



UNIVERSIDADE FEDERAL DO CEARÁ
CENTRO DE CIÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

VALÉRIA DA SILVA SAMPAIO

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, MODELAGEM, CONSERVAÇÃO E
DIVERSIDADE MICROMORFOLÓGICA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *SOLANUM*
SUBG. *LEPTOSTEMONUM* (SOLANACEAE)

FORTALEZA

2019

VALÉRIA DA SILVA SAMPAIO

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, MODELAGEM, CONSERVAÇÃO E DIVERSIDADE
MICROMORFOLÓGICA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *SOLANUM* SUBG.
LEPTOSTEMONUM (SOLANACEAE)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará, como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia, Conservação e Manejo de Recursos Naturais.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra
Loiola.

FORTALEZA

2019

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Universidade Federal do Ceará
Biblioteca Universitária
Gerada automaticamente pelo módulo Catalog, mediante os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

S186p Sampaio, Valéria da Silva.

Padrões de distribuição, modelagem, conservação e diversidade micromorfológica foliar de espécies de *Solanum* subg. *Leptostemonum* (Solanaceae) / Valéria da Silva Sampaio. – 2019.
213 f. : il. color.

Tese (doutorado) – Universidade Federal do Ceará, Centro de Ciências, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Fortaleza, 2019.

Orientação: Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola.

1. Endemismo. 2. Modelos. 3. Região Neotropical. 4. Solanales. 5. Tricomas. I. Título.

CDD 577

VALÉRIA DA SILVA SAMPAIO

PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, MODELAGEM, CONSERVAÇÃO E DIVERSIDADE
MICROMORFOLÓGICA FOLIAR DE ESPÉCIES DE *SOLANUM* SUBG.
LEPTOSTEMONUM (SOLANACEAE)

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Ceará como requisito para obtenção do título de Doutor em Ecologia e Recursos Naturais. Área de concentração: Ecologia, Conservação e Manejo de Recursos Naturais.

Avaliada em: 14/10/2019

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Maria Iracema Bezerra Loiola (Orientadora)
Universidade Federal do Ceará – UFC

Profa. Dra. Andréa Pereira Silveira
Universidade Estadual do Ceará – UECE

Prof. Dr. Ítalo Antônio Cotta Coutinho
Universidade Federal do Ceará – UFC

Profa. Dra. Maria de Fátima Agra
Universidade Federal da Paraíba – UFPB

Prof. Dr. Bruno Sousa de Menezes
Universidade Federal do Ceará – UFC

A Deus.

À minha mãe (Marlene), meu irmão (Carlos Eduardo), aos meus filhos de quatro patas (Billy, Cinderella & Morena) e as flores estreladas, por serem as melhores fontes de inspiração na minha vida.

AGRADECIMENTOS

Momento este um dos mais importantes da minha vida, escrever uma tese. Foram mais de quatro anos, com muitas dúvidas, incertezas, desafios, muitas vezes desânimos, mas nunca foi perdida a vontade de estudar essas plantinhas de flores estreladas, aculeadas e cheias de mistérios. Desde quando foi me apresentada, eu abracei com todo o meu amor o mundo de *Solanum*. E aqui estou, para agradecer a Deus, por não me permitir desistir de nada que eu tenha abraçado com a minha certeza de que algo a mais eu poderia contribuir, ajudar e aprender.

Agradeço a minha família que me permitiu ser quem eu sou hoje, à minha mãe Marlene, meu irmão Carlos Eduardo, meus animais sempre tão doces e atentos para alegrar os meus dias. À Patrícia por compartilhar os desafios e lutas diárias com paciência, dedicação e carinho com as atribuições de casa. As minhas irmãs, Grayce Kelly, Valesca Pracidelli e Vanessa Sampaio, mesmo que estando longe, torcem por mim. A minha sobrinha Letícia, por me proporcionar um amor tão singelo, cheio de ternura e admiração. Aos meus sobrinhos, Carlos Adolfo e Mateus Maia, pelas risadas e descontração nos almoços de domingo. Aos meus queridos tios e tias da família Carvalho & Maia pelo carinho e acreditarem no meu potencial, Jonilma, Isabel Cristina, Cléo, Rita, Júnior, Paula, Carlinhos, Alan e Adailson.

Agradeço de todo o coração a minha orientadora Maria Iracema Bezerra Loiola, por ter me acolhido e orientado por estes anos de convivência, desde a época do Inventário Florestal Nacional do nosso querido estado do Ceará até o Doutorado pelo Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, da Universidade Federal do Ceará. Foram muitos momentos de aprendizagem, não somente profissionalmente, como também com a experiência de vida. Você é meu exemplo de mulher por toda a perseverança, dedicação, coragem e amor que resplandece na sua maneira de ser, com seus alunos, na ciência, na família e em tudo que faz. Foi a partir de você que eu tive a oportunidade de ir além, de participar do Projeto Re flora, e conhecer o mundo. Sou grata a todos os envolvidos no projeto Re flora, especialmente, aos meus supervisores Pedro Acevedo, Ingrid Lin e Sylvia Orlin, durante a minha visita e trabalho no herbarium US do Instituto Smithsonian, em Washington DC, nos Estados Unidos. Grata aos curadores e amigos dos demais herbários visitados, por toda ajuda, atenção e incentivo. À minha amiga Aline Quaresma, pelo carinho, entusiasmo e “empurrões” que foram necessários para o meu crescimento pessoal e profissional. Não esquecerei o quanto foi essencial na minha decisão de continuar, de seguir em frente, mesmo com tantos obstáculos vividos no exterior. Grata aos amigos que fiz, americanos, libaneses, africanos, chineses, latinos e tantos outros que

contribuíram para o melhor em mim. Um especial agradecimento a Keron Babu, por me ensinar a enxergar a vida com outros olhos, por ter sido e ser tão doce, gentil e paciente.

Agradeço aos amigos e queridos membros do Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal, o LASEV, especialmente aqueles que amam o café e que compartilharam os momentos de coffee time e bolos de brigadeiro da Tatá Doces, Rayane Ribeiro, Fernanda Melo, Luciana Cordeiro, Edenilce Peixoto, Natanael Rebouças, Lucas Figueiredo, Carlos Pífero, Igor Pinheiro, Diego Costa, e tantos que conviveram um pouco desse período comigo. Vocês foram a minha segunda família. Sarah Sued, Hugo Pereira e Adalberto pela atenção, disponibilidade e paciência com as minhas inúmeras coletas e materiais de pesquisa no Herbário Prisco Bezerra (EAC). Aos meus amigos de campo e admiradores da flora, Leonardo Jales, Marcelo Carvalho, Isabella Santiago, Marcelo Moro, Bruno Ary, Francisco Ávila, André Netto, Dr. Francisco Melo, Sr. Francisco da Serra das Matas, Antônio Sérgio, Francisco Fernandes, Rubia Fonseca e Kilder. Ao professor Elnatan Bezerra de Souza pela atenção, serenidade e disponibilidade de tempo nas coletas botânicas e colaboração no meu trabalho. À Alex Popovkin as revisões no inglês dos meus manuscritos.

Ao querido amigo Ricardo Moura pelo conhecimento, gentileza, atenção e por me oferecer de presente de aniversário uma espécie nova de *Solanum*, que hoje temos juntos o nosso nome para toda a eternidade (*Solanum fernandesii* V.S. Sampaio & R. Moura), em homenagem ao ilustríssimo botânico Afrânio Fernandes. Obrigada!

Ao Leandro Giacomini pela dedicação e tempo nas revisões e discussões sobre *Solanum* e por ser sempre gentil em ajudar. Ao Yuri Gouvêa pela disponibilidade e conhecimento. Ao professor João Renato Stehmann e membros do Laboratório de Sistemática Vegetal da Universidade Federal de Minas Gerais pelo apoio e agradabilíssimos momentos vividos durante a disciplina de modelagem de nicho ecológico, especialmente, a querida amiga Ariadne Dias pela hospedagem, atenção e aos seus familiares maravilhosos que me acolheram tão bem. A Leandro José-Silva por toda sua gentileza, disponibilidade e sugestões em me ajudar com a modelagem.

Agradeço também com muita saudade ao meu amigo e solanólogo que tão cedo partiu, Romário Tabosa. Você sempre será lembrado pela educação e ternura. Seu sorriso iluminava tudo ao redor.

Aos meus amigos e orientandos da Universidade Estadual do Ceará, Raianna, Lucas e Gabriele pela compreensão e disponibilidade na realização das inúmeras atividades, identificações, fotografias e coletas. Ao professor Eliseu Marlônio pela confiança e orientação

desde a época de graduação, muito obrigada pelas palavras de incentivo, e principalmente, por ser exemplo de determinação.

A minha família atual do Campus da Faculdade de Filosofia Dom Aureliano Matos – FAFIDAM, da Universidade Estadual do Ceará, Alex Altair, Bruno Lopes, Daniele Gurgel, Conceição de Souza, Charles Ielpo, Franciele Lunardi, Romualdo Lunguinho, Márcia Freire, Janaína Andrade, Katiane Queiroz e Zenaide Barbosa, pela acolhida e gentileza de um colegiado tão prestativo e agradável. Aos meus alunos tão especiais, John Rafael, Elton, Ana Maria, Marina, Expedito, Kaique, Sâmia, Marcos, e tantos outros que fazem os meus dias melhores e com a certeza de que estou no caminho certo.

Aos meus novos e queridos amigos que moram pertinho de mim, Darlan, Neuma e Cláudia, obrigada por compartilhar momentos alegres, com carinho e amor, especialmente, com a minha mãe e Cinderella. Obrigada aos professores da minha banca examinadora, escolhida com esmero. À Maria de Fátima Agra, por ter me apresentado *Solanum* e permitido conhecer o mundo científico, ao Pedro Eisenlohr pelo apoio e colaboração, a Andréa Silveira pela atenção e gentileza, ao Ítalo Coutinho pela confiança, disponibilidade e incentivo. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais pela credibilidade e amparo por chegar até aqui.

Meus sinceros agradecimentos.

Valéria Sampaio.

“With men this is impossible, but with God all things are possible”. (Matthew 19:26)

RESUMO

Com o intuito de compreender o padrão de distribuição de espécies, a influência das variáveis ambientais na distribuição e a diversidade micromorfológica foliar de plantas com ocorrência nos neotrópicos, foram selecionados representantes de *Solanum* subg. *Leptostemonum* (Solanaceae). *Solanum* é caracterizado por espécies com expressiva importância econômica, com reconhecida diversidade, riqueza e endemismo na região Neotropical, além de elevada plasticidade morfológica foliar. O presente estudo teve por objetivos 1) elucidar o padrão de distribuição atual de *Solanum* seção *Erythrotrichum*, identificando a riqueza, diversidade e variáveis ambientais que influenciam a distribuição dos táxons a partir da modelagem, 2) elaborar modelo de adequabilidade ambiental de uma nova espécie com fins conservacionistas, 3) relacionar o padrão morfológico dos tricomas foliares com os padrões de distribuição e tipos vegetacionais onde as espécies ocorrem, e 4) descrever a morfologia e histoquímica do primeiro registro de glândula peciolar em *Solanum*. Para tanto, dados de ocorrência foram obtidos a partir de coletas em campo, visitas a herbários nacionais e internacionais, literatura especializada e análise de coleções disponíveis *online*. As variáveis ambientais foram obtidas do Wordclim. Os modelos de distribuição foram elaborados no programa R. A diversidade micromorfológica foliar foi analisada a partir de técnicas usuais em anatomia e microscopia eletrônica de varredura. *Solanum* seção *Erythrotrichum* é exclusivamente neotropical, com 25 espécies distribuídas em sete domínios e 25 províncias, com oito padrões de distribuição. A riqueza da seção está nos domínios do Paraná e Chaco, e nas províncias Atlântica, Caatinga e Floresta do Paraná. O Brasil apresenta a maior riqueza, diversidade e endemismo, além de novos registros e espécies em perigo de extinção. As variáveis ambientais de maior contribuição para a distribuição das espécies foram a Temperatura Média Diurna, Temperatura Sazonal e Temperatura média do trimestre mais úmido. Uma nova espécie de distribuição restrita foi identificada e elaborado o modelo potencial de distribuição com fins conservacionistas indicando novas áreas de ocorrência. A diversidade micromorfológica foliar é representada por uma diversidade de tricomas, que não correspondem aos padrões de distribuição e de tipos vegetacionais, além de destacar o primeiro registro de estrutura secretora no pecíolo de *Solanum*. Portanto, observou-se um padrão de distribuição mais amplo do que atualmente conhecido para a seção *Erythrotrichum*, muitas delas com poucos registros, ameaçadas e pobremente coletadas, com uma elevada diversidade micromorfológica dos tricomas foliares. Além da descoberta de uma nova espécie e novidades morfológicas no gênero *Solanum*.

Palavras-chave: Endemismo. Modelos. Região Neotropical. Solanales. Tricomas.

ABSTRACT

In order to understand the species distribution pattern, the influence of environmental variables on the distribution and the leaf micromorphological diversity of plants occurring in the neotropics, representatives of *Solanum* subg. *Leptostemonum* (Solanaceae) were selected. *Solanum* is characterized by species with significant economic importance, with recognized diversity, richness and endemism in the Neotropical region, in addition to high leaf morphological plasticity. The present study had as objectives 1) to elucidate the current distribution pattern of *Solanum* section *Erythrotrichum*, identifying the richness, diversity and environmental variables that influence the distribution of the taxa from the modeling, 2) to elaborate model of environmental suitability of a new species with for conservation purposes, 3) to relate the morphological pattern of leaf trichomes to the distribution patterns and vegetation types where the species occur, and 4) to describe the morphology and histochemistry of the first record of the petiolar gland in *Solanum*. For that, occurrence data were obtained from field collections, visits to national/international herbarium, specialized literature and analysis of collections available *online*. The environmental variables were obtained from Wordclim. The distribution models were developed in the program R. The leaf micromorphological diversity was analyzed using usual techniques in anatomy and scanning electron microscopy. The section *Erythrotrichum* is exclusively neotropical, with 25 species distributed in seven domains, 25 provinces, with eight distribution patterns. The richness of the domains are Paraná and Chaco, and the Atlântica, Caatinga and Floresta do Paraná provinces. Brazil has the greatest wealth, diversity and endemism, in addition to new records and species in danger of extinction. The environmental variables with the greatest contribution to species distribution were the Mean Diurnal Range, Temperature Seasonality and Mean Temperature of Wettest Quarter. A new species of restricted distribution was identified and the potential distribution model for conservation purposes was elaborated, indicating new areas of occurrence. The leaf micromorphological diversity is represented by a diversity of trichomes, which do not correspond to the distribution patterns and vegetation types, in addition to highlighting the first record of secretory structure in the *Solanum* petiole. Therefore, a broader distribution pattern than that currently known for section *Erythrotrichum* was observed, many of them with few records, threatened and poorly collected, with a high micromorphological diversity of leaf trichomes. In addition to the discovery of a new species and morphological novelties in the genus *Solanum*.

Keywords: Endemism. Models. Neotropical region. Solanales. Trichomes.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – Domínios e províncias com ocorrências das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*, seguindo a classificação de Morrone (2014). Províncias: (1) Xingu-Tapajós, (2) Guianan Lowlands, (3) Napo, (4) Pantepuí, (5) Pará, (6) Roraima, (7) Caatinga, (8) Cerrado, (9) Chaco, (10) Chiapa, (11) Península de Yucatá, (12) Mosquito, (13) Veracruzana, (14) Cauca, (15) Chocó-Darién, (16) Guajira, (17) Guatuso-Talamanca, (18) Puntarenas-Chiriquí, (19) Venezuelana, (20) Atlântica, (21) Floresta do Paraná, (22) Madeira, (23) Rondônia, (24) Ucauali, e (25) Yungas. Mapa modificado de Löwenberg-Neto (2014). 58
- Figura 2 – Riqueza (A) de espécies e diversidade (B) de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical por quadrícula 1° x 1°. 60
- Figura 3 – A. Padrões de distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*: América Central e do Sul (Violeta); Amplo América do Sul (Verde escuro), América do Sul Ocidental (Rosa); América do Sul Ocidental Amazônico (Preto); América do Sul Norte-Amazônico (Verde claro); Brasil Nordeste (Magenta), Brasil Sudeste (Azul); e Brasil Sul-Centro-Oriental (Laranja). B. Padrão América Central e do Sul (*S. accrescens*, *S. erythrotrichum*, *S. velutinum*). C. Padrão América do Sul Norte-Amazônico (*S. mesopliarthrum*, *S. rubiginosum*). D. Padrão América do Sul Ocidental (*S. abutilifolium*, *S. megaspermum*, *S. urubambaense*). E. Padrão América do Sul Ocidental Amazônico (*S. fulvidum*). F. Padrão Amplo América do Sul (*S. paludosum*, *S. rhytidoandrum*, *S. robustum*). G. Padrão Brasil Sul-Centro-Oriental (*S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*). H. Padrão Brasil Nordeste (*S. absconditum*, *S. apiculatum*, *S. diamantinense*, *S. eitenii*, *S. jabrense*, *S. megalonyx*, *S. stagnale*). I. Padrão Brasil Sudeste (*S. insidiosum*, *S. pycnanthemum*, *S. velleum*). 61
- Figura 4 – Modelo de adequabilidade climática para *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical. As áreas em vermelho indicam elevada adequabilidade climática, enquanto as áreas azuis indicam baixa adequação climática. 66

Figura 5	– <i>Solanum graniticola</i> V.S. Sampaio & Gouvêa. A. Flowering and fruiting branch. B. Monoclinous flower. C. Staminate flower. D. Fruiting calyx. E. Seed.	91
Figura 6	– <i>Solanum graniticola</i> V.S. Sampaio & Gouvêa. A. Refúgio de Vida Silvestre Pedra da Andorinha, location of the type specimens. B. Habit. C. Aculeate branch with a hummingbird nest. D. Leaves and buds. E. Monoclinous flower. F. Fruits. All photos by V. S. Sampaio and E. B. Souza.	92
Figura 7	– SEM micrographs of <i>Solanum graniticola</i> V.S. Sampaio & Gouvêa. A–B. Adaxial surface of leaf with porrect-stellate glandular and eglandular trichomes. C–D. Abaxial surface of leaf with glandularstellate porrect to multiangulate trichomes. E. Fruit epicarp with glandular-stellate trichomes and a well-developed midpoint. F. Seed.	93
Figura 8	– The mean environmental suitability model for <i>Solanum graniticola</i> . Red areas indicate high environmental suitability, while blue areas indicate low environmental suitability.	94
Figura 9	– Mean environmental suitability model for <i>Solanum graniticola</i> in protected areas of northeastern Brazil.	94
Figura 10	– Tipos de tricomas. (A) Glandulares. (B) Simples. (C) Estrelados. (D) Conjugados. Abreviaturas: Cabeça glandular clavada (cgc), cabeça glandular globosa (cgg), pedicelo (p), pedicelo pluricelular unisseriado (ppu), pedicelo unicelular (pu), simples pluricelular unisseriado (spu), simples unicelular (su), raio central (rc), raio central glandular (rcg), raio lateral (rl), raio lateral glandular (rlg).	114
Figura 11	– (A-B) <i>Solanum absconditum</i> (face adaxial). (C) <i>Solanum abutilifolium</i> (face adaxial). (D-E) <i>Solanum apiculatum</i> (face adaxial). (F-G) <i>Solanum apiculatum</i> (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 2–Glandular pedicelado pluricelular, 3–Simples unicelular lanceolado, 4–Porrectoestrelado séssil com raio central apiculado unicelular, 6–Porrectoestrelado séssil com raio central curto unicelular, 15–Porrectoestrelado glandular séssil com raio central curto unicelular,	

16–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central igual ao raio lateral,
 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular.
 Barra de escalas: A = 500 μm , B = 200 μm , C = 500 μm , D = 500 μm , E =
 200 μm , F = 300 μm , G = 400 μm 121

Figura 12 – (A) *Solanum cordifolium* (face adaxial). (B) *Solanum cordifolium* (face
 adaxial). (C-D) *Solanum decompositiflorum* (face abaxial). (E) *Solanum
 decorum* (face adaxial). (F) *Solanum diamantinense* (face abaxial).
 Morfotipos: 2–Glandular pedicelado pluricelular, 3–Simples unicelular
 lanceolado, 16–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central igual ao
 raio lateral, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo
 pluricelular, 18–Porrectoestrelado glandular séssil com raio central
 bicelular, 19–Porrectoestrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio
 central curto unicelular, 25– Multiangulado glandular pedicelado
 plurisseriado. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 500 μm , C = 300 μm , D
 = 300 μm , E = 200 μm , F = 400 μm 123

Figura 13 – (A-B) *Solanum eitenii* (face adaxial). (C) *Solanum eitenii* (face abaxial). (D)
Solanum fulvidum (face adaxial). (E-F) *Solanum fulvidum* (face abaxial).
 Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 6–Porrecto-estrelado séssil
 com raio central curto unicelular, 8–Porrecto-estrelado séssil com raio
 central bicelular, 9– Porrecto-estrelado séssil com raio central longo
 pluricelular, 20–Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com
 raio central curto bicelular. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 300 μm , C =
 300 μm , D = 500 μm , E = 500 μm , F = 400 μm 125

Figura 14 – (A–B) *Solanum insidiosum* (face adaxial). (C) *Solanum jabrense* (face
 adaxial). (D–E) *Solanum jabrense* (face abaxial). (F) *Solanum megalonyx*
 (face adaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular,
 2–Glandular pedicelado pluricelular, 4–Simples pluricelular unisseriado,
 5–Porrecto-estrelado séssil com raio central apiculado unicelular, 16–
 Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central igual ao raio lateral,
 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular,
 24–Multiangulado glandular séssil. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 100
 μm , C = 500 μm , D = 200 μm , E = 200 μm , F = 500 μm 126

Figura 15 – (A) *Solanum paludosum* (face adaxial). (B) *Solanum paludosum* (face abaxial). (C) *Solanum pycnanthemum* (face adaxial). (D) *Solanum pycnanthemum* (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 5–Porrecto-estrelado séssil com raio central apiculado unicelular, 9–Porrecto-estrelado séssil com raio central longo pluricelular, 14–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central apiculado unicelular, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular, 24–Multiangulado glandular séssil. Barra de escalas: A = 300 μm , B = 100 μm , C = 500 μm , D = 500 μm 127

Figura 16 – (A) *Solanum rhytidoandrum* (face adaxial). (B) *Solanum rhytidoandrum* (face abaxial). (C) *Solanum robustum* (face adaxial). (D) *Solanum robustum* (face abaxial). (E) *Solanum rubiginosum* (face adaxial). (F) *Solanum stagnale* (face abaxial). (G) *Solanum velleum* (face abaxial). (H) *Solanum velutinum* (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 5–Porrecto-estrelado séssil com raio central apiculado unicelular, 6–Porrecto-estrelado séssil com raio central curto unicelular, 7–Porrecto-estrelado séssil com raio central igual ao raio lateral, 10– Porrecto-estrelado pedicelado plurisseriado com raio central curto unicelular, 13– Multiangulado séssil, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular, 21–Porrectoestrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central longo pluricelular. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 300 μm , C = 300 μm , D = 300 μm , E = 500 μm , F = 300 μm , G = 500 μm , H = 300 μm 128

Figura 17 – *Solanum fernandesii* V.S. Sampaio & R. Moura. A – Ramo vegetativo e reprodutivo. B – Flor. C – Glândula peciolar na base da folha. D – MEV da glândula peciolar, vista frontal. E – MEV da glândula peciolar, secção longitudinal. F – MEV, tricomas glandulares na epiderme da glândula peciolar. G – Cabeça secretora dos tricomas. Barras de escalas: D = 500 μm , E = 300 μm , F = 100 μm , G = 20 μm 148

Figura 18 – Caracterização anatômica da glândula peciolar em *S. fernandesii*, observada nas secções transversais (A, C e D) e paradérmicas (B) do pecíolo. A - A cabeça secretora da glândula é composta por vários tricomas secretores

subdivididos em 4 a 5 camadas do parênquima colunar. A vascularização principal do pecíolo é composta por feixes vasculares bicolaterais e 1 a 2 feixes acessórios são encontrados dentro ou perto das projeções do pecíolo de cada lado. B - Tricomas secretores com cabeça bicelular. C, D - Detalhe dos tricomas secretores. E - Tricomas glandulares, unisseriados, clavados, observados principalmente nas projeções do pecíolo. Seta simples – feixes acessórios; seta dupla – idioblastos com cristais de areia; Fc, célula do pé; Ph, floema; Sc, célula secretorial; St, pedúnculo; Xy, xilema. Barras de escala: A = 200 μm , B = 100 μm , C = 50 μm , D = 20 μm 150

Figura 19 – Testes histoquímicos da glândula peciolar em *S. fernandesii*. A - Cloreto férrico III. B- Ácido tânico. C. Ácido Periódico Schiff (PAS). D-E. Vermelho de Rutênio. F Xilidine Ponceau (XP). G. Vermelho de Sudan. H. NADI. Barra de escala: 20 μm 151

LISTA DE TABELAS

Tabela 1	– Lista dos táxons posicionados em <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i> (Agra, 2008) e do clado <i>Erythrotrichum</i> (Stern, Agra & Bohs, 2011).	52
Tabela 2	– Variáveis bioclimáticas selecionadas e extraídas do WordClim (http://www.worldclim.org , Hojmans et al., 2005) para a construção dos modelos de adequabilidade ambiental para <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i>	53
Tabela 3	– Distribuição das espécies de <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i> nas sub-regiões, domínios, províncias e países de ocorrência.	54
Tabela 4	– Padrões, distribuição e tipo vegetacional das espécies de <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i> na região Neotropical. Abreviaturas dos tipos vegetacionais: Campinarana (CAM), Cerrado (CER), Savana Amazônica (SAM), Floresta Estacional Semidecidual (FES), Floresta Ciliar (FC), Floresta ombrófila (FO), Florestas Tropicais Montanas (FTM), Floresta Estacional Decidual (FED), Afloramento Rochoso (AFR), Restinga (RES), Campo Rupestre (CR), Caatinga (CAA), Campo de Altitude (CA), Floresta Terra Firme (FTF).	63
Tabela 5	– Desempenho dos algoritmos e métodos com a média e desvio padrão.	67
Tabela 6	– Set of predictor variables used in the seven axes of the Principal Component Analysis, accounting for $\pm 78\%$ of data variation in the environmental suitability models for <i>Solanum graniticola</i>	90
Tabela 7	– Protected areas of Ceará with the environmental suitability for <i>Solanum graniticola</i>	95
Tabela 8	– Performance of the environmental suitability models evaluated with the jackknife test. Each model was constructed with n-1 occurrence records. Success (1) or failure (0) in predicting the excluded occurrence record.	96
Tabela 9	– Principal morphological characters distinguishing <i>S. graniticola</i> V.S. Sampaio & Gouvêa from <i>S. buddleifolium</i> Sendtn. and <i>S. thomasiifolium</i> Sendtn.	97

Tabela 10 – Lista de espécies de <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i> utilizadas para os estudos micromorfológicos foliares, com as respectivas informações de localidade (estado/país), herbário e número (voucher), domínio biogeográfico e tipo vegetacional. Abreviaturas: Caatinga (CAA), Campo de altitude (CA), Cerrado (CER), Campo Rupestre (CR), Floresta ciliar (FC), Floresta ombrófila (FO), Floresta Estacional Decidual (FED), Floresta estacional semidecidual (FES), Floresta de Terra Firme (FTF) e Savana Amazônia (SVA).	115
Tabela 11 – Tipos e morfotipos de tricomas foliares das espécies de <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i>	117
Tabela 12 – Distribuição de tricomas presentes nas folhas das espécies de <i>Solanum</i> seção <i>Erythrotrichum</i> . FD = face adaxial da lâmina foliar; FB = face abaxial da lâmina foliar. As numerações dos tricomas seguem a Tabela 1 complementados com figuras. *Tricoma predominante.	119
Tabela 13 – Lista de espécimes analisados de <i>Solanum fernandesii</i> V.S. Sampaio & R. Moura.	149

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	19
2	CAPÍTULO 1 – PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, RIQUEZA, DIVERSIDADE E MODELAGEM DE ADEQUABILIDADE CLIMÁTICA DE <i>SOLANUM</i> SEÇÃO <i>ERYTHROTRICHUM</i> (SOLANACEAE)	24
3	CAPÍTULO 2 – DESCRIPTION OF A NEW SPECIES OF SPINY <i>SOLANUM</i> (SOLANACEAE) FROM ROCKY OUTCROPS OF NORTHEASTERN BRAZIL, WITH MODELING OF ITS ENVIRONMENTAL SUITABILITY	68
4	CAPÍTULO 3 – O PADRÃO MORFOLÓGICO DOS TRICOMAS FOLIARES CORRESPONDEM AO PADRÃO DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES DE <i>SOLANUM</i> SEÇÃO <i>ERYTHROTRICHUM</i>	98
5	CAPÍTULO 4 – NOVIDADES MORFOLÓGICAS EM SOLANACEAE: GLÂNDULA SECRETORA NO PECÍOLO DE <i>SOLANUM FERNANDESII</i> V.S. SAMPAIO & R. MOURA	130
6	CONSIDERAÇÕES FINAIS	152
	REFERÊNCIAS	153
	APÊNDICE A – LISTA DE EXSICATAS	166
	ANEXO A – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO BOTANICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY	211
	ANEXO B – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO SYSTEMATIC BOTANY	212
	ANEXO C – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO ANNALS OF BOTANY	213
	ANEXO D – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO PLANT BIOLOGY	214

1 INTRODUÇÃO

A influência dos fatores e processos ambientais na distribuição e estrutura espacial das populações vem sendo debatida ao longo do tempo pela teoria de nicho. A definição de nicho como o local que uma dada espécie ocupa na natureza foi proposta por Grinnell (1917), sendo determinado pelos seus requisitos abióticos, preferências alimentares, características do microhabitat, e especializações quanto ao uso do ambiente ao longo do tempo (PIANKA, 2000; CHASE; LEIBOLD, 2003). Após o conceito de nicho Grinnelliano, foram propostos outros conceitos por Elton (1933) e Hutchinson (1957).

Elton (1933) definiu o nicho de um organismo como o seu modo de vida, o papel funcional dentro da comunidade, não considerando as condições abióticas. Posteriormente, Hutchinson (1957) definiu o nicho como o hipervolume n-dimensional limitado pelas interações com outros organismos, que envolve todas as respostas fisiológicas às condições do meio e depende da existência de recursos e tolerância às condições, sob as quais as populações apresentam taxa de crescimento positivo. Tal conceito é distinto em nicho fundamental e realizado. O fundamental é definido como o conjunto de todas as condições ambientais e recursos requeridos que permitem o crescimento e a reprodução da espécie na ausência de fatores bióticos limitantes, como predação e competição. Já o nicho realizado é a parte do nicho fundamental onde a espécie persiste na presença de competidores e predadores (WIENS *et al.*, 2009).

A partir do conceito da teoria de nicho foi possível elaborar ferramentas ecológicas para compreender hipóteses biogeográficas, distribuição potencial e padrões de distribuição, assim como auxiliar nos aspectos de conservação das espécies (GUISAN; THULLER, 2005; PEARSON *et al.*, 2007), com o uso da abordagem de modelagem de nicho ecológico ou modelagem de adequabilidade ambiental. Essa ferramenta consiste em um processamento computacional que combina dados de ocorrência de uma ou mais espécies com variáveis ambientais, construindo assim uma representação das condições requeridas pelas espécies (GIANINI *et al.*, 2012). Ao integrar ocorrências conhecidas das espécies com os dados das camadas ambientais, é possível determinar os principais locais de condições ambientais onde as espécies podem ocorrer, e, portanto, ter o entendimento do seu nicho aproximado (GRAHAM *et al.*, 2004).

Muitos desses estudos com a modelagem de adequabilidade ambiental vêm sendo desenvolvidos para várias linhagens de espécies de plantas e animais da região Neotropical (BELL *et al.*, 2013; SÄRKINEN; GONZÁLES; KNAPP; 2013; CLÉMENT *et al.*, 2014).

Museus, herbários e literatura histórica são fontes ricas de informações sobre registros de ocorrência das espécies (NEWBOLD, 2010) e estão se tornando cada vez mais disponíveis por meio da internet (GRAHAM *et al.*, 2004). Tais informações, aliadas aos avanços tecnológicos de softwares e banco de dados climáticos, estão sendo facilmente disponíveis para a construção e desenvolvimento dos modelos de distribuição de espécies (ELITH *et al.*, 2006; PHILLIPS; ANDERSON; SCHAPIRE, 2006).

A modelagem de adequabilidade ambiental permite explorar uma ampla gama de assuntos, desde aspectos da teoria ecológica e evolutiva até aplicações em conservação (GRAHAM *et al.*, 2004) como, por exemplo, delinear estratégias e áreas prioritárias para conservação (SOBRAL-SOUZA; FRANCINI; LIMA-RIBEIRO, 2015); identificar novas populações de espécies raras e/ou ameaçadas (FERRER-SÁNCHEZ; RODRÍGUEZ-ESTRELLA, 2016); analisar o potencial de invasão de uma espécie exótica (PADALIA; SRIVASTAVA; KUSHWAHA, 2014); indicar a distribuição geográfica de uma espécie no passado e fazer previsões sobre a sua distribuição futura (LIMA-RIBEIRO; DINIZ-FILHO, 2012; FRANKLIN *et al.*, 2015; RAY; BEHERA; JACOB, 2016).

Sabe-se que as condições e recursos do ambiente, além de influenciarem na distribuição das espécies, também atuam na estrutura morfológica, anatômica e fisiológica dos indivíduos (GRATANI, 2014). Tanto para as plantas quanto para os animais, há evidências de que as mudanças nas características funcionais e estruturais dos indivíduos estão associadas aos fatores ambientais a que estão expostos (GRIME; MACKEY, 2002). A variabilidade morfológica relacionada às variações do ambiente possibilita aos organismos sésseis, como as plantas, experimentarem habitats distintos, explorarem nichos mais ricos em recursos e ampliarem suas possibilidades de distribuição geográfica (GIANOLI; VALLADARES, 2012; GRATANI, 2014).

Como grupo modelo para o estudo da modelagem investigando os padrões de distribuição, identificando variáveis ambientais que apresentam maior influência na distribuição e novas áreas de ocorrência com fins de conservação investigamos espécies do gênero *Solanum*, que pertence à família Solanaceae. O gênero é constituído por cerca de 1.400 espécies distribuídas em todos os continentes temperados e tropicais (AUBRIOT *et al.*, 2016), porém mais diverso na região Neotropical. *Solanum* compreende espécies registradas em uma ampla variedade de habitats e são diversas quanto à forma de crescimento, variando desde ervas a grandes árvores. Trata-se, portanto, de um gênero potencialmente importante para avaliar os padrões de diversidade em todo o continente americano.

O elevado número de espécies e plasticidade morfológica de *Solanum* levou muitos especialistas a proporem numerosos sistemas de classificação infragenérica, com subgêneros e seções (SEITHE, 1962; D'ARCY, 1972; WHALEN, 1984; NEE, 1999). No entanto, estudos moleculares recentes alteraram posições e composições de alguns táxons, permitindo um melhor entendimento do gênero por elucidar vários clados dentro de *Solanum* (STERN; AGRA; BOHS, 2011; SÄRKINEN *et al.*, 2013).

Dentre as seções de *Solanum*, destaca-se *Erythrotrichum* Child., endêmica da região Neotropical, com espécies distribuídas desde o sul do México, América Central e América do Sul, tendo o Brasil como o seu principal centro de diversidade e endemismo (AGRA, 2008; STERN; AGRA; BOHS, 2011). De acordo com a revisão taxonômica realizada por Agra (2000), a seção *Erythrotrichum* abrange 23 espécies caracterizadas pela presença de acúleos comprimidos lateralmente na base e recurvos no ápice dos ramos e folhas, unidade simpodial plurifoliada, indumento ferrugíneo com tricomas estrelado-glandulares, flores monoclinas e estaminadas, e frutos com o epicarpo glandular-pubescente.

Em estudos filogenéticos recentes para as espécies aculeadas, o clado *Leptostemonum*, congruente com *Solanum* subgênero *Leptostemonum* (Dunal) Bitter, monofilético e rico dentro do gênero com cerca de 450 espécies, possui vários clados a serem melhor definidos (STERN; AGRA; BOHS, 2011; AUBRIOT; SINGH; KNAPP, 2016). Dentre eles, como representante da seção aqui em estudo temos o clado *Erythrotrichum*. Este congruente morfológicamente com as classificações de Whalen (1984) e Nee (1999). Porém, a composição de espécies difere, no qual quatro espécies de outras seções (= clados) são incluídas em *Erythrotrichum*.

Além disso, revela novas delimitações de espécies para os clados *Gardneri* e *Thomasiifolium*, ambos compostos por espécies aculeadas dentro de *Solanum* subg. *Leptostemonum*. O clado *Gardneri* é recentemente formado com espécies nativas do leste central do Brasil, Caribe e Peru, sendo morfológicamente difícil (STERN; AGRA; BOHS, 2011). Sendo assim, são necessários estudos morfológicos e ecológicos para elucidar sua composição. Semelhante a dificuldade de reconhecer as espécies morfológicamente, temos o clado *Thomasiifolium*, grupo irmão do clado *Erythrotrichum*, contendo dois grupos distintos pela forma de vida, um grupo formado por arbustos e o outro por lianas.

De modo geral, as espécies de *Solanum* têm uma taxonomia difícil devido a elevada plasticidade morfológica das estruturas vegetativas. Principalmente a plasticidade morfológica encontrada nas espécies que compõem a seção *Erythrotrichum* com destaque para as folhas, onde se observam variações de forma, indumento e tricomas (AGRA, 2000). A composição

atual de *Solanum* seção *Erythrotrichum* revela espécies ocorrentes em áreas restritas, sendo frequentemente consideradas raras, com poucos registros de coleta e escassez de informações ecológicas abordando habitat, distribuição e conservação (AGRA, 2000; STEHMANN *et al.*, 2013). Portanto, estudos biogeográficos e de conservação, considerando novas ferramentas ecológicas no entendimento da distribuição das espécies são importantes para definir e delimitar estudos taxonômicos, especialmente em grandes gêneros de plantas como *Solanum*.

Diante do exposto, esse estudo procurou-se refinar os estudos taxonômicos, biogeográficos e ecológicos das espécies pertencentes a *Solanum* subg. *Leptostemonum*, com destaque para a seção *Erythrotrichum* buscando compreender o atual padrão de distribuição, novas áreas potenciais de ocorrência das espécies, quais fatores climáticos que atuam na distribuição, e relacionar o padrão morfológico dos tricomas foliares com o habitat e padrão de distribuição das espécies. Além de apresentar uma nova espécie de *Solanum*, endêmica e rara, pertencente ao clado Thomasiifolium, utilizando a ferramenta ecológica da modelagem de distribuição potencial para revelar novas áreas de ocorrência e reforçar áreas de conservação. E por fim, destacar novidades morfológicas em estruturas secretoras presentes nas folhas de *Solanum* clado Gardneri.

Dessa forma, essa tese está organizada em quatro capítulos, a seguir:

Capítulo 1 – Padrões de distribuição, riqueza, diversidade e modelagem de adequabilidade climática de *Solanum* seção *Erythrotrichum* (Solanaceae). Esse trabalho objetivou identificar os padrões de distribuição, áreas de riqueza e diversidade, e as variáveis ambientais que influenciam na distribuição das espécies a partir da modelagem de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical. Esse artigo será submetido ao periódico Botanical Journal of the Linnean Society.

