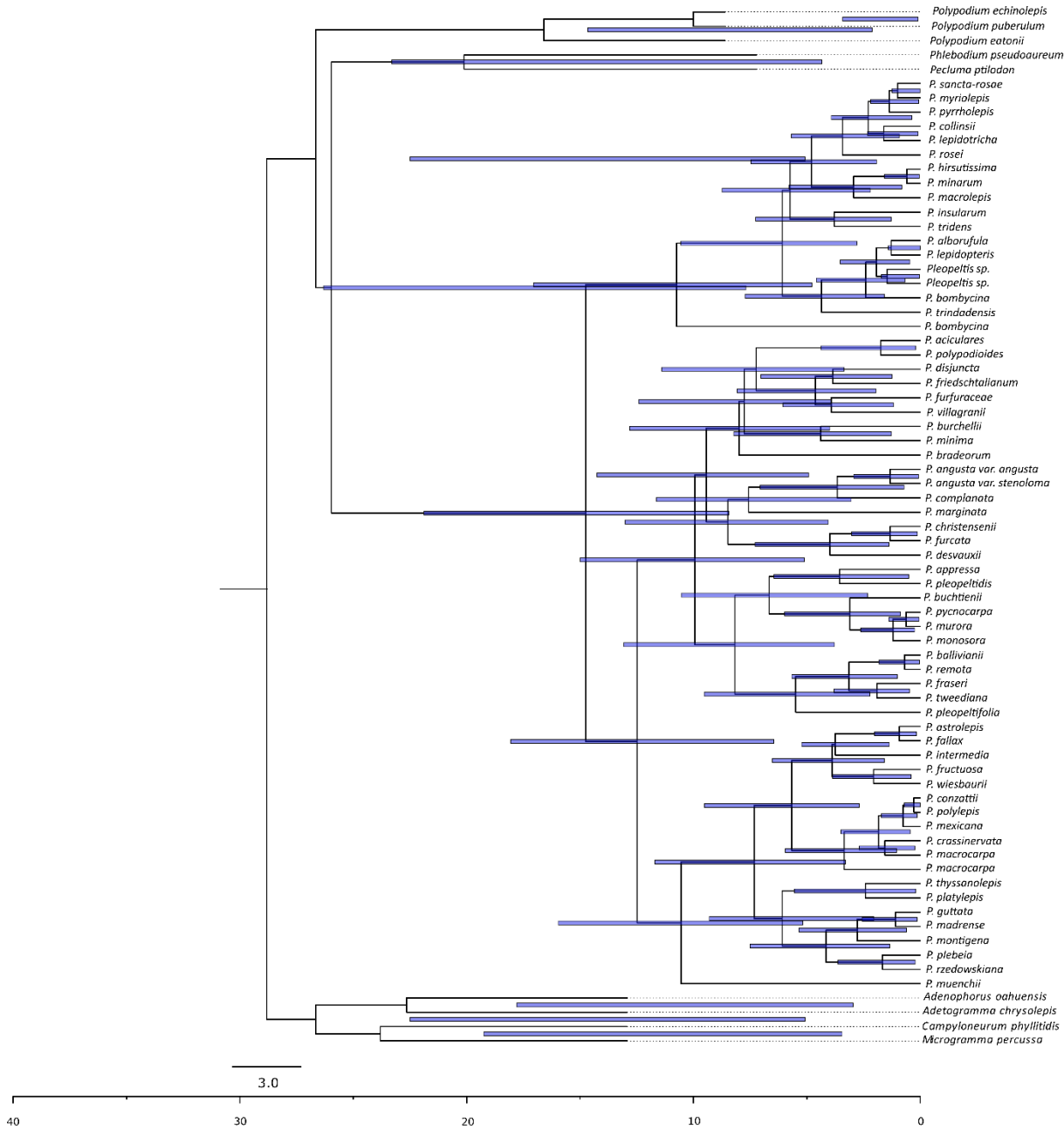


Figure S2 – Maximum credibility tree based on the combined dataset using *rbcL*, *rps4*, and *trnL-trnF* sequences of *Pleopeltis*. Horizontal blue bars correspond to 95% HPD intervals for median ages. Dates are provided in millions of years ago (Mya).

Table S1 – Selected nucleotide substitution models for each partition obtained through JModelTest. The first column represents the partition, the second column indicates the sequence length and the third column specifies the models.

Region	Size (bp)	Model
<i>rbcL</i>	1250	GTR+I+G

<i>rps4</i> gene	592	GTR+I+G
<i>rps4</i> IGS	433	GTR+I+G
<i>trnL-trnF</i>	846	TIM1+I+ G
TOTAL	3120	

Anexo – Normas para a Publicação na revista *Botanical Journal of the Linnean Society*

https://academic.oup.com/botlinnean/pages/General_Instructions

Capítulo 2

A ser submetido ao periódico *Evolution*

(IF 2.6, Scopus Percentile 80%)

Diversificação e evolução fenotípica no gênero de samambaias
Pleopeltis (Polypodiaceae)

Carolina do Valle¹; Daniel Tejero-Díez²; Keven dos Santos Lima¹; Lucas Vieira Lima³; Thaís Elias Almeida¹

¹Departamento de Botânica – Universidade Federal de Pernambuco

²Universidad Nacional Autónoma de México

³Universidade Regional de Blumenau

Corresponding Author: carolina.valle@ufpe.br

Resumo

As taxas de diversificação, resultantes da especiação e extinção ao longo do tempo, são fundamentais para entender os padrões de riqueza biológica. Características morfológicas, fisiológicas e ecológicas podem influenciar essas taxas, promovendo ou limitando a diversificação dos clados. Em samambaias, adaptações a novos ambientes têm sido apontadas como fatores importantes para grandes radiações, especialmente em regiões como a Mesoamérica e os Andes. O gênero *Pleopeltis* (Polypodiaceae), amplamente distribuído no Neotrópico, apresenta ampla variação fenotípica e grande diversidade de espécies. Neste estudo, investigamos se há heterogeneidade nas taxas de diversificação entre os principais clados do gênero e se características morfológicas específicas estão associadas a variações nessas taxas. Utilizamos uma filogenia molecular datada com 60 espécies do gênero, baseada em regiões plastidiais. As taxas de diversificação foram estimadas com BAMM para detectar heterogeneidade ao longo da árvore e utilizamos modelos BiSSE, HiSSE e MuSSE para testar associações entre características fenotípicas e taxas de diversificação. Os principais clados de *Pleopeltis* apresentaram taxas de diversificação semelhantes e não foram encontradas associações robustas entre os traços fenotípicos e as taxas de diversificação. O dimorfismo foliar e a presença de folhas inteiras indicaram tendência a maiores taxas em alguns modelos, mas sem suporte nos modelos com estados ocultos. Traços como densidade de escamas e presença de paráfises não mostraram efeito significativo. Esses resultados sugerem que os traços analisados podem atuar em escalas ecológicas ou em interação com fatores ambientais, além de que a plasticidade fenotípica pode dificultar a detecção de efeitos diretos na taxa de diversificação.

Palavras-chaves: macroevolução; radiação adaptativa; samambaias epífitas; traços funcionais

Introdução

As taxas de diversificação se referem à especiação e extinção de linhagens ao longo do tempo, impulsionando a diversidade e fazendo com que alguns clados sejam mais diversos que outros (Ricklefs, 2007). Estimar essas taxas é fundamental para compreender como os padrões de riqueza foram moldados e quais fatores os influenciaram (Scholl and Wiens, 2016). Um dos objetivos centrais na macroevolução é justamente identificar quais características dos organismos estão associadas a diferenças nas taxas de diversificação, que muitas vezes são mediadas por processos ecológicos (Cooney *et al.*, 2016; Pender *et al.*, 2021).

As características das espécies influenciam diretamente as taxas de especiação e extinção, determinando como as linhagens se adaptam, diversificam ou declinam ao longo do tempo (Ebel *et al.*, 2015; Cooney *et al.*, 2016; Pender *et al.*, 2021). Os padrões observados nas taxas de diversificação podem ser influenciados tanto por fatores intrínsecos, como atributos morfológicos, fisiológicos e genéticos das espécies (Xue *et al.*, 2020; Pender *et al.*, 2021), quanto por fatores extrínsecos, como a complexidade geográfica das regiões e as condições ambientais em que as linhagens ocorrem (Folk *et al.*, 2019; Testo *et al.*, 2019). Características morfológicas, fisiológicas e genéticas podem afetar as habilidades competitivas, colonização das espécies, o sucesso reprodutivo, o fluxo gênico e a adaptação a determinados ambientes (John and Hasenstein, 2017; Zhang *et al.*, 2018; Li *et al.*, 2020).

Diversos estudos demonstraram associações entre traços específicos e taxas de diversificação em grupos distintos (Sundue *et al.*, 2015; Han *et al.*, 2019; Testo *et al.*, 2019; Xue *et al.*, 2020). Xue *et al.* (2020) mostraram que as altas taxas de diversificação em Annonaceae estão fortemente associadas a características específicas, especialmente aquelas relacionadas à forma de vida, polinização e dispersão de sementes. Em linhagens de *Allium* L., foi observado uma forte associação da poliploidia com altas taxas de diversificação (Han *et al.*, 2019). Já a alta taxa de diversificação do gênero de licófitas *Phlegmariurus* (Herter) Holub estão fortemente associadas a orogenia andina (Testo *et al.* 2019).

Nas samambaias, adaptações a novos gradientes altitudinais e inovações na morfologia foliar têm sido apontadas como fatores importantes na promoção de grandes radiações evolutivas (Janssen and Schneider, 2005; Sanchez-Baracaldo and Thomas, 2014; Sessa and Givnish, 2014; Cicuzza *et al.*, 2024). No entanto, estudos mostram que nem todos os aspectos morfológicos estão diretamente ligados à diversificação. Testo and Sundue (2018), por exemplo, observaram que a diversificação de linhagens em samambaias é amplamente dissociada de mudanças no

tamanho corporal, o que contrasta com padrões observados em diversos outros grupos de organismos. Em Polypodiaceae, uma das famílias mais diversas de samambaias epífitas, as taxas de diversificação mostraram-se positivamente correlacionadas com mudanças na altitude, indicando que a exploração repetida e bem-sucedida de novos tipos de habitat, ao invés de inovações morfológicas, pode ser o principal motor da diversificação nesse grupo (Sundue *et al.* 2015).

Pleopeltis Humb. & Bonpl. ex Willd, é um dos gêneros mais diversos da família Polypodiaceae, monofilético, composto por cerca de 90 espécies com hábitos terrestres, rupícolas e epífitos (Otto *et al.*, 2009). Sua distribuição é predominantemente neotropical, com apenas três espécies e um híbrido ocorrendo na África e na Ásia (Smith and Tejero-Díez, 2021). A região que compreende a Mesoamérica concentra a maior diversidade de espécies do gênero e foi identificada como a provável área ancestral de *Pleopeltis* (Valle *et al.*, dados inéditos; Otto *et al.*, 2009). Resultados recentes indicam que regiões como a Mesoamérica e os Andes atuaram como importantes centros de redistribuição de diversidade, reforçando o papel dessas áreas na dinâmica evolutiva do gênero (Valle *et al.*, dados inéditos).

A região neotropical é amplamente reconhecida como um dos principais centros de radiações adaptativas em plantas (Hughes and Atchison, 2015; Males, 2018; Guevara-Andino *et al.*, 2025), o que sugere que áreas como a Mesoamérica e os Andes podem ter desempenhado um papel relevante na diversificação de *Pleopeltis*. Além disso, o gênero apresenta grande disparidade morfológica. Essa variação inclui traços morfológicos como dimorfismo foliar, diferentes formas de frondes, presença de escama e paráfises nos soros (Otto *et al.*, 2009; Souza and Salino, 2021). Essas características podem estar associadas a adaptações ecológicas que, por sua vez, podem influenciar as taxas de diversificação do grupo (Watkins Jr *et al.*, 2016; John and Hasenstein, 2017; Rincón-Barón *et al.*, 2020). Essas estruturas podem estar relacionadas à tolerância ao estresse hídrico, à eficiência fisiológica ou à dispersão dos esporos, indicando que a variação fenotípica pode ter contribuído para a diversificação do grupo (Watkins Jr *et al.*, 2016; John and Hasenstein, 2017; Rincón-Barón *et al.*, 2020).

Portanto, neste estudo, buscamos responder se há heterogeneidade nas taxas de diversificação entre os principais clados do gênero *Pleopeltis* (Macrocarpa, Angusta e Squamata) e se características fenotípicas específicas estão associadas a variações nas taxas de diversificação, contribuindo para o entendimento dos fatores que moldaram a diversidade do grupo. Com isso, acreditamos que: (1) as taxas de diversificação não são homogêneas entre os clados principais; e (2) traços fenotípicos como dimorfismo foliar, densidade de escamas e presença de paráfises

estão positivamente correlacionados com taxas mais altas de diversificação, por estarem associados a adaptações ecológicas.

Metodologia

Amostragem

Utilizamos a inferência filogenética datada de Valle *et al.* (dados inéditos), a qual representa, até o momento, a amostragem mais abrangente do grupo. Essa filogenia foi construída com base em dados moleculares plastidiais das regiões *rbcL*, *rps4* e *trnL – trnF*, e compreendeu 70 espécies (Tabela 1), incluindo 61 espécies de *Pleopeltis* (64 espécimes) e nove grupos externos. Entre as 61 espécies de *Pleopeltis*, uma não identificada foi removida. Os grupos externos são: *Adenophorus oahuensis* (Copel.) L.E.Bishop, *Adetogramma chrysolepis* (Hook.) T.E.Almeida, *Campyloneurum phyllitidis* (L.) C.Presl, *Microgramma percussa* (Cav.) de la Sota, *Pecluma ptilodon* (Kunze) M.G.Price, *Phlebodium pseudoaureum* (Cav.) Lellinger, *Polypodium eatonii* Baker, *P. echinolepis* Fée e *P. puberulum* Schltdl. & Cham.

Estimativa de tempo de divergência

O tempo de divergência foi estimado através do software BEAST 2.7.6 (Bouckaert *et al.*, 2019) e todos os parâmetros foram definidos através do BEAUti (Drummond *et al.* 2012). Cada região do DNA (*rbcL*, gene *rps4*, *IGS rps4*, íntron *trnL* e *IGS trnL-trnF*) foi tratada como partições separadas. Modelos evolutivos para cada região do DNA foram determinados usando o software jModelTest2 (Tabela S1) (Darriba *et al.*, 2012; Guindon and Gascuel 2003). Foi usado o modelo log-normal de relógio relaxado otimizado e a árvore com o Birth-Death Model. Para a calibração utilizamos um registro fóssil de 15.97 mya encontrado na República Dominicana da espécie *Pleopeltis dominicensis* H. Schneid., Heinrichs, A.R. Schmidt (Schneider *et al.*, 2015). Foram conduzidas duas cadeias de Monte Carlo de Markov com 70 milhões de gerações onde as árvores foram registradas a cada 70 mil gerações. As execuções foram analisadas para observar se os valores de ESS foram suficientes para os parâmetros, conforme visualização através do Tracer 1.7.2 (Rambaut *et al.*, 2018). A árvore de credibilidade máxima foi feita com base nas 1.000 árvores descartando 10% como *burn-in* através do TreeAnnotator (Bouckaert *et al.*, 2019).

Diversificação independente de caractere

A análise das taxas de diversificação foi realizada utilizando o software Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures – BAMM, versão 2.5.0 (Rabosky *et al.*, 2014). O BAMM

emprega um algoritmo de Monte Carlo via Cadeias de Markov com salto reversível (MCMC) para estimar modelos que detectam e quantificam heterogeneidade nas taxas de diversificação ao longo da inferência filogenética (Rabosky *et al.* 2014). As simulações foram conduzidas por 10 milhões de gerações, com amostragem a cada 10 mil gerações. Foram descartados 10% das gerações iniciais como *burn-in*, e as análises subsequentes foram realizadas no pacote R BAMMtools (Rabosky *et al.* 2014).

A convergência das cadeias foi avaliada por meio da inspeção visual da probabilidade logarítmica ao longo das gerações e dos valores do tamanho efetivo da amostra (ESS), calculados com o pacote CODA v.0.19-1 (Plummer *et al.*, 2006). Após a confirmação da convergência, foram avaliadas as probabilidades posteriores associadas às configurações de mudanças nas taxas de diversificação (*shifts*), identificando tanto o modelo de melhor ajuste quanto a configuração confiável no intervalo de 95% de credibilidade, utilizando as funções disponíveis no BAMMtools.

Diversificação dependentes de caracter

As características selecionadas foram dimorfismo, venação, dissecção das folhas, tipos de folhas, densidade de escamas na face abaxial e adaxial, paráfises nos soros e distâncias das folhas, com os seguintes estados de caracter representados na Tabela 1. As informações para cada espécie foram obtidas a partir da literatura especializada (De la Sota, 1966; Evans & Mickel, 1969; Kessler & Smith, 2005; Sprunt, 2010; Smith *et al.* 2018; Yañez *et al.*, 2020) e da análise de exsicatas de herbário, sendo utilizadas na construção da matriz de caracteres.