Capítulo 2 – Description of a New Species of Spiny *Solanum* (Solanaceae) from Rocky Outcrops of Northeastern Brazil, with Modeling of Its Environmental Suitability. Esse trabalho objetivou na descrição morfológica, estudos de distribuição geográfica, habitat, ecologia, *status* de conservação informal e modelos de adequabilidade ambiental de uma nova espécie registrada para Afloramentos Rochosos graníticos e Floresta Estacional Decidual do domínio fitogeográfico da Caatinga. Esse artigo está publicado no periódico Systematic Botany.

Capítulo 3 – O padrão morfológico dos tricomas foliares correspondem ao padrão de distribuição de espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*? Esse trabalho objetivou caracterizar morfológicamente os tipos de tricomas foliares dos representantes da seção *Erythrotrichum* do Brasil e verificar se o padrão morfológico dos tricomas estão

correlacionados com o padrão de distribuição e tipos vegetacionais onde as espécies ocorrem. Esse artigo será submetido ao periódico *Annals of Botany*.

Capítulo 4 – Novidades morfológicas em Solanaceae: glândula secretora no pecíolo de *Solanum fernandesii* V.S. Sampaio & R. Moura. Esse trabalho objetivou investigar a anatomia e a histoquímica da estrutura glandular denominada de nectário extrafloral de *S. fernandesii*, espécie recentemente descrita, visando ampliar o conhecimento sobre a morfologia, e possível papel desempenhado por esta estrutura. Esse artigo será submetido ao periódico *Plant Biology*.

Sendo assim, cada capítulo está apresentado na forma de artigo, seguindo as regras do periódico escolhido para publicação.

2 CAPÍTULO 1

Padrões de Distribuição, Riqueza, Diversidade e Modelagem de Adequabilidade

Climática de *Solanum* seção *Erythrotrichum* (Solanaceae)

Valéria da Silva Sampaio^{1,*}, Leandro José-Silva² & Maria Iracema Bezerra Loiola¹

¹Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Av. Mister Hull s.n., Bloco 906, Campus do Pici Prof. Prisco Bezerra, 60440-900, Fortaleza, Ceará, Brasil.

²Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Av. Alberto Lamago, 2000, Campos dos Goyatacazes, 28013-20, Rio de Janeiro, Brasil.

*Corresponding author. E-mail: valeriasampaio**bio**@gmail.com

Short title: Distribution and Modeling in *Solanum* section *Erythrotrichum*.

ABSTRACT

We present a study of distribution pattern, richness, diversity and modeling of *Solanum* section *Erythrotrichum* (Solanaceae), from extensive field work, analysis of collections of Brazilian and international herbaria including type specimens, database and specialized literature. This study complements distribution and richness data of section *Erythrotrichum* in the Neotropical region, as well as indicating new species occurrence areas from the modeling. Species were included in bioregions, domains and provinces. The section is composed of 25 species, exclusively Neotropical, distributed in two subregions, seven domains and 25 provinces. Eight distribution patterns are presented here: Central and South America (3 spp.), Broad South America (3 spp.), Western South America (3 spp.), Amazonian Western South America (1 sp.), North-Amazonian South America (2 spp.), Northeast Brazil (7 spp.), Southeast Brazil (3 spp.) and South-Central-Eastern Brazil (3 spp.). Two centers of wealth and diversity occur in the Northeast and Southeast regions of Brazil. Climate suitability modeling shows areas most likely to occur in the Chaco, Mesoamerican, and Paraná domains. New records and ecological information of the species are provided.

Keywords: geographic distribution - endemism - Neotropical Region - Solanales - *Solanum* subgenus *Leptostemonum*.

RESUMO

Investigamos os padrões de distribuição, riqueza, diversidade e modelagem de espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* (Solanaceae), a partir de extenso trabalho de campo, análises de espécimes de herbários nacionais e estrangeiros, incluindo espécimes-tipo, banco de dados e literatura especializada. Este estudo complementa dados de distribuição e riqueza de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical, além de indicar novas áreas de ocorrência das espécies a partir da modelagem. As espécies foram enquadradas em bioregiões, domínios e províncias. A seção *Erythrotrichum* é composta por 25 espécies, exclusivamente neotropicais, distribuídas em duas sub-regiões, sete domínios e 25 províncias. São aqui apresentados oito padrões de distribuição: América Central e do Sul (3 spp.), Amplo América do Sul (3 spp.), América do Sul Ocidental (3 spp.), América do Sul Ocidental Amazônico (1 sp.), América do Sul Norte-Amazônico (2 spp.), Brasil Nordeste (7 spp.), Brasil Sudeste (3 spp.) e Brasil Sul-Centro-Oriental (3 spp.). Dois centros de riqueza e diversidade ocorrem nas regiões Nordeste e Sudeste do Brasil. A modelagem de adequabilidade climática evidencia áreas com maior probabilidade de ocorrência no domínio Chaco, Mesoamericano e Paraná. Novos registros e informações ecológicas das espécies são fornecidos.

Palavras-chave: distribuição geográfica – endemismo – Região Neotropical – Solanales – *Solanum* subgênero *Leptostemonum*.

1 INTRODUÇÃO

Solanum é o mais diverso gênero da família Solanaceae e um dos maiores de Angiospermas Eudicotiledôneas (Hunziker, 2001). Compreende cerca de 1400 espécies distribuídas em todos os continentes temperados e tropicais, com centro primário de diversidade e endemismo na América do Sul (Nee, 1999; Hunziker, 2001; Agra, 2000; Olmstead *et al.*, 2008).

Várias espécies de *Solanum* são de ampla distribuição, porém há muitas com distribuição restrita, que crescem apenas em locais não antropizados. A perda de extensão e de qualidade do habitat tem sido a maior ameaça, especialmente para as espécies com distribuição restrita e não protegidas em Unidades de Conservação (Stehmann *et al.*, 2013).

Com elevado número de espécies e alta plasticidade morfológica, muitos especialistas propuseram numerosos sistemas de classificação infragenérica, com subgêneros e seções (eg. Seithe, 1962; D'Arcy, 1972; Whalen, 1984; Nee, 1999). Dentre as seções, destaca-se *Erythrotrichum* Child, com 23 espécies, endêmico da região Neotropical, com espécies distribuídas em zonas ecológicas xéricas e méxicas desde o sul do México, América Central e América do Sul, tendo o Brasil como o seu principal centro de diversidade e endemismo (Agra, 2000, 2008). Segundo Stern, Agra & Bohs (2011), espécies de *Erythrotrichum* apresentam três centros de diversidade: América Central, Nordeste do Brasil e os Andes do Peru e Equador.

Seus representantes são caracterizados principalmente por serem arbustos a árvores, aculeadas, com folhas simples e uma diversidade de indumento e tricomas (simples, glandulares, estrelados e variações destes), inflorescências cimeiras, flores pentâmeras, monoclinas e estaminadas, frutos do tipo baga e sementes numerosas (Agra, 2000). As espécies habitam áreas abertas e antropizadas de florestas úmidas, restingas, tabuleiros e áreas do domínio do semiárido, ocorrendo em uma variedade de solos, desde profundos e bem drenados até solos rasos, arenosos e argilosos (Agra, 2007).

De acordo com a revisão taxonômica realizada por Agra (2000), as espécies de *Erythrotrichum* foram evidenciadas com cinco padrões de distribuição: 1) restrita ao Nordeste do Brasil; 2) restrita ao sudeste do Brasil; 3) restrita aos Andes; 4) restrita à América Central; e 5) ampla distribuição. No entanto, esses padrões de distribuição não incluem espécies que posteriormente foram adicionadas por Agra (2007, 2008) a partir de estudos de distribuição e diversidade de *Solanum* subgênero *Leptostemonum* no Brasil. Em Agra (2007), a autora destaca as áreas de endemismos, as espécies endêmicas e por quais estados as espécies se distribuem no Brasil. Posteriormente, em Agra (2008), quatro novas espécies (*S. absconditum* Agra, *S. eitenii* Agra, *S. megaspermum* Agra e *S. urubambaense* Agra) e chave de identificação para as espécies da seção são descritas e fornecidas.

Em recentes estudos filogenéticos de Stern, Agra & Bohs (2011), algumas espécies dos tratamentos taxonômicos realizados com *Solanum* seção *Erythrotrichum* por Whalen (1984), Nee (1999) e Agra (2004, 2007, 2008) foram utilizadas para análises moleculares com objetivo de elucidar a evolução das espécies consideradas aculeadas (*Solanum* subgênero *Leptostemonum*) definindo clados dentro de *Solanum*. A partir dessas análises verificou-se a composição do clado *Erythrotrichum* representado por 12 espécies (Stern, Agra & Bohs 2011). No entanto, essa nova composição de espécies para o clado não incluem todas as espécies tratada para a seção *Erythrotrichum* (Tabela 1).

No Brasil, a seção *Erythrotrichum* abrange 19 espécies (Agra, 2000, 2007, 2008) das quais 13 são endêmicas, com dois centros de diversidade e endemismo, o sudeste costeiro, abrangendo a Mata Atlântica, com 10 espécies e seis endêmicas, e a Caatinga do nordeste, com 12 espécies e cinco endêmicas (Agra, 2007). Tanto a riqueza como o endemismo de espécies da seção estão bem representados no Brasil, um dos países com os maiores índices de diversidade biológica do mundo, abrigando dois *hotspots* (Mata Atlântica e Cerrado), e com crescente número de descobertas de espécies novas, raras e endêmicas (Giacomin & Stehmann,

2012; Giacomini *et al.*, 2014; Sampaio & Agra 2016; Agra & Stehmann, 2016; Sampaio *et al.*, 2019).

No entanto, existem ainda grandes lacunas de conhecimento sobre a distribuição de espécies do gênero no Brasil e demais países, em especial nas regiões dos Andes. Estudos biogeográficos com espécies da seção *Erythrotrichum* são incipientes e são importantes para compreender a distribuição e os fatores ambientais que atuam na distribuição das espécies da seção e do gênero *Solanum*. Buscas das espécies em novas áreas de coleta e estudos taxonômicos e ecológicos com as espécies da seção *Erythrotrichum* são necessárias (Stern, Agra & Bohs 2011).

Aliada ao estudo de distribuição geográfica de espécies destacam-se métodos de modelagem. O uso da modelagem de adequabilidade ambiental permite identificar padrões de distribuição, novas áreas de ocorrência, avaliar potencial de ameaça de espécies e indicar variáveis ambientais que apresentam maior influência na distribuição dos táxons (Williams *et al.*, 2009; Giannini *et al.*, 2012; Särkinen, Gonzáles & Knapp, 2013; Sampaio *et al.*, 2019). Esta abordagem complementa estudos biogeográficos, taxonômicos e ecológicos.

Para tanto, esse estudo tem como perguntas: Quais os padrões de distribuição, áreas de riqueza e diversidade das espécies que compõem *Solanum* seção *Erythrotrichum*? A modelagem potencial identifica novas áreas de distribuição para as espécies da seção *Erythrotrichum*? Buscaremos assim identificar os padrões e as áreas potenciais de distribuição, riqueza e diversidade de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

A região Neotropical abrange desde o centro do México até o sul da América do Sul, incluindo a América Central e ilhas do Caribe (Antonelli & Sanmartín, 2011). Abriga áreas de elevado endemismo, incluindo “hotspots” (eg. Andes Tropical, Florestas Mesoamericanas, Ilhas do

Caribe, Floresta Atlântica e Cerrado do Brasil, Chocó-Darién no Equador Ocidental e região central do Chile) de espécies de plantas vasculares e grupos de vertebrados como mamíferos, aves, répteis e anfíbios (Myers *et al.* 2000).

Na região Neotropical são reconhecidas três sub-regiões (Antilhas, Brasileira e Chaquenha), duas zonas de transição (México e América do Sul), sete domínios (Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Mesoamericano, Pacífico, Paraná e Sul Brasileiro) e 53 províncias (Morrone, 2014). Neste estudo, utilizamos esses critérios para as análises de distribuição das espécies.

2.2 ANÁLISE DE PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO, RIQUEZA E DIVERSIDADE

Obtivemos os dados de distribuição geográfica das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* a partir de dados da literatura (Agra, 2000, 2007, 2008; Stern, Agra & Bohs, 2011; Stern & Bohs, 2010), visitas às coleções de herbários nacionais (BHCB, EAN, ESA, HST, HUEFS, HUVA, IPA, JPB, MAC, PEUFR, R, RB, UFP, UFRN) e internacionais (F, MO, NY, US; siglas de acordo com Thiers 2019, dados continuamente atualizados) e consulta aos sítios The Plant List (<http://www.theplantlist.org/>), Tropicos (<http://www.tropicos.org/>), Solanaceae Source (<http://solanaceaesource.org>), GBIF (The Global Biodiversity Information Facility), REFLORA (<http://floradobrasil.jbrj.gov.br>) e Centro de Referência de Informação Ambiental (CRIA) (<http://sblink.cria.org.br/>). A obtenção de dados foi feita a partir de material identificado por especialistas.

Para as coleções de herbários que não apresentaram coordenadas geográficas de coleta na etiqueta da exsicata, indicamos as coordenadas do município através do Google Earth (<http://earth.google.com/intl/pt-BR/>) ou pela ferramenta “geoLoc” disponível no sítio do CRIA.

Para os tipos de distribuição definimos espécies com ampla distribuição, moderadamente ampla, restrita e muito restrita, conforme Boechat & Longhi-Wagner (2000). Elaboramos o

mapa da região Neotropical usando o “shapefile” de Löwenberg-Neto (2014), criado a partir dos mapas originais de Morrone (2014).

Efetuamos análises de riqueza (número total de espécies por quadrícula) e diversidade (índice de Shannon) no programa Diva-GIS 7.5 (Hijmans *et al.*, 2012). Para melhor visualização dos resultados, delimitamos quadrículas de 1° latitude x 1° longitude.

2.3 ANÁLISES DE MODELAGEM DE DISTRIBUIÇÃO DE ESPÉCIES

2.3.1 VARIÁVEIS BIOCLIMÁTICAS

Selecionamos 19 variáveis bioclimáticas (Hijmans *et al.*, 2005), disponíveis na base de dados do WorldClim – Global Climate Data (<http://www.worldclim.org>). As variáveis bioclimáticas foram padronizadas e convertidas no recorte para a região Neotropical com 10 km (5 min) de resolução. Como o conjunto das variáveis bioclimáticas apresenta elevado grau de colinearidade utilizamos o Fator de Inflação da Variância (VIF) (admitido até o limite de 10, Borcard *et al.*, 2011) para selecionar as variáveis menos correlacionadas. As variáveis selecionadas para os modelos foram: bio2, bio4, bio8, bio9, bio13, bio14, bio15, bio18 e bio19 (Tabela 2).

2.3.2 MODELOS DE ADEQUABILIDADE CLIMÁTICA

Elaboramos os modelos de adequabilidade climática com base nos algoritmos: Artificial Neural Networks (ANN), Classification Tree Analysis (CTA), Flexible Discriminant Analysis (FDA), Generalized Additive Models (GAM), Generalized Boosting Model (GBM), Generalized Linear Models (GLM), Maximum Entropy (MAXENT), Multiple Adaptive Regression Splines (MARS), Random Forest (RF) e Surface Range Envelop (SRE). Calibramos os modelos em 70% dos dados para treino e 30% para teste. Cada algoritmo executou cinco conjuntos de 1.000 pseudoausências (exceto RF, GBM e CTA) e para cada conjunto foram realizadas 10 repetições.

Para atender aos pressupostos dos algoritmos RF, GBM e CTA, o número de pseudoausências correspondeu ao número de registros de ocorrências de cada espécie (Barbet-Massin *et al.*, 2012). Avaliamos o desempenho dos algoritmos através do True Skill Statistic (TSS) e da Area Under the ROC Curve (AUC), sendo ROC abreviatura de Receiver Operating Characteristic. Selecionamos apenas os modelos indicativos de “bom” desempenho com TSS superior a 0,7 (Allouche *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2015) e AUC superior a 0.9 (Swets, 1988; Araujo *et al.*, 2005).

3 RESULTADOS

3.1 RIQUEZA, DIVERSIDADE E PADRÕES DE DISTRIBUIÇÃO

Solanum seção *Erythrotrichum* está aqui representada por 25 espécies, cuja distribuição geográfica é exclusivamente neotropical, ocorrendo desde o sul do México até a Argentina. As espécies da seção ocorrem predominantemente no Brasil, com 20 espécies, representando 80% do total, das quais 13 são endêmicas (Tabela 3).

As espécies estão distribuídas em duas sub-regiões (Brasileira e Chaquenha), sete domínios (Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Mesoamericano, Pacífico, Paraná e Sul Brasileiro) e 25 províncias (Tabela 3; Figura 1). Os domínios com maior riqueza são o Chaco, com 13 espécies, e Paraná, com 11, seguidos do Boreal Brasileiro, com nove espécies, Pacífico, com seis espécies, Sul Brasileiro e Amazônia Sul-oriental, com cinco, e o Mesoamericano, com duas espécies.

As províncias biogeográficas com maior riqueza foram a Atlântica e Caatinga, com 11 espécies; Floresta do Paraná, com oito; Cerrado e Pará, com sete; Pantepuí, com seis; Rondônia, Xingu-Tapajós e Guianas, com cinco; Roraima e Madeira, com quatro; Puntarenas-Chiriqui, com três; Guatuso-Talamanca, Mosquito, Napo, Ucayali, Yungas, Guajira e Venezuelana, com duas; Cauca, Chaco, Chiapa, Yucatán, Veracruzana e Chocó-Darién, com uma espécie cada.

A riqueza de *Solanum* seção *Erythrotrichum* está representada em duas regiões no Brasil, que correspondem às regiões Nordeste e Sudeste (Figura 2A). O centro de riqueza é evidenciado na região Nordeste com 13 espécies (*S. absconditum*, *S. apiculatum*, *S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*, *S. diamantinense*, *S. eitenii*, *S. jabrense*, *S. megalonyx*, *S. paludosum*, *S. rhytidoandrum*, *S. robustum* e *S. stagnale*), sendo cinco endêmicas desta região. O estado da Bahia é o mais rico em número de espécies, representado por 10 espécies (*S. absconditum*, *S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*, *S. diamantinense*, *S. jabrense*, *S. megalonyx*, *S. rhytidoandrum*, *S. robustum* e *S. stagnale*). Na região Sudeste encontramos nove espécies (*S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*, *S. insidiosum*, *S. paludosum*, *S. pycnanthemum*, *S. rhytidoandrum*, *S. robustum* e *S. velleum*), com apenas uma espécie endêmica representada por *S. pycnanthemum*. Os estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro são os mais ricos em espécies, com quatro (*S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. insidiosum* e *S. robustum*) e seis espécies (*S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*, *S. insidiosum*, *S. paludosum* e *S. pycnanthemum*), respectivamente.

Quanto a diversidade de espécies se destacaram as regiões costeiras do Nordeste, com os estados de Alagoas, Paraíba, Pernambuco, e Sergipe, e a região Sudeste, com os estados do Espírito Santo e Rio de Janeiro e o leste de Minas Gerais, correspondendo, respectivamente, à província da Floresta do Paraná, do domínio do Paraná, seguida da região central da América Central, que corresponde às províncias de Guatuso-Talamanca e Puntarenas-Chiriquí, do domínio Pacífico (Figura 2B).

A partir das análises de espécimes de herbários nacionais, estrangeiros e *in situ*, foi possível estabelecer para *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical oito padrões de distribuição: América Central e do Sul, Amplo América do Sul, América do Sul Ocidental, América do Sul Ocidental Amazônico, América do Sul Norte-Amazônico, Brasil Nordeste, Brasil Sudeste e Brasil Sul-Centro-Oriental (Figura 3A). Esses padrões exibem distribuições

contínuas ou descontínuas, sendo que algumas espécies apresentam ampla distribuição, abrangendo grande parte do território da América do Sul, enquanto outras são moderadamente ampla, restrita ou muito restrita. Observa-se que a maioria das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* ocorre em condições ambientais de tipos vegetacionais como a Floresta Ombrófila (15 spp.), seguida da Floresta Estacional Semidecidual (11 spp.) e Caatinga (4 spp.) (ver tabela 4).

3.1.1 PADRÃO AMÉRICA CENTRAL E SUL

Neste padrão encontram-se três espécies: *Solanum accrescens* Standl. & C.V. Morton, *Solanum erythrotrichum* Fernald e *Solanum velutinum* Dunal ex Poir (Figura 3B). Dessas espécies, *S. accrescens* é restrita à América Central, ocorrendo em dois domínios (Mesoamericano e Pacífico), três províncias (Mosquito, Puntarenas-Chiriquí, Guatuso-Talamanca) e nos países da Costa Rica, Nicarágua e Panamá (Tabela 3). *Solanum accrescens* é um arbusto a arvoreta, perene, comum às margens de Floresta Ombrófila da Costa Rica e Floresta Ciliar da Nicarágua (Tabela 4), em altitudes que variam de 100 a 1.700 m (Agra, 2009).

Solanum erythrotrichum é uma espécie arbustiva moderadamente ampla na América Central, ocorrendo em três domínios (Boreal Brasileiro, Mesoamericano e Pacífico) e sete províncias (Yucatán, Veracruz, Chiapas, Mosquito, Pantepuí, Puntarenas e Venezuela), abundante principalmente na Guatemala e Honduras, sendo também registradas no sul do México, Belize, Costa Rica, Panamá e Venezuela (Tabela 3). Venezuela apresenta novas ocorrências, ampliando a distribuição da espécie para a América do Sul (Tropicos, 2019). Na Venezuela, a espécie é encontrada em clareiras de Floresta Ombrófila, em altitudes de 800 a 2100 m. Pode ocorrer em Savana e Floresta Ciliar da Guyana (Tabela 4), em altitudes de 300 a 500 m.

Solanum velutinum é uma espécie arbustiva de ampla distribuição ocorrendo na América Central e do Sul, em quatro domínios (Amazônia Sul-oriental, Pacífico, Boreal Brasileiro, Sul

Brasileiro) e 14 províncias (Cauca, Chocó-Darien, Guajira, Guatuso-Talamanca, Guiana, Madeira, Napo, Pantepuí, Pará, Puntarenas-Chiriquí, Rondônia, Roraima, Sabana, Xingu-Tapajós) (Tabela 3). Ocorre no Brasil, Colombia, Costa Rica, Equador, Guiana, Guiana Francesa, Panamá, Peru, Suriname e Venezuela, em capoeiras e áreas abertas de Floresta Ombrófila em altitudes de 150 a 3000 m. No Brasil distribui-se no domínio fitogeográfico da Amazônia, em fitofisionomias de Floresta de Terra Firme e Floresta Ombrófila (Tabela 4).

3.1.2 PADRÃO AMÉRICA DO SUL NORTE-AMAZÔNICO

Neste padrão encontramos duas espécies, *Solanum mesopliarthrum* e *Solanum rubiginosum* (Figura 3C), com distribuição moderadamente ampla, que abrange a região norte da América do Sul, sendo restrita à Amazônia. *Solanum mesopliarthrum* ocorre na sub-região Brasileira, nos domínios Boreal Brasileiro e Pacífico, e quatro províncias (Guiana Lowlands, Pantepuí, Guajira e Venezuelana). Possui ocorrência na Venezuela, com a maior abundância de registros, seguido por novos registros na Guyana e Suriname (Tabela 3). Habita tipos vegetacionais de Floresta Submontana e Montana (Tabela 4), em altitudes de 100 a 2000 m (Agra, 2000). Já *S. rubiginosum* ocorre nas sub-regiões Brasileira e Chaquenha, nos domínios da Amazônia Sul-oriental e Boreal Brasileiro, e em cinco províncias (Xingu-Tapajós, Guiana Lowlands, Pantepuí, Pará e Roraima). Possui ocorrência no Brasil, Guiana Francesa, Suriname e Guyana, habitando a Floresta de Terra Firme.

3.1.3 PADRÃO AMÉRICA DO SUL OCIDENTAL

Nesse padrão encontram-se três espécies: *Solanum abutilifolium* Rusby, *Solanum megaspermum* Agra e *Solanum urubambaense* Agra (Figura 3D). Essas espécies ocorrem nas áreas oeste da América do Sul, nas proximidades da região dos Andes. Dessas espécies, *S. abutilifolium* apresenta ampla distribuição, ocorrendo no domínio Sul Brasileiro e quatro

províncias, Madeira, Rondônia, Yungas e Ucayali, registrada para o Brasil, Bolívia e Peru (Tabela 3). Essa espécie habita a Floresta Ombrófila (Tabela 4), em altitudes acima de 300 m do nível do mar.

Solanum megaspermum apresenta distribuição restrita e habitat semelhante a *S. achorum*, ocorrendo nos domínios Pacífico e Sul Brasileiro, em duas províncias, Cauca e Yungas (Tabela 3). Endêmica do Peru, *S. megaspermum* ocorre em áreas antrópicas de Floresta Montana (Tabela 4), na porção dos Andes, em altitude de 1000 a 2800 m.

Solanum urubambaense apresenta distribuição muito restrita (apenas dois registros), endêmica do Peru, ocorrendo na sub-região Brasileira, domínio Sul Brasileiro e na província Rondônia, em altitude de 2000 a 2600 m, habitando Floresta Montana (Tabela 4). O baixo número de registros indica provável *status* de conservação em perigo (EN).

As espécies que seguem esse padrão chegam à porção da região Andina, área diversificada e rica em endemismo para espécies do gênero *Solanum* e muitos outros taxa da família Solanaceae, representados pelos gêneros *Eriolarynx* (Hunz.) Hunz., *Fabiana* Ruiz & Pav., *Nicotiana* L., *Protoschwenckia* Soler. e *Sessea* Ruiz & Pav (Knapp, 2002; Barboza *et al.*, 2016).

3.1.4 PADRÃO AMÉRICA DO SUL OCIDENTAL-AMAZÔNICO

Para esse padrão encontramos uma única espécie, *Solanum fulvidum* (Figura 3E), no qual abrange as áreas oeste, centro e norte da América do Sul, chegando ao extremo mais ao norte da distribuição nas Guianas. Essa espécie apresenta distribuição moderadamente ampla, ocorrendo em duas sub-regiões (Brasileira e Chaquenha), três domínios, Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro e Sul Brasileiro, e seis províncias, Guiana Lowlands, Madeira, Pantepuí, Rondônia, Roraima e Xingu-Tapajós (Tabela 3). Possui ocorrência no Brasil, Guiana Francesa, Guiana, Peru e Suriname, em Floresta Ombrófila (Tabela 4), com solos argilosos e em altitude de 50 a 1500 m. No Brasil, *S. fulvidum* possui ocorrência na região Norte,

encontrada nas fitofisionomias de Floresta de Terra Firme e Floresta Ombrófila do domínio fitogeográfico da Amazônia (BFG, 2018).

3.1.5 PADRÃO AMPLO AMÉRICA DO SUL

Seguindo esse padrão encontram-se três espécies: *Solanum paludosum* Moric., *Solanum rhytidoandrum* Sendtn. e *Solanum robustum* Wendl. (Figura 3F). A espécie *Solanum paludosum* é um arbusto a arvoreta que possui a mais ampla distribuição na América do Sul, ocorrendo em duas sub-regiões (Brasileira e Chaquenha), cinco domínios (Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Pacífico e Paraná) e oito províncias (Atlântica, Caatinga, Guiana, Pantepuí, Pará, Roraima, Rondonia e Xingu-Tapajós) (Tabela 3). Ocorre no Brasil, Guiana, Guiana Francesa, Suriname e Venezuela, em áreas costeiras, Campinaranas, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ciliar, Restinga e Savana (Tabela 4), em solos argilosos, arenosos e salinos de altitude desde o nível do mar até 1000 m.

Solanum rhytidoandrum tem porte arbustivo com ampla distribuição, ocorrendo em duas sub-regiões (Brasileira e Chaquenha), cinco domínios (Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Paraná e Sul Brasileiro) e oito províncias (Atlântica, Caatinga, Cerrado, Floresta do Paraná, Madeira, Pará, Rondônia e Xingu-Tapajós) (Tabela 3). Tem ocorrência no Brasil, Bolívia e Paraguai, em áreas antrópicas, Savanas, Floresta Estacional Semidecidual e Ombrófila (Tabela 4), em solos argilosos, arenosos, de altitude de 0 a 1000 m do nível do mar.

Solanum robustum é um arbusto com ampla distribuição, ocorrendo nos domínios do Chaco e Paraná, e nas províncias Atlântica, Chaco, Caatinga e Floresta do Paraná (Tabela 3). Possui registros na Argentina, Brasil e Paraguai, em áreas antrópicas, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila (Tabela 4), em solos argilosos de altitude de 0 a 1050 m do nível do mar.

Das espécies representadas no padrão amplo da América do Sul, *S. paludosum* e *S. rhytidoandrum* são as espécies que apresentam a maior variabilidade morfológica,

especialmente em relação ao tamanho, forma e indumento das folhas, dentro da seção *Erythrotrichum*. A ampla distribuição dessas espécies na América do Sul pode ser compreendida pela grande variedade de ambientes em regiões áridas e úmidas que essas espécies ocorrem.

3.1.6 PADRÃO BRASIL SUL-CENTRO-ORIENTAL

Nesse padrão encontramos quatro espécies: *Solanum cordifolium* Sendtn., *Solanum decompositiflorum* Sendtn., e *Solanum decorum* Sendtn. (Figura 3G). As espécies ocorrem na região Sudeste e Nordeste do Brasil. *Solanum cordifolium* apresenta distribuição moderadamente ampla, ocorrendo na sub-região Chaquenha, domínios Chaco e Paraná, províncias Atlântica, Cerrado e Floresta do Paraná (Tabela 3). Habita áreas antropizadas, Afloramentos rochosos, Floresta Ciliar, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila e Restinga (Tabela 4), em solos arenosos de altitude até 200 m do nível do mar (Agra, 2000). Não é endêmica da região Sudeste do Brasil, ocorrendo desde o estado do Rio de Janeiro, Espírito Santo, Minas Gerais e Bahia, com maior abundância de registros na região litorânea.

Solanum decompositiflorum apresenta ampla distribuição, ocorrendo na sub-região Chaquenha, domínio Chaco e Paraná, nas províncias Atlântica, Caatinga, Cerrado e Floresta do Paraná (Tabela 3). Habita áreas antropizadas, Campo Rupestre, Cerrado, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila e Afloramentos Rochosos (Tabela 4), em solos arenosos, argilo-arenosos e salinos, de altitude até 1000 m do nível do mar (Agra, 2000).

Solanum decorum apresenta ampla distribuição, ocorrendo na sub-região Chaquenha, domínio Chaco e Paraná, nas províncias Atlântica, Caatinga, Cerrado e Floresta do Paraná (Tabela 3). Habita tipos vegetacionais de Campo Rupestre, Cerrado, Floresta Ciliar, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila (Tabela 4), em altitudes acima de 800 m.

3.1.7 PADRÃO BRASIL NORDESTE

Encontramos sete espécies que possuem esse padrão de distribuição geográfica: *S. absconditum* Agra, *S. apiculatum* Sendtn., *S. diamantinense* Agra, *S. eitenii* Agra, *S. jabrense* Agra & Nee, *S. megalonyx* Sendtn., e *S. stagnale* Moric. (Figura 3H). Dessas, cinco espécies são endêmicas da região Nordeste do Brasil (*S. absconditum*, *S. diamantinense*, *S. eitenii*, *S. jabrense*, e *S. stagnale*). *Solanum absconditum* apresenta ampla distribuição, ocorrendo na sub-região Chaquenha, domínio Chaco e três províncias (Pará, Caatinga e Cerrado), com maior abundância na província da Caatinga (Tabela 3). Apresenta ampla distribuição, habitando tipos vegetacionais de Campinarana, Cerrado e manchas de Savana Amazônica. Na província da Caatinga está bem representada com o maior número de registros para a ecorregião Complexo Ibiapaba-Araripe, em manchas de Cerrado. Segundo Agra (2000), ocorre em altitudes de 300 a 1000 m de solos profundos, arenosos e bem drenados, porém pobres em nutrientes.

Solanum apiculatum possui distribuição muito restrita, com menos de cinco registros, indicando estar em perigo, ocorrendo nas sub-regiões Brasileira e Chaquenha, nos domínios Boreal Brasileiro e Chaco, e duas províncias, Pará e Cerrado (Tabela 3), porém é mais representativa na província do Cerrado. Habita áreas antropizadas de Floresta Estacional Decidual e Floresta Estacional Semidecidual (Tabela 4). Segundo Agra (2000), ocorre em solos argilosos e altitude de 500 a 1500 m.

Solanum diamantinense ocorre na sub-região Chaquenha, no domínio Chaco e província da Caatinga (Tabela 3). É endêmica e restrita à ecorregião da Chapada da Diamantina, estado da Bahia, habitando tipos vegetacionais da Caatinga, Cerrado e Campo rupestre (Tabela 4). Ocorre em solos rasos, pedregosos e pobres, em altitudes acima de 900 m a 1200 m do nível do mar (Agra, 2000).

Solanum eitenii possui distribuição muito restrita, ocorrendo nas sub-regiões Brasileira e Chaquenha dos domínios Boreal Brasileiro e Chaco e duas províncias, Pará e Cerrado (Tabela

3). Endêmica do estado do Maranhão, considerada criticamente em perigo, ocorre em áreas antropizadas, aluviais, capoeiras, e no Cerrado (Agra, 2000; BFG, 2018). Ocorre em solos arenosos de altitude de 200 m do nível do mar.

Solanum jabrense possui distribuição restrita, ocorrendo na sub-região Chaquenha, no domínio do Chaco e província Caatinga (Tabela 3). Endêmica da região Nordeste do Brasil, essa espécie é considerada em risco de extinção, ocorrendo nos Brejos de Altitude e nos enclaves de Floresta Ombrófila, Floresta Estacional Decidual e Caatinga (Stehmann *et al.*, 2013; BFG, 2018; SpeciesLink, 2019). Possui registros para os estados de Alagoas, Bahia, Ceará, Paraíba, Pernambuco, Piauí e Sergipe, sendo novos registros para os estados de Alagoas, Piauí e Sergipe. Habita preferencialmente vegetação de afloramentos rochosos, Floresta Estacional Decidual, enclaves de Floresta Ombrófila e Caatinga arbórea.

Solanum megalonyx possui distribuição moderada, ocorrendo na sub-região Chaquenha, nos domínios do Chaco e Paraná, e em três províncias, Atlântica, Caatinga e Floresta do Paraná (Tabela 3). Endêmica do Brasil, ocorre na Caatinga, Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila (Tabela 4), em áreas de solos arenosos de altitude de 600 a 984 m do nível do mar. Possui registros para os estados da Bahia, Ceará, Pernambuco, Sergipe e norte do estado de Minas Gerais, na região sudeste do país, sendo este último novo registro também encontrado para o estado de Pernambuco.

Solanum stagnale possui distribuição restrita, ocorrendo na sub-região Chaquenha, nos domínios do Chaco e Paraná, em duas províncias, Atlântica e Caatinga (Tabela 3). Endêmica do Nordeste do Brasil, ocorre na Floresta Ombrófila e Restinga (Tabela 4), em áreas de solos arenosos de altitude de 50 a 750 m do nível do mar. Segundo Agra, Nurit-Silva & Berger (2009), essa espécie é ameaçada e conhecida por apenas uma coleta no estado da Paraíba, realizada no litoral, em terreno arenoso, em área com forte pressão antrópica. No entanto, possui registros no estado da Bahia em Floresta Ombrófila.

3.1.8 PADRÃO BRASIL SUDESTE

Nesse padrão encontramos três espécies: *Solanum insidiosum* Mart., *Solanum pycnanthemum* Mart. e *Solanum velleum* Thunb. (Figura 3I). *Solanum insidiosum* apresenta distribuição moderada, ocorrendo na sub-região Chaquenha, domínio Paraná e províncias Atlântica e Floresta do Paraná (Tabela 3). Habita áreas antropizadas, Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila e Restinga (Tabela 4), em solos argilosos e arenosos de altitude de 150 a 1280 m do nível do mar. Possui registros para os estados da Bahia, Espírito Santo, Distrito Federal, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo, esse último sendo novo registro. Essa espécie não é endêmica da região Sudeste do Brasil, sendo encontrada na região Nordeste, estado da Bahia, e Centro-Oeste, no Distrito Federal.

Solanum pycnanthemum apresenta distribuição muito restrita, ocorrendo na sub-região Chaquenha, domínio Paraná e províncias Atlântica e Floresta do Paraná (Tabela 3). A espécie é considerada rara por Agra (2000), habitando Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila (Tabela 4), em solos arenosos de altitude de 50 m a 673 m do nível do mar, sendo endêmica do Sudeste do Brasil e somente encontrada em áreas montanhosas dos Estados do Rio de Janeiro e de Minas Gerais.

Solanum velleum apresenta distribuição moderada, ocorrendo na sub-região Chaquenha, no domínio Paraná e nas províncias Caatinga, Cerrado e Atlântica (Tabela 3). Habita vegetação secundária de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila (Tabela 4), em solos argilosos e arenosos de altitude até 2000 m do nível do mar. Possui registros para os estados do Espírito Santo, Goiás, Minas Gerais, Rio de Janeiro e São Paulo.

3.2 MODELAGEM DE ADEQUABILIDADE CLIMÁTICA

O mapa de consenso da modelagem de adequabilidade climática para espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* confirma o padrão de distribuição neotropical (Figura 4). Dos dez

algoritmos utilizados para elaboração do modelo de adequabilidade ambiental oito apresentaram “bom” desempenho (CTA, FDA, GAM, GBM, GLM, MAXENT, MARS, RF), com TSS superior a 0,7 e AUC superior a 0.9 (Tabela 5). Destes, o algoritmo que apresentou a maior média AUC foi RF (0.97), seguido de GBM (0.96) e GAM (0.95). O maior valor médio de TSS foi obtido pelo algoritmo RF (0.82) e GBM (0.8). Os modelos ANN e SER foram os piores na performance geral. As variáveis com maior contribuição foram: bio2 (12.38%), bio4 (24.1%), bio8 (20.92%), bio9 (8.92%), bio13 (6.41%), bio14 (5.81%), bio15 (5.87%), bio18 (7.74%) e bio19 (7.85%) (Tabela 2).

Dessa forma, o resultado obtido no modelo de adequabilidade climática de *Solanum* seção *Erythrotrichum* evidencia alta adequabilidade no domínio Mesoamericano, nas províncias de Chiapa, Mosquito e Veracruzana, da região central da América Central; domínio Boreal Brasileiro, com as províncias de Xingu-Tapajós, Roraima e Guianan Lowlands, no padrão América do Sul Norte-Amazônico; e os domínios Chaco e Paraná, com as províncias Atlântica, Caatinga, Cerrado e Floresta do Paraná. Áreas de transição são evidenciadas no modelo com alta adequabilidade, especialmente, nas Antilhas (Cuba, Haiti, Jamaica, Porto Rico e República Dominicana).

4 DISCUSSÃO

O principal centro de diversidade e riqueza de *Solanum* seção *Erythrotrichum* é a América do Sul. A seção é exclusivamente neotropical, composto por 25 espécies, inseridas entre as latitudes 20°0'0" N e 30°0'0" S. Segundo Stern, Agra & Bohs (2011), *Erythrotrichum* possui três centros de diversidade: América Central, Andes do Peru e Equador, e nordeste do Brasil. No entanto, as análises de diversidade neste estudo destacaram as regiões costeiras do Nordeste e Sudeste do Brasil, e a região central da América Central.

Quanto à riqueza da seção, o Brasil se destaca com 20 espécies, sendo 13 endêmicas, e com dois centros de riqueza na região do Nordeste do Brasil, com 13 espécies, e o Sudeste do Brasil com nove espécies. Entretanto, Agra (2007, 2008) apresentou dois centros de riqueza, um deles na região costeira do sudeste do Brasil, com 10 espécies, das quais *S. cordifolium*, *S. decorum*, *S. insidiosum*, *S. pycnanthemum* e *S. velleum* são endêmicas, e a “Caatinga” da região semiárida da região Nordeste com 12 espécies, das quais cinco são restritas para esta área, sendo elas: *S. absconditum*, *S. apiculatum*, *S. jabrense*, *S. diamantinense* e *S. megalonyx*.

A riqueza de espécies observada na região Sudeste do Brasil corrobora com as análises de riqueza para o gênero *Solanum* na região Neotropical realizado por Knapp (2002). Além da região Sudeste do Brasil, a autora citou as regiões das cordilheiras da América Central, Andes, região central do Peru e bacia Amazônica.

A riqueza de espécies da seção *Erythrotrichum* por Agra (2007) se mantém nas regiões do Nordeste e Sudeste do Brasil, porém as composições de espécies e endemismo foram alteradas, com maior amplitude da distribuição geográfica das espécies.

Quanto ao padrão de distribuição delimitado por Agra (2000), a seção *Erythrotrichum* apresentou cinco padrões: espécies restritas a região Nordeste do Brasil, espécies restritas ao sudeste do Brasil, espécies com distribuição restrita aos Andes, espécies com distribuição restrita a América Central, e por último, espécies com ampla distribuição. No entanto, a partir das nossas análises de distribuição verificamos que a seção *Erythrotrichum* possui atualmente oito padrões de distribuição: América Central e do Sul, Amplo América do Sul, América do Sul Ocidental, América do Sul Ocidental Amazônico, América do Sul Norte-Amazônico, Brasil Nordeste, Brasil Sudeste e Brasil Sul-Centro-Oriental. O atual padrão de distribuição da seção demonstra a diversidade de espécies encontradas em diferentes domínios e províncias, além dos diferentes tipos de habitats onde as espécies ocorrem.

Solanum seção *Erythrotrichum* constitui mais um exemplo de grupos de espécies do gênero *Solanum* com centro de diversidade nas áreas tropicais da América do Sul, com algumas espécies estendendo sua distribuição além desses limites, como, por exemplo, as espécies *S. accrescens*, restrita a América Central, e *S. erythrotrichum* e *S. velutinum* ocorrendo na América Central e do Sul. A elevada riqueza e diversidade de espécies é representada no domínio da Mata Atlântica, destacando os tipos vegetacionais de Floresta Ombrófila e Floresta Estacional Semidecidual.

Espécies dos clados Asterophorum (Gouvêa & Stehmann, 2019), Brevantherum (Giacomin & Stehmann 2014), Crinitum (Stern, Agra & Bohs, 2011), Gardneri (Stern, Agra & Bohs, 2011), Geminata (Knapp, Stehmann & Giacomin, 2015), Micracantha (Stern, Agra & Bohs, 2011), Morelloide (Knapp *et al.*, 2019) e Sisymbriifolium (Stern, Agra & Bohs, 2011) são exemplos de espécies neotropicais com o centro de diversidade e riqueza na América do Sul. O clado Morelloide compreende cerca de 74 espécies, com o centro de riqueza na América do Sul, localizado no sul dos Andes, no qual mais da metade das espécies ocorrem nesta região (Knapp *et al.*, 2019). Espécies do clado Geminata possuem picos de diversidade e endemismo nos Andes e sudeste do Brasil, encontradas especialmente nas fitofisionomias da Mata Atlântica (Knapp, Stehmann & Giacomin, 2015). Também com elevada riqueza e diversidade na Mata Atlântica encontramos as espécies do clado Asterophorum (Gouvêa & Stehmann, 2019).

Segundo Nee (1999), a partir de uma listagem de espécies de *Solanum* para o Novo Mundo é observado que a América do Sul contém o maior número de espécies e gêneros de Solanaceae do que qualquer outro continente. O gênero *Solanum* é o mais amplamente distribuído em todos os continentes tropicais e temperados, com a maior diversidade de espécies encontrada no Novo Mundo, especialmente associada aos Andes, cordilheiras da América Central e na Mata Atlântica brasileira (Whalen, 1984; Nee 1999; Knapp, 2002). Na América do Sul encontramos o maior número de taxa do gênero, compreendendo cerca de 950 espécies. Conforme Olmstead

(2013), estudos moleculares com Solanales e Lamiales revelam que as famílias Solanaceae, Verbenaceae e Bignoniaceae são mais diversificadas na América do Sul. A família Solanaceae apresenta 16 clados ocorrentes no Novo Mundo e todos tem origem no continente sul americano (Olmstead, 2013).

5 CONCLUSÃO

Solanum seção *Erythrotrichum* é exclusivo da região Neotropical, sendo as regiões Nordeste e Sudeste do Brasil as de maior riqueza e diversidade. Os padrões de distribuição revelaram alto endemismo e ampliação da distribuição da seção na região Neotropical, com espécies apresentando desde ampla distribuição a muito restrita, e algum grau de ameaça, sendo consideradas vulnerável, em perigo ou criticamente em perigo. Novos registros foram encontrados, evidenciando a diversidade de habitats e de condições ecológicas dos representantes da seção. A modelagem de adequabilidade climática constituiu uma importante ferramenta para indicar novas áreas de ocorrência das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*, como também confirmou as áreas de maior riqueza e diversidade. Novas coletas e estudos mais detalhados focando as espécies dos Andes são necessários para uma melhor compreensão das condições ecológicas a que estão submetidas, de modo a fornecer subsídios que auxiliem na conservação dos táxons.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001. Ao REFLORA/SiBBR pela oportunidade de analisar as coleções dos herbários estrangeiros e intercâmbio no Instituto Smithsonian, Herbarium US. Aos projetos Flora do Ceará: conhecer para conservar, INCT – Herbário Virtual da Flora e Fungos do Brasil (465.420/2014-1), Efetividade de UCs Federais do estado do Ceará na conservação biológica

do semiárido brasileiro - Ubajara e Aiuaba (551998/2011-3) e Estrutura e funcionamento de comunidades e populações do semiárido brasileiro (552213/2011-0) pelo apoio financeiro para as expedições de campo; e Maria Iracema Bezerra Loiola agradece ao CNPq, a bolsa de pesquisador concedida (Processo 304099/2017-1).

REFERÊNCIAS

- Agra MF. 2000.** Revisão taxonômica de *Solanum* sect. *Erythrotrichum* Child. (Solanaceae). Tese de doutorado. 123p. Universidade de São Paulo. Brasil.
- Agra MF. 2004.** Sinopse taxonômica de *Solanum* sect. *Erythrotrichum* (Solanaceae). Pp. 192–211 in: Rangel-Ch., J.O., Aguirre, C.J., Andrade-C., M.G. & Cañas, D.G. (Eds.), *Memorias Octavo Congreso Latinoamericano e Segundo Colombiano de Botánica*. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia.
- Agra MF. 2007.** Diversity and distribution of *Solanum* subg. *Leptostemonum* in Brazil. In: Spooner, D. M.; Bohs, L.; Giovannoni, J.; Olmstead, R. G.; Shibata, D. (Eds.). *Acta Horticulturae - VI International Solanaceae Conference: Genomics Meets Biodiversity*. Madison, Wisconsin, International Society for Horticultural Science, v 745, p. 31-43.
- Agra MF. 2008.** Four new species of *Solanum* sect. *Erythrotrichum* (Solanaceae) from Brazil and Peru, and a key to the species of the section. *Systematic Botany*, 33: 556–565.
- Agra MF, Stehmann JR. 2016.** A new species of *Solanum* subg. *Leptostemonum* (Solanaceae) from the southern Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* 288(3): 258–264.
- Allouche O, Tsoar A, Kadmon R. 2006.** Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). *Journal of applied ecology*, 43(6): 1223–1232.
- Antonelli A, Sanmartin I. 2011.** Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon*, 60 (2): 403-414.
- Araújo MB, Pearson RG, Thuiller W, Erhard M. 2005.** Validation of species–climate impact models under climate change. *Global Change Biology* 11(9): 1504–1513.
- Barbet-Massin M, Jiguet F, Albert CH, Thuiller W. 2012.** Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many?. *Methods in ecology and evolution* 3(2): 327–338.

- Barboza GE, Hunziker AT, Bernardello G, Cocucci AA, Moscone AE, Carrizo Garcia C, Fuentes V, Dillon MO, Bittrich V, Cosa MT, Subils R, Romanutti A, Arroyo S, Anton A. 2016.** Solanaceae. *In*: Kadereit JW, Bittrich V (Eds.). Flowering Plants. Eudicots, The Families and Genera of Vascular Plants 14. Springer International Publishing Switzerland. Pp: 295–357.
- BFG – The Brazil Flora Group. 2018.** Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69(4): 1513–1527.
- Boechat SC, Longhi-Wagner HM. 2000.** Padrões de distribuição geográfica dos táxons de *Eragrostis* (Poaceae, Chloridoideae). *Revista Brasileira de Botânica* 23(2): 177–194.
- CRIA (Centro de Referência e Informação Ambiental). 2011. **Specieslink - simple search.** Disponível em <http://www.splink.cria.org.br/>. Acesso em: 10 jun. 2019.
- D’Arcy WG. 1972.** Solanaceae II: typification of subdivisions of *Solanum*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 59: 262–278.
- Giacomin LL, Stehmann JR. 2012.** *Markea atlantica* (Solanaceae): a New Species of Tribe Juanulloae Disjunct from its Core Distribution. *Systematic Botany* 37(4): 1035–1042.
- Giacomin LL, Stehmann JR. 2014.** Three new species of *Solanum* (Brevantherum Clade) endemic to the Brazilian Atlantic Forest. *PhytoKeys* 38: 69–87.
- Giacomin LL, Kamino LHY, Stehmann JR. 2014.** Speeding up the discovery of unknown plants: a case study of *Solanum* (Solanaceae) endemics from the Brazilian Atlantic Forest. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 35: 121–135.
- Giannini TC, Siqueira MF, Acosta AL, Barreto FCC, Saraiva AM, Santos IA. 2012.** Artigo de Revisão/Review Paper. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. Current challenges of species distribution predictive modelling. *Rodriguésia* 63(3): 733–749.
- Gouvêa Y, J Stehmann. 2019.** A Revision of the *Solanum asterophorum* Species Group (subg. *Leptostemonum*). *Systematic Botany* 44(1): 210–232.

- Hijmans R J, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. 2005.** Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology: A Journal of the Royal Meteorological Society* 25(15): 1965–1978.
- Hunziker AT. 2001.** *Genera Solanacearum*. Ruggell, A.R.G. Gantner. 500p.
- Knapp S. 2002.** Assessing Patterns of Plant Endemism in Neotropical Uplands. *The Botanical Review* 68(1): 22–37.
- Knapp S, Stehmann JR, Giacomini LL. 2015.** New species, additions and a key to the Brazilian species of the Geminata clade of *Solanum* L. (Solanaceae) in Brazil. *PhytoKeys* 47: 1–48.
- Knapp S, Barboza GE, Bohs L, Särkinen T. 2019.** A revision of the Morelloid Clade of *Solanum* L. (Solanaceae) in North and Central America and the Caribbean. *PhytoKeys* 123: 1–144.
- Magurran A. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Cambridge: British Library. 177p.
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. 2000.** Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Morrone JJ. 2014.** Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1): 001–110.
- Nee M. 1999.** Synopsis of *Solanum* in the world. P. 285–333, 1999. In: M. Nee, D. E. Symon, R. N. Lester; J. P. Jessop (Eds.). *Solanaceae IV: Advances in Biology & Utilization*. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Olmstead RG. 2013.** Phylogeny and biogeography in Solanaceae, Verbenaceae and Bignoniaceae: a comparison of continental and intercontinental diversification patterns. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 80–102.

- Olmstead RG, Bohs L, Abdel MH, Santiago-Valentin E, Garcia VF, Collier SM. 2008.** A molecular phylogeny of the Solanaceae. *Taxon* 57: 1159–1181.
- Sampaio VS, Agra MF. 2016.** *Solanum knappiae* sp. nov. (Solanaceae) from the Atlantic Forest of northeastern Brazil. *Nordic Journal of Botany* 34(4): 395–399.
- Sampaio VS, Gouvêa YF, Souza EB, José-Silva L, Eisenlohr PV, Loiola MIB. 2019.** Description of a New Species of Spiny *Solanum* (Solanaceae) from Rocky Outcrops of Northeastern Brazil, with Modeling of Its Environmental Suitability. *Systematic Botany* 44(2): 415–423.
- Särkinen T, Olmstead RG, Bohs L, Knapp S. 2013.** A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology* 13: 214.
- Särkinen T, Gonzáles P, Knapp S. 2013.** Distribution models and species discovery: the story of a new *Solanum* species from the Peruvian Andes. *Phytokeys* 31:1–20.
- Seithe A. 1962.** Die haarrarten der Gattung *Solanum* L. und ihre taxonomische Verwertung. *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzeng*, 81(3): 261–336.
- Swets JA. 1988.** Measuring the accuracy of diagnostic systems. *Science*, 240(4857), 12851293.
- Stehmann JR.; Giacomini L, Valente ASM, Judice DM, Fernandez EP, Messina T, Prieto PV, Moraes MA, Penedo TSA. 2013.** Solanaceae in Livro vermelho da Flora do Brasil. Martinelli, G. & Moraes, M.A. (Orgs.). 1. ed. - Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 1100 p.
- Stern S, Bohs L. 2010.** Two new species of *Solanum* (Solanaceae) from the Amotape-Huancabamba Zone of southern Ecuador and northern Peru. *PhytoKeys* 1: 53-65.
- Stern S, Agra MF, Bohs L. 2011.** Molecular delimitation of clades within New World species of the “spiny solanums” (*Solanum* subg. *Leptostemonum*). *Taxon*, 60 (5): 1429–1441.

Tropicos 2019. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Disponível em: <http://www.tropicos.org/>.

Weese TL, Bohs L. 2007. A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). *Systematic Botany*, 32: 445–463.

Whalen MD. 1984. Conspectus of species groups in *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. *Gentes Herbarum*, 12: 179–292.

Williams JN, Seo C, Thorne J, Nelson JK, Erwin S, O'Brien JMO, Schwartz MW. 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* 15: 565–576.

Zhang L, Liu S, Sun P., Wang T, Wang G, Zhang X, Wang L. 2015. Consensus forecasting of species distributions: The effects of niche model performance and niche properties. *PLoS One*, 10(3), e0120056.

Tabela 1. Lista dos táxons posicionados em *Solanum* sect. *Erythrotrichum* (Agra, 2000, 2008) e do clado *Erythrotrichum* (Stern, Agra & Bohs, 2011).

Táxon	Agra (2000)	Agra (2008)	Stern, Agra & Bohs (2011)
<i>S. abutilifolium</i> Rusby	x	x	
<i>S. absconditum</i> Agra		x	x
<i>S. accrescens</i> Standl. & Morton	x	x	x
<i>S. apiculatum</i> Sendtn.	x	x	
<i>S. cordifolium</i> Dunal	x	x	
<i>S. decompositiflorum</i> Sendtn.	x	x	x
<i>S. decorum</i> Sendtn.	x	x	x
<i>S. diamantinense</i> Agra	x	x	
<i>S. eitenii</i> Agra	x	x	
<i>S. erythrotrichum</i> Fernald	x	x	
<i>S. fulvidum</i> Bitter	x	x	
<i>S. hexandrum</i> Vell.			x
<i>S. insidiosum</i> Mart.	x	x	
<i>S. jabrense</i> Agra & Nee	x	x	x
<i>S. megalonyx</i> Sendtn.	x	x	x
<i>S. megaspermum</i> Agra	x	x	
<i>S. mesopliarthrum</i> Rojas & Steyerm.	x	x	
<i>S. paludosum</i> Moric.	x	x	x
<i>S. pycnanthemum</i> Mart.	x	x	
<i>S. reflexiflorum</i> Moric.			x
<i>S. rhytidoandrum</i> Sendtn.	x	x	x
<i>S. robustum</i> Wendl.			x
<i>S. rubiginosum</i> Vahl.	x	x	
<i>S. stagnale</i> Moric.	x		x
<i>S. urubambaense</i> Agra	x	x	
<i>S. velleum</i> Thumb.	x	x	
<i>S. velutinum</i> Dunal	x	x	
Total de espécies	23	23	12

Tabela 2. Variáveis bioclimáticas selecionadas e extraídas do WordClim (<http://www.worldclim.org>, Hojmans *et al.*, 2005) para a construção dos modelos de adequabilidade ambiental para *Solanum* seção *Erythrotrichum*.

Código	Nome das variáveis	Contribuição (%)
BIO2	Média diurna (Média do mês (temp. máx. - temp. mín.))	12.38%
BIO4	Temperatura sazonal (Desvio Padrão *100)	24.1%
BIO8	Temperatura média do trimestre mais úmido	20.92%
BIO9	Temperatura média do trimestre mais seco	8.92%
BIO13	Precipitação do período mais úmido	6.41%
BIO14	Precipitação do período mais seco	5.81%
BIO15	Precipitação sazonal (Coeficiente de variação)	5.87%
BIO18	Precipitação do trimestre mais quente	7.74%
BIO19	Precipitação do trimestre mais frio	7.85%

Tabela 3. Distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* nas sub-regiões, domínios, províncias e países de ocorrência.

Espécies	Sub-regiões	Domínios	Províncias	Países de ocorrência
<i>S. absconditum</i> Agra	Chaquenha	Chaco	5, 7, 8	Brasil
<i>S. abutilifolium</i> Rusby	Brasileira	Sul Brasileiro	22, 23, 24, 25	Brasil, Bolívia, Peru
<i>S. accrescens</i> Standl. & C.V. Morton	Brasileira	Mesoamericano, Pacífico	12, 18, 17	Nicarágua, Costa Rica, Panamá
<i>S. apiculatum</i> Sendtn.	Brasileira, Chaquenha	Boreal Brasileiro, Chaco	5, 8	Brasil
<i>S. cordifolium</i> Dunal	Chaquenha	Chaco, Paraná	8, 20, 21	Brasil
<i>S. decompositiflorum</i> Sendtn.	Chaquenha	Chaco, Paraná	7, 8, 20, 21	Brasil
<i>S. decorum</i> Sendtn.	Chaquenha	Chaco, Paraná	7, 8, 20, 21	Brasil
<i>S. diamantinense</i> Agra	Chaquenha	Chaco	7	Brasil

Continuação...

Tabela 3. Distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* nas sub-regiões, domínios, províncias e países de ocorrência.

Espécies	Sub-regiões	Domínios	Províncias	Países de ocorrência
<i>S. eitenii</i> Agra	Brasileira, Chaquenha	Boreal Brasileiro, Chaco	5, 8	Brasil
<i>S. erythrotrichum</i> Fernald	Brasileira	Boreal Brasileiro, Mesoamericano, Pacífico	4, 10, 11, 12, 13, 18, 19	Guatemala, Honduras, Belize, Costa Rica, Panamá, sul do México, Venezuela*
<i>S. fulvidum</i> Bitter.	Brasileira, Chaquenha	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Sul Brasileiro	1, 2, 4, 6, 22, 23	Brasil, Guiana Francesa, Guiana, Peru, Suriname
<i>S. insidiosum</i> Mart.	Chaquenha	Paraná	20, 21	Brasil
<i>S. jabrense</i> M. F. Agra & M. Nee	Chaquenha	Chaco	7	Brasil
<i>S. megalonyx</i> Sendtn.	Chaquenha	Chaco, Paraná	7, 20, 21	Brasil

Continuação...

Tabela 3. Distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* nas sub-regiões, domínios, províncias e países de ocorrência.

Espécies	Sub-regiões	Domínios	Províncias	Países de ocorrência
<i>S. megaspermum</i> Agra	Brasileira	Pacífico, Sul Brasileiro	14, 25	Peru
<i>S. mesopliarthrum</i> Rojas et Steyermark	Brasileira	Boreal Brasileiro, Pacífico	2, 4, 16, 19	Venezuela, Guyana*, Suriname*
<i>S. paludosum</i> Moric.	Brasileira, Chaquenha	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Pacífico, Paraná	1, 2, 4, 5, 6, 7, 20, 23	Brasil, Guyana, Guiana Francesa, Suriname, Venezuela
<i>S. pycnanthemum</i> Mart.	Chaquenha	Paraná	20, 21	Brasil
<i>S. rhytidoandrum</i> Sendtn.	Brasileira, Chaquenha	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Paraná, Sul Brasileiro	1, 5, 7, 8, 20, 21, 22, 23	Brasil, Bolívia, Paraguai
<i>S. robustum</i> Wendl.	Chaquenha	Chaco, Paraná	7, 9, 20, 21	Argentina, Brasil, Paraguai,

Continuação...

Tabela 3. Distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* nas sub-regiões, domínios, províncias e países de ocorrência.

Espécies	Sub-regiões	Domínios	Províncias	Países de ocorrência
<i>S. rubiginosum</i> Vahl.	Brasileira, Chaquenha	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro	1, 2, 4, 5, 6	Brasil, Guiana Francesa, Suriname, Guyana
<i>S. stagnale</i> Moric.	Chaquenha	Chaco, Paraná	7, 20	Brasil
<i>S. urubambaense</i> Agra	Brasileira	Sul Braso	23	Peru
<i>S. velleum</i> Thumb.	Chaquenha	Paraná	7, 8, 20	Brasil
<i>S. velutinum</i> Dunal ex Poir.	Brasileira	Amazônia Sul-oriental, Pacífico, Boreal Brasileiro, Sul Brasileiro	1, 2, 3, 4, 5, 6, 14, 15, 16, 18, 17, 22, 23, 24	Brasil, Colombia, Costa Rica, Equador, Guiana Francesa, Panamá, Peru, Suriname, Venezuela



Figura 1. Domínios e províncias com ocorrências das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*, seguindo a classificação de Morrone (2014). Províncias: (1) Xingu-Tapajós, (2) Guianan Lowlands, (3) Napo, (4) Pantepuí, (5) Pará, (6) Roraima, (7) Caatinga, (8) Cerrado, (9) Chaco, (10) Chiapa, (11) Península de Yucatá, (12) Mosquito, (13) Veracruzana, (14) Cauca, (15) Chocó-Darién, (16) Guajira, (17) Guatuso-

Talamanca, (18) Puntarenas-Chiriquí, (19) Venezuelana, (20) Atlântica, (21) Floresta do Paraná, (22) Madeira, (23) Rondônia, (24) Ucauali, e (25) Yungas. Mapa modificado de Löwenberg-Neto (2014).

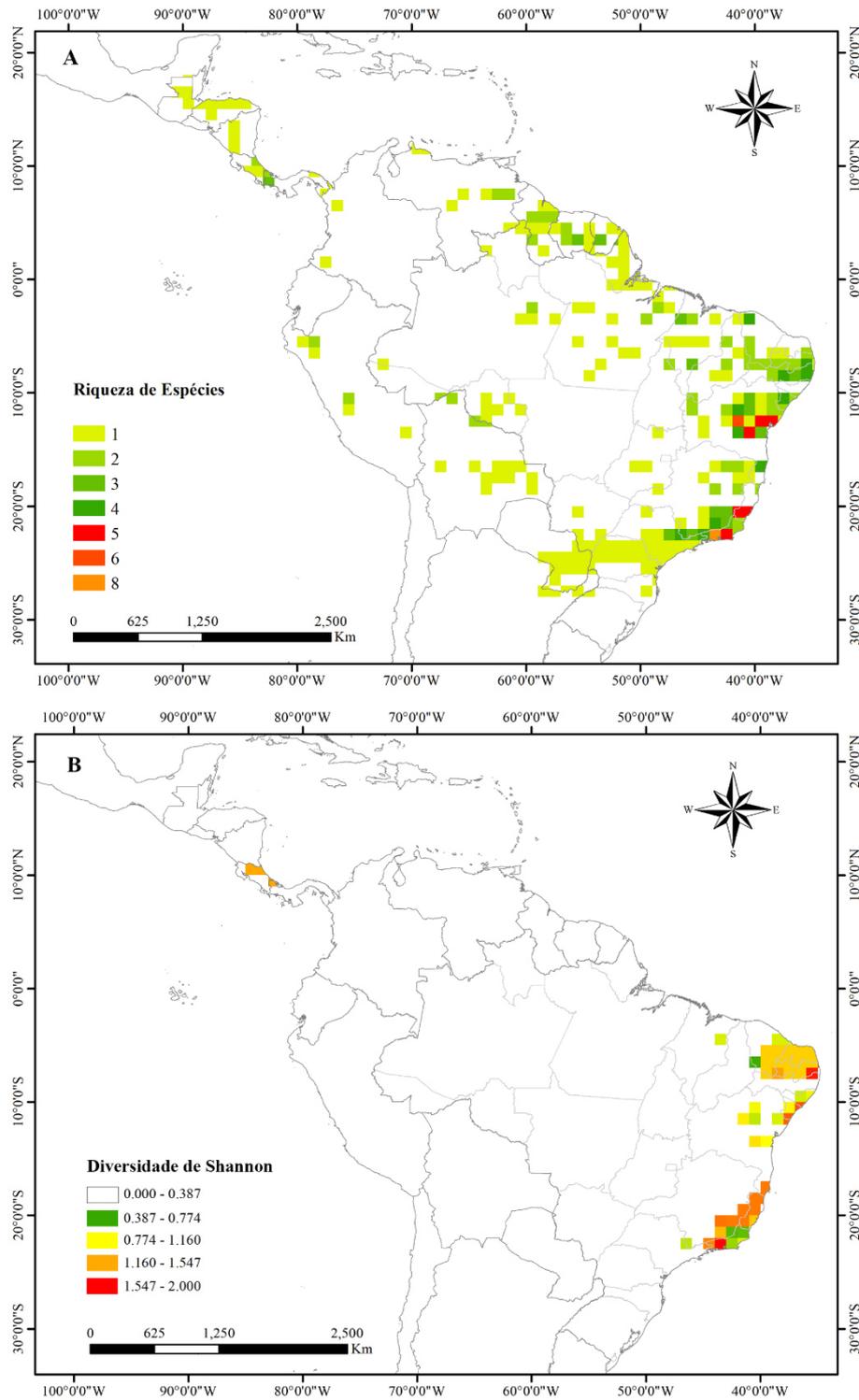


Figura 2. Riqueza (A) de espécies e diversidade (B) de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical por quadrícula 1° x 1°.

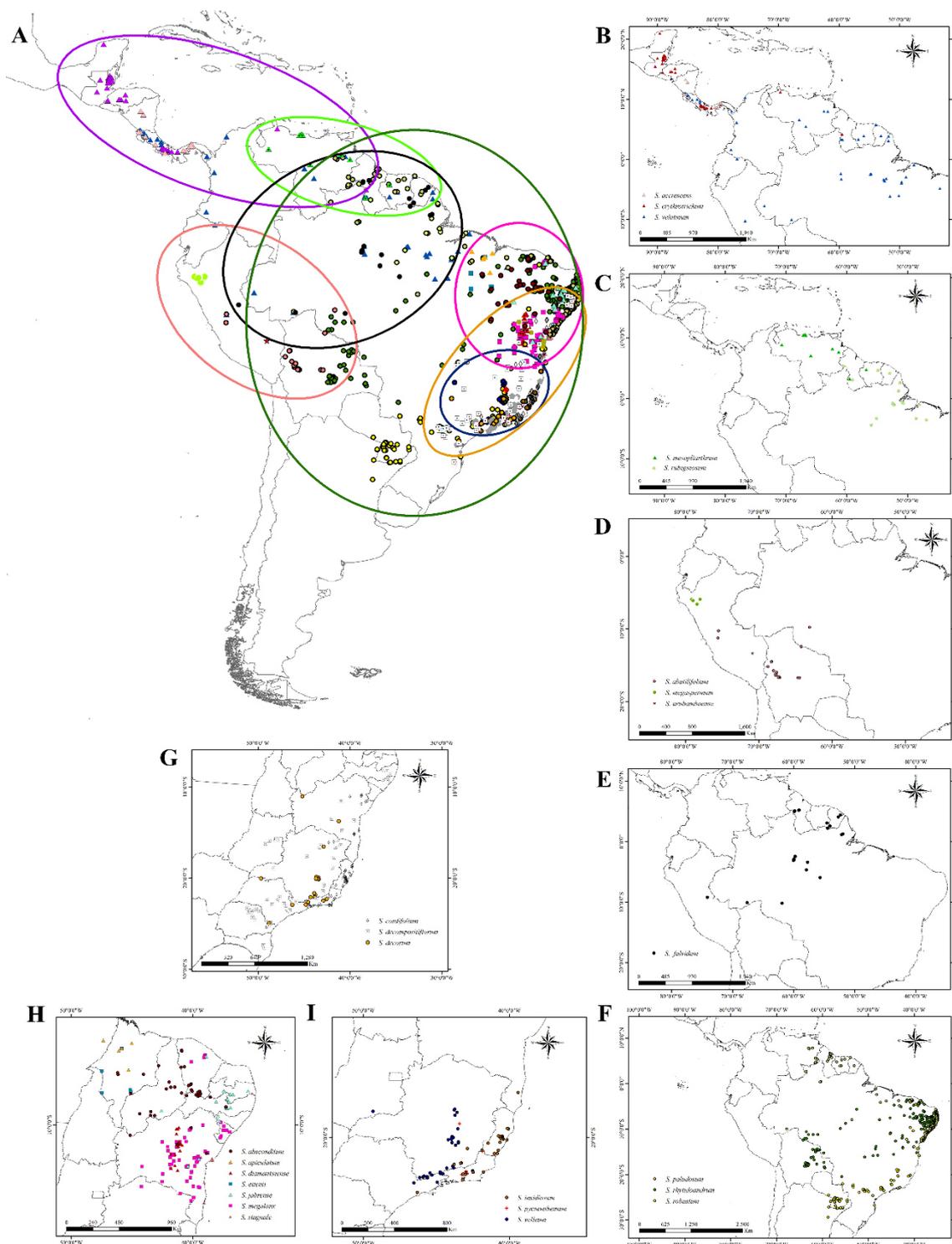


Figura 3. A. Padrões de distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*: América Central e do Sul (Violeta); Amplo América do Sul (Verde escuro), América do Sul Ocidental (Rosa); América do Sul Ocidental Amazônico (Preto); América do Sul Norte-Amazônico (Verde claro); Brasil Nordeste (Magenta), Brasil Sudeste (Azul); e Brasil Sul-Centro-Oriental (Laranja). B. Padrão América Central e do Sul (*S. accrescens*,

S. erythrotrichum, *S. velutinum*). C. Padrão América do Sul Norte-Amazônico (*S. mesopliarthrum*, *S. rubiginosum*). D. Padrão América do Sul Ocidental (*S. abutilifolium*, *S. megaspermum*, *S. urubambaense*). E. Padrão América do Sul Ocidental Amazônico (*S. fulvidum*). F. Padrão Amplo América do Sul (*S. paludosum*, *S. rhytidoandrum*, *S. robustum*). G. Padrão Brasil Sul-Centro-Oriental (*S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*). H. Padrão Brasil Nordeste (*S. absconditum*, *S. apiculatum*, *S. diamantinense*, *S. eitenii*, *S. jabrense*, *S. megalonyx*, *S. stagnale*). I. Padrão Brasil Sudeste (*S. insidiosum*, *S. pycnanthemum*, *S. velleum*).

Tabela 4. Padrões, distribuição e tipo vegetacional das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical. Abreviaturas dos tipos vegetacionais: Campinarana (CAM), Cerrado (CER), Savana Amazônica (SAM), Floresta Estacional Semidecidual (FES), Floresta Ciliar (FC), Floresta ombrófila (FO), Florestas Tropicais Montanas (FTM), Floresta Estacional Decidual (FED), Afloramento Rochoso (AFR), Restinga (RES), Campo Rupestre (CR), Caatinga (CAA), Campo de Altitude (CA), Floresta Terra Firme (FTF).

Espécie	Padrão	Distribuição	Tipo Vegetacional
<i>S. absconditum</i>	Brasil Nordeste	Ampla	CAM, CER, SAM
<i>S. abutilifolium</i>	América do Sul Ocidental	Moderada	FES, FO
<i>S. accrescens</i>	América Central e Sul	Restrita	FC, FO
<i>S. apiculatum</i>	Brasil Nordeste	Muito restrita	FED, FES
<i>S. cordifolium</i>	Brasil Sul-Centro-Oriental	Moderada	AFR, FC, FES, FO, RES
<i>S. decompositiflorum</i>	Brasil Sul-Centro-Oriental	Ampla	CR, CER, FES, FO, AFR
<i>S. decorum</i>	Brasil Sul-Centro-Oriental	Ampla	CR, CER, FC, FES, FO
<i>S. diamantinense</i>	Brasil Nordeste	Restrita	CAA, CR, CER

Continuação ...

Tabela 4. Padrões, distribuição e tipo vegetacional das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical. Abreviaturas dos tipos vegetacionais: Campinarana (CAM), Cerrado (CER), Savana Amazônica (SAM), Floresta Estacional Semidecidual (FES), Floresta Ciliar (FC), Floresta ombrófila (FO), Florestas Tropicais Montanas (FTM), Floresta Estacional Decidual (FED), Afloramento Rochoso (AFR), Restinga (RES), Campo Rupestre (CR), Caatinga (CAA), Campo de Altitude (CA), Floresta Terra Firme (FTF).

Espécie	Padrão	Distribuição	Tipo Vegetacional
<i>S. eitenii</i>	Brasil Nordeste	Muito restrita	CER
<i>S. erythrotrichum</i>	América Central e Sul	Moderada	FO, SAM, CR
<i>S. fulvidum</i>	América do Sul Ocidental- Amazônico	Moderada	CAM, FO
<i>S. insidiosum</i>	Brasil Sudeste	Moderada	FES, FO, RES
<i>S. jabrense</i>	Brasil Nordeste	Restrita	CAA, FED, FO
<i>S. megalonyx</i>	Brasil Nordeste	Moderada	CAA, FES, FO
<i>S. megaspermum</i>	América do Sul Ocidental	Restrita	FTM
<i>S. mesopliarthrum</i>	América do Sul Norte Amazônico	Moderada	FTM

Tabela 4. Padrões, distribuição e tipo vegetacional das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical. Abreviaturas dos tipos vegetacionais: Campinarana (CAM), Cerrado (CER), Savana Amazônica (SAM), Floresta Estacional Semidecidual (FES), Floresta Ciliar (FC), Floresta ombrófila (FO), Florestas Tropicais Montanas (FTM), Floresta Estacional Decidual (FED), Afloramento Rochoso (AFR), Restinga (RES), Campo Rupestre (CR), Caatinga (CAA), Campo de Altitude (CA), Floresta Terra Firme (FTF).

Espécie	Padrão	Distribuição	Tipo Vegetacional
<i>S. paludosum</i>	Ampla América do Sul	Ampla	CAA, RES
<i>S. pycnanthemum</i>	Brasil Sueste	Restrita	FES, FO
<i>S. rhytidoandrum</i>	Ampla América do Sul	Ampla	CAA, FES, FO
<i>S. robustum</i>	Ampla América do Sul	Moderada	FES, FO
<i>S. rubiginosum</i>	América do Sul Norte Amazônico	Moderada	FTF
<i>S. stagnale</i>	Brasil Nordeste	Restrita	FO, RES
<i>S. urubambaense</i>	América do Sul Ocidental	Muito restrita	FTM
<i>S. velleum</i>	Brasil Sudeste	Moderada	FES, FO
<i>S. velutinum</i>	América Central e Sul	Ampla	FTF, FO

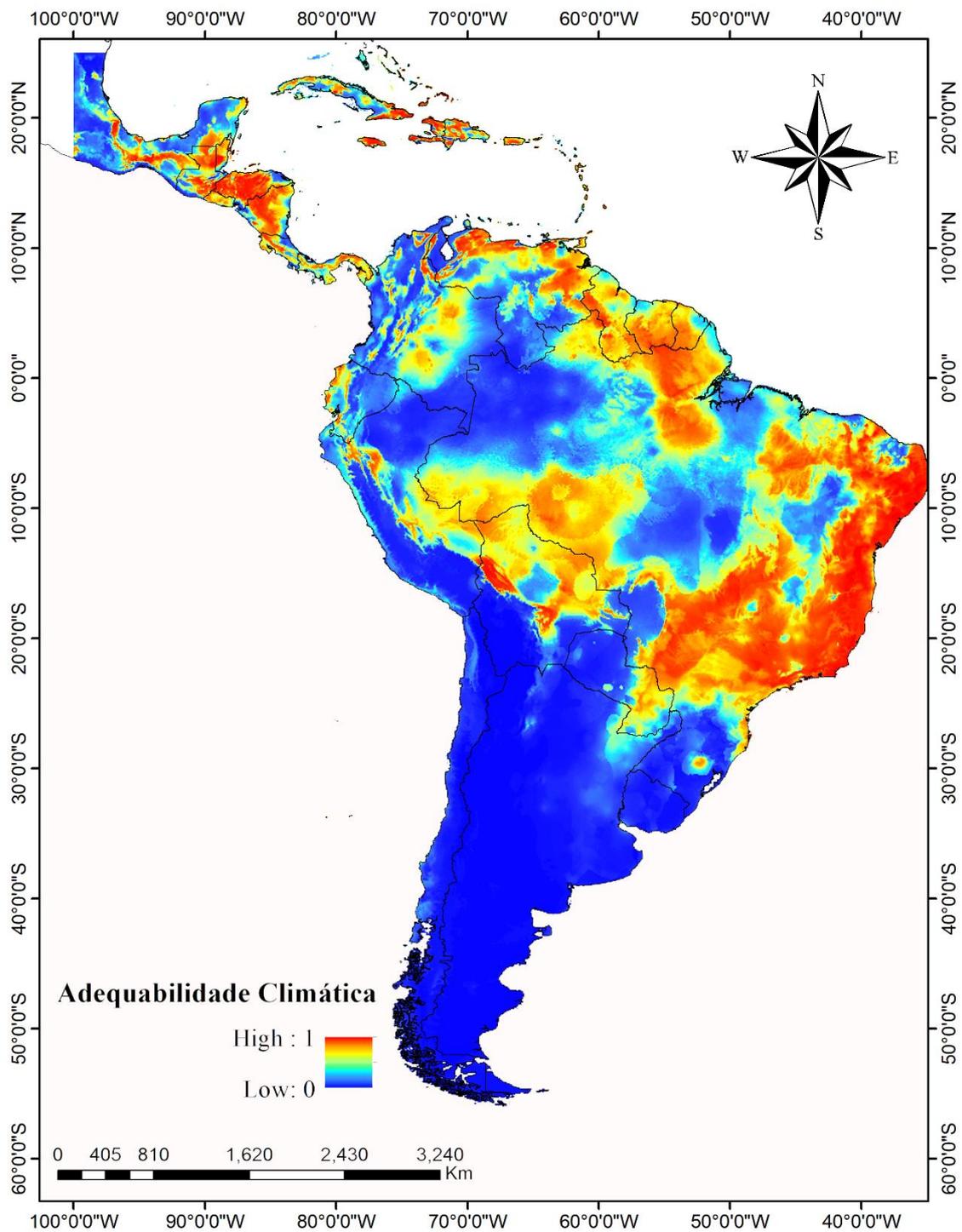


Figura 4. Modelo de adequabilidade climática para *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical. As áreas em vermelho indicam elevada adequabilidade climática, enquanto as áreas azuis indicam baixa adequação climática.

Tabela 5. Desempenho dos algoritmos e métodos com a média e desvio padrão.