Para avaliar se determinados estados de características estão associados a variações nas taxas de especiação e diversificação, aplicamos modelos de estado de caráter dependente. Modelos BiSSE e HiSSE foram utilizados para analisar características binárias (dimorfismo, venação e dissecção das folhas), enquanto o modelo MuSSE (tipos de folhas, densidade de escamas na face abaxial e adaxial, paráfises nos soros e distâncias das folhas) foi aplicado para características com múltiplos estados. Todas as análises foram conduzidas em uma inferência filogenética podada através do pacote Ape no R (Paradis & Schliep, 2019) na qual foram excluídos os táxons com dados faltantes de características.

O modelo BiSSE (Maddison *et al.*, 2007) foi implementado no pacote diversitree, versão 0.9-10 (FitzJohn, 2012). Para cada característica binária, avaliamos quatro modelos de diversificação sob inferência de máxima verossimilhança (ML): (1) um modelo completo, que permite que todas as taxas variem de forma independente, (2) um modelo com taxas de

especiação iguais entre os estados ($\lambda_0 = \lambda_1$), (3) um modelo com taxas de extinção iguais ($\mu_0 = \mu_1$) e (4) um modelo com taxas de transição iguais entre estados ($q_{01} = q_{10}$). A seleção do modelo mais adequado foi baseada no menor valor de AIC. Para estimar as distribuições posteriores dos parâmetros, realizamos uma análise bayesiana utilizando o modelo BiSSE melhor ajustado para cada característica. As cadeias foram executadas por 10.000 gerações, utilizando uma distribuição a priori exponencial (FitzJohn *et al.*, 2009).

Para evitar possíveis erros nas análises BiSSE, como a identificação incorreta de traços neutros associados a taxas elevadas de diversificação (Rabosky and Huang, 2015), também testamos a hipótese de que mudanças em características binárias estão correlacionadas com variações nas taxas de diversificação utilizando o modelo HiSSE (Hidden State Speciation and Extinction; Beaulieu and O'Meara, 2016). Esse modelo incorpora estados ocultos não observáveis, que podem influenciar as taxas de especiação e extinção de forma independente ou complementar ao traço observado, por meio de um processo de Markov oculto.

Comparamos 30 modelos dentro da estrutura HiSSE, incluindo o conjunto completo de modelos testados por Beaulieu and O'Meara (2016), seis modelos adicionais sugeridos na documentação do pacote HiSSE, e um modelo proposto por Harrington e Reeder (2017). Esses modelos incluíram um modelo HiSSE completo com todos os parâmetros livres, 17 modelos com restrições parciais nas taxas de transição e diversificação, e quatro modelos sem estados ocultos que representam versões dependentes de traço semelhantes ao BiSSE. Também avaliamos oito modelos nulos independentes de características (CID-2 e CID-4, sensu Beaulieu and O'Meara, 2016), incluindo uma extensão dos modelos CID-4 atualmente implementada no pacote HiSSE, que permite nove taxas de transição conforme descrito em Harrington and Reeder (2017). O modelo com o menor valor de AIC foi considerado o mais adequado e fortemente suportado.

Para estimar as taxas de especiação e extinção associadas a características com múltiplos estados, utilizamos o modelo MuSSE implementado no pacote R diversitree (versão 0.9-10; FitzJohn, 2012). Para cada estado, foram estimados três parâmetros: a taxa de especiação (λ), a taxa de extinção (μ) e a taxa de transição entre estados (q). Comparamos o ajuste relativo de oito modelos de verossimilhança, variando as combinações de parâmetros livres ou restritos entre os estados: (1) λ , μ e q livres (valores independentes para cada estado); (2) λ igual entre estados, μ e q livres; (3) λ e μ iguais, q livre; (4) λ , μ e q iguais; (5) λ livre, μ e q iguais; (6) λ igual, μ livre e q igual; (7) λ e μ livres, q igual; e (8) λ livre, μ igual, q livre. A amostragem incompleta da árvore foi incorporada por meio de frações de amostragem estimadas separadamente para cada estado. O modelo de melhor ajuste foi considerado com base no AIC.

Para estimar as distribuições posteriores dos parâmetros, realizamos uma análise bayesiana utilizando o modelo BiSSE melhor ajustado para cada característica. As cadeias foram executadas por 10.000 gerações, utilizando uma distribuição a priori exponencial (FitzJohn *et al.*, 2009).

Resultados

Análises BAMM

As análises de MCMC apresentaram convergência, com valores de ESS de 8432,045 indicando uma amostragem eficiente e confiável dos parâmetros. A distribuição posterior do número de *shifts* sugere forte suporte para um modelo sem mudanças nas taxas de diversificação, o qual representa 89% das interações. Modelos com um *shift* foram observados em 9,5% das interações, enquanto configurações com dois ou mais *shifts* apresentaram suporte marginal (<2%). Os intervalos de densidade posterior (95% HPD) reforçam esse padrão, indicando que apenas uma configuração foi recuperada, composta por um modelo sem qualquer mudança nas taxas de diversificação. Esses resultados apontam para um padrão de diversificação, em geral, homogêneo entre os grandes clados, com baixa evidência para heterogeneidade nas taxas ao longo da árvore (Figura 1). Observa-se, entretanto, uma taxa mais elevada nos nós mais profundos da árvore, seguida de uma desaceleração progressiva à medida em que ocorrem as diversificações associadas à formação dos grandes clados (Figura 1).

As taxas líquidas de diversificação diminuíram gradualmente ao longo do tempo, com valores mais altos no passado (há ~15 milhões de anos) e uma tendência de queda até o presente (Figura 2). Já as taxas de diversificação entre os grandes clados Squamata, Angusta e Macrocarpa foram similares (Figura 1; Figura S1).

Diversificação dependentes de caracteres

Os modelos BiSSE, HiSSE e MuSSE mais adequados para diferentes características estão nas Tabelas Suplementares S2, S3 e S4, com os resultados da comparação de taxas resumidos na Tabela 1.

A análise bayesiana sob o melhor modelo BiSSE indicou pouca diferença nas taxas de diversificação entre linhagens com venação livre e anastomosada, com ampla sobreposição dos intervalos de 95% de HPD (Figura 3). Isso sugere que o padrão de venação não exerce influência forte ou consistente sobre a diversificação no gênero *Pleopeltis*. Já as linhagens dimórficas apresentaram uma tendência a taxas de diversificação líquida mais altas em

comparação às monomorfas, e as linhagens com folhas inteiras mostraram taxas superiores às de folhas recortadas (Figura 3). Entretanto, ambas as comparações também apresentaram sobreposição considerável nos intervalos de 95% de HPD (Figura 3).

Os resultados do HiSSE sugerem que os traços morfológicos avaliados explicam parte da heterogeneidade nas taxas de diversificação. As linhagens monomorfas apresentaram taxas de diversificação médias mais altas do que as dimorfas, embora estas exibam maior variabilidade (Figura 3). Por outro lado, folhas recortadas e inteiras mostraram padrões praticamente idênticos de diversificação, indicando ausência de associação evidente com esse traço (Figura 3). Já em relação à venação, linhagens com venação livre apresentaram taxas ligeiramente superiores às com venação anastomosada, embora com ampla sobreposição nos valores (Figura 3).

As análises MuSSE indicaram que, para os caracteres relacionados às escamas nas faces adaxial e abaxial das frondes, bem como à distância entre as frondes, o modelo de melhor ajuste foi aquele em que as taxas de especiação e extinção foram mantidas iguais entre os estados (Tabela 1; Tabela S3), mas as taxas de transição foram estimadas livremente. Para a presença de paráfises nos soros, o modelo mais bem ajustado foi o mais restritivo, nos quais todas as taxas (λ , μ e q) foram consideradas iguais entre os estados (Tabela 1). As taxas médias de diversificação estimadas foram aproximadamente 0,24 para densidade de escamas da face abaxial, 0,23 para a face adaxial, 0,23 para a distância entre as frondes e 0,22 para as paráfises nos soros. Independentemente do traço analisado, não foram detectadas diferenças nas taxas de especiação ou extinção associadas aos diferentes estados dos traços morfológicos no MuSSE.

Discussão

Nossos resultados indicam que os clados Macrocarpa, Angusta e Squamata compartilham taxas de diversificação semelhantes, sem diferenças estatisticamente significativas entre eles (Tabela 1). Observamos, no entanto, um padrão de desaceleração das taxas ao longo do tempo, com valores mais elevados nos nós mais profundos da reconstrução filogenética (Figura 1). Em relação aos traços morfológicos, não encontramos evidências estatisticamente robustas de associação com as taxas de diversificação. Ainda assim, algumas análises sugerem tendências sutis, como taxas ligeiramente mais altas em linhagens com frondes dimórficas ou folhas inteiras em modelos, embora esses padrões não tenham sido corroborados de forma consistente em análises que consideram caracteres ocultos.