Algoritmo	Método	Média	Desvio Padrão
GBM	TSS	0.8	0.03
GBM	ROC	0.96	0.01
CTA	TSS	0.74	0.03
CTA	ROC	0.91	0.02
RF	TSS	0.82	0.03
RF	ROC	0.97	0.01
GLM	TSS	0.72	0.03
GLM	ROC	0.93	0.01
GAM	TSS	0.76	0.03
GAM	ROC	0.95	0.01
MARS	TSS	0.74	0.03
MARS	ROC	0.94	0.01
MAXENT	TSS	0.76	0.03
MAXENT	ROC	0.9	0.02
FDA	TSS	0.72	0.03
FDA	ROC	0.93	0.01
ANN	TSS	0.62	0.05
ANN	ROC	0.86	0.03
SRE	TSS	0.68	0.03
SRE	ROC	0.84	0.01

3 CAPÍTULO 2

SAMPAIO ET AL.: NEW SPECIES OF *SOLANUM* FROM ROCKY OUTCROPS OF BRAZIL

Description of a New Species of Spiny *Solanum* from Rocky Outcrops of Northeastern Brazil, with Modelling of Its Environmental Suitability

Valéria da Silva Sampaio,^{1,6} Yuri Fernandes Gouvêa,² Elnatan Bezerra de Souza,³ Leandro José-Silva,⁴ Pedro V. Eisenlohr,⁵ and Maria Iracema Bezerra Loiola¹

¹Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Bloco 906, Campus do Pici Prof. Prisco Bezerra, 60440-900, Fortaleza, Ceará, Brazil.

²Universidade Federal de Minas Gerais, Departamento de Botânica, Instituto de Ciências Biológicas, Av. Antônio Carlos, 6627, Pampulha, Belo Horizonte, 31270-901, Minas Gerais, Brazil; gouvea.yf@gmail.com

³Universidade Estadual Vale do Acaraú, Av. da Universidade, 850, 62040-370, Sobral, Ceará, Brazil; elbezsouza@gmail.com

⁴Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Av. Alberto Lamago, 2000, Campos dos Goyatacazes, 28013-620, Rio de Janeiro, Brazil.

⁵Universidade do Estado de Mato Grosso, Alta Floresta, Mato Grosso, Brazil; pedro.eisenlohr@unemat.br

⁶Author for correspondence (valeriasampaio@gmail.com)

Abstract—Rocky outcrops within the surrounding vegetation in northeastern Brazil form special ecosystems of high species richness and endemism, and represent priority areas for biodiversity studies and conservation measures. Floristic surveys of rocky outcrops in the State of Ceará resulted in the identification of a new species of *Solanum* from the *Thomasiifolium* clade. Its morphological description, geographic distribution, habitat, ecology, conservation status, and environmental suitability models are provided and discussed.

Keywords—Caatinga, Endemism, *Solanum* subgenus *Leptostemonum*, Species distribution modelling, *Thomasiifolium* clade.

Resumo—Na região Nordeste do Brasil, os afloramentos rochosos formam ecossistemas isolados e diferenciados da vegetação circundante apresentando elevada riqueza e endemismo de espécies, sendo áreas prioritárias para estudos de biodiversidade e conservação. Levantamentos florísticos em afloramentos rochosos no estado do Ceará nos levaram à identificação de uma nova espécie espinhosa de *Solanum*, pertencente ao clado *Thomasiifolium*. Dados sobre descrição morfológica, distribuição geográfica, habitat, ecologia, status de conservação e modelos de adequabilidade ambiental são fornecidos e discutidos.

Solanaceae, a family of subcosmopolitan distribution comprising ca. 2500 species in 100 genera, is the most diverse in the Neotropics, especially in South America (Olmstead 2013). *Solanum* L., with its nearly 1400 species corresponding to more than half of the family species, includes such cultivated species of high economic importance as the potato (*S. tuberosum* L.), tomato (*S. lycopersicum* L.), and eggplant (*S. melongena* L.) (Aubriot et al. 2016).

The *Leptostemonum* clade, corresponding to *Solanum* subg. *Leptostemonum* ("spiny solanums"), one of the 12 to 15 presently accepted clades of *Solanum*, stands out as a monophyletic group with the highest species richness in the genus (Särkinen et al. 2013; Aubriot et al. 2016). Its species are characterized by the presence of prickles, stellate trichomes, and anthers attenuated at the apex (Whalen 1984). Species of *Leptostemonum* are found in many tropical and subtropical habitats, preferring open or anthropized environments, and are often invasive or successional plants; some of them occur in restricted habitats (Whalen 1984).

In Brazil, the genus is represented by ca. 283 species, with almost half of them endemic, occurring in the phytogeographic domains of the Atlantic Forest (184 species), Amazonia (91 species), and Cerrado (68 species) (BFG 2018). The predominantly xerophilic vegetation of the Caatinga, phytogeographic domain of the deciduous tropical savanna, heterogeneous in its physiognomy and structure, is extremely vulnerable to anthropic impacts (Albuquerque et al. 2012; Dryflor 2016). Rocky outcrops, found within that domain and known as inselbergs, represent isolated ecosystems with distinct pedological and microclimatic conditions (Porembski et al. 1998). Intense solar radiation, high temperatures, and low availability of water and nutrients are abiotic factors responsible for the floristic composition in such environments by selecting plants that are able to withstand severe conditions (Kluge and Brulfert 2000; Porembski 2007).

While inselbergs are relatively abundant in tropical regions throughout the world, there are still large gaps in our knowledge of their floristic and ecological aspects (Porembeski 2007). Because of their species richness and high endemism, they need to be considered as priority areas for biodiversity studies and conservation measures (Porembeski et al. 2016).

With the focus on conservation, environmental suitability models are strategic tools in the study of the geographic limits of species, identifying factors that influence their establishment in the environment and defining areas that are ecologically similar to those in which they are known geographically (Guisan et al. 2007; Siqueira et al. 2009; Williams et al. 2009; Franklin 2010). With a view to predict new areas of occurrence of threatened species in areas of high biodiversity, conducting floristic surveys on the rocky outcrops in the State of Ceará, northeastern Brazil, a new species of *Solanum* of the clade *Thomasiifolium* was identified. It is herein described, illustrated, and discussed. Field observations of its ecology and conservation status, including environmental suitability modelling, are provided.

MATERIALS AND METHODS

Morphological Description and Biotic Data—The morphological description is based on the study of samples obtained during field work and of specimens held at the BHCB, EAC, ESA, HUEFS, HUVA, M, MO, NY, P, and RB herbaria (acronyms according to the Index Herbariorum, Thiers 2018). The terminology of morphological characters followed Radford et al. (1974), with the trichome types following Roe (1971) and Seithe (1979). Scanning electron microscopy (SEM) was used in analyzing the micromorphological structures of trichomes and seeds. Leaf fragments and seeds obtained from herbarium specimens were held on stubs using carbon tape and gold plated (Quorum 150T ES). An INSPECT S50 scanning electron microscope at the Analytical Center of the Federal University of Ceará was used for the SEM study. The conservation status of the new species was determined using the IUCN criteria (2017); GeoCAT analysis was used for calculating both the extent of occurrence (EEO) and the area of occurrence (AOO) (Bachman et al. 2011).

Occurrence Records and Environmental Predictors—The environmental suitability modelling (ESM) was performed using occurrence data and observations of plant populations during field work from March 2016 to March 2018 in the municipalities of Monsenhor Tabosa, Santa Quitéria, and Sobral, State of Ceará, Brazil. The ESM was run using a set of 70 predictors, including bioclimatic variables, vegetation cover, relief, topography, and soils (at 10 km resolution) (Table 6).

The rasterPCA function of the RStoolbox package (Leutner and Horning 2016) in R 3.4.3 (R Core Development Team 2017), performing a principal component analysis (PCA), was used to eliminate collinearity between predictor variables. The use of the PCA axes as environmental predictors is a good strategy for controlling the overfitting of models (Guisan and Zimmermann 2000; Dormann et al. 2013). As each model was constructed with seven spatially unique n points (see below), we selected the six (n-1) first axes of the PCA, which allowed to capture $\pm 78\%$ of the data variation within the Neotropical region.

Environmental Suitability Model—The algorithms used for the construction of the models were: ANN (artificial neural networks), CTA (classification tree analysis), MARS (multiple adaptive regression splines), generalized boosting model (RFM), MAXENT (maximum entropy), generalized additive models (GAM), generalized linear models (GLM), and SRE (surface range envelope). All of them are available in the BIOMOD2 package (Thuiller et al. 2016).

Evaluation of the Environmental Suitability Models—To construct and evaluate the models, algorithm adjustments in a set of 10,000 pseudo-absences, chosen at random within the Neotropical region, were performed. Of the eight spatially unique occurrence records available, seven (n-1) were used to build the model (training data) and one to evaluate it (test data). After the first model was processed, the record that had

been removed was readjusted to the total set of data and a second record was removed to build another model, and so on, until all of the records had been once removed. Such procedure, known as the jackknife (leave-one-out), is recommended as an evaluation technique for models with < 25 occurrence records (Pearson et al. 2007). The 'compute pValues' function, developed in R environment, was used to calculate the p-value at a 5% level of significance. The models were then evaluated according to their ability to predict the single occurrence record excluded from the total set of points (Pearson et al. 2007).

To facilitate the interpretation and evaluation of the models (their suitability or non-suitability), binary maps were constructed, using the receiver operating characteristic (ROC) threshold, a decision threshold that improves sensitivity and specificity of the model (Liu et al. 2013). The final mean consensus map was obtained by overlapping the binary maps generated for each model, with areas in red marking the "high environmental suitability", i.e., the projected sites showed high similarity with the areas where the species had been collected and indicating a great potential for new occurrences; areas in blue marking the "low environmental suitability", i.e., areas with conditions not favorable for the occurrence of the species; areas within the gradient between those marked in red and blue were considered of "moderate environmental suitability", where only some of the models indicated environmental suitability for the species.

Environmental suitability models versus protected areas data—Suitability areas resulted from ESM were superimposed on the occurrence data of the full protection conservation areas (FPCA) within the federal, state, municipal, and private domains (MMA 2018). The shapefile of the FPCA was obtained from the website of the

Brazilian Ministry of the Environment

(<http://mapas.mma.gov.br/i3geo/datadownload.htm>).

TAXONOMIC TREATMENT

Solanum graniticola V.S. Sampaio & Gouvêa, sp. nov. TYPE: BRAZIL. Ceará: Sobral, Distrito de Taparuaba, Unidade de Conservação Refúgio de Vida Silvestre Pedra da Andorinha (REVIS), área de vegetação de Caatinga sobre solos arenosos e afloramentos rochosos; 04°04'10''S, 39°59'56''W, alt. 273 m, 24 Feb 2017 (fl, fr), *E.B. Souza et al.* 4433 (holotype: EAC!; isotypes: HUVA!, RB!).

Similar to *S. thomasiifolium* Sendtn., but differing from it by the corollas completely lacking interpetalar tissue, fruiting calyx lobes exceeding the fruit length, fruit covered by sessile to subsessile glandular-stellate trichomes with midpoints much longer than the lateral rays, and scarce and inconspicuous simple trichomes on the adaxial leaf surface; it is also similar to *S. buddleiifolium* Sendtn., differing by having wider (4–6–10 cm) elliptic leaves, white corollas, and hirsute to glabrescent epicarp of the fruit.

Shrubs, 1–1.7 m tall, erect, branched and aculeate. **Stems** terete, densely glandular-stellate tomentose when young; trichomes subsessile to long-stalked, multiseriate-stalked, rays (4–)8–15(–17), of various sizes, multiangulate, rarely porrect-stellate, usually glandular, glandular rays 3–4 celled, eglandular rays 1-celled, midpoint well-developed, generally longer than of the lateral rays, glandular, 3–7-celled; prickles straight, acicular, 3–8 mm long, golden to ferruginous; bark of older stems glabrescent, dark gray. **Sympodial unit** plurifoliate. **Leaves** solitary, grouped at the apex of branches; blades (5–)8–12(–16) cm long, (4–)6–8(–10) cm wide, ovate to elliptic, lobed, chartaceous, bifacial, dark green to brownish green above, pale green to yellowish

beneath, adaxial surface glandular-stellate pubescent; trichomes porrect-stellate and multiangulate, subsessile to short-stalked, with long-stalked trichomes along the midrib and primary veins, multiseriate-stalked, rays (3–)6–15(–18), of various sizes, glandular or not at the apex, glandular rays 3-celled, eglandular rays 1-celled, midpoint well-developed, 1.5–2–many times longer than the lateral rays, 2–4 celled; glandular trichomes sessile to very short-stalked, yellowish to ochraceous; simple, observed rarely; abaxial surface glandular-stellate tomentose; glandular-stellate trichomes similar to those on the adaxial surface but more densely distributed, subsessile to long-stalked, with longer lateral rays; armed with straight, acicular prickles along the midrib and the primary veins on both surfaces, 2–7 mm long; primary veins 6–10 pairs; base of blade slightly cordate to truncate, with acute basal lobes, sometimes decurrent in the petiole, asymmetrical or not; margins lobed, lobes 5–7 pairs, to 1.6 cm long, deltate, with secondary lobes, acute; apex acute; petiole 0.5–2 cm long, densely glandular-stellate tomentose; trichomes subsessile to long-stalked, multiseriate-stalked, rays 8–15, of various sizes, multiangulate, glandular rays 3-celled, eglandular rays 1-celled, midpoint well-developed, 1.5–2–many times longer than the lateral rays, 3–4–7-celled (along both sides of the midrib); with acicular prickles, 3–5 mm long. **Inflorescences** terminal, apparently internodal to opposite the leaves, cyme scorpioid, unbranched, inflorescence axis densely glandular-stellate tomentose, porrect-stellate and multiangulate, subsessile to long-stalked, midpoint very long, many times longer than the lateral rays, glandular at the apex or not; armed, prickles 2–5 mm long; peduncle 1–3.3 cm long, rachis 1–9 cm long, with 8–14 flowers; pedicel 5–8 mm long. **Flowers** 5–merous, heterostylous, the basal long-styled and functionally hermaphrodite, the distal short-styled and functionally male, buds ovoid. Calyx tube 0.5 mm long, 1.5 cm diam., campanulate, lobes 8.5 mm long, narrowly triangular, the apex acuminate to acute, densely glandular-

stellate tomentose on both surfaces, appearing hirsute due to the very long midpoints of trichomes; subsessile to long-stalked, multiseriate-stalked, rays (4)6–15, variously sized, glandular or not, glandular rays usually 3–celled, eglandular rays 1–celled, porrect-stellate to multiangulate, midpoint very long, several times longer than the lateral rays, 3–10 celled, glandular at the apex or not; armed or not, prickles 0.5–1 mm long, straight, acicular. Corolla 2.5 cm diam., stellate, planar to slightly reflexed at anthesis, lobed to $\frac{5}{6}$ of its length, white, tube 4 mm long, lobes 1–1.3 cm long, 3–5 mm wide at base, triangular, acuminate at the apex, interpetalar tissue absent. Stamens equal, filaments 0.6–1 mm long, anthers 7–10 mm long, 1–1.2 mm wide in the monoclinal flowers, 12 mm long in staminate flowers, lanceolate, yellow. Ovary ovoid, hirsute; trichomes glandular-stellate, sessile to short-stalked, multiseriate-stalked, rays 4–8(12), glandular or some eglandular, 2–4 celled, of various sizes, antrorse to porrect, sometimes multiangulate, midpoint well-developed, several times longer than the lateral rays, (3)4–6 celled, glandular or not; style glabrous, whitish, cylindrical, straight, 8–10 mm long in the long-styled flowers, 2 mm long in the short-styled; stigma slightly bilobed, green. **Fruit** spherical berry, 0.7–1.2 cm diam., green to white when young, yellowish when ripe, epicarp hirsute becoming glabrescent in mature fruit; trichomes like those of the ovary; fruiting pedicels 0.7–1 cm long; fruiting calyx accrescent, lobes 1–1.5 cm long, 0.4–0.6 cm wide, exceeding the fruit length, armed, prickles small, ca. 2 mm long, acicular. **Seeds** up to 20, reniform, 4–4.8 mm long, 2.8–3 mm wide, testa dark brown. Figures 5–7.

Distribution and Habitat—*Solanum graniticola* is currently known only from rock outcrops associated with Deciduous Seasonal Forests on crystalline substrates and the Caatinga (*sensu stricto*) at altitudes from 245 to 930 m in the northwestern region of Ceará. The area of occurrence for *S. graniticola* corresponds to a range of granitic rocks

extending from the Serra das Matas to the Uruburetama Massif, with a SW-NE orientation (Sales and Peulvast 2007). Intensive erosive processes characterize the region, creating highly unstable and fragile environment ecodynamics. The soils are shallow, with frequent rock outcrops of the Tamboril-Santa Quitéria Complex of the Neoproterozoic origin and granitoids and migmatites predominating (FUNCEME 2015). From an environmental point of view, the area of occurrence is subject to the influences of a semi-arid climate, with thermal coefficients above 26°C and high rates of evaporation and evapotranspiration, and is also characterized by the Caatinga vegetation of varied physiognomies and floristic patterns (with Deciduous Seasonal Forests in areas above 300 m), showing signs of environmental degradation and desertification (FUNCEME 2015).

Ecology—Heliophyte, growing on rock outcrops with underdeveloped soils (litholic neosols), representative of ancient environments of the crystalline areas and characterized by unique climatic and microclimatic conditions, with high solar radiation and temperatures and water stress (Araújo et al. 2008). Plant species colonizing such habitats show adaptability to the scarcity of water by leaf loss during the dry period (Prado 2003) and by several other well-known xerophytic characters, such as thick cuticles, dense pilosity, and spines (Ferri 1960).

Etymology—The epithet refers to its occurrence on granitic rock outcrops.

Phenology—Flowering and fruiting specimens were collected in February and May.

Conservation Status—Based on the criteria of the extension of occurrence (EOO = 880,516 km²) and the area of occupation (AOO = 16,000 km²), the species is characterized as endangered (EN), because of its restricted distribution. It is known from only four localities, with one of them inside the Refúgio de Vida Silvestre Pedra

da Andorinha, protected area of 598,60 ha, located in the municipality of Sobral, district of Taparuaba, Ceará, and established in 2010 to preserve biodiversity of an area in the phytogeographical domain of the Caatinga (Silva et al. 2017).

Additional Specimens Examined—Brazil. —CEARÁ, Mun. Santa Quitéria, Fazenda Intan de Cima, Serra do Pajé, 760 m, 04°01'08.98"S, 40°08'48.74"W, 08 May 1997, fl. fr., *L.W. Lima-Verde s.n.* (EAC!); Mun. Sobral, Distrito de Taparuaba, Unidade de Conservação Refúgio de Vida Silvestre Pedra da Andorinha (REVIS), 245 m, 04°03'51"S, 39°59'51" W, 20 May 2016, fr., *E.B. Souza et al. 4070* (EAC!, HUVA!); Monsenhor Tabosa, coletada no topo da serra, 927 m, 04°46'06.3"S, 40°06'37.0"W, 26 May 2017, fl., *V.S. Sampaio et al. 149* (EAC!).

Environmental Suitability Models—The consensus map showed that the models predicted, for this new species, restricted areas with high environmental suitability in the phytogeographic domain of the Caatinga in the northern and eastern regions of Piauí and northwestern part of Ceará. Small patches of medium environmental suitability were also predicted for southwestern parts of Piauí, central-north Ceará, and northern Rio Grande do Norte (Fig. 9).

The models also showed that the protected areas established in northeastern Brazil are efficient for the conservation of *S. graniticola* (Fig. 10). Eleven of them (Table 7) show high and medium environmental suitability for this new species in Ceará state, especially the Área de Proteção Ambiental Serra da Meruoca, in northwestern Ceará, the Área de Proteção Ambiental Bica do Ipu, in western of Ceará, and the Reserva Particular do Patrimônio Natural Luizinho Alencar, in central region of Ceará, with all showing high degree of suitability (Fig. 10). Protected areas represent one of the most important strategies for species preservation (Watson et al. 2014). However, most of the areas identified as of high environmental suitability for the species are not

located within the established protected areas. Therefore, they must guide future targeting efforts for the preservation of *S. graniticola*.

The environmental suitability models using the jackknife analysis demonstrated excellent performance for *S. graniticola* ($p < 0.0001$, with a 100% hit rate), indicating that it was possible to construct statistically significant models, with a performance better than expected by chance, using only eight occurrence records (Table 8). The models identified areas of environmental suitability similar to those where the species was collected, making them useful in attempts to expand the occurrence records for the species.

DISCUSSION

The new species is a member of the *Thomasiifolium* clade. According to Stern et al. (2011), the clade, which is difficult to be defined morphologically, is divided into two distinct groups: shrubby species (*S. thomasiifolium* and *S. buddleiifolium*) and vines (*S. paraibanum* and *S. rupincola*). *Solanum graniticola* is morphologically similar to the group of shrubby species, sharing such characters as straight prickles, glandular-stellate trichomes, leaves grouped at the apex of branches, short internodes, unbranched scorpioid cyme, and calyx accrescent in fruit.

Within the shrubby group of the clade, *Solanum graniticola* is similar to *S. thomasiifolium* by lobed ovate to elliptical leaves with stellate-glandular trichomes, white flowers, and calyx accrescent in fruit. However, *S. thomasiifolium* has straight to recurved prickles (compressed at the base), cordate blade base with porrect-stellate and multiangulate trichomes, the central rays glandular at the apex, with simple (of conspicuous presence) and glandular trichomes, a rotate-stellate lilac to blue (sometimes white) corolla with interpetalar tissue, and glabrous fruits, red when mature. *Solanum graniticola* may be distinguished by its straight prickles, slightly cordate to truncate or

asymmetrical blade base, with porrect-stellate and multiangulate trichomes, the lateral and central rays glandular, simple (scarce and inconspicuous) and glandular trichomes, white stellate corolla, lacking interpetalar tissue, and hirsute to glabrescent epicarp of the fruit, yellow when mature. The length of fruiting calyx lobes and fruit indumentum also differ, with the fruiting calyx lobes of *S. graniticola* exceeding the fruit length, whereas in *S. thomasiifolium* they are always shorter than the fruit. The new species may be easily distinguished from *S. buddleiifolium* by the wider (4–10 cm) elliptic and lobed leaves, with fruits yellow when mature, whereas in *S. buddleiifolium* the leaves are narrower (0,7–4 cm) and lanceolate, and fruits orange-red at maturity (Table 9).

The geographic distribution of *S. graniticola* is also distinct from that of *S. thomasiifolium* and *S. buddleiifolium*. All of them are found in regions subject to seasonal droughts, growing on sandy soils with rocky outcrops, between and on the rocks and in their crevices, wherever there are substrate accumulations. However, whereas *Solanum graniticola* is known only from granitic outcrops in Ceará state at elevations 240 to 900 m and associated with the Deciduous Seasonal Forest and the Caatinga (*sensu stricto*), *S. buddleiifolium* and *S. thomasiifolium* occur mainly on quartzite outcrops above 800 m throughout the Espinhaço Mountain Range and are associated with the Campos Rupestres vegetation. *Solanum buddleiifolium* is known only from a narrow range in southern Bahia and northern Minas Gerais, while *S. thomasiifolium* is of the widest geographical range among the three species, found growing in the Campos Rupestres of Bahia, Goiás, and Minas Gerais states, and coastal areas of Restinga in Espírito Santo, Bahia, and Sergipe states.

Solanum thomasiifolium occurs in at least ten protected areas throughout the states of Bahia (Chapada da Diamantina and Morro do Chapéu), Espírito Santo (Área de Proteção Ambiental de Conceição da Barra, Parque Estadual de Itaúnas, and Parque

Estadual Paulo César Vinha), Goiás (Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros), Minas Gerais (Parque Estadual da Serra Negra, Parque Estadual Sete Salões, and Reserva Biológica da Mata Escura) and Sergipe (Reserva Particular do Patrimônio Natural da Mata do Crasto). *S. buddleiifolium* occurs in five protected areas in the states of Bahia (Chapada da Diamantina and Morro do Chapéu) and Minas Gerais (Monumento Natural Estadual Várzea do Lajeado e Serra do Raio, Parque Estadual do Rio Preto, and Parque Estadual da Serra Nova) (BFG 2018). On the other hand, *S. graniticola* occurs only in a single protected area of the State of Ceará (Refúgio de Vida Silvestre Pedra da Andorinha), but with our environmental suitability model also pointing to possible areas of occurrence in other eleven protected areas (see Environmental Suitability Models). Our results show the importance of establishment of protected areas in the phytogeographic domain of the Caatinga, since less than 4% of its native vegetation is protected (Oliveira et al. 2017). Creation of new protected areas, based on the inventories and analysis of their biodiversity, is strategically important for the maintenance and conservation of the Brazilian biodiversity.

ACKNOWLEDGMENTS

This study is part of a doctoral thesis of the first author submitted to the Graduate Program in Ecology and Natural Resources of the Federal University of Ceará (UFC), financed by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, Finance Code 001). Elnatan Souza received a research grant from the Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (FUNCAP, Process BP2.0107-00081.01.00/15). The authors are grateful to the curators and staff of the herbaria mentioned in this study for access to their facilities and collections; the Analytical Center of the Federal University of Ceará for granting access to its SEM

equipment; Francisco Ávila, Francisco Melo Neto, Francisco Fernandes de Araújo, Bruno Ary, Leonardo Jales, and Rayane de Tasso Moreira Ribeiro for their help in the fieldwork; and Guilherme Rodrigues for the illustrations.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors participated in providing data and the preparation and editing of the manuscript. VSS and YFG wrote the description of the new species and compared the specimens with the morphologically related taxa. VSS, EBS, and MIBL collected the specimens and provided photos of the living plants. LJS and PVE performed, analyzed and interpreted the environmental suitability models. PVE also revised the manuscript.

LITERATURE CITED

- Albuquerque, U. P., E. L. Araújo, A. C. A. El-Deir, A. L. A. Lima, A. Souto, B. M. Bezerra, E. M. N. Ferraz, E. M. X. Freire, E. V. S. B. Sampaio, F. M. G. Las-Casas, G. J. B. Moura, G. A. Pereira, J. G. Melo, M. A. Ramos, M. J. N. Rodal, N. Schiel, R. M. Lyra-Neves, R. R. N. Alves, S. M. Azevedo-Júnior, W. R. Telino-Júnior, and W. Severi. 2012. Caatinga revisited: Ecology and conservation of an important seasonal dry forest. *The Scientific World Journal*:1–18.
- Araújo, F. S., R. F. O. Oliveira, and L. W. Lima-Verde. 2008. Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselbergue no domínio da Caatinga, Ceará. *Rodriguésia* 59: 659–671.
- Aubriot, X., P. Singh, and S. Knapp. 2016. Tropical Asian species show that the Old World clade of ‘spiny solanums’ (*Solanum* subgenus *Leptostemonum* pro parte:

- Solanaceae) is not monophyletic. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 199–223.
- Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de la Torre, and B. Scott. 2011. Supporting red list threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. *ZooKeys* 150: 117–126.
- BFG. 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69: 1513–1527.
- CGIAR-CSI. 2006a. Consortium for Spatial Information. SRTM 90m Digital Elevation Model. Available from: <http://srtm.csi.cgiar.org/>.
- CGIAR-CSI. 2006b. Consortium for Spatial Information. Global High-Resolution Soil-Water Balance. Available from: <http://www.cgiar-csi.org/data/global-high-resolution-soil-water-balance#download>.
- CRU-TS. 2012. Climatic Research Unit Time-Series. Historic climate database for GIS v3.10.01. Available from: <http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database>.
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. G. Marquéz, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell, and S. Lautenbach. 2013. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36: 27–46.
- Dryflor. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383–1387.
- Ferri, M. G. 1960. Evolução do conceito de Xerofitismo. *Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Botânica* 19: 101–113.

- Fick, S. E. and R. J. Hijmans. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37: 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>.
- Fischer, G., F. Nachtergaele, S. Prieler, H.T. van Velthuizen, L. Verelst, and D. Wiberg. 2008. *Global Agro-ecological Zones Assessment for Agriculture* (GAEZ 2008). IIASA, Laxenburg, Austria and FAO, Rome, Italy.
- Franklin, J. 2010. *Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction*. Cambridge University Press.
- FUNCEME. 2015. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. Zoneamento ecológico-econômico das áreas susceptíveis à desertificação do núcleo I - Irauçuba/Centro-Norte/Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos/Departamento Nacional de Obras Contra as Secas. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora.
- Guisan, A. and N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- Guisan, A., C. H. Graham, J. Elith, and F. Huettmann. 2007. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. *Diversity and Distributions* 13: 332–340.
- Hengl, T., J. M. Jesus, R. A. MacMillan, N. H. Batjes, G. B. M Heuvelink, E. Ribeiro, A. Samuel-Rosa, B. Kempen, J. G. B Leenaars, M. G. Walsh, and M. R. Gonzalez. 2014. SoilGrids1km — Global Soil Information Based on Automated Mapping. *PLoS One* 9(8): e105992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0114788>.

- Hijmans, R. J., J. van Etten, J. Cheng, M. Mattiuzzi, M. Sumner, J. A. Greenberg, ... and A. Ghosh. 2014. Package “raster”: geographic data analysis and modeling. Available from: <http://CRAN.R-project.org/package=raster>.
- IUCN. 2017. Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria. Version 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Available from: <http://www.iucnredlist.org>. (accessed 10 Nov 2017).
- Karger, N. D., O. Conrad, J. Böhner, T. Kawohl, H. Kreft, R. W. Soria-Auza, N. E. Zimmermann, H. P. Linder, and M. Kessler. 2017. Climatologies at high resolution for the earth’s land surface areas. *Scientific Data* 4: 170122. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>.
- Kluge, M. and J. Brulfert. 2000. Ecophysiology of vascular plants on inselbergs. Pp. 143–174 in *Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, eds. S. Porembski and W. Barthlott. Berlin: Springer-Verlag.
- Kriticos, D.J., B. L. Webber, A. Leriche, N. Ota, I. Macadam, J. Bathols, and J. K. Scott. 2012. CliMond: global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 53–64. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00134.x>.
- Leutner, B. and N. Horning. 2016. RStoolbox: Tools for remote sensing data analysis. R Package Version 0.1.4. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=RStoolbox>.
- Liu, C., M. White, and G. Newell. 2013. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography* 40: 778–789.

- MMA. 2018. Ministério do Meio Ambiente. Consultas por UC's. Available from: <http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs/consulta-por-uc>.
- Oliveira, U., B. S. Soares-Filho, A. P. Paglia, A. D. Brescovit, C. J. B. Carvalho, D. P. Silva, D. T. Rezende, F. S. F. Leite, J. A. N. Batista, J. P. P. P. Barbosa, J. R. Stehmann, J. S. Ascher, M. F. Vasconcelos, P. Marco, P. Löwenberg-Neto, V. G. Ferro, and A. J. Santos. 2017. Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. *Scientific Reports* 7: 9141.
- Olmstead, R. G. 2013. Phylogeny and biogeography in Solanaceae, Verbenaceae and Bignoniaceae: A comparison of continental and intercontinental diversification patterns. *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 80–102.
- Pearson, R. G., C. J. Raxworthy, M. Nakamura, and A. T. Peterson. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34: 102–117.
- Porembski, S. 2007. Tropical inselbergs: Habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. *Revista Brasileira de Botânica* 30: 579–586.
- Porembski, S., G. Martinelli, R. Ohlemuller, and W. Barthlott. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* 4: 107–119.
- Porembski, S., F. A. O. Silveira, P. L. Fiedler, A. Watve, M. Rabarimanarivo, F. Kouame, and S. D. Hopper. 2016. Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. *Biodiversity and Conservation* 25: 2827–2830.

- Prado, D. E. 2003. As Caatingas da América do Sul. Pp. 3-73 in *Ecologia e Conservação da Caatinga*, eds. I. R. Leal, M. Tabarelli, and J. M. C. Silva. Recife: Ed. Universitária da UFPE.
- R Core Development Team. 2017. R: A Language and environment for Statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from: <http://www.R-project.org/>.
- Radford, A. E. 1974. *Fundamentals of plant systematics*. New York: Harper and Row.
- Roe, K. E. 1971. Terminology of hairs in the genus *Solanum*. *Taxon* 20: 501–508.
- Sales, V. C. and J. P. Peulvast. 2007. Evolução morfoestrutural do relevo da margem continental do estado do Ceará, Nordeste do Brasil. *Caminhos da Geografia* 7: 1–2.
- Särkinen, T., R. G. Olmstead, L. Bohs, and S. Knapp. 2013. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): A dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology* 13: 214.
- Seithe, A. 1979. Hair types as taxonomic characters in *Solanum*. Pp. 307–319 in *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*, eds. J. G. Hawkes, R. N. Lester, and A. D. Skelding. Academic Press, London.
- Silva, J. F, L. N. Barbosa, F. M. G. Brasileiro, and C. L. G. Pereira. 2017. Paisagens dos Sertões: Uma abordagem sobre preservação na unidade de conservação refúgio de vida Silvestre Pedra da Andorinha-Taperuaba/CE. Pp. 73–81 in *Educação Ambiental em Unidades de Conservação e Políticas Públicas*, orgs. F. M. P. Moreira, S. A. Meira, A. J. A. Meireles, and E. V. Silva. Mossoró – RN: EDUERN.

- Siqueira, M. F., G. Durigan, P. Marco Júnior, and A. T. Peterson. 2009. Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. *Journal for Nature Conservation* 17: 25–32.
- Stern, S., M. F. Agra, and L. Bohs. 2011. Molecular delimitation of clades within New World species of the “spiny solanums” (*Solanum* subg. *Leptostemonum*). *Taxon* 60: 1429–1441.
- Thiers, B. 2018 [continuously updated]. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden’s Virtual Herbarium. Available from: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (last accessed Nov 2018).
- Thuiller, W., D. Georges, R. Engler, F. Breiner, M. D. Georges, and C.W. Thuiller. 2016. Package ‘biomod2’. Available from: <https://ftp2.de.freebsd.org/pub/misc/cran/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>.
- Title, P. O. and J. B. Bemmels. 2018. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography* 41: 291–307.
<https://doi.org/10.1111/ecog.02880>.
- Tuanmu, M. N., and W. Jetz. 2015. A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modelling. *Global Ecology and Biogeography* 24: 1329–1339.
- United Nations Environment Programme (UNEP). 2017. Available from: <http://geodata.grid.unep.ch/results.php>.
- Watson, J. E., N. Dudley, D. B. Segan, and M. Hockings. 2014. The performance and potential of protected areas. *Nature* 515: 67-73.

Whalen, M. D. 1984. Conspectus of species groups in *Solanum* subgenus

Leptostemonum. *Gentes Herbarum* 12: 179–292.

Williams, J. N., C. Seo, J. Thorne, J. K. Nelson, S. Erwin, J. M. O'Brien, and M. W.

Schwartz. 2009. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. *Diversity and Distributions* 15: 565–576.

TABLE 6. Set of predictor variables used in the seven axes of the Principal Component Analysis, accounting for $\pm 78\%$ of data variation in the environmental suitability models for *Solanum graniticola*.

Names of variables	Number of variables	Source
Temperature and precipitation	19	Karger et al. (2017)
Solar radiation	3	Fick and Hijmans (2017)
Water vapor pressure	3	Fick and Hijmans (2017)
Wind speed	3	Fick and Hijmans (2017)
Cloud cover	3	CRU-TS (2012)
Enhanced Vegetation Index	3	Tuanmu and Jetz (2015)
Forest cover	1	Fischer et al. (2008)
Grassland/Scrub/ Woodland cover	1	Fischer et al. (2008)
Water bodies	1	Fischer et al. (2008)
Elevation	1	CGIAR-CSI (2006a)
Aspect	1	Hijmans et al. (2014)
Slope	1	Hijmans et al. (2014)
Topographic wetness	1	Title and Bemmels (2017)
Global relief model	1	UNEP (2017)
Terrain roughness	1	Title and Bemmels (2017)
Potential evapotranspiration	6	CGIAR-CSI (2006b)
Aridity Index	1	CGIAR-CSI (2006b)
Actual evapotranspiration	1	CGIAR-CSI (2006b)
Soil water stress	3	Hengl et al. (2014)
Relative humidity	6	Kriticos et al. (2012)
Physical soil variables and site characteristics	8	Hengl et al. (2014)
Chemical soil variables	2	Hengl et al. (2014)

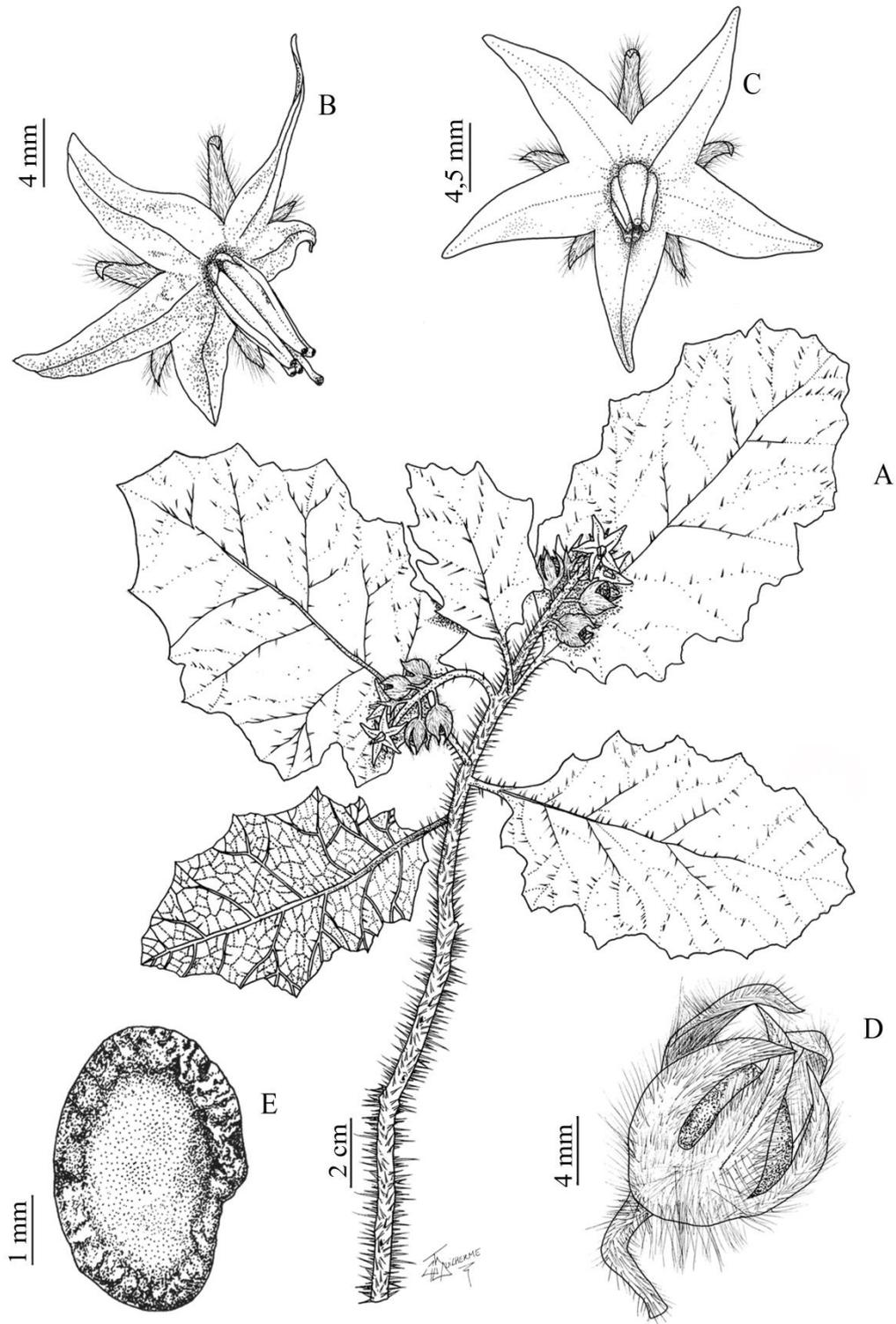


Fig.5. *Solanum graniticola* V.S. Sampaio & Gouvêa. A. Flowering and fruiting branch.