Diversificação independente de caractere

O padrão de desaceleração aparece na estimativa temporal da taxa de diversificação, que mostra uma fase inicial acelerada por volta de 15 milhões de anos atrás seguida de uma redução gradual até o momento presente. A desaceleração das taxas de diversificação pode ser influenciada por vieses metodológicos, como amostragem incompleta (Pybus and Harvey, 2000) ou limitações nos modelos utilizados (Moen and Morlon, 2014), mas também pode indicar processos biológicos, como o preenchimento de nichos ecológicos ao longo do tempo. Em radiações adaptativas, é comum observar uma fase inicial de alta diversificação, seguida de queda gradual nas taxas à medida que os nichos são ocupados e a competição aumenta (Schenk, 2021). Esse padrão seria compatível com a sugestão de que a diversidade atual de Polypodiaceae resulta de radiações adaptativas associadas a inovações morfológicas (Janssen and Schneider, 2005; Schneider *et al.* 2010).

Os nós que originaram os grandes clados Squamata, Angusta e Macrocarpa iniciou a ramificação a cerca de 10 mya. Esse padrão temporal se sobrepõe a importantes eventos geológicos na região neotropical, como o soerguimento contínuo dos Andes (Garzione *et al.*, 2008) e o fechamento gradual do Istmo do Panamá (Leigh *et al.*, 2014), entre o final do Mioceno e o Plioceno. Tais eventos podem ter criado ambientes heterogêneos e rotas de dispersão, especialmente em regiões que hoje correspondem aos principais centros de diversidade de *Pleopeltis*, como os Andes e a Mesoamérica (Otto *et al.*, 2009, Valle *et al.*, dados inéditos). Sendo essas regiões, são amplamente reconhecidas como principais berços de radiações adaptativas em plantas (Hughes and Atchison, 2015; Males, 2018; Guevara-Andino *et al.*, 2025). Com o tempo, à medida que os nichos foram sendo ocupados, as oportunidades para novas especiações podem ter diminuído gradualmente, o que poderia explicar a redução contínua nas taxas de diversificação até os dias atuais.

Padrões semelhantes foram observados em outros grupos de samambaias. O gênero *Dicksonia* (Dicksoniaceae), composto por samambaias arbóreas, apresentou uma desaceleração nas taxas de diversificação ao longo do tempo, em um padrão semelhante ao observado em *Pleopeltis* (Korall *et al.*, 2010). Esses achados podem indicar que radiações iniciais seguidas de estabilização ou declínio nas taxas de diversificação podem ser comuns em samambaias tropicais.

Na família Polypodiaceae, à qual *Pleopeltis* pertence, estudos sugerem uma certa heterogeneidade nas taxas de diversificação, com diferentes linhagens apresentando padrões distintos ao longo do tempo (Schneider *et al.*, 2004). Além disso, foi demonstrado que, em Polypodiaceae, mudanças na elevação, mas não na área foliar, foram positivamente associadas

às taxas de diversificação, apoiando a ideia de que a exploração de novos habitats, em vez da inovação morfológica, pode ter impulsionado a diversificação do grupo (Sundue *et al.*, 2015). Essa perspectiva é compatível com a hipótese de que o principal fator determinante da dinâmica da diversidade em samambaias tropicais está relacionado à extinção induzida por mudanças ambientais, enquanto a origem de novas linhagens ocorre de forma oportunista, como resposta à disponibilidade de nichos vagos (Lehtonen *et al.*, 2017).

Diversificação dependente de caractere

O BiSSE indicou uma tendência de maiores taxas de diversificação em linhagens com frondes dimórficas (Figura 3). O dimorfismo em samambaias envolve frondes funcionalmente especializadas. Espécies dimorfas possuem uma fronde voltada à reprodução e dispersão dos esporos e outra à fotossíntese, com essas diferindo em forma e/ou tamanho. Espécies monomórficas apresentam frondes que desempenham ambas as funções e são similares em forma e tamanho (Wagner and Wagner, 1977; Watkins Jr *et al.*, 2016). Essa característica evoluiu de forma independente diversas vezes ao longo da história nas samambaias (Almeida *et al.*, 2021; Suissa and Smith, 2024), o que pode refletir um valor adaptativo recorrente. Por outro lado, o HiSSE apontou maiores taxas médias de diversificação em linhagens monomórficas, o que pode refletir a influência de fatores não observados ou não incluídos nos modelos ou uma relação indireta entre dimorfismo e diversificação.

Em relação à morfologia foliar, o BiSSE identificou taxas ligeiramente mais altas em linhagens com folhas inteiras. Espécies com esse tipo de folha tende a ocorrer em ambientes úmidos e estáveis, enquanto folhas recortadas ou divididas são mais comuns sob condições sazonais e secas (Wang *et al.*, 2022). No entanto, estudos sugerem que essas formas foliares não diferem substancialmente em termos de uso de água, nutrientes ou taxas fotossintéticas (Wang *et al.*, 2020), o que pode indicar que a associação com a diversificação seja indireta. De fato, os resultados do HiSSE apontaram padrões praticamente idênticos de diversificação entre folhas inteiras e recortadas, reforçando a ideia de que esse traço pode não exercer influência direta sobre a diversificação, ou que seu efeito esteja condicionado a variáveis ecológicas não consideradas nos modelos atuais.

Observou-se também que não houve diferenças nas taxas de diversificação entre linhagens com venação livre e anastomosada, tanto nas análises BiSSE quanto HiSSE, sugerindo que esse traço não está associado de forma significativa à diversificação em *Pleopeltis*. Embora ainda não se conheça em profundidade se os dois tipos de venação exercem funções ecológicas ou

fisiológicas realmente muito distintas, sabe-se que a venação livre é eficiente no transporte básico de água e nutrientes, enquanto a venação anastomosada pode conferir maior suporte estrutural, aumentar a durabilidade da folha e proporcionar redundância no sistema vascular, o que reduz os impactos de danos nas nervuras principais (Roth-Nebelsick *et al.*, 2001).

As análises MuSSE não detectaram diferenças nas taxas de especiação ou extinção associadas a densidade de escamas nas faces adaxial e abaxial das frondes, a distância entre frondes e a presença de paráfises nos soros. No entanto, essas características têm importância ecológica e fisiológica em *Pleopeltis*. As escamas são predominantes no gênero (Otto *et al.*, 2009; Souza and Salino, 2021) e existem em diferentes tipos e densidade, embora esse aspecto ainda não tenha sido amplamente investigado. Em algumas espécies de *Pleopeltis* com comportamento poiquiloídrico, escamas peltadas foram associadas à redução da perda de água durante a dessecação e à maior eficiência na reidratação após o contato com a água (John and Hasenstein, 2017). Já as paráfises tem a função de proteger o esporângio e esporos do estresse ambiental (Rincón-Barón *et al.*, 2020). Esses resultados sugerem que, apesar da relevância ecológica e fisiológica desses traços, eles não exercem influência consistente nas taxas de diversificação ao longo do tempo evolutivo. Uma possibilidade é que os efeitos desses traços sobre a diversificação atuem de forma mais sutil ou em interação com fatores ambientais específicos, sendo mais facilmente detectáveis em escalas ecológicas, como tolerância ao estresse hídrico ou ocupação de microhabitats, do que em análises macroevolutivas baseadas em modelos atuais.

Além disso, foi possível observar que a densidade de escamas nas frondes pode variar consideravelmente dentro de uma mesma espécie, podendo refletir plasticidade fenotípica em resposta a condições ambientais diferentes (Otto *et al.* 2009). A plasticidade fenotípica pode dificultar a detecção de associações consistentes entre esse traço e as taxas de diversificação nos modelos filogenéticos que assumem estados discretos e fixos ao longo do tempo (Beaulieu and O'Meara, 2016; Alhajer and Stepan, 2018; Júnior *et al.*, 2025). Estudos recentes sugerem que a plasticidade fenotípica pode desacelerar a taxa de evolução de características, ao mesmo tempo em que favorece a diversificação, reduzindo as taxas de extinção (p.ex. Júnior *et al.*, 2025). Esse cenário pode dificultar a inferência do papel evolutivo de determinadas características apenas com base nos padrões macroevolutivos de diversificação.