B. Monoclinous flower. C. Staminate flower. D. Fruiting calyx. E. Seed.

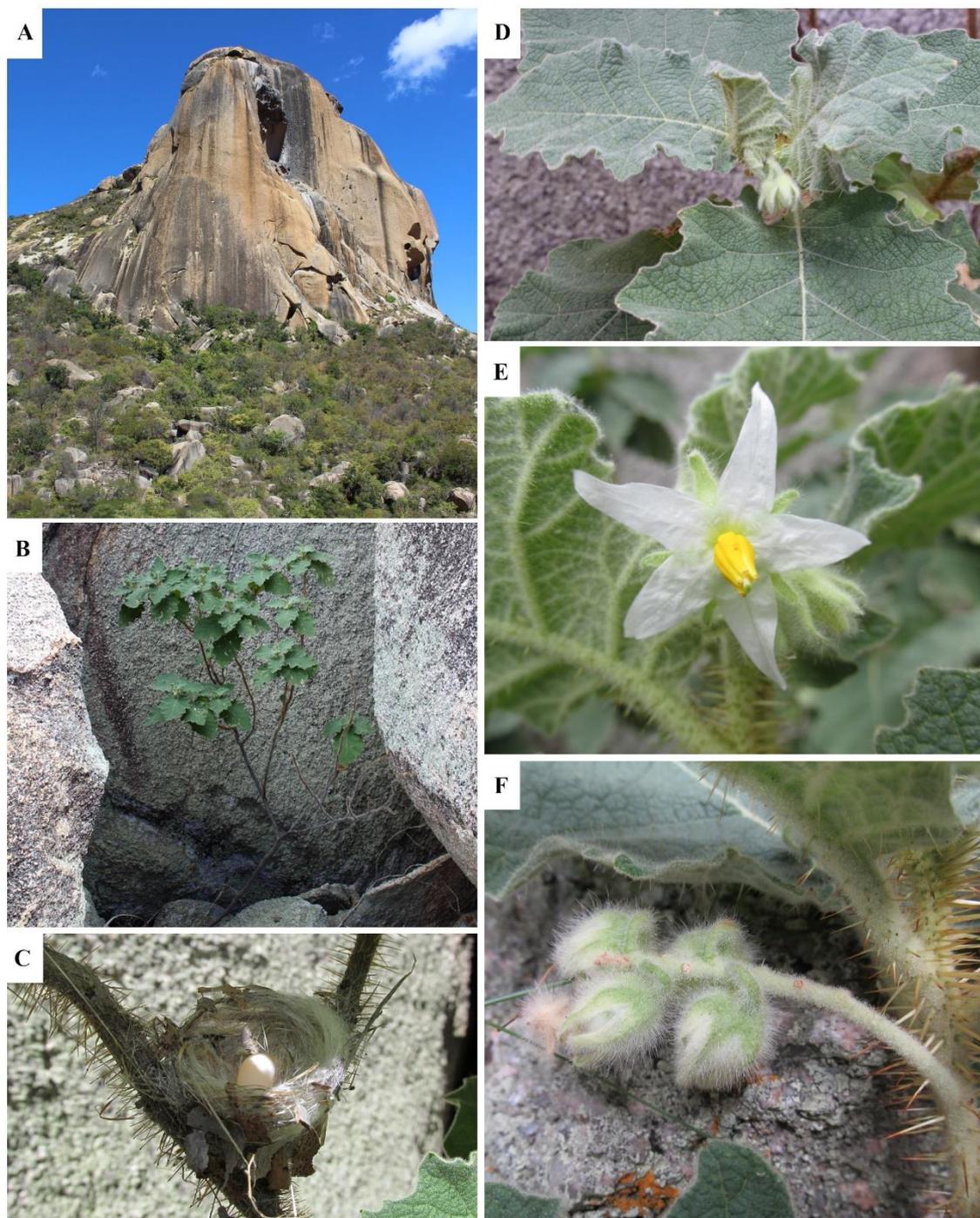


Fig. 6. *Solanum graniticola* V.S. Sampaio & Gouvêa. A. Refúgio de Vida Silvestre Pedra da Andorinha, location of the type specimens. B. Habit. C. Aculeate branch with a hummingbird nest. D. Leaves and buds. E. Monoclinous flower. F. Fruits. All photos by V. S. Sampaio and E. B. Souza.

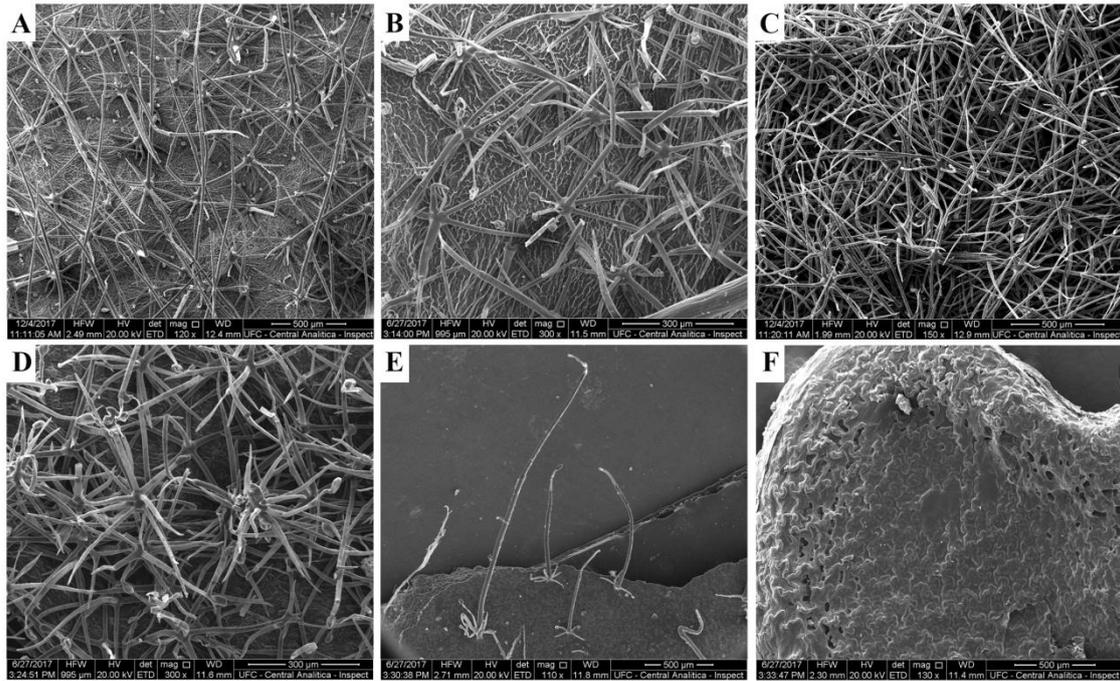


Fig. 7. SEM micrographs of *Solanum graniticola* V.S. Sampaio & Gouvêa. A–B. Adaxial surface of leaf with porrect-stellate glandular and eglandular trichomes. C–D. Abaxial surface of leaf with glandular-stellate porrect to multiangulate trichomes. E. Fruit epicarp with glandular-stellate trichomes and a well-developed midpoint. F. Seed.

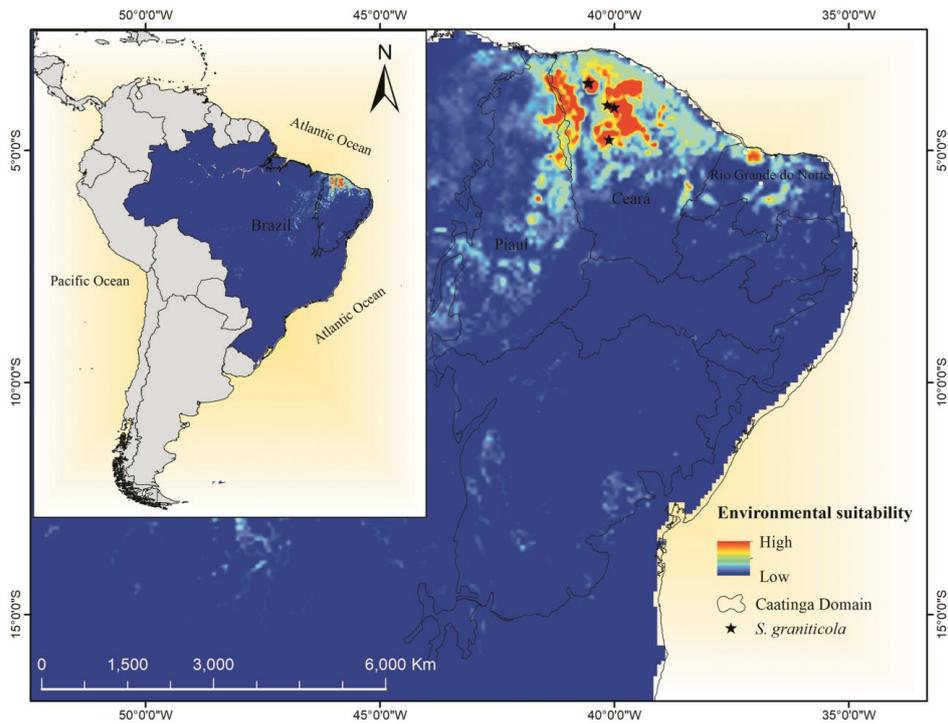


Fig. 8. The mean environmental suitability model for *Solanum graniticola*. Red areas indicate high environmental suitability, while blue areas indicate low environmental suitability.

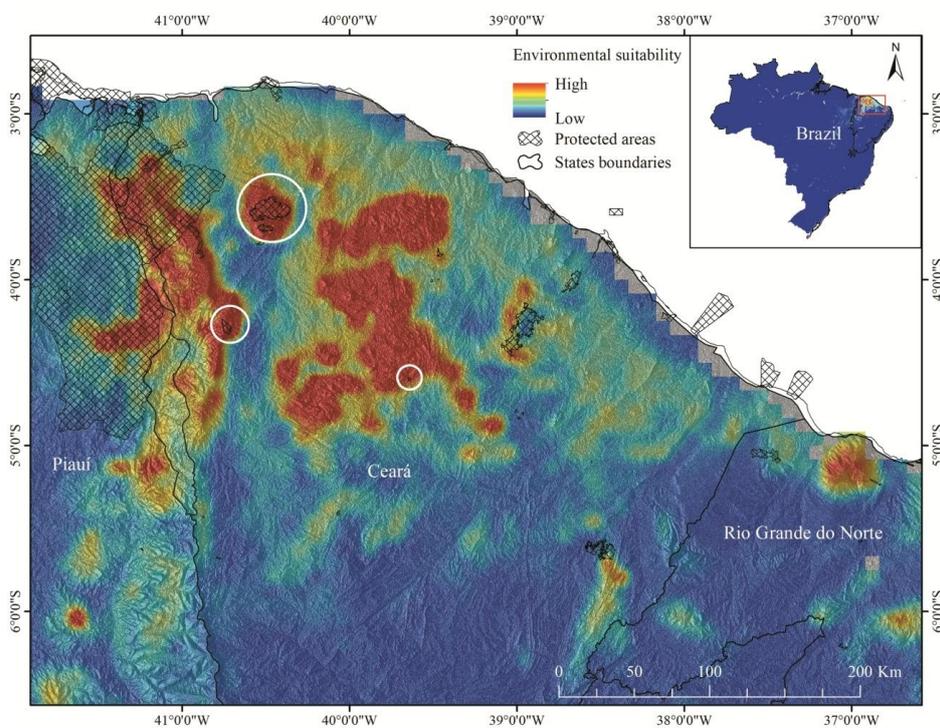


Fig. 9. Mean environmental suitability model for *Solanum graniticola* in protected areas of northeastern Brazil.

TABLE 7. Protected areas of Ceará with the environmental suitability for *Solanum graniticola*.

Protected areas	Area (ha⁻¹)
Área de Proteção Ambiental da Serra de Baturité	30,238.49
Área de Proteção Ambiental da Bica do Ipu	3,484.66
Área de Proteção Ambiental Serra da Meruoca	29,361.74
Área de Proteção Ambiental Serra da Ibiapaba	1,628,450.08
Estação Ecológica do Castanhão	12,574.44
Floresta Nacional de Sobral	661.01
Parque Estadual das Carnaúbas	13,862.60
Parque Nacional de Ubajara	6,269.51
Reserva Particular do Patrimônio Natural Esperança	500.00
Reserva Particular do Patrimônio Natural Mãe da Lua	764.08
Reserva Particular do Patrimônio Natural Luizinho Alencar	200.00

TABLE 8. Performance of the environmental suitability models evaluated with the jackknife test. Each model was constructed with n-1 occurrence records. Success (1) or failure (0) in predicting the excluded occurrence record.

Model	Success (1) or Failure (0)	Predicted area of suitability (km²)	Total projection area (Km²)
1	1	1,166.100	24,791.100
2	1	808.400	24,791.100
3	1	297.100	24,791.100
4	1	802.400	24,791.100
5	1	704.800	24,791.100
6	1	467.800	24,791.100
7	1	444.800	24,791.100
8	1	315.000	24,791.100
		<i>p</i>	<0.0001

TABLE 9. Principal morphological characters distinguishing *S. graniticola* V.S. Sampaio & Gouvêa from *S. buddleifolium* Sendtn. and *S. thomasiifolium* Sendtn.

Characters	<i>S. graniticola</i> V.S. Sampaio & Gouvêa	<i>S. buddleifolium</i> Sendtn.	<i>S. thomasiifolium</i> Sendtn.
Prickles	Straight	Straight	Straight to recurve
Size of blades	(5)8–12(16) × (4)6–8(10) cm	1.2–8 × 0,7–4 cm	2–11 × 2.5–9 cm
Shape of blades	Ovate to elliptic	Narrowly ovate to lanceolate	Ovate to elliptic
Corolla	Stellate, white	Stellate, lilac	Stellate to rotate, white or lilac
Interpetalar tissue	Absent	Present	Present
Epicarp of the fruit	Hirsute to glabrescent, yellow when mature	Glabrous, orange-red when mature	Glabrous, red when mature
Calyx in fruit	Hirsute and accrescent, completely covering the fruit	Tomentose and slightly accrescent, not covering the fruit	Tomentose and accrescent, not covering the fruit

4 CAPÍTULO 3

**O padrão morfológico dos tricomas foliares de *Solanum* seção
Erythrotrichum Child (Solanaceae) correspondem ao padrão de
distribuição geográfica das espécies?**

Valéria da Silva Sampaio^{1,*} & Maria Iracema Bezerra Loiola¹

¹Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Av. Mister Hull, s/n, Bloco 906, Campus do Pici Prof.

Prisco Bezerra, 60440-900, Fortaleza, Ceará, Brasil.

*Author for correspondence. E-mail: valeriasampaio@gmail.com

Será submetido ao periódico **Annals of Botany**, Fator de Impacto 3.12 (2019)

(A1 em Biodiversidade)

- **Introdução e Objetivos** Os representantes do gênero *Solanum* (Solanaceae) apresentam elevada plasticidade foliar com variações no indumento e nos tipos de tricomas na mesma espécie e indivíduo, ao longo da sua área de distribuição geográfica. Este estudo objetiva caracterizar morfologicamente os tipos de tricomas foliares dos representantes de *Solanum* seção *Erythrotrichum* no Brasil e verificar se estão associados com os padrões de distribuição e tipo vegetacional onde as espécies ocorrem.
- **Métodos** Fragmentos foliares foram obtidos em expedições de campo e de espécimes de herbários nacionais e internacionais, seguindo-se as técnicas usuais, e posteriormente analisadas ao microscópio eletrônico de varredura.
- **Resultados** Foram registrados quatro tipos de tricomas e 25 morfotipos. Na maioria dos taxa predomina o tipo conjugado (estrelado-glandular) e glandular. O tipo simples é o menos frequente, observado em três espécies.
- **Conclusões** O padrão de distribuição geográfica das espécies quando relacionados com o padrão morfológico dos tricomas não foi satisfatório. No entanto, a diversidade estrutural dos tricomas associada com indumento, células epidérmicas e distribuição de estômatos das espécies podem contribuir com informações ecológicas do habitat onde se encontram, e são caracteres úteis na delimitação das espécies da seção.

Palavras-chave: Diversidade estrutural, *Solanum* seção *Erythrotrichum*, microscopia eletrônica de varredura, Neotrópicos, Solanaceae, tricomas.

INTRODUÇÃO

Solanum L. é um dos maiores gêneros entre as plantas com sementes e o maior da família Solanaceae (Nee, 1999; Frodin, 2004). Abrange cerca de 1.500 espécies distribuídas na América Central e do Sul, Austrália e África, sendo a América do Sul o centro primário de diversidade e endemismo (Nee, 1999; Knapp, 2008). A complexidade taxonômica e número de espécies têm proposto vários tratamentos morfológicos para este gênero, e muitos destes não congruentes, sendo a maioria baseado na presença ou ausência de acúleos, morfologia das anteras e indumento (Sendtner, 1846; Dunal, 1852; Seithe, 1962; Nee, 1999).

O indumento é a superfície epidérmica da planta onde são encontrados os tricomas, que estão amplamente distribuídos em diversos grupos de plantas e podem estar presentes tanto nas partes vegetativas e reprodutivas (Levin, 1973; Payne, 1978; Werker, 2000). Tais estruturas são fontes valiosas de informação na investigação sistemática de várias famílias botânicas (Metcalf e Chalk, 1950) e respondem diretamente às condições ambientais (Fahn, 1986). A diversidade morfológica de *Solanum* reflete também na diversidade de indumento, onde diferentes tipos de tricomas podem ser observados nos caules, folhas, inflorescências e frutos (Roe, 1971; Mentz *et al.*, 2000).

A importância do estudo dos tricomas para a taxonomia do gênero *Solanum* já tem sido indicada por vários autores como Metcalf e Chalk (1950), Ahmad (1964), Seithe (1962, 1979) e Roe (1967, 1971). Segundo Roe (1972) e Seithe (1962; 1979), os caracteres epidérmicos de *Solanum* são diagnósticos taxonômicos tanto para espécies e seções, especialmente para grupos de espécies com grande semelhança morfológica. Estudos utilizando caracteres micromorfológicos têm auxiliado na delimitação de espécies do gênero *Solanum* de várias seções em *Crinitum* (Araújo *et al.*, 2010), *Polytrichum* (Nurit-Silva e Agra 2011), *Torva* (Nurit-Silva *et al.*, 2012) e *Brevantherum* (Sampaio *et al.*, 2014).

Dentre as seções de *Solanum* destaca-se *Erythrotrichum* Child., endêmico da região Neotropical, com espécies caracterizadas pela presença de acúleos recurvos, unidade simpodial plurifoliada, indumento ferrugíneo, flores monoclinas e estaminadas e frutos pubescentes (Agra, 2008; Stern *et al.*, 2011; Särkinen *et al.*, 2013). No Brasil a seção possui 20 espécies, sendo o principal centro de diversidade e endemismo do grupo, com a metade das espécies endêmicas. Segundo Agra (2007), as espécies endêmicas no território brasileiro ocorrem em dois centros de diversidade: espécies encontradas na Caatinga, região Nordeste, e espécies da Mata Atlântica, região Sudeste (Agra, 2007). A plasticidade morfológica de *Solanum* seção *Erythrotrichum* é evidenciada nas folhas, com grande variação no tamanho e indumento, ao longo da distribuição das espécies (Agra, 2000).

Portanto, a plasticidade morfológica foliar e distribuição das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* nortearam as seguintes perguntas deste trabalho: Quais os morfotipos de tricomas e como estão distribuídos nas folhas das espécies da seção? Qual é a estrutura geral e como eles são caracterizados morfológicamente? Os morfotipos dos tricomas respondem diretamente aos padrões de distribuição e os tipos vegetacionais em que as espécies ocorrem?

MATERIAL E MÉTODOS

Coleções botânicas e espécies estudadas

Expedições de campo ocorreram no período de março/2015 a março/2018 em diferentes tipos vegetacionais. Nesta etapa, foram obtidos exemplares de espécimes, com folhas maduras e sem injúrias, seguindo as técnicas usuais de Mori *et al.* (1989), além de observações relativas à morfologia e ecologia das espécies. Os espécimes coletados foram incorporados ao acervo do Herbário Prisco Bezerra (EAC) da Universidade Federal do Ceará. Exemplares não obtidos em expedições de campo foram oriundos de visitas as coleções botânicas de herbários nacionais e internacionais (BHCB, EAC, MO, NY, R, RB e

US), cujas siglas estão de acordo com Thiers (2017, continuamente atualizado). A lista de espécies, localidade e herbário pode ser observada na Tabela 10.

Padrões de distribuição e tipos vegetacionais

Para a classificação dos padrões de distribuição foi utilizado a classificação de domínios biogeográficos de Morrone (2014). Esse autor divide o Brasil em duas sub-regiões: a sub-região brasileira predominantemente úmida (composto por dois domínios, o Boreal Brasileiro e Sul Brasileiro) e a sub-região do Chaco úmido e seco (composto por três domínios, a Amazônia Sul-oriental, Chaco e Paraná). Informações dos tipos vegetacionais seguiram a classificação de BFG (2018).

Análise micromorfológica

Foram realizadas análises micromorfológicas dos tricomas foliares presentes nas faces adaxial e abaxial de 20 espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*. Para cada espécie foram utilizados fragmentos foliares medindo cerca de 3,0–5,0 mm. Em seguida, os fragmentos foliares foram colocados nos *stubs* com fita dupla-face de carbono e metalizadas com uma camada de 20 nm de ouro (Quorum 150T ES). Posteriormente, as imagens foram capturadas no microscópio eletrônico de varredura – MEV (INSPECT S50) da Central Analítica da Universidade Federal do Ceará.

Classificação estrutural dos tricomas

A classificação dos tipos de tricomas seguiu Mentz *et al.* (2001). Em que, os tricomas glandulares são caracterizados por uma célula apical ou células apicais arredondadas com função de secreção ou acumulação. Este tricoma é formado por três partes: a porção imersa na epiderme, a porção proximal, que forma o pedicelo, e a porção distal, clavada ou globosa,

responsável pela secreção (Fig. 10A). O pedicelo dos tricomas glandulares pode ser unicelular ou pluricelular, podendo este último ser unisseriado ou plurisseriado. Os tricomas simples são caracterizados como não glandulares, unicelulares ou pluricelulares, e não ramificados (Fig. 10B). Os estrelados são constituídos por três ou mais células, dispostas a partir de um ponto comum, formando raios como uma estrela. As células que formam a estrela são denominadas de raios laterais e aqueles que formam o pedicelo de raio central. O pedicelo é pluricelular e plurisseriado, curto ou longo. Já o raio central pode ser formado por mais de uma célula, sendo assim curtos, de comprimento igual aos raios laterais ou longos (Fig. 10C). Os tricomas conjugados são os estrelado-glandulares, ou seja, são tricomas estrelados com raio central ou raios laterais com células distais glandulares (Fig. 10D).

RESULTADOS

Foram reconhecidos quatro tipos de tricomas em *Solanum* seção *Erythrotrichum* (glandular, simples, estrelado e conjugado) e 25 morfotipos (Tabela 11). O elevado número de morfotipos são referentes a presença e ausência do pedicelo, ao tamanho do raio central em relação aos raios laterais e ao número de células do pedicelo e raio central.

Os tipos de tricomas e morfotipos de cada espécie, com as respectivas figuras, são apresentados na Tabela 12. Os tipos mais frequentes foram os conjugados (86%) em 19 espécies, glandulares (81%), encontrados em 18, seguido dos estrelados (68%), em 15 espécies. O tipo simples é o menos frequente, observado somente em três espécies (13%), *S. cordifolium* Dunal, *S. megalonyx* Sendtn. e *S. velutinum* Dunal ex Poir. Quanto aos morfotipos de tricomas, verificou-se que existe uma diversidade estrutural em 60% das espécies, diferenciada na face adaxial e abaxial das folhas, apresentando de três a mais morfotipos em *S. absconditum*, *S. cordifolium*, *S. decompositiflorum* Sendtn., *S. decorum*

Sendtn., *S. eitenii* Agra, *S. fulvidum* Bitter., *S. jabrense* Agra & M. Nee, *S. megalonyx*, *S. paludosum* Moric., *S. rhytidoandrum* Sendtn., *S. rubiginosum* Vahl. e *S. velutinum*.

As espécies que apresentam padrão de distribuição restrito ao domínio Chaco e tipos vegetacionais da Caatinga e Cerrado como *S. absconditum*, *S. apiculatum* Sendtn., *S. diamantinense*, *S. eitenii* e *S. jabrense* (Tabela 12) possuem predominância de tricomas glandulares, estrelados e/ou conjugados sésseis com raio central curto, raro igual aos raios laterais ou longo pluricelular na face adaxial (Tabela 12). Porém, na face abaxial há uma predominância de tricomas conjugados pedicelados com raio central igual aos laterais ou longo pluricelular. As únicas exceções foram *S. apiculatum* que possui tricoma estrelado sésseis com raio central apiculado e *S. eitenii* que tem tricoma estrelado sésseis, com raio central bicelular a pluricelular.

Solanum apiculatum e *S. eitenii* são endêmicas do Brasil e distribuídas no noroeste da região Nordeste. *Solanum apiculatum* é uma liana, habitando fitofisionomias de Floresta Estacional Decidual e Floresta Estacional Semidecidual do domínio da Caatinga, ocorrendo em solos argilosos de altitudes acima de 500 m a 1500 m do nível do mar, dos estados do Maranhão e Pará (Agra, 2004; BFG, 2018). Já *S. eitenii*, é uma espécie arbustiva, restrita ao estado do Maranhão, habitando fitofisionomias de Cerrado, em altitude de 200 m do nível do mar e considerada criticamente em perigo (Agra, 2009; BFG, 2018).

Para as espécies com padrão de distribuição restrito ao domínio Paraná como *S. insidiosum*, *S. pycnanthemum*, *S. stagnale* e *S. velleum*, que habitam preferencialmente Floresta Ombrófila (Tabela 10), foram observados na sua maioria tricomas estrelados e/ou conjugados pedicelados pluricelulares com raio central curto unicelular em ambas as faces (Tabela 12). No entanto, *S. insidiosum* e *S. pycnanthemum* que são espécies que ocorrem em ambientes similares e distribuição em fitofisionomias de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila, diferem nos tricomas de ambas as faces. *Solanum insidiosum* possui

tricomas porrecto-estrelados sésseis com raio central apiculado, unicelular, em ambas as faces. Entretanto, *S. pycnanthemum* possui tricomas porrecto-estrelados sésseis com raio central longo unicelular a bicelular (Tabela 12). *Solanum velleum* possui ocorrência em ambientes similares a *S. insidiosum* em fitofisionomia de Floresta Ombrófila, porém diferem na presença e ausência de pedicelo dos tricomas porrecto-estrelados, respectivamente.

As espécies que possuem padrão de distribuição nos domínios Chaco e Paraná (Tabela 10) como *S. cordifolium*, *S. decompositiflorum*, *S. decorum*, *S. megalonyx* e *S. robustum* que habitam os tipos vegetacionais secos (Caatinga e Cerrado) e úmidos (Floresta Ombrófila), compartilham tricomas conjugados sésseis com raio central longo pluricelular ou igual aos raios laterais na face adaxial, e tricomas conjugados pedicelados com raio central em geral longo pluricelular na face abaxial (Tabela 12).

Solanum decompositiflorum e *S. decorum* habitam tipos vegetacionais similares como Campo Rupestre, Cerrado (*lato sensu*), Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila, Vegetação Sobre Afloramentos Rochosos e áreas antrópicas (Tabela 10), porém diferem nos morfotipos dos tricomas estrelados e conjugados (Tabela 12). *Solanum decompositiflorum* possui tricomas porrecto-estrelados e conjugados sésseis com raio central igual ou menor do que os raios laterais, e a face abaxial densamente tomentosa com tricomas multiangulados glandulares sésseis e pedicelados (Tabela 12). Entretanto, *S. decorum* possui tricomas porrecto-estrelados sésseis com raio central longo pluricelular, e face abaxial tomentosa com tricomas porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central longo pluricelular, e multiangulado glandular pedicelado plurisseriado (Tabela 12). *Solanum cordifolium* também possui similaridade na distribuição de espécies de *S. decompositiflorum* e *S. decorum* na região ao longo do domínio Paraná, nos estados do Rio de Janeiro e Minas Gerais, mas difere dessas espécies com a presença de tricomas simples e glandular pedicelado pluricelular na face adaxial (Tabela 12). *Solanum megalonyx* possui

distribuição no domínio do Chaco, estado da Bahia, habitando fitofisionomias de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila. Em *S. megalonyx* observa-se a presença de tricomas simples pluricelulares, unisseriados. Já *Solanum robustum* possui distribuição similar com todas as espécies deste padrão, por apresentar ampla distribuição desde o sul do Brasil até o Nordeste, chegando no estado do Ceará, porém difere de todas por apresentar tricoma porrecto-estrelado sésil com raio central igual ao raio lateral e porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central curto unicelular (Tabela 12).

As espécies com padrão de distribuição nos domínios Boreal Brasileiro e Amazônia Sul-oriental corresponde a *S. fulvidum*, *S. rubiginosum* e *S. velutinum* que habitam preferencialmente tipos vegetacionais úmidos como Floresta de Terra Firme e Floresta Ombrófila (Tabela 10). Esses táxons compartilham tricomas estrelados ou conjugados sésseis com raio central longo pluricelular na face adaxial, e tricomas conjugados pedicelados com raio central pluricelular na face abaxial (Tabela 12).

Solanum abutilifolium foi a única espécie que apresentou padrão de distribuição do domínio Sul Brasileiro. Essa espécie habita tipos vegetacionais úmidos e secos da Bolívia e Floresta de Terra Firme nos estados de Rondônia e Mato Grosso do Sul no Brasil (Tabela 10) e possui tricomas conjugados sésseis de raio central longo pluricelular na face adaxial e abaxial, e tricoma glandular pedicelado pluricelular na face abaxial (Tabela 12).

Já as espécies *S. paludosum* e *S. rhytidoandrum* são amplamente distribuídas nos domínios dos tipos vegetacionais secos e úmidos (Tabela 10) e compartilham tricomas estrelados e/ou conjugados sésseis, porém com tamanho do raio central distintos (Tabela 12). É apiculado unicelular em *S. paludosum*, e pluricelular em *S. rhytidoandrum*, na face adaxial. Na face abaxial, essas espécies também têm tipos distintos de tricomas, sendo conjugado pedicelado com raio central apiculado unicelular em *S. paludosum* e estrelado sésil em *S. rhytidoandrum*.

DISCUSSÃO

O tipo de tricoma encontrado na maioria das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* corresponde ao tricoma conjugado (estrelado-glandular), mais especificamente porrecto-estrelado glandular, sendo assim, considerado um caráter diagnóstico para a seção. Segundo Agra (2000), as espécies de *Erythrotrichum* apresentam tricomas estrelados e estrelado-glandulares, sésseis e/ou pedicelados, e a presença de glândulas nos tricomas estrelados confere uma textura pegajosa. Ainda segundo a autora, a diversidade morfológica dos raios centrais e laterais, relacionados ao tamanho, número e orientação, proporcionam uma diversidade de indumento, especialmente na lâmina foliar.

Espécies do gênero *Croton* (Euphorbiaceae) também compartilham uma grande diversidade de tricomas, especialmente os estrelados, semelhante às espécies de *Erythrotrichum*. O tipo de tricoma encontrado na maioria das espécies de *Croton* (Euphorbiaceae) foi o porrecto-estrelado, sendo registrado em espécies de diferentes seções, e o menos frequente foram os tricomas glandulares (Lucena e Sales, 2005). Em geral, as espécies de *Croton* apresentam mais de um tipo de tricoma em cada órgão, porém sempre com o predomínio de um tipo em toda a planta, sendo semelhante na distribuição e composição das espécies de *Solanum*. Vale ressaltar que este gênero também apresenta elevado número de espécies, com centro de diversidade na região leste do Brasil, principalmente em áreas de vegetação aberta da Caatinga (Carneiro-Torres, 2009). Desde da zona da Mata até a zona das Caatingas, as espécies estão amplamente distribuídas conferindo a este grupo uma maior adaptação e eficiência contra o déficit hídrico (Oliveira, 2013).

Tricomas simples foram os menos frequentes nas espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*. Diferentemente, os tricomas simples e os glandulares têm uma ampla distribuição nas espécies de *Solanum* e demais gêneros de Solanaceae (e.g. *Aureliana* Sendtn., *Cestrum* L. e *Nolana* L. f.) (Barboza *et al.* 2016). Ressalta-se que os tricomas

simples são mais abundantes nas espécies inermes (sem acúleos) de *Solanum*, e constituem um caráter diagnóstico para esse grupo (Nee, 1999). Já os tricomas estrelados, são mais abundantes nas espécies aculeadas e considerado um caráter diagnóstico de *Solanum* subgênero *Leptostemonum*.

A presença de tricomas glandulares e estrelado-glandulares nas lâminas foliares de *Erythrotrichum* confere uma superfície viscosa inferindo que as espécies atuam como um mecanismo de proteção ao ataque de insetos, assim como observado nas espécies da família Melastomataceae e Asteraceae (Guimarães *et al.*, 1999; Barbosa *et al.*, 2010; Trindade *et al.*, 2014). Tricomas glandulares pluricelulares e secretores de mucilagem são caracterizados por apresentar uma célula basal, uma porção intermediária bicelular e uma cabeça pluricelular. A mucilagem é rica em metabólitos secundários como os taninos, que tem propriedade antimicrobiana e proteção contra herbívoros, constituindo uma importante barreira de proteção química (Swain, 1979; Carmello *et al.*, 1995). Segundo Pimentel *et al.* (2011), a composição química da mucilagem dos tricomas e o habitat da espécie ameaçada de extinção, *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), contribui para a adaptação potencial da espécie ao ambiente de restinga, bem como na proteção contra herbivoria e patógenos.

Todas as espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* são aculeadas e os acúleos estão distribuídos nos ramos, folhas e inflorescências, em diferentes densidades. Tal atributo físico é uma estrutura de defesa assim como os tricomas para as espécies vegetais contra herbívoros, patógenos, excesso de radiação e escassez hídrica (Agrawal e Fishbein, 2006).

A diversidade estrutural de tricomas observada nas faces foliares das espécies da seção correlacionada com o padrão de distribuição e tipos vegetacionais não revelaram associações da morfologia dos tricomas foliares e as condições ambientais onde as espécies ocorrem. Entretanto, as informações de indumento, células epidérmicas e distribuição dos estômatos aliados a morfologia podem inferir associações entre os padrões morfológicos, distribuição

e habitat. Além disso, as variações morfológicas dos tricomas aqui caracterizadas delimitam as espécies da seção e são úteis na taxonomia de *Erythrotrichum*.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, a bolsa de doutorado concedida à primeira autora, e ao projeto REFLORA/SiBBR pela oportunidade de analisar as coleções dos herbários estrangeiros. Aos projetos Flora do Ceará: conhecer para conservar, INCT – Herbário Virtual da Flora e Fungos do Brasil (465.420/2014-1); Fundação Cearense de Apoio Científico e Tecnológico (FUNCAP); Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq / ICMBIO (CNPq / ICMBIO / FAPs nº 18/2017 - Linha 1 do processo Caatinga nº 421350 / 2017-2); A Central Analítica da Universidade Federal do Ceará pelo suporte com a Microscopia Eletrônica de Varredura; Aos amigos do Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal (LASEV) e colegas de campo pela parceria.

LITERATURA CITADA

- Agra MF. 2000.** Revisão taxonômica de *Solanum* sect. *Erythrotrichum* Child (Solanaceae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 280 f.
- Agra MF. 2007.** Diversity and distribution of *Solanum* subg. *Leptostemonum* in Brazil. *Acta Horticulturae* **745**: 31–43.
- Agra MF. 2008a.** Diversidade e Endemismo das Solanaceae no Brasil. In: Loiola, MIB, Baseia IG, Lichston JE (orgs.). *Atualidades, Desafios e Perspectivas da Botânica no Brasil*. Natal: Imagem Gráfica, v. 1: 285–287.
- Agra MF. 2008b.** Four new species of *Solanum* section *Erythrotrichum* (Solanaceae) from Brazil and Peru, and a key to the species of the section. *Systematic Botany* **33(3)**: 556–565.
- Agrawal AA, Fishbein M. 2006.** Plant defense syndromes. *Ecology* **87(7)**: 132–149.
- Araújo ND, Coelho VPM, Agra MF. 2010.** Estudo farmacobotânico comparativo de folhas de *Solanum crinitum* Lam., *Solanum gomphodes* Dunal e *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil., Solanaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia* **20**: 666–674.
- Barbosa JM, Goedert D, Santos MB, Loiola M, Martins TK. 2010.** Tricomas glandulares conferem defesa contra herbivoria em *Clidemia* sp. (Melastomataceae). *Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica*. Curso de Pós-Graduação em Ecologia. Universidade de São Paulo:1–4.
- Barboza GE, Hunziker AT, Bernadello G, Cogucci AA, Moscone AE, Carrizo Garcia C, Fuentes V, Dillon MO, Bittrich V, Cosa MT, Subilis R, Romanutti A, Arroyo S, Anton A. 2016.** Solanaceae. In: Kadereit JW e Bittrich V (Eds.), *Flowering Plants. Eudicots, The Families and Genera of Vascular Plants* **14**: 295–357.
- BFG. 2018.** Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* **69**: 1513–1527.

- Carmello SM, Machado SR, Gregório EA. 1995.** Ultrastructural aspects of the secretory duct development in *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **18**: 95–103.
- Carneiro-Torres, DS. 2009.** Diversidade de *Croton* L. (Euphorbiaceae) no bioma Caatinga. Tese Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana. 295p.
- Dunal MF. 1852.** Solanaceae. In: *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Ed. Candolle, A.P., Paris: Victoris Masson: 1–690.
- Guimarães PJF, Ranga NT, Martins AB. 1999.** Morfologia dos Tricomas em *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* **42(4)**:1–9.
- Johnson HB. 1975.** Plant pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review* **41**: 233–256.
- Knapp S. 2008.** A revision of the *Solanum havanense* species group and new taxonomic additions to the Geminata clade (*Solanum*: Solanaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* **95**: 405–458.
- Levin DA. 1973.** The role of trichomes in plant defense. *Quarterly Review of Biology* **48**: 3–15.
- Lucena MFA, Sales MF. 2005.** Tricomas foliares em espécies de *Croton* L. (Crotonoideae-Euphorbiaceae). *Rodriguésia* **57(1)**: 11–25.
- Mentz LA, Oliveira PL, Vignoli-Silva M. 2000.** Tipologia dos tricomas das espécies do gênero *Solanum* (Solanaceae) na Região Sul do Brasil. *Iheringia* **54**: 75–106.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950.** *Anatomy of the Dicotyledones. Euphorbiaceae*. Oxford: Clarendon Press 2: 1207–1235.
- Mori SA, Silva LAM, Lisboa G, Coradin L. 1989.** *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. Bahia, Centro de Pesquisa do Cacau. 104p.

- Nee M. 1999.** Synopsis of *Solanum* in the world. In: Nee M, Symon DE, Lester RN, Jessop JP (Eds.). *Solanaceae IV: Advances in Biology & Utilization*. Kew: Royal Botanic Gardens: 285–333.
- Nurit-silva K, Agra MF. 2011.** Leaf epidermal characters of *Solanum* sect. *Polytrichum* (Solanaceae) as taxonomic evidence. *Microscopy Research and Technique* **74**: 1186–1191.
- Nurit-silva K, Costa-silva R, Basílio IJLD, Agra MF. 2012.** Leaf epidermal characters of Brazilian species of *Solanum* section *Torva* as taxonomic evidence. *Botany* **90**: 806–814.
- Oliveira DG. 2013.** A família Euphorbiaceae Juss. em um fragmento de Caatinga em Sergipe. *Scientia Plena* **9**, 041201.
- Payne WW. 1978.** A glossary of plant hair terminology. *Brittonia* **30**: 239–255.
- Pimentel RR, Machado SR, Rocha JF. 2011.** Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. *Rodriguésia* **62(2)**: 253–262.
- Roe KE. 1971.** Terminology of hairs in the genus *Solanum*. *Taxon* **20(4)**: 501–508.
- Sampaio VS, Araújo ND, Agra MF. 2014.** Characters of leaf epidermis in *Solanum* (clade Brevantherum) species from Atlantic Forest of Northeastern Brazil. *South African Journal of Botany* **94**: 108–113.
- Seithe A. 1962.** Die haarrarten der Gattung *Solanum* L. und ihre taxonomische Verwertung. *Bot. Jahrb. Syst. Pflanzeng* **81(3)**: 261–336.
- Sendtner O. 1846.** Solanaceae, Cestrinae. In: Martius, C.F.P. von; Eichler, A. W. & Urban. *Flora brasiliensis*. Munchen, Wien, Leipzig. 10: 1–227.
- Stern S, Agra MF, Bohs L. 2011.** Molecular delimitation of clades within New World species of the “spiny solanums” (*Solanum* subg. *Leptostemonum*). *Taxon* **60(5)**: 1429–1441.

Swain T. 1979. Tannins and lignins. In: Rosenthal, G.A.& Jansen, D.H. (Eds.). *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. Academic Press, New York. Pp. 657–682.

Trindade LMP, Fernandes YS, Gonçalves LA. 2014. Diversidade e desenvolvimento dos tricomas glandulares de *Lomatozona artemisiifolia* Baker (Asteraceae - Eupatorieae) uma planta endêmica do Cerrado de Goiás. *Iheringia* **69(2)**: 235–243.

Werker E. 2000. Trichome Diversity and Development. *Advances in Botanical Research* **31**: 1–35.

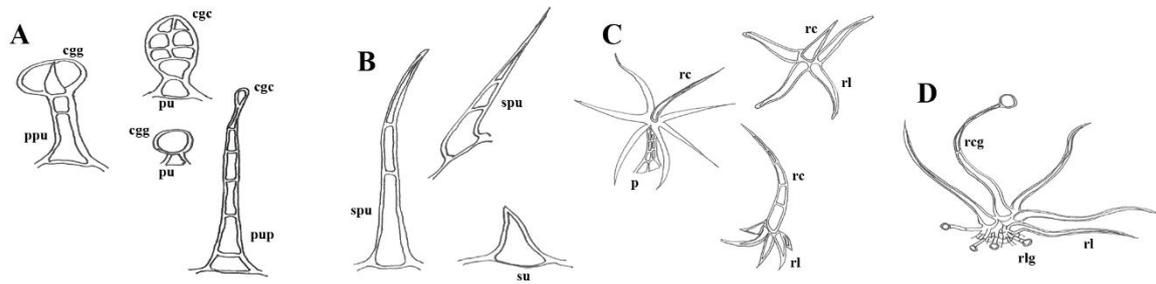


FIG. 10. Tipos de tricomas. A. Glandulares. B. Simples. C. Estrelados. D. Conjugados. Abreviaturas: Cabeça glandular clavada (cgc), cabeça glandular globosa (cgg), pedicelo (p), pedicelo pluricelular unisseriado (ppu), pedicelo unicelular (pu), simples pluricelular unisseriado (spu), simples unicelular (su), raio central (rc), raio central glandular (rcg), raio lateral (rl), raio lateral glandular (rlg).

TABELA 10. Lista de espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* utilizadas para os estudos micromorfológicos foliares, com as respectivas informações de localidade (estado/país), herbário, domínio biogeográfico e tipo vegetacional. Abreviaturas: Caatinga (CAA), Campo de altitude (CA), Cerrado (CER), Campo Rupestre (CR), Floresta ciliar (FC), Floresta ombrófila (FO), Floresta Estacional Decidual (FED), Floresta estacional semidecidual (FES), Floresta de Terra Firme (FTF) e Savana Amazônia (SVA).

Espécie	Estado/País	Herbário	Domínio biogeográfico	Tipo vegetacional
<i>S. absconditum</i> Agra	Aiuaba, Ceará, Brasil	EAC 43474	Chaco	CER, SVA
<i>S. abutilifolium</i> Rusby	La Paz, Bolívia	NY 00742104	Sul Brasileiro	FO
<i>S. apiculatum</i> Sendtn.	Maranhão, Brasil	US 1616794	Chaco	FED, FES
<i>S. cordifolium</i> Dunal	Bahia, Brasil	MO 4850725	Chaco, Paraná	FES, FO
<i>S. decompositiflorum</i> Sendtn.	Minas Gerais, Brasil	MO 5897761	Chaco, Paraná	CR, CER, FES, FO
<i>S. decorum</i> Sendtn.	Minas Gerais, Brasil	US 1915209	Chaco, Paraná	CR, CER, FES, FO
<i>S. diamantinense</i> Agra	Bahia, Brasil	US 2771137	Chaco	CAA, CR, CER
<i>S. eitenii</i> Agra	Maranhão, Brasil	US 1934322	Chaco	CAA
<i>S. fulvidum</i> Bitter.	Amazonas, Brasil	US 1915338	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro	FTF, FO

TABELA 10. *Continuação.*

Espécie	Estado/País	Herbário	Domínio biogeográfico	Tipo vegetacional
<i>S. insidiosum</i> Mart.	Rio de Janeiro, Brasil	C. Patrícia 3 (R)	Paraná	FES, FO
<i>S. jabrense</i> Agra & M. Nee	Paraíba, Brasil	MO 4948920	Chaco	CAA, FED
<i>S. megalonyx</i> Sendtn.	Ceará, Brasil	EAC 58345	Chaco, Paraná	CAA, FES, FO
<i>S. paludosum</i> Moric.	Ceará, Brasil	EAC 33503	Boreal Brasileiro, Chaco, Paraná	CAA, RES
<i>S. pycnanthemum</i> Mart.	Rio de Janeiro, Brasil	RB 136700	Paraná	FES, FO
<i>S. rhytidoandrum</i> Sendtn.	Aiuba, Ceará, Brasil	EAC 10183	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro, Chaco, Paraná, Sul Brasileiro	CAA, FES, FO
<i>S. robustum</i> Wendl.	Ceará, Brasil	EAC 58346	Chaco, Paraná	FES, FO
<i>S. rubiginosum</i> Vahl.	Pará, Brasil	US 1932368	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro	FTF
<i>S. stagnale</i> Moric.	Bahia, Brasil	NY 00770634	Paraná	FO, RES
<i>S. velleum</i> Thumb.	São Paulo, Brasil	R 137544	Paraná	CR, CER, FO
<i>S. velutinum</i> Dunal ex Poir.	Amapá, Brasil	MO 4009984	Amazônia Sul-oriental, Boreal Brasileiro	FTF, FO

TABELA 11. Tipos e morfotipos de tricomas foliares das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*.

Nº	Tipos de tricomas	Morfotipos
1	Glandular	Glandular pedicelado unicelular
2		Glandular pedicelado pluricelular
3	Simples	Simples unicelular lanceolado
4		Simples pluricelular unisseriado
5	Estrelado	Porrecto-estrelado séssil com raio central apiculado unicelular
6		Porrecto-estrelado séssil com raio central curto unicelular
7		Porrecto-estrelado séssil com raio central igual ao raio lateral
8		Porrecto-estrelado séssil com raio central bicelular
9		Porrecto-estrelado séssil com raio central longo pluricelular
10		Porrecto-estrelado pedicelado plurisseriado com raio central curto unicelular
11		Porrecto-estrelado pedicelado plurisseriado com raio central igual aos laterais
12		Porrecto-estrelado pedicelado plurisseriado com raio central longo pluricelular
13		Multiangulado séssil

TABELA 11. Tipos e morfotipos de tricomas foliares das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*.

N°	Tipos de tricomas	Morfotipos
14		Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central apiculado unicelular
15		Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central curto unicelular
16		Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central igual ao raio lateral
17		Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular
18	Conjugado	Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central bicelular
19	(estrelado-glandular)	Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central curto unicelular
20		Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central curto bicelular
21		Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central longo pluricelular
22		Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central apiculado unicelular
23		Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central igual aos laterais
24		Multiangulado glandular séssil
25		Multiangulado glandular pedicelado plurisseriado

TABELA 12. Distribuição de tricomas presentes nas folhas das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*. FD = face adaxial da lâmina foliar; FB = face abaxial da lâmina foliar. As numerações dos tricomas seguem a Tabela 1 complementados com figuras. *Tricoma predominante.

Espécies	Tricomas (FD)	Tricomas (FB)	Figura
<i>S. absconditum</i>	1, 2*, 15, 16*	1, 9, 15, 17*, 24	11A–B
<i>S. abutilifolium</i>	1, 17*	2, 17*	11C
<i>S. apiculatum</i>	1, 5*, 6	5*, 6	11D–G
<i>S. cordifolium</i>	1, 2*, 3, 7, 17*	9, 17*, 24*	12A–B
<i>S. decompositiflorum</i>	1, 6, 7, 16	1, 9, 15*, 24, 25	12C–D
<i>S. decorum</i>	1, 9, 18*	18, 21*, 25*	12E
<i>S. diamantinense</i>	19	19, 21*, 25	12F
<i>S. eitenii</i>	1, 8*, 9	6, 8*	13A–C
<i>S. fulvidum</i>	1, 8, 9*	1, 20*, 21*	13D–3F
<i>S. insidiosum</i>	1, 5*, 14	1, 5*	14A–B
<i>S. jabrense</i>	1, 2*, 13, 16*, 24*	1, 2*, 16*, 24	14C–E

Continuação...

TABELA 12. Distribuição de tricomas presentes nas folhas das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*. FD = face adaxial da lâmina foliar; FB = face abaxial da lâmina foliar. As numerações dos tricomas seguem a Tabela 1 complementados com figuras. *Tricoma predominante.

Espécies	Tricomas (FD)	Tricomas (FB)	Figura
<i>S. megalonyx</i>	1, 2, 4*, 17*	1, 17*, 24, 25*	14F
<i>S. paludosum</i>	1, 5, 14*	14, 22*	15A–B
<i>S. pycnanthemum</i>	1, 9	1, 9	15C–D
<i>S. rhytidoandrum</i>	1, 7, 8	1, 6*, 13*	16A–B
<i>S. robustum</i>	1, 7	19	16C–D
<i>S. rubiginosum</i>	1, 6	19	16E
<i>S. stagnale</i>	10	15, 19	16F
<i>S. velleum</i>	17*, 19	21	16G
<i>S. velutinum</i>	1, 3*, 17	1, 17, 21*	16H

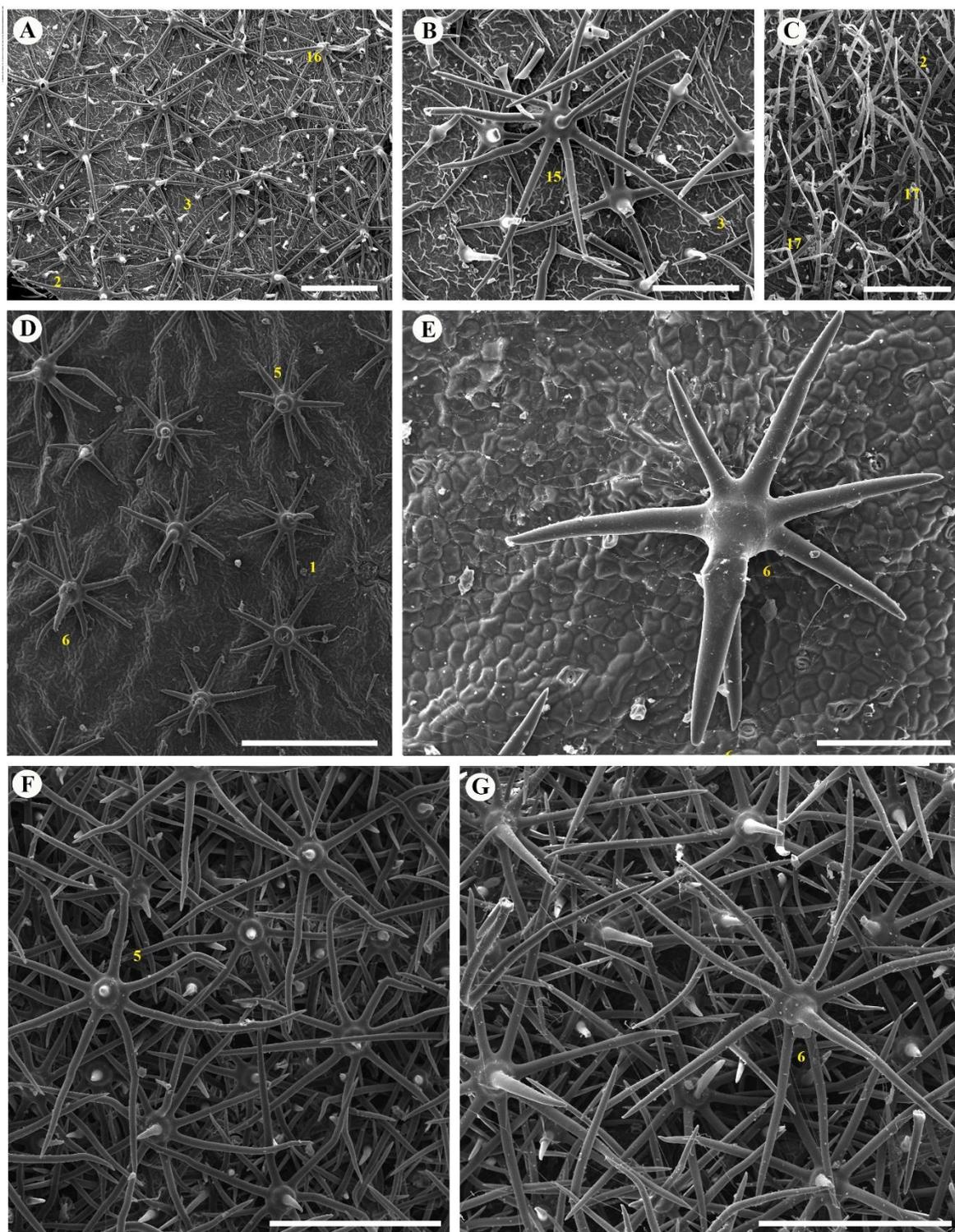


FIG. 11. (A–B) *Solanum absconditum* (face adaxial). (C). *Solanum abutilifolium* (face adaxial). (D–E) *Solanum apiculatum* (face adaxial). (F–G) *Solanum apiculatum* (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 2–Glandular pedicelado pluricelular, 3–Simples unicelular lanceolado, 4–Porrecto-estrelado sésstil com raio central

apiculado unicelular, 6–Porrecto-estrelado séssil com raio central curto unicelular, 15–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central curto unicelular, 16–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central igual ao raio lateral, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 200 μm , C = 500 μm , D = 500 μm , E = 200 μm , F = 300 μm , G = 400 μm .

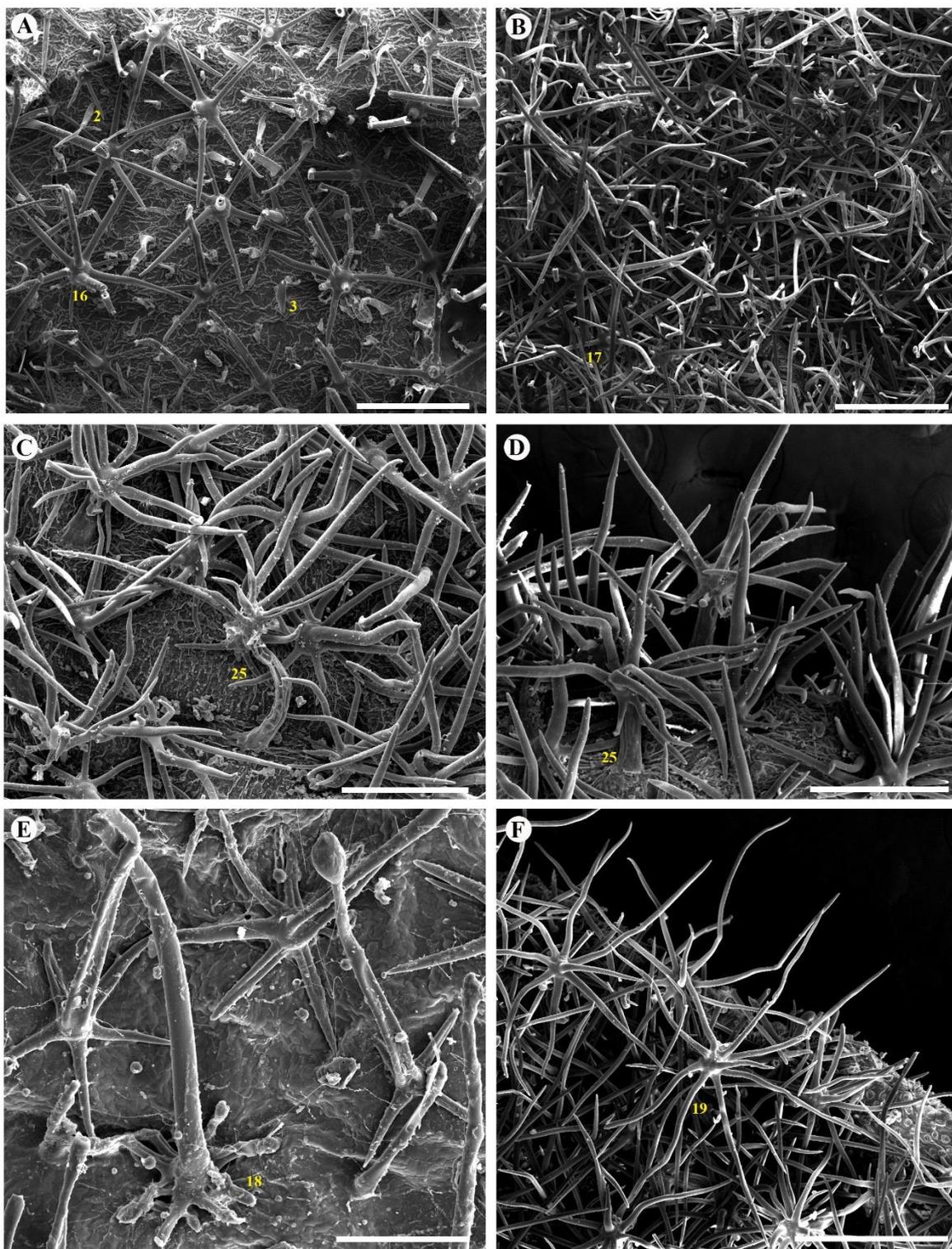


FIG. 12. (A) *Solanum cordifolium* (face adaxial). (B) *Solanum cordifolium* (face adaxial). (C–D) *Solanum decompositiflorum* (face abaxial). (E) *Solanum decorum* (face adaxial). (F) *Solanum diamantinense* (face abaxial). Morfotipos: 2–Glandular pedicelado pluricelular, 3–Simples unicelular lanceolado, 16–Porrecto-estrelado glandular sésil com raio central

igual ao raio lateral, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular, 18–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central bicelular, 19–Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central curto unicelular, 25–Multiangulado glandular pedicelado plurisseriado. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 500 μm , C = 300 μm , D = 300 μm , E = 200 μm , F = 400 μm .

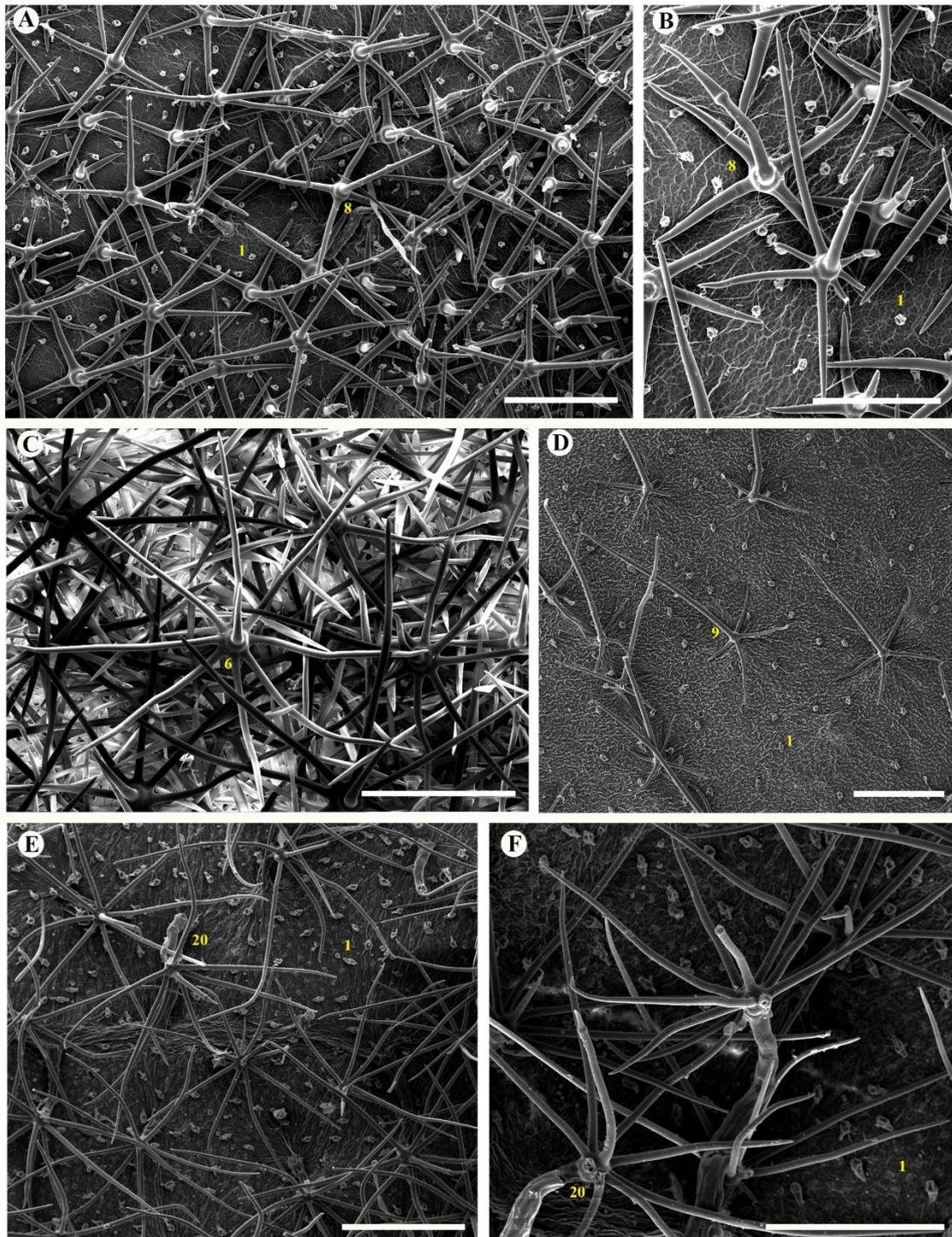


FIG. 13. (A–B) *Solanum eitenii* (face adaxial). (C) *Solanum eitenii* (face abaxial). (D) *Solanum fulvidum* (face adaxial). (E–F) *Solanum fulvidum* (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 6–Porrecto-estrelado séssil com raio central curto unicelular, 8–Porrecto-estrelado séssil com raio central bicelular, 9–Porrecto-estrelado séssil com raio central longo pluricelular, 20–Porrecto-estrelado glandular pedicelado

plurisseriado com raio central curto bicelular. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 300 μm , C = 300 μm , D = 500 μm , E = 500 μm , F = 400 μm .

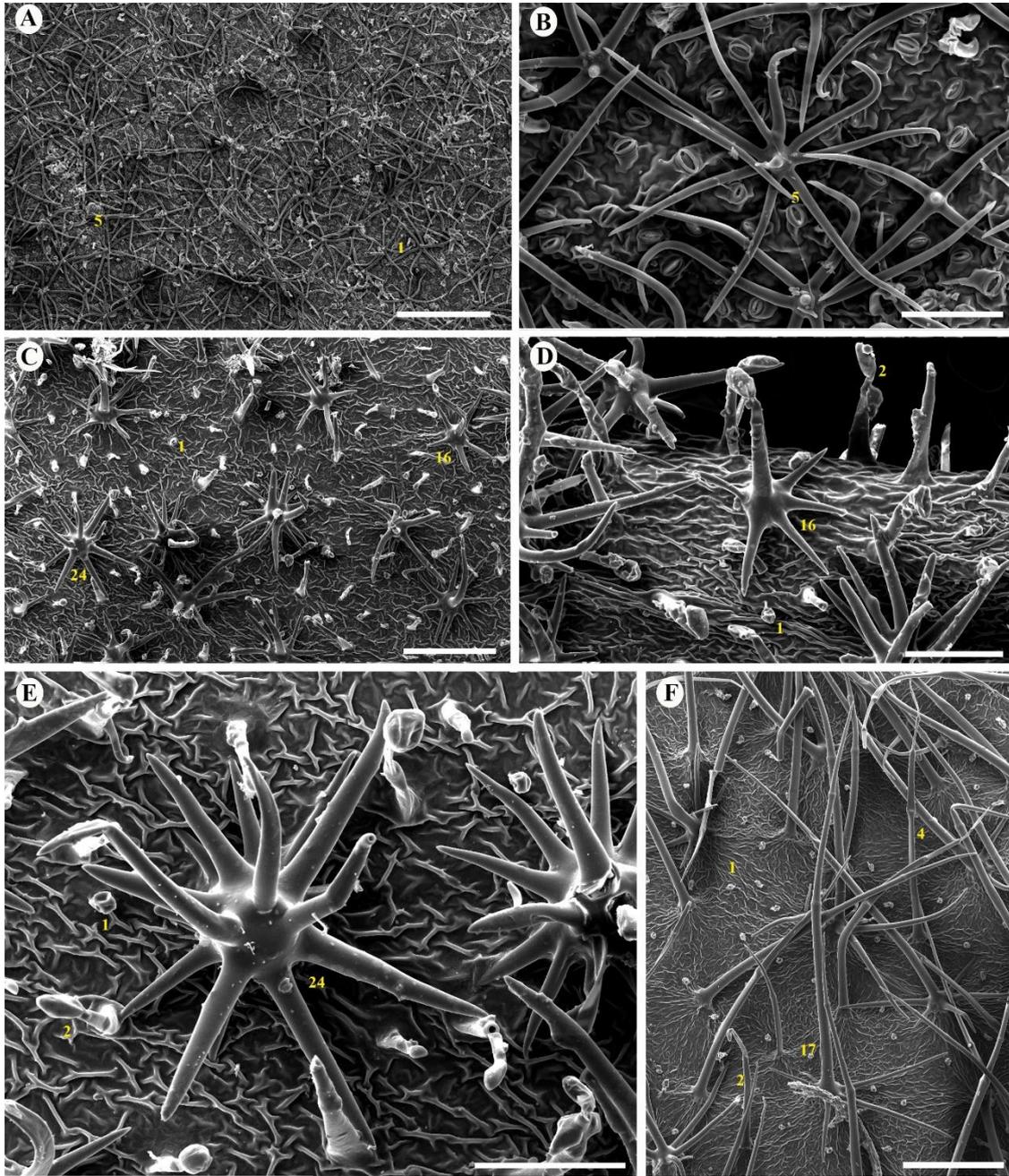


FIG. 14. (A–B) *Solanum insidiosum* (face adaxial). (C) *Solanum jabrense* (face adaxial). (D–E) *Solanum jabrense* (face abaxial). (F) *Solanum megalonyx* (face adaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 2–Glandular pedicelado pluricelular, 4–Simples pluricelular unisseriado, 5–Porrecto-estrelado sésstil com raio central

apiculado unicelular, 16– Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central igual ao raio lateral, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular, 24–Multiangulado glandular séssil. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 100 μm , C = 500 μm , D = 200 μm , E = 200 μm , F = 500 μm .

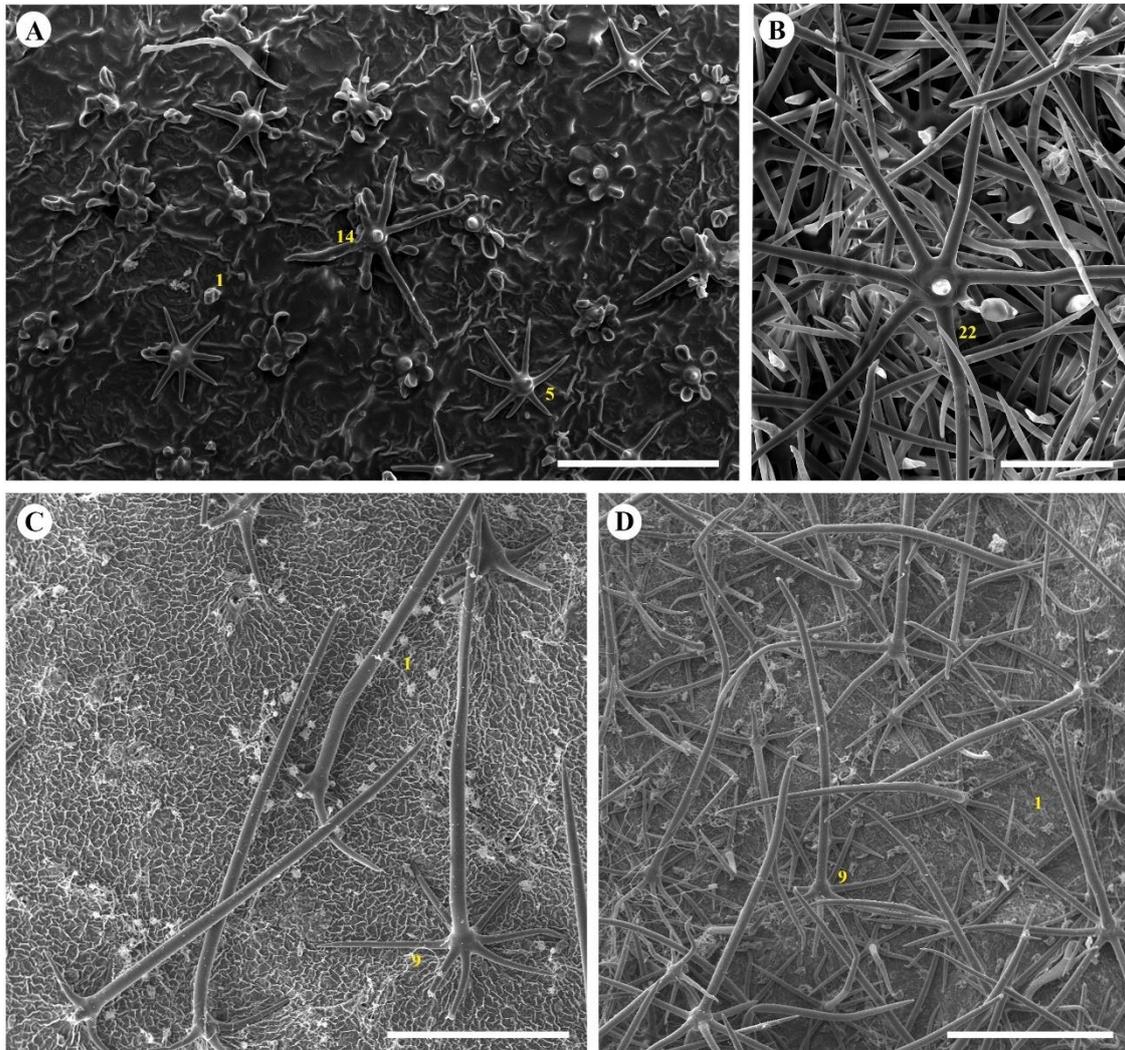


Fig. 15. (A) *Solanum paludosum* (face adaxial). (B) *Solanum paludosum* (face abaxial). (C) *Solanum pycnanthemum* (face adaxial). (D) *Solanum pycnanthemum* (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular pedicelado unicelular, 2– Glandular pedicelado pluricelular, 5–Porrecto-estrelado séssil com raio central apiculado unicelular, 9–Porrecto-estrelado séssil com raio central longo pluricelular, 14–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio

central apiculado unicelular. Barra de escalas: A = 300 μm , B = 100 μm , C = 500 μm , D = 500 μm .

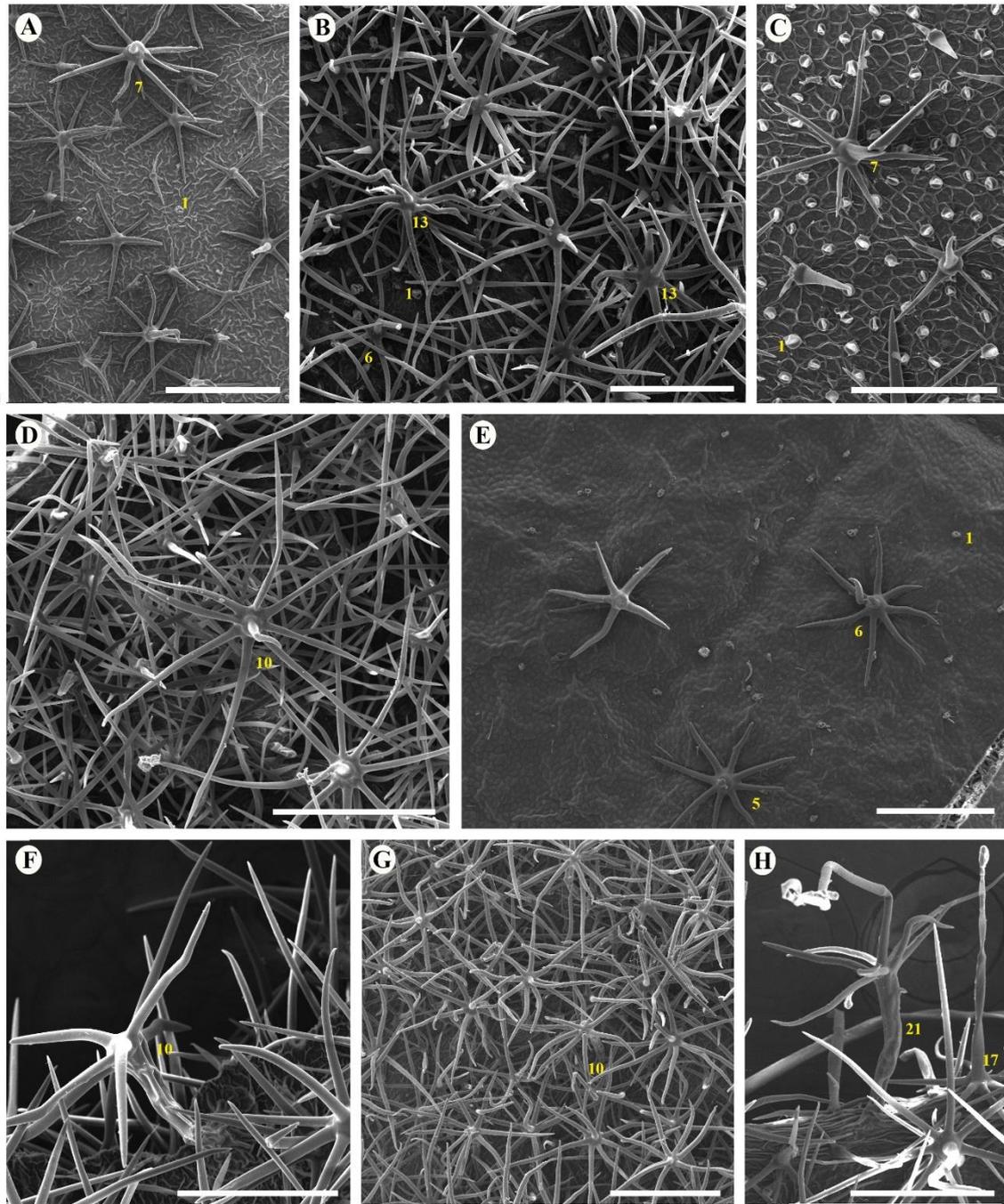


FIG. 16. (A) *Solanum rhytidoandrum* (face adaxial). (B) *Solanum rhytidoandrum* (face abaxial). (C) *Solanum robustum* (face adaxial). (D) *Solanum robustum* (face abaxial). (E) *Solanum rubiginosum* (face adaxial). (F) *Solanum stagnale* (face abaxial). (G) *Solanum velleum* (face abaxial). (H) *Solanum velutinum* (face abaxial). Morfotipos: 1–Glandular

pedicelado unicelular, 5–Porrecto-estrelado séssil com raio central apiculado unicelular, 6–Porrecto-estrelado séssil com raio central curto unicelular, 7–Porrecto-estrelado séssil com raio central igual ao raio lateral, 10– Porrecto-estrelado pedicelado plurisseriado com raio central curto unicelular, 13– Multiangulado séssil, 17–Porrecto-estrelado glandular séssil com raio central longo pluricelular, 21–Porrecto-estrelado glandular pedicelado plurisseriado com raio central longo pluricelular. Barra de escalas: A = 500 μm , B = 300 μm , C = 300 μm , D = 300 μm , E = 500 μm , F = 300 μm , G = 500 μm , H = 300 μm .

5 CAPÍTULO 4

Novidades morfológicas em Solanaceae: glândula secretora no pecíolo de *Solanum fernandesii* V.S. Sampaio & R. Moura

Valéria da Silva Sampaio¹, Ítalo Antônio Cotta Coutinho¹ & Maria Iracema Bezerra

Loiola¹

¹Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Bloco 906, Campus do Pici Prof. Prisco Bezerra, 60440-900, Fortaleza, Ceará, Brasil.

Título abreviado: Glândula secretora em *Solanum* (Solanaceae)

Palavras-chave: Estruturas secretoras; Nectários extraflorais; Solaninae; *Solanum* clado Gardneri; *Solanum* subgênero *Leptostemonum*; Tricomas.

Correspondência:

V.S. Sampaio, Universidade Federal do Ceará, Departamento de Biologia, Bloco 906, Campus do Pici Prof. Prisco Bezerra, Av. Humberto Monte s/n, 60440-900, Fortaleza, Ceará, Brasil.

E-mail: valeriasampaio@gmail.com

Será submetido ao periódico **Plant Biology**, Fator de Impacto 2.393.

(A2 em Biodiversidade) .

Abstract

The presence of floral and extrafloral nectaries for *Solanum* is little known. When present, they are useful taxonomically. Extrafloral nectaries are not common in the genus and are only identified and described for species from Australia and Brazil. These occur on the abaxial face of the leaf blade of *S. dioicum*, endemic species to Australia, and at the base of the petiole of the leaves of *S. fernandesii*, endemic to Brazil. However, although they are called nectaries, anatomical and histochemical studies have not performed to confirm nectar secretion. In this study, we are investigating the anatomy of extrafloral nectary identified in *S. fernandesii* and histochemical analysis of its secretions. This study will expand knowledge about morphology, and possible role played by this structure in *Solanum*. The samples were submitted to histochemical tests and techniques in anatomy, being analyzed by scanning light and electronic microscope. The gland is semi-spherical, protuberant, sessile, creamy-green in color and apex covered by glandular trichomes. The epidermis consists of elongated cells, juxtaposed, with the parenchyma formed by five layers of rectangular cells and presence of crystalline sand. Biochemistry analysis identified the presence of (albeit weak) pectins/mucilages, polysaccharides, and proteins. Lipid and oil/resin tests confirmed the presence of such compounds in the secretion. Thus, we concluded that the gland is useful in the taxonomic delimitation, but its function as a nectary needs further studies.