As análises BiSSE e HiSSE apresentaram resultados divergentes em relação ao dimorfismo e à presença de folhas inteiras, enquanto o MuSSE não detectou diferenças nas taxas associadas às características tipos de folhas, densidade de escamas na face abaxial e adaxial, paráfises nos

soros e distâncias das folhas. Essas discrepâncias reforçam a importância de considerar as limitações ligadas aos modelos SSE. O BiSSE, por exemplo, é conhecido por apresentar alta taxa de falsos positivos, enquanto o HiSSE reduz esse risco ao incorporar estados ocultos, mas sua performance pode ser prejudicada quando o número de espécies é limitado (Rabosky and Huang, 2015; Beaulieu and O'Meara, 2016; Caetano *et al.*, 2018). Além disso, Davis *et al.* (2013) mostraram que análises SSE aplicadas a clados com menos de 100 espécies têm dificuldade para detectar diferenças nas taxas de diversificação entre estados de um traço, sugerindo que conjuntos de dados pequenos podem não conter informação suficiente para revelar padrões robustos de associação.

Conclusão

Nossos resultados indicam que os principais clados de *Pleopeltis* (Macrocarpa, Angusta e Squamata) compartilham taxas de diversificação semelhantes, sem diferenças estatisticamente significativas entre eles. No entanto, observamos uma desaceleração gradual das taxas ao longo do tempo, com valores mais elevados concentrados nos nós mais antigos, sugerindo um padrão compatível com uma radiação inicial seguida de estabilização ecológica, a medida e que nichos foram sendo ocupados. Embora as análises não tenham detectado associações estatisticamente robustas entre os traços fenotípicos avaliados e as taxas de diversificação, alguns padrões sutis emergiram. O dimorfismo foliar e a presença de folhas inteiras mostraram uma tendência a maiores taxas em alguns modelos (BiSSE), mas esses padrões não foram corroborados pelos modelos que consideram estados ocultos (HiSSE). A densidade de escamas nas frondes, e as paráfises presentes nos soros, não apresentaram associação nas taxas de diversificação pelas análises multicaracteres (MuSSE). É possível que esses traços atuem de forma mais significativa em escalas ecológicas ou em combinação com fatores ambientais ainda não modelados, e que sua variabilidade, em parte influenciada por plasticidade fenotípica, dificulte a detecção de efeitos diretos sobre a diversificação.

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O estudo destaca a dispersão como o principal processo biogeográfico, com forte evidência de um padrão direcional Oeste–Leste, conectando Neotrópico e Paleotrópico, e identifica a região da Mesoamérica e México como centro de origem e irradiação do grupo. Além disso, embora não haja diferenças significativas nas taxas de diversificação entre os principais clados, há indícios de uma radiação inicial seguida por estabilização, com uma queda nas taxas ao longo do tempo, possivelmente refletindo o preenchimento de nichos disponíveis. Já os traços fenotípicos analisados não apresentaram associações robustas com as taxas de diversificação, o que sugere que a morfologia pode ter um papel mais relevante em escalas ecológicas ou estar sendo moldada por fatores ambientais complexos e plasticidade fenotípica. Os resultados reforçam a importância da dispersão como motor primário da diversificação no gênero, enquanto apontam que os traços morfológicos, embora variados, podem não estejam associados às taxas de diversificação. Análises complementares ainda serão conduzidas para investigar possíveis correlações entre as taxas de diversificação e fatores como elevação, área de ocupação e amplitude de nicho.

Referências

- Alhajeri, B. H., & Steppan, S. J. (2018). Ecological and ecomorphological specialization are not associated with diversification rates in muroid rodents (Rodentia: Muroidea). *Evolutionary Biology*, 45(3), 268-286. <https://doi.org/10.1007/s11692-018-9449-8>
- Almeida, T. E., Salino, A., Dubuisson, J. Y., & Hennequin, S. (2021). Insights into long-distance dispersal and ecological and morphological evolution in the fern genus *Microgramma* from phylogenetic inference. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 196(3), 294-312. <https://doi.org/10.1093/BOTLINNEAN/BOAA107>.
- Caetano, D. S., Meara, B. C. O., & Beaulieu, J. M. (2018). Hidden state models improve the adequacy of state-dependent diversification approaches using empirical trees, including biogeographical models. *bioRxiv*, 302729. <https://doi.org/10.1101/302729>.
- Cooney, C. R., Seddon, N., & Tobias, J. A. (2016). Widespread correlations between climatic niche evolution and species diversification in birds. *Journal of Animal Ecology*, 85(4), 869-878. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12530>.
- Cicuzza, D., Binti Haji Yahya, F., Sim Yi, J., Binti Sirun, N., Binti Wasli, N., Haji Zainal Ariffin, N. A., & Robert Jennings, J. (2024). Variation in fern species richness, assemblages and morphology along a tropical riparian humidity gradient: an example from Borneo. *Botany Letters*, 171(3), 319-327. <https://doi.org/10.1080/23818107.2024.2346480>
- Davis, M. P., Midford, P. E., & Maddison, W. (2013). Exploring power and parameter estimation of the BiSSE method for analyzing species diversification. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 38. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-38>
- De la Sota, E. R. (1966). Revisión de las especies americanas del grupo *Polypodium squamatum* L. Polypodiaceae (s. str.). *Revista del Museo de La Plata*, 69-186.
- Ebel, E. R., DaCosta, J. M., Sorenson, M. D., Hill, R. I., Briscoe, A. D., Willmott, K. R., & Mullen, S. P. (2015). Rapid diversification associated with ecological specialization in Neotropical Adelpha butterflies. *Molecular ecology*, 24(10), 2392-2405. <https://doi.org/10.1111/mec.13168>.
- Evans, A. M., & Mickel, J. T. (1969). A re-evaluation of *Polypodium bradeorum* and *P. colysoides*. *Brittonia*, 21(3), 255-260. <https://doi.org/10.2307/2805577>.

- Folk, R. A., Stubbs, R. L., Mort, M. E., Cellinese, N., Allen, J. M., Soltis, P. S., ... & Guralnick, R. P. (2019). Rates of niche and phenotype evolution lag behind diversification in a temperate radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(22), 10874-10882. <https://doi.org/10.1073/pnas.1817999116>.
- Garziona, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., ... & Mulch, A. (2008). Rise of the Andes. *science*, 320(5881), 1304-1307. <https://doi/10.1126/science.1148615>
- Guevara-Andino, J. E., Dávalos, L. M., Zapata, F., Endara, M. J., Cotoras, D. D., Chaves, J., ... & Yeager, J. (2025). Neotropics as a cradle for adaptive radiations. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 17(3), a041452. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a041452>
- Hughes, C. E., & Atchison, G. W. (2015). The ubiquity of alpine plant radiations: from the Andes to the Hengduan Mountains. *New Phytologist*, 207(2), 275-282. <https://doi.org/10.1111/nph.13230>
- Han, T. S., Zheng, Q. J., Onstein, R. E., Rojas-Andrés, B. M., Hauenschild, F., Muellner-Riehl, A. N., & Xing, Y. W. (2020). Polyploidy promotes species diversification of *Allium* through ecological shifts. *New Phytologist*, 225(1), 571-583. <https://doi.org/10.1111/nph.16098>
- Janssen, T., & Schneider, H. (2005). Exploring the evolution of humus collecting leaves in drynarioid ferns (Polypodiaceae, Polypodiidae) based on phylogenetic evidence. *Plant systematics and evolution*, 252(3), 175-197. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0264-6>
- John, S. P., & Hasenstein, K. H. (2017). The role of peltate scales in desiccation tolerance of *Pleopeltis polypodioides*. *Planta*, 245(1), 207-220. <https://doi.org/10.1007/s00425-016-2631-2>
- Júnior, E. C. B., Dodonov, P., Japyassú, H. F., & Vilela, B. (2025). Effects of phenotypic plasticity on diversification rates and adaptive evolution in simulated environments with different climatic and cost contexts. *Ecological Modelling*, 501, 110983. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2024.110983>
- Kessler, M. & Smith, A. R. (2005). Seven new species, 13 new combinations, and one new name of Polypodiaceae from Bolivia. *Candollea*, 60(1), 271. ISSN: 0373-2967.
- Korall, P., Schuettpelz, E., & Pryer, K. M. (2010). Abrupt deceleration of molecular evolution linked to the origin of arborescence in ferns. *Evolution*, 64(9), 2786-2792. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01000.x>