Resumo

A presença de nectários florais e extraflorais para *Solanum* são pouco conhecidos. Quando presentes são úteis taxonomicamente. Nectários extraflorais não são comuns no gênero, sendo apenas registrados e descritos para as espécies da Austrália e do Brasil. Estes ocorrem na face abaxial da lâmina foliar de *S. dioicum*, espécie endêmica da Austrália, e na base do pecíolo das folhas de *S. fernandesii*, endêmica do Brasil. No entanto, embora sejam denominados de nectários, não foram realizados estudos anatômicos e histoquímicos para confirmar a secreção do néctar. Sendo assim, este estudo objetivou investigar a anatomia e a histoquímica da estrutura glandular denominada de nectário extrafloral de *S. fernandesii*, espécie recentemente descrita, visando ampliar o conhecimento sobre a morfologia, e possível papel desempenhado por esta estrutura. As amostras foram submetidas a testes histoquímicos e técnicas usuais em anatomia, sendo analisadas ao microscópio de luz e eletrônico de varredura. A glândula é semiesférica, protuberante, séssil, de coloração creme-esverdeado e ápice recoberto por tricomas glandulares. A epiderme é constituída por células alongadas, justapostas, com o parênquima formado por quatro a cinco camadas de células retangulares e presença de areia cristalífera. Na histoquímica foi identificada a presença positiva de pectinas/mucilagens, polissacarídeos e proteínas, porém a reação foi fraca. No entanto, testes para lipídios e óleo/resina, deixaram evidente a presença de tais compostos na secreção. Concluímos que a glândula é útil na delimitação taxonômica, porém sua função ainda é pauta de discussão, uma vez que a presença de néctar não foi confirmada.

Introdução

Solanum L. é o gênero maior e mais diversificado morfológicamente da família Solanaceae Juss. com cerca de 1400 espécies (Knapp 2008). Seus representantes estão distribuídos em todos os continentes de regiões tropicais e temperadas, ocupando diferentes habitats, e apresentando várias formas de crescimento. São reconhecidos, em geral, pelo perianto e androceu pentâmeros, estames coniventes, anteras amarelas, oblongas ou atenuadas da base para o ápice, com deiscência poricida (Roe 1972). Também podem apresentar uma variedade de tricomas, sejam eles secretores ou não-secretores. Segundo Hunziker (2001), glândulas nectaríferas na base do ovário são comuns para a maioria dos outros gêneros de Solanaceae, como *Capsicum* L., *Lycium* L., *Nicotiana* L., *Physalis* L., *Schizanthus* Ruiz & Pav.) e tribos (Cestreae, Datureae, Lycieae e a maioria de Solaneae), sendo taxonomicamente útil nos níveis genérico e tribal dentro de Solanaceae (Bernardello 2007).

Em *Solanum*, nectários não são comuns e a primeira vez que foram mencionados foi a partir do trabalho de Anderson & Symon (1985) para três espécies endêmicas da Austrália (*S. cunninghamii* Benth., *S. dioicum* W. Fitzg. e *S. tudununggae* Symon), as quais compartilham habitats similares em regiões subtropicais sazonalmente áridas e são pertencentes ao clado do Velho Mundo. Nessas espécies, os nectários ocorrem na face abaxial da corola (Anderson & Symon 1985), sendo assim caracterizados como nectários florais de acordo com a classificação proposta por Caspary (1848), a qual se baseia na posição dos nectários. Anderson & Symon (1985) relatam a presença de nectários para *S. dioicum*, sendo encontrada na face abaxial das folhas, e cita também para *S. nigrum* L., ocorrendo nas folhas, pecíolos e ramos.

No Brasil, apenas duas espécies apresentam nectários, sendo uma endêmica (*S. fernandesii* V.S. Samp. & R. Moura) de regiões tropicais áridas, pertencente ao clado Gardneri (Sampaio, Moura & Loiola 2016), e a segunda do clado Lasiocarpa (*S. stramonifolium* Jacq.) bem distribuída nas regiões tropicais e subtropicais úmidas da América do Sul (Falcão *et al.* 2003;

Stern, Agra & Bohs 2011; Solanaceae Source 2019). Ao contrário das espécies australianas, *S. stramonifolium* exibe nectários na face abaxial do cálice (Falcão *et al.* 2003), que na verdade é um tipo de nectário floral de acordo com a classificação de Caspary (1848), e *S. fernandesii* apresenta glândulas peciolares que podem ser considerados nectários extraflorais (NEFs) como glândulas inseridas no pecíolo, uma estrutura vegetativa.

Embora as glândulas peciolares em *S. fernandesii* sejam denominadas de NEFs, não foram realizados estudos anatômicos e histoquímicos para confirmar a secreção do néctar em tais estruturas. Outras estruturas secretoras foram confundidas com NEFs, pois basicamente apenas a posição e a morfologia das glândulas foram levadas em consideração (Curtis & Lersten 1978; Durkee *et al.* 1984; Freitas *et al.* 2001). Vários autores têm defendido a necessidade de uma descrição morfoanatômica adequada, bem como a caracterização da natureza química da secreção, a fim de classificar adequadamente as estruturas secretoras das plantas (Fahn 1979; Mayer *et al.* 2011; Coutinho & Meira 2015; Silva *et al.* 2017).

Portanto, o presente estudo tem como objetivo responder às seguintes perguntas: A glândula peciolar de *S. fernandesii* é um nectário? Qual é a morfoanatomia e a natureza química dos exsudatos das glândulas peciolares em *S. fernandesii*? Desse modo, objetiva-se caracterizar morfológicamente a glândula peciolar de *S. fernandesii* (incluindo a análise de secreção), bem como fornecer informações ecológicas, morfológicas e taxonômicas em Solanaceae.

Material e Métodos

Material vegetal e local de coleta

Solanum fernandesii é uma espécie herbácea espinhosa com folhas serrilhadas e flores perfeitas (Fig. 17A). As flores apresentam cálice verde, corola branca e anteras variando de verde a amarelo (Fig. 17B). A espécie é endêmica do domínio fitogeográfico da Caatinga (regiões

semiáridas brasileiras), encontrada nas planícies costeiras arenosas e em áreas antropogenicamente perturbadas (BFG 2018).

Indivíduos de *S. fernandesii* foram coletados em área urbana da Universidade Federal do Ceará, campus do Pici Professor Prisco Bezerra, do município de Fortaleza, Ceará (3°43'02"S, 38°32'35"W) (Tabela 13). Segundo a classificação de Köppen, o clima predominante no Estado é do tipo BSh (Alvares *et al.* 2013).

Para análises morfonatômicas da glândula peciolar (Fig. 17C), foram coletados fragmentos do pecíolo contendo a glândula, os quais foram fixados em solução de paraformolaldeído (4%) e glutaraldeído (1%) em tampão fosfato pH 7,2 (Karnovsky 1965). O material permaneceu no fixador e acondicionado em geladeira (~ 4 C) até ser posteriormente processado (~15 dias após a coleta).

Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

As amostras de material fixadas destinadas à microscopia eletrônica de varredura foram lavadas em tampão fostafo, desidratadas em etanol, secas em ponto crítico com CO₂ (Quorum SEM 850), fixadas em *stubs* com fita de carbono, metalizadas com uma camada de prata (Quorum 150T ES), e em seguida, observadas no MEV. A captura das imagens foi realizada no microscópio INSPECT S50, na Central Analítica da Universidade Federal do Ceará.

Microscopia de luz e histoquímica

Amostras de material fixadas foram lavadas em tampão fostafo, desidratados em série etanólica crescente e em seguida embebidas em resina de metacrilato (Leica, Heidelberg, Alemanha) conforme orientação do fabricante. Os blocos foram então seccionados transversal e longitudinalmente com 4-5 µm de espessura em micrótomo de avanço automático (Leica RM 2065). Para caracterização anatômica, as secções foram coradas com azul de toluidina a pH 4,4 (O'Brien & McCully 1981) e montadas em água destilada. As fotografias foram tiradas usando

um microscópio óptico Olympus BX 41TF (Tóquio, Japão) equipado com uma câmera digital Olympus UC 30 (Hamburgo, Alemanha).

Para o estudo da natureza química da secreção, foram utilizadas secções do material embebido em metacrilato, bem como secções manuais do material fixo. Secção do material embebido em metacrilato foi usada para a detecção de proteínas totais, Xilidine Ponceau (O'Brien & McCully 1981); polissacarídeos totais, Ácido periódico Schiff (O'Brien & McCully 1981); pectinas e mucilagem, Vermelho de Rutênio (Johansen 1940); e compostos fenólicos gerais, Cloreto férrico III (Johansen 1940). Secções manuais foram usadas para a detecção de compostos lipídicos, Sudan Black B e Sudan red (Pearse 1980) e óleo resinas (David & Carde 1964). As fotografias foram tiradas conforme indicado no parágrafo anterior.

Resultados

Caracterização da glândula peciolar

Solanum fernandesii é uma espécie aculeada que possui uma glândula na face adaxial do pecíolo a qual está localizada acima da região de inserção do pecíolo na folha (Fig. 17C). A glândula é visível ao olho nu, com forma esférica/ovoide (Fig. 17D), séssil, e de coloração creme-esverdeada (Fig. 17C). Embora a glândula peciolar seja séssil a olho nu, a presença do estipe curto é claramente observada no MEV (Fig. 17E).

A análise microscópica da glândula peciolar revelou que a epiderme é composta por tricomas capitados (Fig. 17E–G). Os tricomas capitados apresentam uma célula basal (pé), uma ou duas células do pedúnculo (geralmente uma) e uma cabeça secretora de duas células (Fig. 18A–D). Quatro a cinco camadas de parênquima colunar são encontradas abaixo da epiderme. O estipe da glândula peciolar é formado por quatro a cinco camadas de parênquima colunar, as células distais (isto é, em direção à epiderme) são menores se comparadas às células basais. Não foi

observado tecido vascular entrando no estipe nem no tecido do parênquima logo abaixo do estipe.

A vascularização principal do pecíolo é composta por feixes vasculares bicolaterais. Um ou dois feixes acessórios são encontrados dentro ou perto das projeções do pecíolo de cada lado. Na epiderme que cobre as projeções do pecíolo, também podem ser observados tricomas glandulares, unisseriados, clavados. Esses tricomas são mais filiformes que os encontrados na glândula peciolar. Apresentam uma célula basal, quatro a cinco células no pedúnculo e uma cabeça secretora unicelular clavada (Fig. 18E). Os cristais de areia estão espalhados entre as células do parênquima no lado adaxial do pecíolo.

Natureza química da secreção dos tricomas da glândula peciolar

A secreção foi observada principalmente na cabeça secretora de duas células, raramente na célula do pedúnculo. Nas células secretoras da cabeça, a secreção foi encontrada tanto dentro do protoplasto, entre o protoplasto e a parede celular (espaço periplasmático), e quanto na superfície externa das células. Embora os testes histoquímicos tenham dado resultados positivos aos compostos hidrofílicos (Fig. 19A–E) e lipofílicos, os compostos lipofílicos foram mais abundantes (Fig. 19F–H). Foram observados polissacarídeos totais, pectinas, mucilagens, proteínas totais, lipídios e óleo/resinas.

Discussão

Dentre as famílias de angiospermas eudicotiledôneas, Solanaceae se destaca como uma das mais importantes economicamente para os seres humanos, com espécies usadas na alimentação, ornamentação, como fonte de drogas e de metabólitos secundários (Knapp *et al.* 2004). Além de apresentar uma extrema diversidade quanto ao hábito, habitat e caracteres morfológicos, especialmente referente às flores e frutos. Toda essa variabilidade morfológica é predominante

no gênero *Solanum*, que representa mais da metade da riqueza de espécies da família (Knapp 2008; Särkinen *et al.* 2013). Tal diversidade da família e gênero ocorre na América do Sul (Nee 1999; Barboza *et al.* 2016).

A variabilidade morfológica de *Solanum* é evidenciada na diversidade de formas de crescimento, padrões de ramificação, folhas, flores e frutos, além da maioria das espécies ser recoberta por tricomas (Solanaceae Source 2019). Tricomas secretores ou não são estruturas presentes em quase todas as partes das plantas e são de importância taxonômica (Roe 1971). Em *Solanum*, são encontrados nos caules, ramos, folhas, inflorescências e frutos (Mentz, Oliveira & Vignoli-Silva 2000). Sendo também ocorrentes em estruturas secretoras como as glândulas encontradas no pecíolo de *S. fernandesii*. Esta espécie pertence ao clado Gardneri, um dos mais novos cladogramas do maior e monofilético clado do gênero *Solanum* denominado de *Leptostemonum* ou *Solanum* subgênero *Leptostemonum* Bitter (Weese & Bohs 2007; Stern, Agra & Bohs 2011).

O clado *Leptostemonum* inclui as espécies aculeadas revestidas por uma variedade de tricomas estrelados. Os tricomas estrelados são frequentemente importantes na distinção de espécies relacionadas, sendo menos úteis ao nível dos grupos de espécies (Whalen 1984). Os membros do clado Gardneri são nativos da região leste e central do Brasil (*S. agrarium* Sendtn., *S. gardneri* Sendtn., *S. fernandesii*, *S. polytrichum* Moric., *S. stenandrum* Sendtn.), Caribe (*S. microphyllum* (Lam.) Dunal, *S. schomburghii* Sendtn., *S. tetramerum* Dunal) e norte do Peru (*S. talarense* Svenson) (Stern, Agra & Bohs 2011).

De acordo com Stern, Agra & Bohs (2011), definir o clado Gardneri morfológicamente é difícil, porém características que incluem o hábito herbáceo a arbustivo, presença de acúleos aciculares, folhas pequenas, inflorescências laterais e bagas com cálice acrescente, ocorrendo preferencialmente em habitats áridos, são características compartilhadas pelas espécies e que ajudam na delimitação do grupo. No entanto, a presença de glândula secretora foi apenas

registrada para a espécie de *S. fernandesii*, sendo denominada de NEF devido a localização e formato, sugerindo um carácter importante para a delimitação taxonômica e de relevância ecológica. *Solanum fernandesii* é uma espécie ruderal, com hábito de erva a subarbusto, prostrado, distribuída em áreas antropizadas e áridas de vegetação de Caatinga (*stricto sensu*), cuja dispersão das sementes foi observada com a interação de formigas (Sampaio, Moura & Loiola 2016).

Glândulas secretoras necessitam serem caracterizadas anatomicamente e quimicamente para esclarecer suas funções fisiológicas e ecológicas (Fahn 1988). Sendo assim, os testes histoquímicos da glândula peciolar de *S. fernandesii* evidenciou que o exsudato é rico em substâncias lipídicas. Desta forma, a estrutura não é um NEF, pois não é rica em polissacarídeos, e assim, não produz néctar. O néctar proveniente dos NEF contém alta proporção de açúcares (7-70% w/w), porém sua composição e concentração varia entre espécies, sendo influenciadas pela idade da planta e condições ambientais (Pacini & Nicolson 2007; Krömer *et al.* 2008).

Anderson & Symon (1985) foram os pioneiros no estudo de nectários florais e extraflorais em *Solanum*, sendo estas estruturas encontradas nas espécies endêmicas da Austrália, representadas por *S. cunninghamii*, *S. tudununggae* e *S. dioicum*. No entanto, anteriormente a esse estudo, Keeler (1979) realizou um levantamento taxonômico buscando espécies com NEFs na flora do estado de Nebraska, região temperada dos Estados Unidos, e destacou a espécie *Solanum nigrum* como representante da família Solanaceae com a presença de NEF nas folhas, pecíolos e ramos. Embora esses estudos destaquem a presença de NEF em *Solanum*, nenhum realizou testes histoquímicos para caracterização dessas estruturas. Isto demonstra que existe a probabilidade de não serem funcionalmente nectários. Além disso, imagens de excisas de *S. nigrum* não evidenciam estruturas visíveis como NEF nas partes vegetativas, diferentemente de *S. fernandesii*, no qual é possível visualizar e indicar a localização dessas estruturas nas folhas.

Nectários florais podem ser encontrados no cálice dos botões florais e frutos de *S. stramonifolium*, estes similares aos hidatódios. Segundo Falcao *et al.* (2003), as células secretoras dos nectários florais estão dispostas em vários estratos, cada um com um núcleo relativamente grande e com um denso citoplasma de coloração escura. Estômatos foram observados nas projeções acima da superfície dos nectários e estão presentes para permitir a secreção do néctar. Foi verificado também nas análises histoquímicas a presença de amiloplastos e a produção de néctar não foi suficiente para medir o volume e concentração. Substâncias lipídicas e fenólicas não foram observadas nos nectários de *S. stramonifolium*.

Espécies dos gêneros *Physalis* e *Lycium* são reportadas com a presença de nectários, porém são localizados no ovário das flores (Bernardello 1987, Barboza *et al.* 2016), que seguindo a classificação de Caspary (1848) são conhecidos como nectários florais. Em *Solanum*, nectários florais localizados no ovário das flores não ocorrem (Barboza *et al.* 2016). Para Bernardello (1986) existem dois tipos de nectários que podem ser detectados no ovário das flores em Solanaceae: o conspícuo, sendo vermelho e claramente protuberante na parede do ovário, e o segundo tipo é inconspícuo de coloração verde, não protuberante na parede do ovário. Esse mesmo autor confirma que ambos os tipos de nectários produzem néctar, porém a composição da natureza química foi apenas confirmada para *Lycium cestroides* Schldl. González *et al.* (2008) também destaca a presença de nectários em *Physalis peruviana* L. a partir de um estudo de análise qualitativa de caracteres da espécie, mas não descreve morfologicamente e nem a localização.

Em espécies de Convolvulaceae, grupo-irmão de Solanaceae, e pertencente a ordem Solanales, são comuns a presença de NEF e florais (Galetto & Bernardello 2004). O gênero *Ipomoea* L. possui representantes com os NEF localizados nas folhas e os florais localizados nas flores. *Ipomoea carnea* subsp. *fistulosa* (Mart. ex Choisy) D.F. Austin apresenta NEF na extremidade distal do pecíolo das folhas, em ambos os lados, denominados de criptas,

classificados como estruturalmente mais complexos, por exibirem uma formação de câmaras com tricomas secretores ligados à superfície (Zimmermann 1932). Na espécie de *Ipomoea leptophylla* Torr., nativa das planícies da América do Norte, os NEF são encontrados na face abaxial da lâmina foliar, sendo esta estrutura inconspícua, com tricomas capitados (Keeler 1980). Já em *Ipomoea asarifolia* (Desr.) Roem. & Schult. são também encontrados NEF no pecíolo, ocorrendo em criptas, com um sistema de canais internos e uma epiderme coberta por tricomas. Os tricomas são caracterizados com uma única célula na base e até cinco células secretoras, com reações positivas das secreções para polissacarídeos e compostos fenólicos (Martins *et al.* 2012). Nectários em criptas são descritos para seis famílias de angiospermas e podem estar relacionados com a proteção dos tricomas contra patógenos (Keeler & Kaul 1984).

Na família Fabaceae a presença de nectários é comum, sendo frequentemente localizados nas folhas. Espécies do gênero *Chamaecrista* Moench., com centro de diversidade nas regiões leste e centro-oeste do Brasil, apresentam NEF. *Chamaecrista trichopoda* (Benth.) Britton & Rose ex Britton & Killip possui NEFs pedunculados nos pecíolos, com cerca de 1 mm de altura, de coloração alaranjada e cobertos por tricomas tectores (Francino *et al.* 2006). Nesta espécie os NEF são vascularizados, com extensões de xilema e floema alcançando a zona secretora, com epiderme unisseriada e cutícula espessa. Na caracterização histoquímica dos NEF de *C. trichopoda* foi observado reações positivas para compostos fenólicos, e negativas para compostos lipofílicos e polissacarídeos. Para Francino *et al.* (2006), o resultado negativo para polissacarídeos nos NEF pode estar relacionado com o ciclo de liberação do exsudado, ou com a fenofase floral da planta, com a demanda maior de energia para a produção de flores e frutos. A variedade morfológica dos NEF em *Chamaecrista* são caracteres importantes taxonomicamente no nível de seção, sendo classificados em impressos, sésseis, elevados, cupuliformes e pateliformes (Coutinho & Meira 2015). No entanto, anatomicamente e na natureza química da secreção são similares, com resultado positivo para grupos de

polissacarídeos, pectinas, mucilagens e compostos lipídicos. Foi observado também a presença da secreção entre as células, e especialmente entre as células da epiderme e subepiderme. Segundo Coutinho e Meira (2015), a presença de polissacarídeos confirma a função dos nectários, e que a presença de lipídios não é uma característica comum de NEF.

É visto também que os nectários (florais e extraflorais) para alguns taxa são caracteres conservativos de valor unificador, úteis na delimitação genérica, como em Bignoniaceae (Seibert 1948), Asteraceae (Castro, Leitão-Filho & Monteiro 1997), e úteis na distinção de espécies e variedades dos representantes de Fabaceae (Melo *et al.* 2010), como nos gêneros de *Cassia* (Bhattacharyya & Maheshwari 1971), *Chamaecrista* (Dutra 2005; Coutinho & Meira 2015) e *Senna* (Marazzi & Sanderson 2010). Em Passifloraceae, a presença e forma dos nectários têm sido amplamente utilizadas como uma característica diagnóstica para espécies ou grupos de espécies dentro do gênero *Passiflora* (Lemos, Silva & Melo-de-Pinna 2017). Neste trabalho, a presença da glândula secretora no pecíolo de *S. fernandessi* caracteriza-se como uma estrutura que delimita a nível de espécie, sendo observada somente dentro do clado Gardneri, este incluído no grande grupo de espécies espinhosas do clado Leptostemonum.

Conclusão

Dessa forma, a caracterização da glândula peciolar em *S. fernandesii* nos sugere que não estamos tratando de um NEF. Análises futuras em fenofases diferentes da espécie serão realizadas, bem como associações observadas entre a planta e formigas, ressaltando a importância ecológica da espécie para sua manutenção e interação com a fauna, especialmente como parte da diversidade biológica existente na Caatinga.

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, a bolsa de doutorado concedida à primeira autora, e ao projeto REFLORES/SiBBR pela oportunidade de analisar as coleções dos herbários estrangeiros. Aos projetos Flora do Ceará: conhecer para conservar, INCT – Herbário Virtual da Flora e Fungos do Brasil (465.420/2014-1), Fundação Cearense de Apoio Científico e Tecnológico (FUNCAP); Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq / ICMBIO (CNPq / ICMBIO / FAPs nº 18/2017 - Linha 1 processo da Caatinga nº 421350 / 2017-2); A Central Analítica da Universidade Federal do Ceará pelo suporte com a Microscopia Eletrônica de Varredura; Aos amigos do Laboratório de Sistemática e Ecologia Vegetal (LASEV) e colegas de campo pela parceria; Maria Iracema Bezerra Loiola agradece ao CNPq, a bolsa de pesquisador (processo #304099/2017-1).

Referências

- Alvares C.A., Stape J.L., Sentelhas P.C., Moraes Gonçalves J.L., Sparovek G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, **22**, 711–728.
- Anderson G.T., Symon D.E. (1985) Extrafloral Nectaries in *Solanum*. *Biotropica*, **17**, 40–45.
- Barboza G.E., Hunziker A.T., Bernadello G., Cocucci A.A, Moscone A.E., Carrizo García C., Anton A. (2016) Solanaceae. In: J.W. Kadereit and V. Bittrich (Eds.). Flowering Plants. *Eudicots, The Families and Genera of Vascular Plants*, **14**, 295–357.
- Bernadello G. (1986) Estudios em *Lycium* (Solanaceae). V. El gineceo de Lycieae. *Kurtziana*, **18**, 23–45.
- ___ (1987) Comparative Floral Morphology in Lycieae (Solanaceae). *Brittonia*, **39**, 112–129.
- ___ (2007) A systematic survey of floral nectaries. In: S.W. Nicolson, M. Nepi, and E. Pacini (Eds.), *Nectaries and Nectar*, 19–128.
- BFG. (2018) Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia*, **69**, 1513–1527.
- Bhattacharyya B., Maheshwari J.K. (1971) Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales – II. The genus *Cassia* Linn. (Caesalpiniaceae). *Proc. Indian Nat. Sci. Acad*, **37**, 74–90.
- Caspary R. (1848) De nectariis. In: *Botanische Zeitung*. Elverfeld, Bonnae.
- Castro M.M., Leitão-Filho H.F., Monteiro W.R. (1997) Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de Cerrado. *Brazilian Journal of Botany*, **20**, 163–174.
- Coutinho I.A.C, Meira R.M.S. (2015) Structural diversity of extrafloral nectaries in *Chamaecrista* sect. *Apoucouita*. *Botany*, **93**, 379–388.
- David R., Carde J.P. (1964) Coloration différentielle des inclusions lipidiques et terpéniques des pseudophylles du Pin maritime au moyen du réactif Nadi. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences*, **58**, 1338–1340.

- Fahn A. (1988) Secretory tissues in vascular plants. *New Phytol*, **108**, 229–257.
- Falcão P.F., Melo-de-Pinna F.G.A., Leal I.R., Almeida-Cortez J.S. (2003) Morphology and anatomy of extrafloral nectaries in *Solanum stramonifolium* (Solanaceae). *Can. J. Bot.*, **81**, 859–864.
- Francino D.M.T., Sant’Anna-Santos B.F., Silva K.L.F., Thadeo M., Meira R.M.S.A., Azevedo A.A. (2006) Anatomia foliar e caulinar de *Chamaecrista trichopoda* (Caesalpinioideae) e histoquímica do nectário extrafloral. *Planta Daninha*, **24**, 695–705.
- Frodin D.G. (2004) History and concepts of big plant genera. *Taxon*, **53**, 753–776.
- Galetto L., Bernardello G. (2004) Floral Nectaries, Nectar Production Dynamics and Chemical Composition in Six *Ipomoea* Species (Convolvulaceae) in Relation to Pollinators. *Annals of Botany*, **94**, 269–280.
- González O.T., Torres J.M.C., Cano C.I.M., Arias M., Arboleda A.A.N. (2008) Caracterización morfológica de cuarenta y seis accesiones de uchuva (*Physalis peruviana* L.), em Antioquia (Colombia). *Revista Brasileira de Fruticultura*, **30**, 708–715.
- Hunziker A.T. (2001) *Genera Solanacearum*. Ruggell, A.R.G. Gantner.
- Johansen D.A. (1940) *Plant microtechnique*. New York: Mcgraw-Hill Book. 523 p.
- Karnovsky M.J. (1965) A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron-microscopy. *Journal of Cell Biology*, **27**, 137A.
- Keeler K.H. (1980) The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, **67**, 216–222.
- Keeler K.H., Kaul R.B. (1984) Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, **71**, 1364–1372.
- Knapp S. (2008) A revision of the *Solanum havanense* species group and new taxonomic additions to the Geminata Clade (*Solanum*, Solanaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **95**, 405–458.

- Knapp S., Bohs L., Nee M., Spooner D.M. (2004) Solanaceae — a model for linking genomics with biodiversity. *Comparative and Functional Genomics*, **5**, 285–291.
- Krömer T., Kessler, M., Lohaus G., Schmidt-Lebuhn A.N. (2008) Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. *Plant Biology*, **10**, 502–511.
- Lemos R.C.C., Da Costa Silva D., Melo-de-Pinna F.A. (2017) A structural review of foliar glands in *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Plos One*, **12**, e0187905.
- Marazzi B., Sanderson M.J. (2010) Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. *Evolution*, **64**, 3570–3592.
- Martins F.M, Lima J.F, Mascarenhas A.A.S, Macedo T.P. (2012) Secretory structures of *Ipomoea asarifolia*: anatomy and histochemistry. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, **22**, 13–20.
- Melo Y., Córdula E., Machado S.R., Alves M. (2010) Morfologia de nectários em Leguminosae sensu lato em áreas de caatinga no Brasil. *Acta botanica brasílica*, **24**, 1034–1045.
- Mentz L.A., Oliveira P.L., Vignoli-Silva M. (2000) Tipologia dos tricomas das espécies do gênero *Solanum* (Solanaceae) na Região Sul do Brasil. *Iheringia*, **54**, 75–106.
- Nee M. (1991) Synopsis of *Solanum* section *Acanthophora*: a group of interest for glycoalkaloids. In: Hawkes JG, Lester RN, Nee M & Estrada N (Eds.) *Solanaceae III. Taxonomy, chemistry, evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey. Pp. 257–266.
- O'Brien T.P., McCully M.E. (1981) *The study of plant structure: principles and selected methods*. Victoria: Termarcaphi.
- Pacini E., Nicolson S.W. (2007) Introduction. In: Nicolson S, Pacini E, Nepi M. (Eds.) *Nectaries and nectar*. Dordrecht, Springer. 1–18.

- Roe K.E. (1971) Terminology of hairs in the genus *Solanum*. *Taxon*, **20**, 501–508.
- Sampaio V.S., Moura R.L., Loiola M.I.B. (2016) *Solanum fernandesii* (Solanaceae): A new species of ‘spiny solanum’ of the Gardneri clade from northeastern Brazil. *Phytotaxa*, **270**, 033–040.
- Särkinen T., Olmstead R. G., Bohs L., Knapp. S. (2013) A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): A dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology*, **13**, 214.
- Seibert R.J. (1948) The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **35**, 123–137.
- Solanaceae Source. (2019) A worldwide taxonomic monograph of all species in the genus *Solanum*. Disponível em <<http://www.solanaceaesource.org>>. Acesso em 19 de março 2019.
- Stern S., Agra M.F., Bohs L. (2011) Molecular delimitation of clades within New World species of the “spiny solanums” (*Solanum* subg. *Leptostemonum*). *Taxon*, **60**, 1429–1441.
- Vidal B.C. (1970) Dichroism in collagen bundles stained with xyloidine Ponceau 2R. *Anal Histochem*, **15**, 289–296.
- Weber M.G., Keeler K.H. (2013) The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. *Annals of Botany*, **11**, 1251–1261.
- Weese T., Bohs L. (2007) A three gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). *Systematic Botany* **33**(2), 445–463.
- Whalen M.D. (1984) Conspectus of species groups in *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. *Gentes Herbarum*, **12**, 179–282.
- Zimmermann J.G. (1932) Über die extrafloralen nektarien der angiospermen. *Beihefte Botanisches Zentralblatt*, **49**, 99–196.

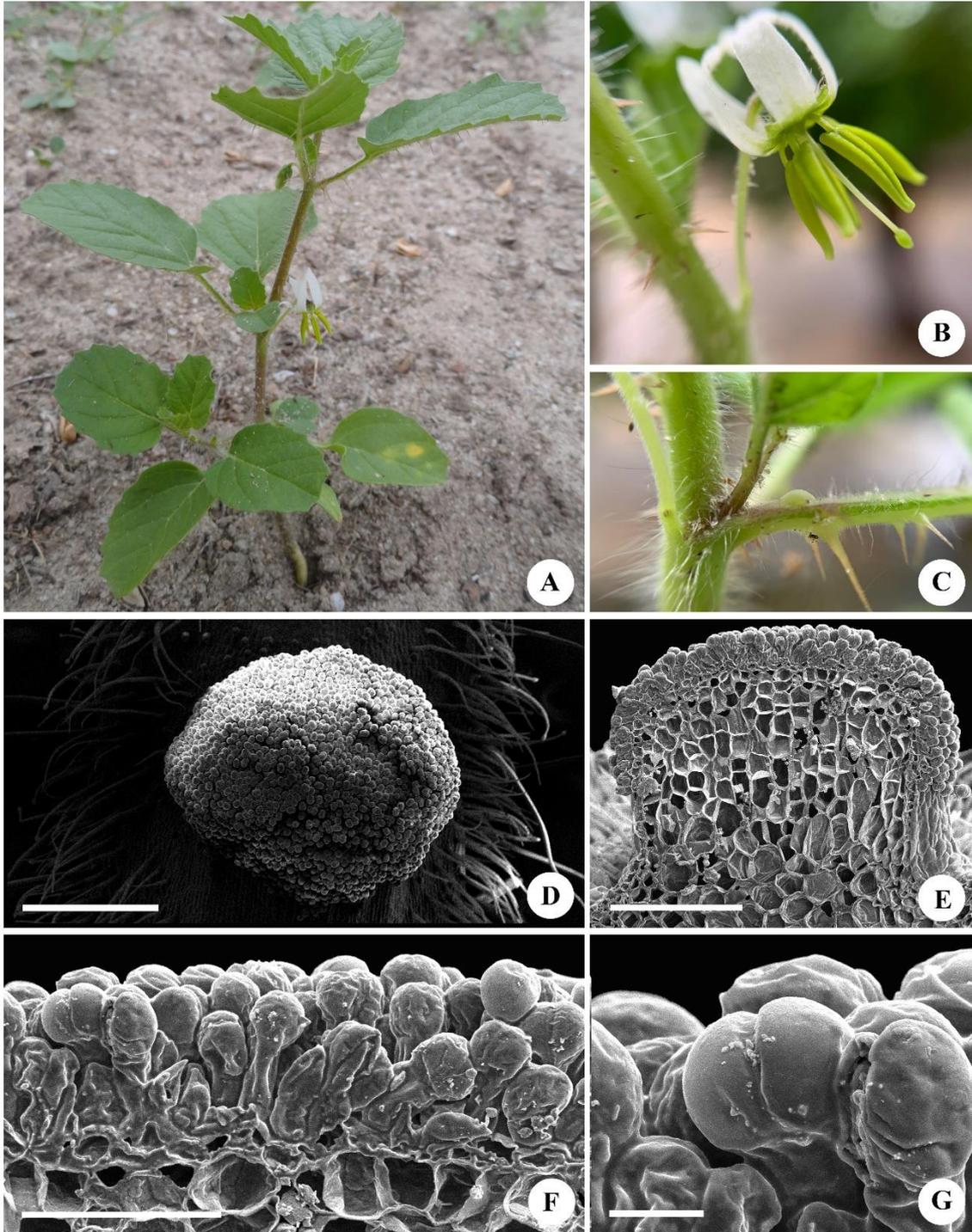


Fig. 17. *Solanum fernandesii* V.S. Sampaio & R. Moura. A – Ramo vegetativo e reprodutivo. B – Flor. C – Glândula peciolar na base da folha. D – MEV da glândula peciolar, vista frontal. E – MEV da glândula peciolar, secção longitudinal. F – MEV, tricomas glandulares na epiderme da glândula peciolar. G – Cabeça secretora dos tricomas. Barras de escalas: D = 500 μm , E = 300 μm , F = 100 μm , G = 20 μm .

Tabela 13. Lista de espécimes de *Solanum fernandesii* V.S. Sampaio & R. Moura.

Herbário	Coletor	Número
EAC	<i>V.S. Sampaio & R.L. Moura</i>	128
EAC	<i>V.S. Sampaio</i>	129
EAC	<i>V.S. Sampaio</i>	130
EAC	<i>V.S. Sampaio</i>	142

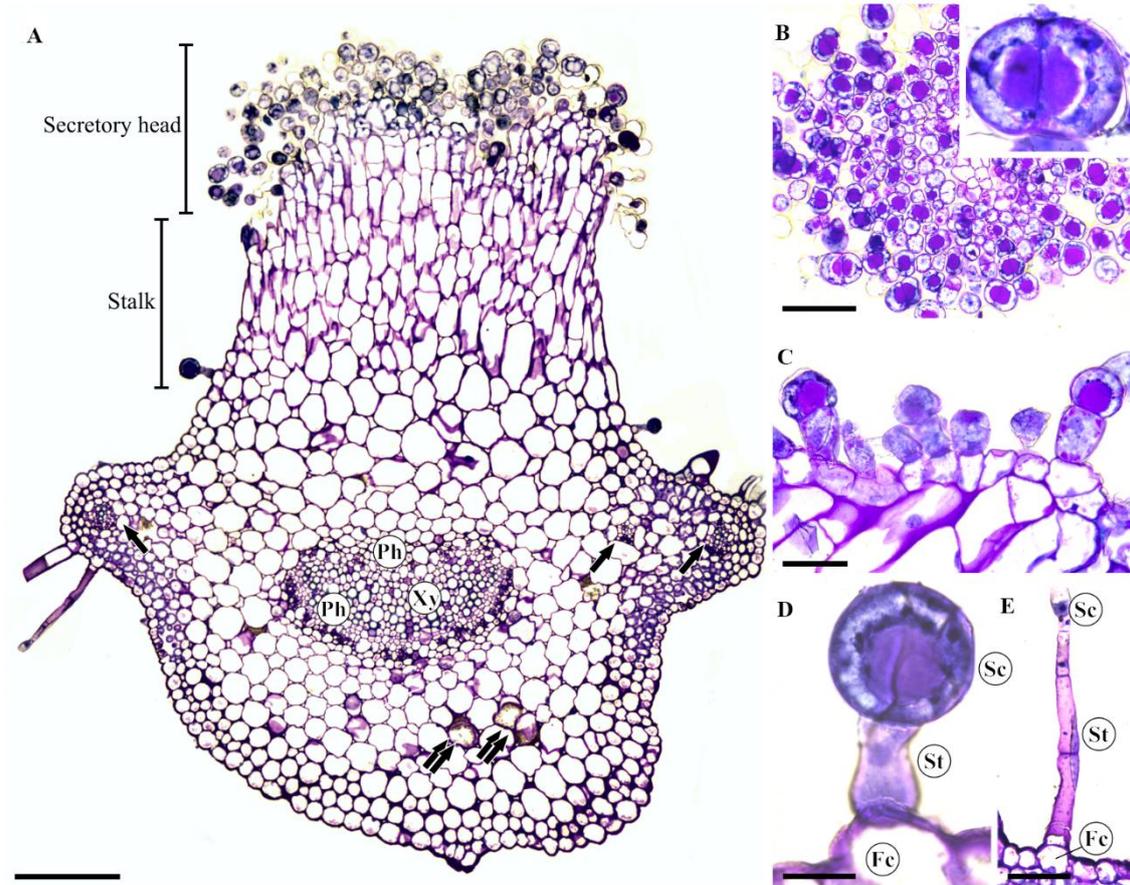


Fig. 18. Caracterização anatômica da glândula peciolar em *S. fernandesii*, observada nas seções transversais (A, C e D) e paradérmicas (B) do pecíolo. A – A cabeça secretora da glândula é composta por vários tricomas secretores subdivididos em 4 a 5 camadas do parênquima colunar. A vascularização principal do pecíolo é composta por feixes vasculares bicolaterais e 1 a 2 feixes acessórios são encontrados dentro ou perto das projeções do pecíolo de cada lado. B – Tricomas secretores com cabeça bicelular. C, D – Detalhe dos tricomas secretores. E – Tricomas glandulares, unisseriados, clavados, observados principalmente nas projeções do pecíolo. Seta simples – feixes acessórios; seta dupla – idioblastos com cristais de areia; Fc, célula do pé; Ph, floema; Sc, célula secretorial; St, pedúnculo; Xy, xilema. Barras de escala: A = 200 μm , B = 100 μm , C = 50 μm , D = 20 μm .