- Li, S. H., Ge, Z. M., Tan, L. S., Hu, M. Y., Li, Y. L., Li, X. Z., & Ysebaert, T. (2020). Morphological and reproductive responses of coastal pioneer sedge vegetation to inundation intensity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 244, 106945. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106945>.
- Loiseau, O., Weigand, A., Noben, S., Rolland, J., Silvestro, D., Kessler, M., ... & Salamin, N. (2020). Slowly but surely: gradual diversification and phenotypic evolution in the hyper-diverse tree fern family Cyatheaceae. *Annals of Botany*, 125(1), 93-103. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz145>
- Males, J. (2018). Geography, environment and organismal traits in the diversification of a major tropical herbaceous angiosperm radiation. *AoB Plants*, 10(1), ply008 <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply008>
- Moen, D., & Morlon, H. (2014). Why does diversification slow down?. *Trends in Ecology & Evolution*, 29(4), 190-197. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2014.01.010>
- Otto, E. M., Janßen, T., Kreier, H. P., & Schneider, H. (2009). New insights into the phylogeny of Pleopeltis and related Neotropical genera (Polypodiaceae, Polypodiopsida). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 53(1), 190-201. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.05.001>
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526-528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Pender, J. E., Hipp, A. L., Hahn, M., & Starr, J. R. (2021). Trait evolution rates shape continental patterns of species richness in North America's most diverse angiosperm genus (Carex, Cyperaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 59(4), 763-775. <https://doi.org/10.1111/jse.12739>.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K., & Vines, K. (2006). CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R news*, 6(1), 7-11. ISSN 1609-3631
- Pybus, O. G., & Harvey, P. H. (2000). Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1459), 2267-2272. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1278>

- Rabosky, D.L., 2014. Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity dependence on phylogenetic trees. *PLoS One* 9, e89543. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089543>
- Ricklefs, R. E. (2007). Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in ecology & evolution*, 22(11), 601-610. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.06.013>
- Rincón-Barón, E., Guerra, B., & Espinosa-Matías, S. (2020). Ontogenia de los esporangios y esporogénesis del helecho *Phymatosorus scolopendria* (Polypodiaceae). *Revista De Biología Tropical*, 68, 655-668. <https://doi.org/10.15517/RBT.V68I2.39676>.
- Roth-Nebelsick, A., Uhl, D., Mosbrugger, V., & Kerp, H. (2001). Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Annals of Botany*, 87(5), 553-566. <https://doi.org/10.1006/ANBO.2001.1391>
- Sanchez-Baracaldo, P., & Thomas, G. H. (2014). Adaptation and convergent evolution within the *Jamesonia-Eriosorus* complex in high-elevation biodiverse Andean hotspots. *PloS one*, 9(10), e110618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0110618>
- Sessa, E. B., & Givnish, T. J. (2014). Leaf form and photosynthetic physiology of *Dryopteris* species distributed along light gradients in eastern North America. *Functional ecology*, 28(1), 108-123. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12150>.
- Schenk, J. J. (2021). The next generation of adaptive radiation studies in plants. *International Journal of Plant Sciences*, 182(4), 245-262. <https://doi.org/10.1086/713445>
- Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R., Hildebrand, T. J., Haufler, C. H., & Ranker, T. A. (2004). Unraveling the phylogeny of polygrammoid ferns (Polypodiaceae and Grammitidaceae): exploring aspects of the diversification of epiphytic plants. *Molecular phylogenetics and evolution*, 31(3), 1041-1063. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2003.09.018>
- Schneider, H., Kreier, H. P., Janssen, T., Otto, E., Muth, H., & Heinrichs, J. (2010). Key innovations versus key opportunities: identifying causes of rapid radiations in derived ferns. In *Evolution in Action: Case studies in Adaptive Radiation, Speciation and the Origin of Biodiversity* (pp. 61-75). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-12425-9_4

- Scholl, J. P., & Wiens, J. J. (2016). Diversification rates and species richness across the Tree of Life. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1838), 20161334. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1334>
- Smith, A. R., Kessler, M., León, B., Almeida, T. E., Jiménez-Pérez, I., & Lehnert, M. (2018). Prodromus of a fern flora for Bolivia. XL. Polypodiaceae. *Phytotaxa*, 354(1), 1-67. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.354.1.1>
- Sprunt, S. V. (2010). *A revision of the Pleopeltis polypodioides species complex (Polypodiaceae)* (Doctoral dissertation, Miami University).
- Suissa, J., & Smith, M. (2024). A evolução do dimorfismo foliar reprodutivo em duas famílias de samambaias globalmente distribuídas não é gradual nem irreversível, a menos que haja uma maior especialização. *Evolução; revista internacional de evolução orgânica*. <https://doi.org/10.1093/evolut/qpae159>.
- Sundue, M., Testo, W., & Ranker, T. (2015). Morphological innovation, ecological opportunity, and the radiation of a major vascular epiphyte lineage. *Evolution*, 69. <https://doi.org/10.1111/evo.12749>.
- Testo, W. L., & Sundue, M. A. (2018). Are rates of species diversification and body size evolution coupled in the ferns?. *American Journal of Botany*, 105(3), 525-535. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1044>
- Testo, W., Øllgaard, B., Field, A., Almeida, T., Kessler, M., & Barrington, D. (2018). Phylogenetic systematics, morphological evolution, and natural groups in neotropical Phlegmariurus (Lycopodiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 125, 1-13. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.03.016>
- Xue, B., Guo, X., Landis, J. B., Sun, M., Tang, C. C., Soltis, P. S., ... & Saunders, R. M. K. (2020). Accelerated diversification correlated with functional traits shapes extant diversity of the early divergent angiosperm family Annonaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 142, 106659. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.106659>
- Yañez, A., Gutierrez, D. G., & Ponce, M. M. (2020). Weedy ferns (Polypodiopsida) in Argentina: diversity, distribution and impact on human activities and ecosystems. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 92(01), e20180983. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020180983>

- Wagner, W. H., & Wagner, F. S. (1977). Fertile-sterile leaf dimorphy in Ferns. *The Gardens' Bulletin Singapore*, 30, 251-267. <https://doi.org/10.2307/2418896>
- Wang, H., Wang, R., Harrison, S., & Prentice, I. (2022). Características morfológicas foliares como adaptações a múltiplos gradientes climáticos. *The Journal of Ecology*, 110, 1344-1355. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13873>
- Wang, Y. S. D., Yang, D., Wu, H. D., Zhang, Y. B., Zhang, S. B., Zhang, Y. J., & Zhang, J. L. (2020). Overlapping water and nutrient use efficiencies and carbon assimilation between coexisting simple-and compound-leaved trees from a valley Savanna. *Water*, 12(11), 3037. <https://doi.org/10.3390/w12113037>
- Watkins Jr, J. E., Churchill, A. C., & Holbrook, N. M. (2016). A site for sori: ecophysiology of fertile–sterile leaf dimorphy in ferns. *American Journal of Botany*, 103(5), 845-855. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500505>
- Wiens, J. J. (2017). What explains patterns of biodiversity across the Tree of Life? New research is revealing the causes of the dramatic variation in species numbers across branches of the Tree of Life. *BioEssays*, 39(3), 1600128. <https://doi.org/10.1002/bies.201600128>
- Zhang, H., Qi, W., & Liu, K. (2018). Functional traits associated with plant colonizing and competitive ability influence species abundance during secondary succession: Evidence from subalpine meadows of the Qinghai–Tibetan Plateau. *Ecology and Evolution*, 8(13), 6529-6536. <https://doi.org/10.1002/ece3.4110>.

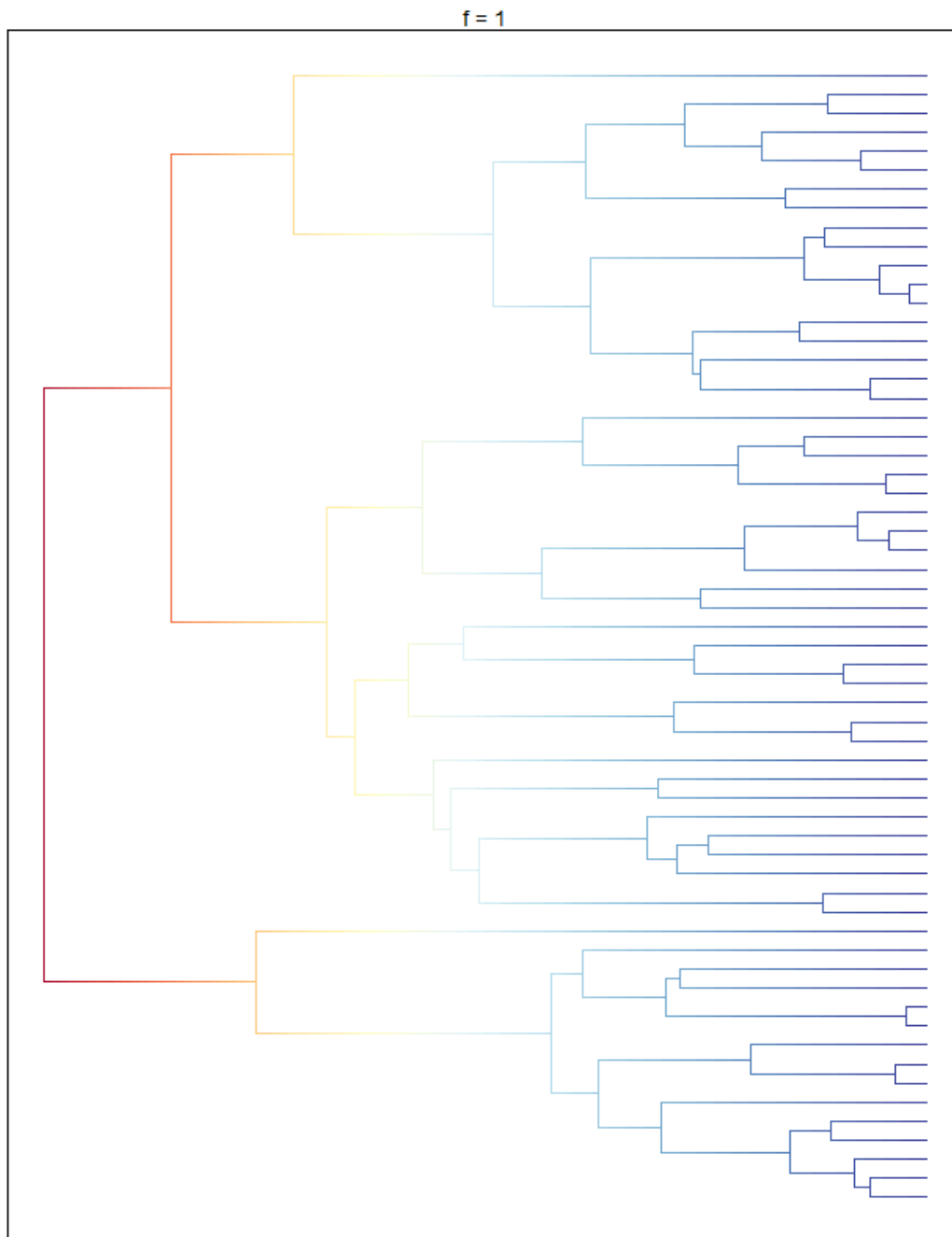


Figura 1 - Taxas de diversificação ao longo das relações filogenéticas do gênero *Pleopeltis* estimadas com o BAMM. A coloração dos ramos representa a variação na taxa de diversificação específica de linhagens, com tons de vermelho indicando taxas mais altas e tons de azul indicando taxas mais baixas.

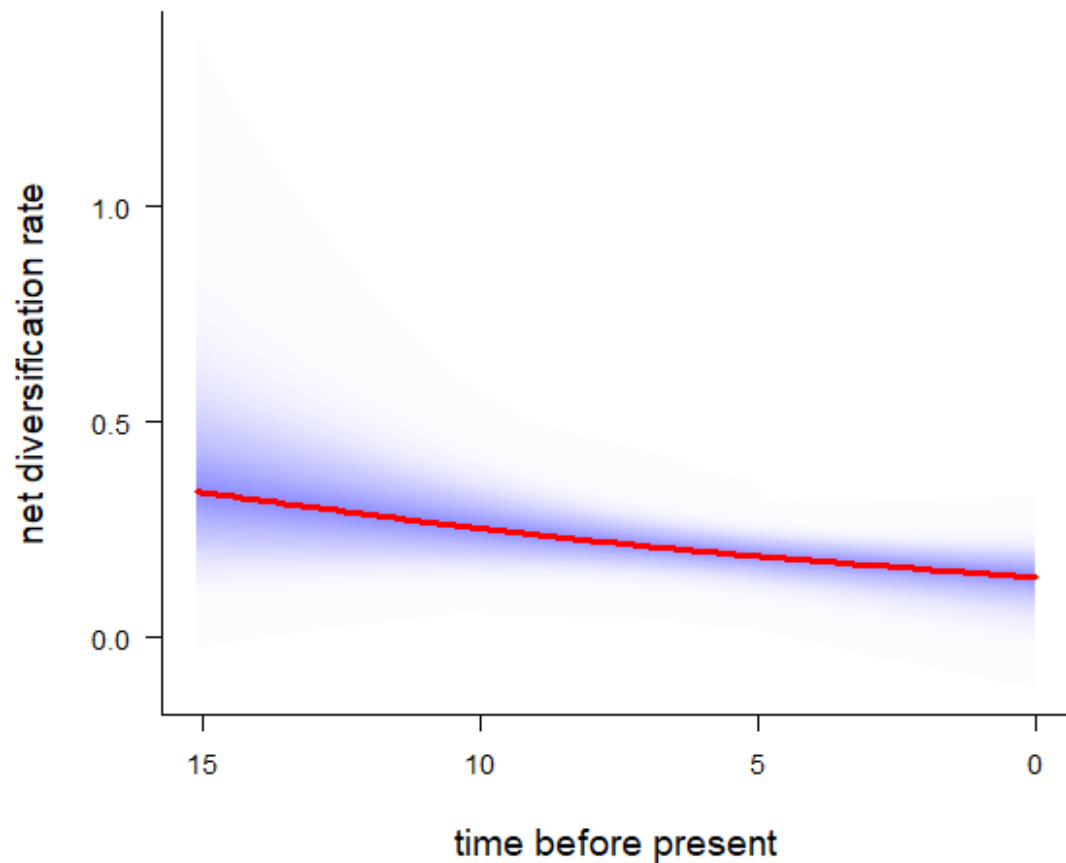


Figura 2- Variação na taxa de diversificação ao longo do tempo do gênero *Pleopeltis*. A linha vermelha representa a média posterior das estimativas da taxa líquida de diversificação, enquanto as áreas sombreadas em azul indicam os intervalos de credibilidade (95% HPD). O eixo x representa o tempo em milhões de anos, e o eixo y representa a taxa líquida de diversificação.

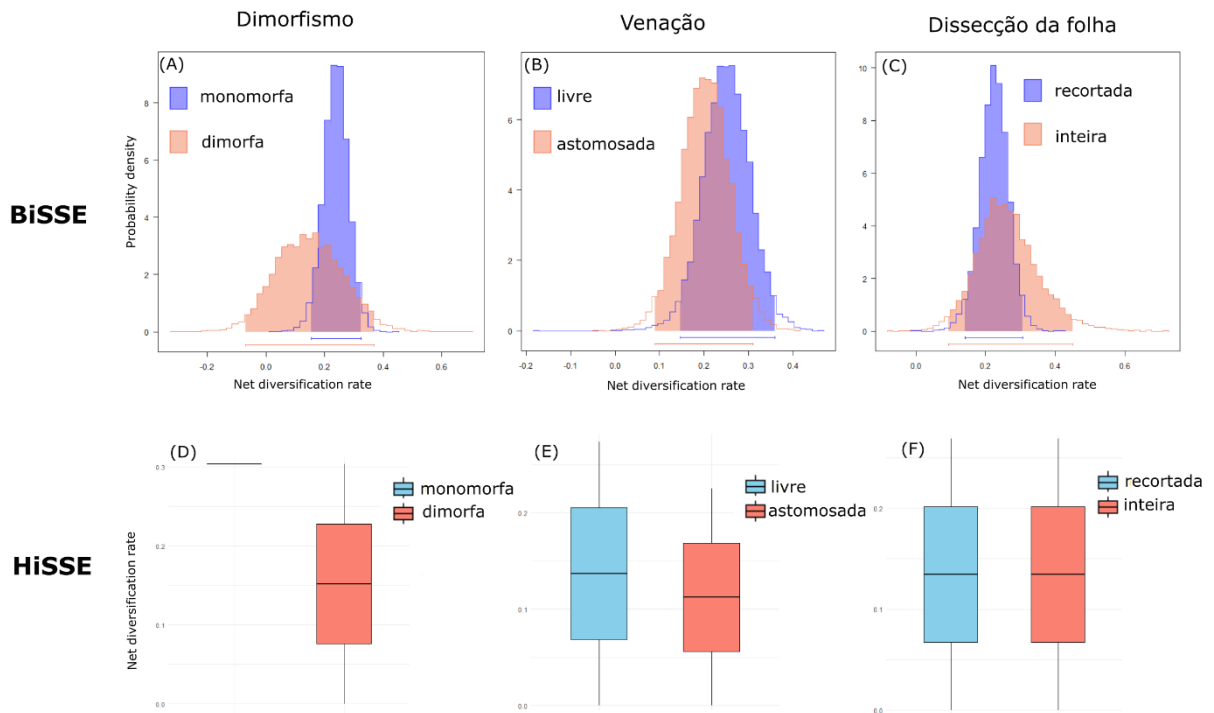


Figura 3 - Comparação da taxa de diversificação líquida para as características. (A–C) Distribuições posteriores dependentes de características das taxas de diversificação líquida a partir de análises BiSSE com 10.000 gerações para quatro características binárias. (D–F) Boxplots das taxas de diversificação líquida a partir dos melhores modelos HiSSE para quatro características binárias.

Tabela 1 – Resumo das características estudadas, com codificação, análises, melhor modelo e resultados de comparação de taxas.

Traços	Código	Análise	Melhor modelo	Resultados
Venação	livre=0 anastomosada=1	BiSSE	equal μ	$0 > 1$
		HiSSE	$\tau_0 A = \tau_1 A$, ε 's equal, $q_0 B_1 B = 0$, $q_1 B_0 B = 0$, all other q's equal	$0A=1A=0B > 1B$
Dimorfismo	monomorfa=0 dimorfa=1	BiSSE	equal μ	$1 > 0$
		HiSSE	$\varepsilon_0 = \varepsilon_1$, q's equal	$0A=0B > 1A=1B$
Dissecção da folha	recortada=0 inteira=1	BiSSE	equal μ	$1 > 0$

		HiSSE	q's equal	0B=1B=0A=1B
Frondes abaxial	ausente=1			
	dispersas=2	MuSSE	λ and μ equal, q free	1=2=3
	densas=3			
Frondes adaxial	ausente=1			
	dispersas=2	MuSSE	λ and μ equal, q free	1=2=3
	densas=3			
Paráfises no soro	ausente=1			
	perisoros=2	MuSSE	λ , μ and q equal	1=2=3
	escamoso=3			
Distância das frondes	distantes=1			
	próximas=2	MuSSE	λ and μ equal, q free	1=2=3
	coroa=3			

Apêndice – Material Suplementar

Tabela S1 – Modelos de substituição de nucleotídeos selecionados para cada partição, obtidos por meio do JModelTest. A primeira coluna representa a partição, a segunda coluna indica o comprimento da sequência e a terceira coluna especifica os modelos.

Região	Tamanho (bp)	Modelo
<i>rbcL</i>	1250	GTR+I+G
<i>rps4</i> gene	592	GTR+I+G
<i>rps4</i> IGS	433	GTR+I+G
<i>trnL-trnF</i>	846	TIM1+I+ G

TOTAL	3120	
-------	------	--

Tabela S2 – Comparação do ajuste de diferentes modelos BiSSE

A - Venação

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(>Chi)
full	6	-173.65	359.3	—	—
equal λ	5	-174.07	358.14	0.843	0.3584
equal μ	5	-173.65	357.3	0	1
equal q	5	-175.59	361.18	3.886	0.0487

B - Dimorfismo

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(>Chi)
full	6	-169.69	351.39	—	—
equal λ	5	-169.9	349.79	0.402	0.526
equal μ	5	-169.69	349.39	0	1
equal q	5	-169.94	349.87	0.485	0.4864

C – Tipo de folha

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(> Chi)
full	6	-166.24	344.47		
equal λ	5	-166.77	343.54	1.0708	0.3008
equal μ	5	-166.61	343.22	0.75118	0.3861
equal q	5	-166.9	343.81	1.33314	0.2482

Tabela S3 - Comparação do ajuste de diferentes modelos MuSSE.

Traço/Modelo	Venação		Dimorfismo		Dissecção da fronde	
	logLik	AIC	logLik	AIC	logLik	AIC
hisse fit1	-172.52	357.04	-168.31	348.62	-166.71	345.43
hisse fit2	-172.47	354.95	-168.35	346.70	-166.37	342.73
hisse fit3	-174.21	358.43	-168.55	347.11	-167.39	344.77
hisse fit4	-174.71	357.43	-168.72	345.44	-167.50	343.01
hisse fit5	-174.25	358.51	-168.97	347.94	-166.88	343.76
hisse fit6	-175.02	358.05	-169.09	346.18	-166.88	341.76
hisse fit7	-174.29	366.58	-168.92	355.83	-167.05	352.11
hisse fit8	-174.45	360.91	-169.09	350.18	-167.22	346.45
hisse fit9	-173.98	365.95	-168.48	354.95	-166.30	350.59
hisse fit10	-174.23	360.46	-168.72	349.45	-166.69	345.38
hisse fit11	-173.90	357.79	-168.54	347.07	-166.89	343.79
hisse fit12	-173.90	355.79	-168.87	345.75	-167.09	342.18
hisse fit13	-173.56	365.13	-167.69	353.37	-166.99	351.98
hisse fit14	-174.20	360.39	-168.15	348.30	-166.96	345.91
hisse fit15	-173.89	357.78	-168.29	346.58	-167.33	344.66

hisse fit16	-174.75	357.50	-168.30	344.59	-167.23	342.46
hisse fit17	-173.88	361.76	-168.26	350.51	-166.78	347.55
hisse fit18	-174.05	358.10	-168.72	347.45	-166.52	343.03
hisse fit19	-174.02	362.03	-168.13	350.27	-167.49	348.98
hisse fit20	-174.23	358.47	-168.19	346.37	-167.17	344.34
hisse fit21	-173.86	361.72	-169.05	352.10	-167.06	348.13
hisse fit22	-173.86	357.72	-168.67	347.34	-167.25	344.50
hisse fit23	-173.76	361.51	-167.99	349.97	-167.37	348.75
hisse fit24	-173.76	357.51	-168.30	346.60	-167.52	345.04
hisse full	-169.69	371.38	-167.41	366.82	-165.33	362.66
hisse full irrev	-170.08	368.16	-167.42	362.84	-165.77	359.55
CID2 3rate	-172.60	359.19	-168.31	350.63	-166.60	347.20
CID2 8rate	-170.37	364.74	-167.16	358.32	-166.12	356.25
CID4 3rate	-172.60	367.20	-168.26	358.51	-166.77	355.54
CID4 9rate	-170.19	374.37	-167.75	369.51	-164.44	362.89

Tabela S4 - Comparação do ajuste de diferentes modelos HiSSE.

A - Fronde abaxial

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(> Chi)
λ , μ and q equal	3	-178.27	362.54		
λ equal, μ and q free	10	-173.38	366.77	9.7776	0.20153
μ equal, λ and q free	10	-172.95	365.9	10.6485	0.1547
λ free, μ and q equal	5	-176.59	363.18	3.3675	0.18568
μ free, λ and q equal	5	-177.2	364.4	2.1471	0.3418
λ and μ free, q equal	7	-176.12	366.25	4.2951	0.36754
λ and μ equal, q free	8	-172.72	361.44	11.1008	0.04942
λ , μ and q free	12	-172.59	369.19	11.3557	0.25211

B- Fronde adaxial

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(> Chi)
λ , μ and q equal	3	-188.94	383.88		
λ equal, μ and q free	10	-180.36	380.72	17.1585	0.016402
μ equal, λ and q free	10	-180.33	380.66	17.22	0.016031
λ free, μ and q equal	5	-188.89	387.78	0.1073	0.947752
μ free, λ and q equal	5	-188.93	387.85	0.0297	0.985274
λ and μ free, q equal	7	-188.86	391.71	0.1697	0.996597
λ and μ equal, q free	8	-180.36	376.73	17.1574	0.004211
λ , μ and q free	12	-180.33	384.66	17.22	0.04538

C - Paráfises nos soros

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(> Chi)
λ , μ and q equal	3	-146.21	298.41		
λ equal, μ and q free	10	-142.42	304.85	7.5656	0.3724
μ equal, λ and q free	10	-143.42	306.84	5.5692	0.5908
λ free, μ and q equal	5	-145.41	300.82	1.5938	0.4507
μ free, λ and q equal	5	-146.13	302.25	0.1591	0.9235

λ and μ free, q equal	7	-145.41	304.82	1.5937	0.8099
λ and μ equal, q free	8	-142.49	300.98	7.4332	0.1904
λ , μ and q free	12	-144.06	312.12	4.297	0.8908

D - Distância das frondes

Modelo	Df	lnLik	AIC	ChiSq	Pr(> Chi)
λ , μ and q equal	3	-185.34	376.68		
λ equal, μ and q free	10	-177.52	375.03	15.646	0.028555
μ equal, λ and q free	10	-177.45	374.89	15.7886	0.02712
λ free, μ and q equal	5	-184.8	379.6	1.0793	0.582943
μ free, λ and q equal	5	-183.09	376.18	4.5008	0.105358
λ and μ free, q equal	7	-182.85	379.69	4.9872	0.288617
λ and μ equal, q free	8	-177.55	371.09	15.5888	0.008122
λ , μ and q free	12	-177.45	378.89	15.7885	0.071432

Anexo – Norma de submissão para à revista *Evolution*

<https://academic.oup.com/evolut/pages/general-instructions>