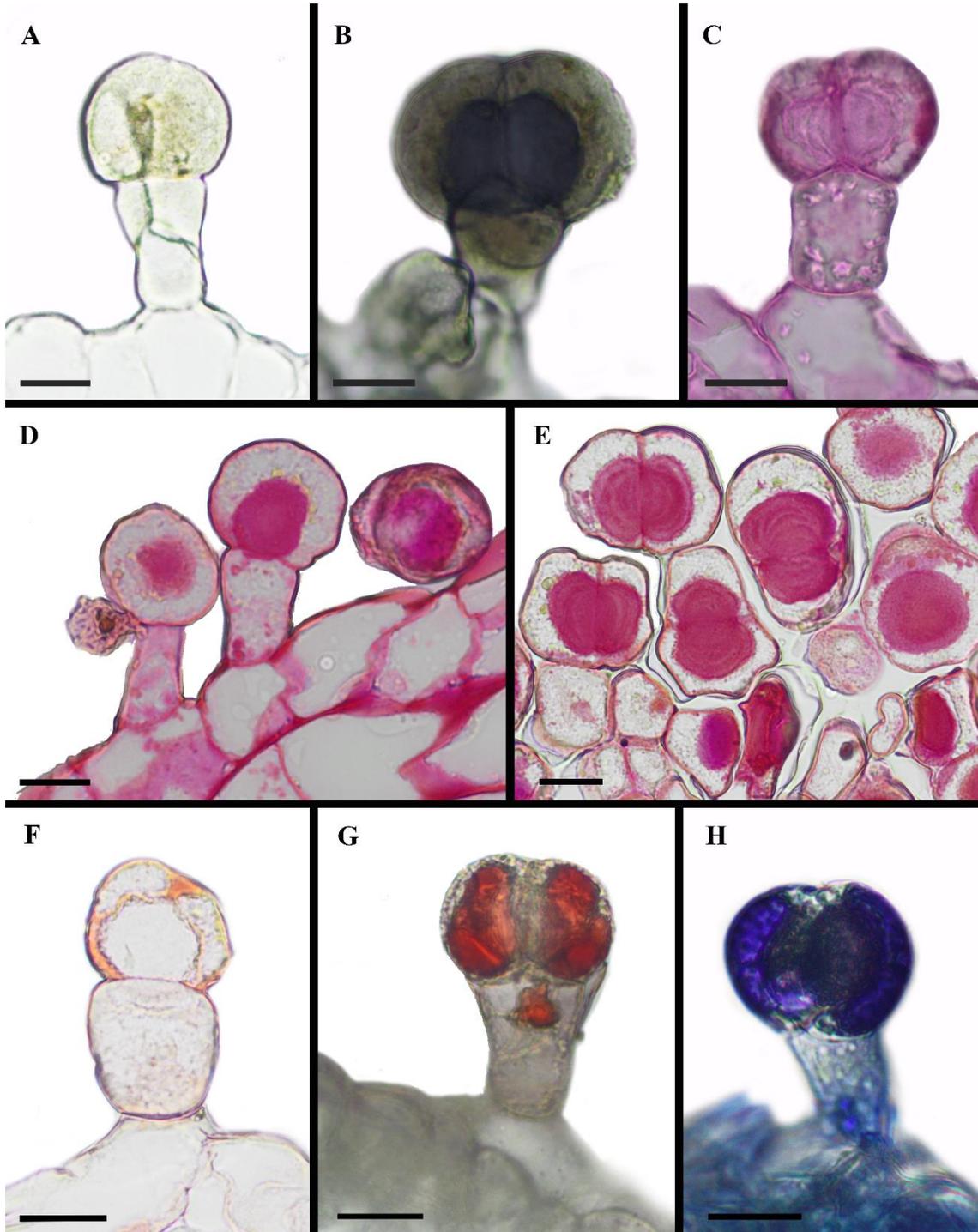


Fig.

19. Testes histoquímicos da glândula peciolar em *S. fernandesii*. A – Cloreto férrico III. B – Ácido tânico. C – Ácido Periódico Schiff (PAS). D–E. Vermelho de Rutênio. F – Xilidine Ponceau (XP). G – Vermelho de Sudan. H – NADI. Barra de escala: 20 μ m.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho apresentamos informações voltadas para a distribuição, conservação, diversidade ultraestrutural de caracteres morfológicos foliares e uso da modelagem para otimizar o entendimento dos padrões de distribuição e conservação de espécies de *Solanum* subgênero *Leptostemonum*. Os dados de distribuição geográfica das espécies foram importantes para definir o padrão de distribuição atual das espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum* na região Neotropical, e especialmente no Brasil, no qual apresenta a maior diversidade e riqueza, com espécies de ampla a moderada distribuição e restrita. Espécies com poucos registros e que ocorrem em áreas antropizadas estão em risco de extinção, estando assim classificadas como vulnerável, em perigo ou criticamente em perigo. Esforços de coleta e estratégias de conservação são importantes para o conhecimento biológico das espécies e preservação de habitat.

Destacamos também a ocorrência de novos registros, ampliando a distribuição geográfica das espécies, como também foi possível verificar quais regiões e tipos vegetacionais as espécies têm maior preferência e adequabilidade climática. A modelagem aqui utilizada foi importante para corroborar com o padrão de distribuição atual da seção e indicar novas áreas de ocorrência, ainda pouco exploradas botanicamente, e identificar as variáveis ambientais que apresentam a maior influência na distribuição das espécies. Regiões de clima semiárido com elevadas temperaturas e vegetação xerófila circundante são exemplos de áreas com poucos estudos florísticos e que revelam novas descobertas e endemismo. A nova espécie aqui apresentada é considerada em perigo, fortemente ameaçada por atividades antrópicas, e o uso da modelagem de adequabilidade ambiental permitiu identificar áreas potenciais de distribuição e prioritárias para conservação da riqueza florística, buscando criação de novas unidades de conservação no domínio fitogeográfico da Caatinga. Além também de ser útil para encontrar novas populações de espécies raras.

Verificamos também a complexidade morfológica dos caracteres foliares como os tricomas na diversidade de espécies de *Solanum* seção *Erythrotrichum*, definindo os tipos e morfotipos, e evidenciando que a morfologia dos tricomas não forma padrões com a distribuição e tipos vegetacionais onde ocorrem as espécies. Destacamos com atenção a presença de uma glândula secretora no pecíolo de *Solanum*, sendo o primeiro registro para o gênero, e útil taxonomicamente, servindo de modelo para futuros trabalhos ecológicos voltados à interação inseto-planta, defesa e elucidação do papel desempenhado pela secreção no corpo vegetal.

REFERÊNCIAS

- AGRA, Maria de Fátima. **Revisão taxonômica de *Solanum* sect. *Erythrotrichum* Child. (Solanaceae)**. 2000. 280 f. Tese (Doutorado em Botânica). Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. São Paulo, 2000.
- AGRA, M. F. Sinopse taxonômica de *Solanum* sect. *Erythrotrichum* (Solanaceae). In: RANGEL-CH., J. O.; AGUIRRE, C. J.; ANDRADE-C., M. G.; CAÑAS, D. G. (Org.). **Memorias Octavo Congreso Latinoamericano e Segundo Colombiano de Botánica**. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 2004. p. 192-211.
- AGRA, M. F. Diversity and Distribution of *Solanum* subgenus *Leptostemonum* in Brazil. In: SPOONER, D. M.; BOHS, L.; GIOVANNONI, J.; OLMSTEAD, R. G.; SHIBATA, D. (Org.). **Acta Horticulturae - VI International Solanaceae Conference: Genomics Meets Biodiversity**. Madison, Wisconsin, International Society for Horticultural Science, 2007, v. 745, p. 31-43.
- AGRA, M. F. Four new species of *Solanum* sect. *Erythrotrichum* (Solanaceae) from Brazil and Peru, and a key to the species of the section. **Systematic Botany**, [s.l.], v. 33, n. 3, p. 556-565. 2008.
- AGRA, M. F. Diversidade e Endemismo das Solanaceae no Brasil. In: LOIOLA, M. I. B.; BASEIA, I. G.; LICHSTON, J. E. (Org.). **Atualidades, Desafios e Perspectivas da Botânica no Brasil**. Natal: Imagem Gráfica, 2008, v. 1, p. 285-287.
- AGRA, M. F.; STEHMANN, J. R. A new species of *Solanum* subg. *Leptostemonum* (Solanaceae) from the southern Espinhaço Range, Minas Gerais, Brazil. **Phytotaxa**, New Zealand, v. 288, n. 3, p. 258-264. 2016.
- AGRAWAL, A. A.; FISHBEIN, M. Plant defense syndromes. **Ecology**, Washington DC, v. 87, n. 7, p. 132-149. 2006.
- ALBUQUERQUE, U. P.; ARAÚJO, E. L.; EL-DEIR, A. C. A.; LIMA, A. L. A.; SOUTO, A.; BEZERRA, B. M.; FERRAZ, E. M. N.; FREIRE, E. M. X.; SAMPAIO, E. V. S. B.; LASCASAS, F. M. G.; MOURA, G. J. B.; PEREIRA, G. A.; MELO, J. G.; RAMOS, M. A.; RODAL, M. J. N.; SCHIEL, N.; LYRA-NEVES, R. M.; ALVES, R. R. N.; AZEVEDO-JÚNIOR, S. M.; TELINO-JÚNIOR, W. R.; SEVERI, W. Caatinga revisited: Ecology and conservation of an important seasonal dry forest. **The Scientific World Journal**, [s.l.], v. 2012, p. 1-18. 2012.
- ALLOUCHE, O.; TSOAR, A.; KADMON, R. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and the true skill statistic (TSS). **Journal of applied ecology**, London, v. 43, n. 6, p. 1223-1232. 2006.
- ALVARES, C. A.; STAPE, J. L.; SENTELHAS, P. C.; MORAES, G. J. L.; SPAROVEK G. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, Germany, v. 22, p. 711-728. 2013.
- ANDERSON, G. T.; SYMON, D. E. Extrafloral Nectaries in *Solanum*. **Biotropica**, [s.l.], v. 17, p. 40-45. 1985.

- ANTONELLI, A.; SANMARTIN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, [s.l.], v. 60, n. 2, p. 403-414. 2011.
- ARAÚJO, N. D.; COELHO, V. P. M.; AGRA, M. F. Estudo farmacobotânico comparativo de folhas de *Solanum crinitum* Lam., *Solanum gomphodes* Dunal e *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil., Solanaceae. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Curitiba, v. 20, p. 666-674. 2010.
- ARAÚJO, M. B.; PEARSON R. G.; THUILLER, W.; ERHARD M. Validation of species–climate impact models under climate change. **Global Change Biology**, [s.l.], v. 11, n. 9, p. 1504-1513. 2005.
- ARAÚJO, F. S.; OLIVEIRA, R. F. O.; LIMA-VERDE, L. W. Composição, espectro biológico e síndromes de dispersão da vegetação de um inselbergue no domínio da Caatinga, Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 59, p. 659-671. 2008.
- AUBRIOT, X.; SINGH, P.; KNAPP, S. Tropical Asian species show that the Old World clade of ‘spiny solanums’ (*Solanum* subgenus *Leptostemonum* pro parte: Solanaceae) is not monophyletic. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 181, p. 199-223. 2016.
- BACHMAN, S.; MOAT, J.; HILL, A. W.; DE LA TORRE, J.; SCOTT, B. Supporting red list threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. **ZooKeys**, [s.l.], v. 150, p. 117-126. 2011.
- BARBET-MASSIN, M.; JIGUET, F.; ALBERT, C. H.; THUILLER, W. Selecting pseudo-absences for species distribution models: how, where and how many? **Methods in ecology and evolution**, London, v. 3, n. 2, p. 327-338. 2012.
- BARBOSA, J. M.; GOEDERT, D.; SANTOS, M. B.; LOIOLA, M.; MARTINS, T. K. **Tricomas glandulares conferem defesa contra herbivoria em *Clidemia* sp. (Melastomataceae)**. Prática de Pesquisa em Ecologia da Mata Atlântica. Curso de Pós-Graduação em Ecologia. Universidade de São Paulo, 2010, p. 1-4.
- BARBOZA, G. E.; HUNZIKER, A. T.; BERNARDELLO, G.; COCUCCI, A. A.; MOSCONE, A. E.; CARRIZO GARCIA, C.; FUENTES, V.; DILLON, M. O.; BITTRICH, V.; COSA, M. T.; SUBILS, R.; ROMANUTTI, A.; ARROYO, S.; ANTON, A. Solanaceae. In: KADEREIT, J.W.; BITTRICH, V. (Org.). **Flowering Plants. Eudicots, The Families and Genera of Vascular Plants**. Springer International Publishing Switzerland, 2016, v. 14, p. 295-357.
- BELL, K. L.; HEARD, T. A.; MANION, G.; FERRIER, S.; KLINKEN, R. D. V. The role of geography and environment in species turnover: phytophagous arthropods on a Neotropical legume. **Journal of Biogeography**, [s.l.], v. 40, p. 1755-1766. 2013.
- BERNADELLO, G. Estudios em *Lycium* (Solanaceae). V. El gineceo de Lycieae. **Kurtziana**, Córdoba, v. 18, p. 23-45. 1986.
- BERNADELLO, G. Comparative Floral Morphology in Lycieae (Solanaceae). **Brittonia**, [s.l.], v. 39, p. 112-129. 1987.

BERNADELLO, G. A systematic survey of floral nectaries. *In*: NICOLSON, S.W.; NEPI, M.; PACINI, E. (Org.). **Nectaries and Nectar**. Springer, Dordrecht, 2007. p. 19-128.

BFG – The Brazil Flora Group. Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 69, n. 4, p. 1513-1527. 2018.

BHATTACHARYYA, B.; MAHESHWARI, J. K. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales – II. The genus *Cassia* Linn. (Caesalpinaceae). **Proceedings of the Indian National Science Academy**, New Delhi, v. 37, p. 74-90. 1971.

BOECHAT, S. C.; LONGHI-WAGNER, H. M. Padrões de distribuição geográfica dos táxons de *Eragrostis* (Poaceae, Chloridoideae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 23, n. 2, p. 177-194. 2000.

BRASIL. MMA. Ministério do Meio Ambiente. **Consultas por UC's**. 2018. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/areas-protegidas/cadastro-nacional-de-ucs/consulta-por-uc>. Acesso em: 5 jun. 2018.

CARMELLO, S. M.; MACHADO, S. R.; GREGÓRIO, E. A. Ultrastructural aspects of the secretory duct development in *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 18, p. 95-103. 1995.

CARNEIRO-TORRES, Daniela Santos. **Diversidade de *Croton* L. (Euphorbiaceae) no bioma Caatinga**. 2009. 295 f. Tese (Doutorado em Botânica). Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, 2009.

CASPARY, R. De nectariis. *In*: **Botanische Zeitung**. Elverfeld, Bonnae. 1848.

CASTRO, M.M.; LEITÃO-FILHO, H. F.; MONTEIRO, W. R. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de Cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, São Paulo, v. 20, p. 163-174. 1997.

CGIAR-CSI. Consortium for Spatial Information. SRTM 90m Digital Elevation Model. 2006a. Disponível em: <http://srtm.csi.cgiar.org/>. Acesso em: 10 dez. 2018.

CGIAR-CSI. Consortium for Spatial Information. Global High-Resolution Soil-Water Balance. 2006b. Disponível em: <http://www.cgiar-csi.org/data/global-high-resolution-soil-water-balance#download>. Acesso em: 12 dez. 2018.

CHASE, Jonathan M.; LEIBOLD, Mathew A. **Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches**. University of Chicago Press, Chicago, 2003. 221 p.

CLÉMENT, L.; CATZEFLIS, F.; RICHARD-HANSEN, C.; BARRIOZ, S.; THOISY, B. Conservation interests of applying spatial distribution modelling to large vagile Neotropical mammals. **Tropical Conservation Science**, [s.l.], v. 7, n. 2, p. 192-213. 2014.

COUTINHO, I. A. C.; MEIRA, R. M. S. Structural diversity of extrafloral nectaries in *Chamaecrista* sect. *Apoucouita*. **Botany**, St. Louis, v. 93, p. 379-388. 2015.

CRIA (CENTRO DE REFERÊNCIA E INFORMAÇÃO AMBIENTAL). 2011. **Specieslink - simple search**. Disponível em: <http://www.splink.cria.org.br/>. Acesso em: 10 jun. 2019.

CRU-TS. Climatic Research Unit Time-Series. Historic climate database for GIS v3.10.01. 2012. Disponível em: <http://www.cgiar-csi.org/data/uea-cru-ts-v3-10-01-historic-climate-database>. Acesso em: 10 dez. 2018.

D'ARCY, W. G. Solanaceae II: typification of subdivisions of *Solanum*. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, St. Louis, v. 59, p. 262-278. 1972.

DAVID, R; CARDE, J. P. Coloration différentielle des inclusions lipidiques et terpéniques des pseudophylles du Pin maritime au moyen du réactif Nadi. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences**, [s.l.], v. 58, p. 1338-1340. 1964.

DORMANN, C. F.; ELITH, J.; BACHER, S.; BUCHMANN, C. ; CARL, G.; CARRÉ, G.; MARQUÉZ, J. R. G.; GRUBER, B.; LAFOURCADE, B.; LEITÃO, P. J.; MÜNKEMÜLLER, T.; MCCLEAN, C.; OSBORNE, P. E.; REINEKING, B.; SCHRÖDER, B.; SKIDMORE, A. K.; ZURELL, D.; LAUTENBACH, S. Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. **Ecography**, [s.l.], v. 36, p. 27-46. 2013.

DRYFLOR. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, United States, v. 353, p. 1383-1387. 2016.

DUNAL, M. F. Solanaceae. *In*: CANDOLLE, A. P. **Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis**. Ed. Paris: Victoris Masson, 1852, p. 1-690.

ELITH, J.; GRAHAM, C. H.; ANDERSON, R. P.; DUDIK, M.; FERRIER, S.; GUISAN, A.; HIJMANS, R. J.; HUETTMANN, F.; LEATHWICK, J. R.; LEHMANN, A.; LI, J.; LOHMANN, L. G.; LOIZELLE, B. A.; MANION, G.; MORITZ, C.; NAKAMURA, M.; NAKAZAWA, Y.; OVERTON, J. M.; PETERSON, A. T.; PHILLIPS, S. J.; RICHARDSON, K.; SCACHETTI-PEREIRA, R.; SCHAPIRE, R. E.; SOBERÓN, J.; WILLIAMS, S.; WISZ, M. S.; ZIMMERMANN, N. E. Novel methods improve prediction of species' distribution from occurrence data. **Ecography**, [s.l.], v. 29, p. 129-151, march. 2006.

ELTON, Charles. **The Ecology of Animals**. 1933. Monografia. Methuen, London. 1933. 97 p.

FAHN, Abraham. Secretory tissues in vascular plants. **New Phytologist**, [s.l.], v. 108, n. 3, p. 229-257. 1988.

FALCÃO, P. F.; MELO-DE-PINNA, F. G. A.; LEAL, I. R.; ALMEIDA-CORTEZ, J. S. Morphology and anatomy of extrafloral nectaries in *Solanum stramonifolium* (Solanaceae). **Canadian Journal of Botany**, Canada, v. 81, n. 8, p. 859-864. 2003.

FERRER-SÁNCHEZ, Y.; RODRÍGUEZ-ESTRELLA, R. How rare species conservation management can be strengthened with the use of ecological niche modelling: The case for endangered endemic Gundlach's Hawk and Cuban Black-Hawk. **Global Ecology and Conservation**, [s.l.], v. 5, p. 88-99. 2016.

FERRI, Mario Guimarães. **Evolução do conceito de Xerofitismo**. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Botânica, v. 19, p. 101-113. 1960.

FICK, S. E.; HIJMANS, R. J. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, [s.l.], v. 37, p. 4302-4315. 2017.

FISCHER, G.; NACHTERGAELE, F.; PRIELER, S.; VAN VELTHUIZEN, H.T.; VERELST, L.; WIBERG, D. Global Agro-ecological Zones Assessment for Agriculture (GAEZ 2008). IIASA, Laxenburg, Austria and FAO, Rome, Italy. 2008. Disponível em: <http://www.fao.org/nr/gaez/en/>. Acesso em: 8 out. 2018.

FRANCINO, D. M. T.; SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; SILVA, K. L. F.; THADEO, M.; MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A. Anatomia foliar e caulinar de *Chamaecrista trichopoda* (Caesalpinioideae) e histoquímica do nectário extrafloral. **Planta Daninha**, Viçosa, v. 24, p. 695-705. 2006.

FRANKLIN, Janet; JENNIFER, Miller A. **Mapping Species Distributions: Spatial Inference and Prediction**. Cambridge University Press. 2010. 320 p.

FRANKLIN, J.; POTTS, A. J.; FISHER, E. C.; COWLING, R. M.; MAREAN, C. W. Paleodistribution modeling in archaeology and paleoanthropology. **Quaternary Science Reviews**, [s.l.], v. 110, p. 1-15. 2015.

FRODIN, D. G. History and concepts of big plant genera. **Taxon**, [s.l.], v. 53, p. 753-776. 2004.

FUNCEME. 2015. Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos. **Zoneamento ecológico-econômico das áreas susceptíveis à desertificação do núcleo I - Irauçuba/Centro-Norte/Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos/Departamento Nacional de Obras Contra as Secas**. Fortaleza: Expressão Gráfica e Editora. Disponível em: <http://www.funceme.br/wp-content/uploads/2019/02/LIVRO-FUNCEME-IRAUÇUBA-LIVRO.pdf>. Acesso em: 22 jun 2018.

GALETTO, L.; BERNARDELLO, G. Floral Nectaries, Nectar Production Dynamics and Chemical Composition in Six *Ipomoea* Species (Convolvulaceae) in Relation to Pollinators. **Annals of Botany**, United Kingdom, v. 94, p. 269-280. 2004.

GIACOMIN, L. L.; STEHMANN, J. R. *Markea atlantica* (Solanaceae): a New Species of Tribe Juanulloeae Disjunct from its Core Distribution. **Systematic Botany**, [s.l.], v. 37, n. 4, p. 1035-1042. 2012.

GIACOMIN, L. L.; STEHMANN, J. R. Three new species of *Solanum* (Brevantherum Clade) endemic to the Brazilian Atlantic Forest. **PhytoKeys**, [s.l.], v. 38, p. 69-87. 2014.

GIACOMIN, L. L.; KAMINO, L. H. Y.; STEHMANN, J. R. Speeding up the discovery of unknown plants: a case study of *Solanum* (Solanaceae) endemics from the Brazilian Atlantic Forest. **Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão**, Santa Teresa, v. 35, p. 121-135. 2014.

GIANOLI, E.; VALLADARES, F. Studying phenotypic plasticity: the advantages of a broad approach. **Biological Journal of the Linnean Society**, United Kingdom, v. 105, p. 1-7. 2012.

- GIANNINI, T. C.; SIQUEIRA, M. F.; ACOSTA, A. L.; BARRETO, F. C. C.; SARAIVA, A. M.; SANTOS, I. A. Desafios atuais da modelagem preditiva de distribuição de espécies. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 63, n. 3, p. 733-749. 2012.
- GONZÁLEZ, O. T.; TORRES, J. M. C.; CANO, C. I. M.; ARIAS, M.; ARBOLEDA, A. A. N. Caracterización morfológica de cuarenta y seis accesiones de uchuva (*Physalis peruviana* L.), em Antioquia (Colombia). **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, v. 30, p. 708-715. 2008.
- GOUVÊA, Y.; STEHMANN, J. R. A Revision of the *Solanum asterophorum* Species Group (subg. *Leptostemonum*). **Systematic Botany**, [s.l.], v. 44, n. 1, p. 210-232. 2019.
- GRAHAM, C. H.; FERRIER, S.; HUETTMAN, F.; MORITZ, C.; PETERSON, A. T. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. **Trends in Ecology and Evolution**, [s.l.], v. 19, p. 497-503. 2004.
- GRATANI, L. Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. **Advances in Botany**, [s.l.], v. 2014, p. 1-17. 2014.
- GRIME, J. P.; MACKEY, J. M. L. The role of plasticity in resource capture by plants. **Evolutionary Ecology**, [s.l.], v. 16, p. 299-307. 2002.
- GRINNELL, J. The niche-relationships of the California Thrasher. **The Auk**, United Kingdom, v. 34, p. 427-433. 1917.
- GUIMARÃES, P. J. F.; RANGA, N.T.; MARTINS, A.B. Morfologia dos Tricomas em *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 42, n 4, p. 1–9. 1999.
- GUISAN, A.; GRAHAM, C. H.; ELITH, J.; HUETTMANN, F. Sensitivity of predictive species distribution models to change in grain size. **Diversity and Distributions**, [s.l.], v. 13, p. 332-340. 2007.
- GUISAN, A.; THUILLER, W. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. **Ecology Letters**, [s.l.], v. 8, p. 993-1009. 2005.
- GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N. E. Predictive habitat distribution models in ecology. **Ecological Modelling**, [s.l.], v. 135, p. 147-186. 2000.
- HENGL, T.; JESUS, J. M.; MACMILLAN, R. A.; BATJES, N. H.; HEUVELINK, G. B. M.; RIBEIRO, E.; SAMUEL-ROSA, A.; KEMPEN, B.; LEENAARS, J. G. B.; WALSH, M. G.; GONZALEZ, M. R. Soil Grids 1km – Global Soil Information Based on Automated Mapping. **PLoS One**, California, v. 9, n. 8, e105992. 2014.
- HIJMANS, R. J.; CAMERON, S. E.; PARRA, J. L.; JONES, P. G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, [s.l.], v. 25, n. 15, p. 1965-1978. 2005.
- HIJMANS, R. J.; VAN ETTEN, J.; CHENG, J.; MATTIUZZI, M.; SUMNER, M.; GREENBERG, J. A.; ... GHOSH, A. **Package “raster”: geographic data analysis and**

modeling. 2014. Disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=raster>. Acesso em: 10 dez 2018.

HUNZIKER, Armando Teodoro. **Genera Solanacearum**. Ruggell, A. R. G. Gantner. 2001. 500 p.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. **Quantitative Biology**, [s.l.], v. 22, p. 415-427. 1957.

IUCN. **Guidelines for using the IUCN red list categories and criteria**. 2017. Version 13. Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. Disponível em: <http://www.iucnredlist.org>. Acesso em: 10 nov. 2017.

JOHANSEN, Donald Alexander. **Plant microtechnique**. New York: Mcgraw-Hill Book. 1940. 523 p.

JOHNSON, H. B. Plant pubescence: an ecological perspective. **The Botanical Review**, [s.l.], v. 41, p. 233-256. 1975.

KARGER, N. D.; CONRAD, O.; BÖHNER, J.; KAWOHL, T.; KREFT, H.; SORIA-AUZA, R. W.; ZIMMERMANN, N. E.; LINDER, H. P.; KESSLER, M. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data*, v. 4, n. 170122. 2017. Disponível em: <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.122>. Acesso em: 2 nov. 2018.

KARNOVSKY, M. J. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron-microscopy. **Journal of Cell Biology**, [s.l.], v. 27, n. 137A. 1965.

KEELER, K.H. The extrafloral nectaries of *Ipomoea leptophylla* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 67, p. 216-222. 1980.

KEELER, K. H.; KAUL, R. B. Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 71, p. 1364-1372. 1984.

KLUGE, M.; BRULFERT, J. Ecophysiology of vascular plants on inselbergs. In: POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (Org.). **Inselbergs: Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions**. Berlin: Springer-Verlag. 2000. p. 143-174.

KNAPP, S. Assessing Patterns of Plant Endemism in Neotropical Uplands. **The Botanical Review**, [s.l.], v. 68, n. 1, p. 22-37. 2002.

KNAPP, S. A revision of the *Solanum havanense* species group and new taxonomic additions to the Geminata clade (*Solanum*: Solanaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, St. Louis, v. 95, p. 405-458. 2008.

KNAPP, S.; BOHS, L.; NEE, M.; SPOONER, D. M. Solanaceae – a model for linking genomics with biodiversity. **Comparative and Functional Genomics**, [s.l.], v. 5, p. 285-291. 2004.

- KNAPP, S.; STEHMANN, J. R.; GIACOMIN, L. L. New species, additions and a key to the Brazilian species of the Geminata clade of *Solanum* L. (Solanaceae) in Brazil. **PhytoKeys**, [s.l.], v. 47, p. 1-48. 2015.
- KNAPP, S.; BARBOZA, G. E.; BOHS, L.; SÄRKINEN, T. A revision of the Morelloid Clade of *Solanum* L. (Solanaceae) in North and Central America and the Caribbean. **PhytoKeys**, [s.l.], v. 123, p. 1-144. 2019.
- KRITICOS, D.J.; WEBBER, B. L.; LERICHE, A.; OTA, N.; MACADAM, I.; BATHOLS, J.; SCOTT, J. K. CliMond: global high-resolution historical and future scenario climate surfaces for bioclimatic modelling. **Methods in Ecology and Evolution**, London, v. 3, p. 53-64. 2012.
- KRÖMER, T.; KESSLER, M.; LOHAUS, G.; SCHMIDT-LEBUHN, A. N. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. **Plant Biology**, [s.l.], v. 10, p. 502-511. 2008.
- LEMOS, R. C. C.; DA COSTA SILVA D.; MELO-DE-PINNA, F. A. A structural review of foliar glands in *Passiflora* L. (Passifloraceae). **Plos One**, California, v. 12, e0187905. 2017.
- LEUTNER, B.; HORNING, N. RStoolbox: Tools for remote sensing data analysis. R Package Version 0.1.4. 2016. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=RStoolbox>. Acesso em: 10 dez. 2018.
- LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defense. **Quarterly Review of Biology**, Chicago, v. 48, p. 3-15. 1973.
- LIMA-RIBEIRO, M. S.; DINIZ-FILHO, J. A. F. Modelando a distribuição geográfica das espécies no passado: uma abordagem promissora em paleoecologia. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 15, n. 3, p. 371-385. 2012.
- LIU, C.; WHITE, M.; NEWELL, G. Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. **Journal of Biogeography**, [s.l.], v. 40, p. 778-789. 2013.
- LUCENA, M. F. A; SALES, M. F. Tricomas foliares em espécies de *Croton* L. (Crotonoideae-Euphorbiaceae). **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 57, n. 1, p. 11-25. 2005.
- MAGURRAN, Anne Elizabeth. **Ecological diversity and its measurement**. Cambridge: British Library, 1988. 177p.
- MARCO, P.; LÖWENBERG-NETO, P.; FERRO, V. G.; SANTOS, A. J. Biodiversity conservation gaps in the Brazilian protected areas. **Scientific Reports**, [s.l.], v. 7, n. 9141. 2017.
- MARAZZI, B.; SANDERSON, M. J. Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. **Evolution**, [s.l.], v. 64, p. 3570-3592. 2010.
- MARTINS, F. M.; LIMA, J. F.; MASCARENHAS, A. A.; MACEDO, T. P. Secretory structures of *Ipomoea asarifolia*: anatomy and histochemistry. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, Curitiba, v. 22, p. 13-20. 2012.

MELO, Y.; CÓRDULA, E.; MACHADO, S. R.; ALVES, M. Morfologia de nectários em Leguminosae senso lato em áreas de caatinga no Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Mato Grosso, v. 24, p. 1034-1045. 2010.

MENTZ, L. A.; OLIVEIRA, P. L.; VIGNOLI-SILVA, M. Tipologia dos tricomas das espécies do gênero *Solanum* (Solanaceae) na Região Sul do Brasil. **Iheringia**, Porto Alegre, v. 54, p. 75-106. 2000.

METCALFE, Charles Russell; CHALK, Lawrence. **Anatomy of the Dicotyledones**. Euphorbiaceae. Oxford: Clarendon Press, v. 2, p. 1207-1235. 1950.

MORI, S. A.; SILVA, L. A. M.; LISBOA, G.; CORADIN, L. **Manual de manejo do herbário fanerogâmico**. Bahia, Centro de Pesquisa do Cacau, Ilhéus, 1989. 104p.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, [s.l.], v. 403, p. 853-858. 2000.

MORRONE, J. J. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. **Zootaxa**, New Zealand, v. 3782, n. 1, p. 1-110. 2014.

NEE, M. Synopsis of *Solanum* in the world. In: NEE, M.; SYMON, D. E.; LESTER, R. N.; JESSOP, J. P. (Org.). **Solanaceae IV: Advances in Biology & Utilization**. Kew: Royal Botanic Gardens. 1999, p. 285-333.

NEWBOLD, T. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. **Progress in Physical Geography**, [s.l.], v. 34, n. 1, p. 3-22. 2010.

NURIT-SILVA, K.; AGRA, M. F. Leaf epidermal characters of *Solanum* sect. *Polytrichum* (Solanaceae) as taxonomic evidence. **Microscopy Research and Technique**, [s.l.], v. 74, p. 1186-1191. 2011.

NURIT-SILVA, K.; COSTA-SILVA, R.; BASÍLIO, I. J. L. D.; AGRA, M. F. Leaf epidermal characters of Brazilian species of *Solanum* section *Torva* as taxonomic evidence. **Botany**, [s.l.], v. 90, p. 806-814. 2012.

O'BRIEN, Terence Phillip; MCCULLY, Margarete E. **The study of plant structure: principles and selected methods**. Victoria: Termarcarphi. 1981. 357 p.

OLIVEIRA, D. G. A família Euphorbiaceae Juss. em um fragmento de Caatinga em Sergipe. **Scientia Plena**, [s.l.], v. 9, n. 4, 041201. 2013.

OLIVEIRA, U.; SOARES-FILHO, B. S.; PAGLIA, A. P.; BRESCOVIT, A. D.; CARVALHO, C. J. B.; SILVA, D. P.; REZENDE, D. T.; LEITE, F. S. F.; BATISTA, J. A. N.; BARBOSA, J. P. P. P.; STEHMANN, J. R.; ASCHER, J. S.; VASCONCELOS, M. F.; OLMSTEAD, R. G. Phylogeny and biogeography in Solanaceae, Verbenaceae and Bignoniaceae: a comparison of continental and intercontinental diversification patterns. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 171, p. 80-102. 2013.

OLMSTEAD, R. G.; BOHS, L.; ABDEL, M. H.; SANTIAGO-VALENTIN, E.; GARCIA, V. F.; COLLIER, S.M. A molecular phylogeny of the Solanaceae. **Taxon**, [s.l.], v. 57, p. 1159-1181. 2008.

PACINI, E.; NICOLSON, S. W. Introduction. *In*: NICOLSON, S.; PACINI, E.; NEPI, M. (Org.). **Nectaries and nectar**. Dordrecht, Springer. 2007. p. 1-18.

PADALIA, H.; SRIVASTAVA, V.; KUSHWAHA, S. P. S. Modeling potential invasion range of alien invasive species *Hyptis suaveolens* (L.) Poit. in India: Comparison of MaxEnt and GARP. **Ecological Informatics**, [s.l.], v. 22, p. 36-43. 2014.

PAYNE, W.W. A glossary of plant hair terminology. **Brittonia**, [s.l.], v. 30, p. 239-255. 1978.

PEARSON, R. G.; RAXWORTHY, C. J.; NAKAMURA, M.; PETERSON, A. T. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. **Journal of Biogeography**, [s.l.], v. 34, p. 102-117. 2007.

PIMENTEL, R. R.; MACHADO, S. R.; ROCHA, J. F. Estruturas secretoras de *Pavonia alnifolia* (Malvaceae), uma espécie ameaçada de extinção. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 62, n. 2, p. 253-262. 2011

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: Habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 30, p. 579-586. 2007.

POREMBSKI, S.; MARTINELLI, G.; OHLEMULLER, R.; BARTHLOTT, W. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and Distributions**, [s.l.], v. 4, p. 107-119. 1998.

POREMBSKI, S.; SILVEIRA, F. A. O.; FIEDLER, P. L.; WATVE, A.; RABARIMANARIVO, M.; KOUAME, F.; HOPPER, S. D. Worldwide destruction of inselbergs and related rock outcrops threatens a unique ecosystem. **Biodiversity and Conservation**, [s.l.], v. 25, p. 2827-2830. 2016.

PHILLIPS, S. J.; ANDERSON, R. P.; SCHAPIRE, R. E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. **Ecological Modelling**, [s.l.], v. 190, p. 231-259. 2006.

PIANKA, Eric Rodger. **Evolutionary Ecology**. Benjamin-Cummings, Addison-Wesley-Longman: San Francisco, 2000. 528p.

PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. *In*: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Org.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Ed. Universitária da UFPE. 2003. p. 3-73.

R CORE DEVELOPMENT TEAM. R: A Language and environment for Statistical computing. 2017. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Disponível em: <http://www.R-project.org/>. Acesso em: 12 maio 2018.

RADFORD, Albert E. **Fundamentals of plant systematics**. New York: Harper and Row. 1974. 498 p.

- RAY, D.; BEHERA, M. D.; JACOB, J. Predicting the distribution of rubber trees (*Hevea brasiliensis*) through ecological niche modelling with climate, soil, topography and socioeconomic factors. **Ecological Research**, [s.l.], v. 31, p. 75-91. 2016.
- ROE, K. E. Terminology of hairs in the genus *Solanum*. **Taxon**, [s.l.], v. 20, p. 501-508. 1971.
- SALES, V. C.; PEULVAST, J. P. Evolução morfoestrutural do relevo da margem continental do estado do Ceará, Nordeste do Brasil. **Caminhos da Geografia**, Uberlândia, v. 7, p. 1-2. 2007.
- SAMPAIO, V. S.; AGRA, M. F. *Solanum knappiae* sp. nov. (Solanaceae) from the Atlantic Forest of northeastern Brazil. **Nordic Journal of Botany**, [s.l.], v. 34, n. 4, p. 395-399. 2016.
- SAMPAIO, V. S.; ARAÚJO, N. D.; AGRA, M. F. Characters of leaf epidermis in *Solanum* (clade Brevantherum) species from Atlantic Forest of Northeastern Brazil. **South African Journal of Botany**, South Africa, v. 94, p. 108-113. 2014.
- SAMPAIO, V. S.; MOURA, R. L.; LOIOLA, M. I. B. *Solanum fernandesii* (Solanaceae): A new species of 'spiny *solanum*' of the Gardneri clade from northeastern Brazil. **Phytotaxa**, New Zealand, v. 270, p. 033-040. 2016.
- SAMPAIO, V. S.; GOUVÊA, Y.F.; SOUZA, E.B.; JOSÉ-SILVA, L.; EISENLOHR, P.V.; LOIOLA, M.I.B. Description of a New Species of Spiny *Solanum* (Solanaceae) from Rocky Outcrops of Northeastern Brazil, with Modeling of Its Environmental Suitability. **Systematic Botany**, [s.l.], v. 44, n. 2, p. 415-423. 2019.
- SÄRKINEN, T.; OLMSTEAD, R. G.; BOHS, L.; KNAPP, S. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. **BMC Evolutionary Biology**, [s.l.], v. 13, 214. 2013.
- SÄRKINEN, T.; GONZÁLES, P.; KNAPP, S. Distribution models and species discovery: the story of a new *Solanum* species from the Peruvian Andes. **Phytokeys**, [s.l.], v. 31, p. 1-20. 2013.
- SEIBERT, R. J. The use of glands in a taxonomic consideration of the family Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, St. Louis, v. 35, p. 123-137. 1948.
- SEITHE, A. Die haarrarten der Gattung *Solanum* L. und ihre taxonomische Verwertung. **Bot. Jahrb. Syst. Pflanzeng**, [s.l.], v. 81, n. 3, p. 261-336. 1962.
- SEITHE, A. Hair types as taxonomic characters in *Solanum*. In: HAWKES, J. G.; LESTER, R. N.; SKELDING, A. D. (Org.) *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. Academic Press, London. 1979. p. 307-319.
- SENDTNER, Otto. Solanaceae, Cestrinae. In: MARTIUS, C.F.P. VON; EICHLER, A. W.; URBAN. **Flora brasiliensis**. Munchen, Wien, Leipzig., v. 10, p. 1-227. 1846.
- SILVA, J. F.; BARBOSA, L. N.; BRASILEIRO, F. M. G.; PEREIRA, C. L. G. Paisagens dos Sertões: Uma abordagem sobre preservação na unidade de conservação refúgio de vida

Silvestre Pedra da Andorinha-Taperuaba/CE. *In*: Moreira, F. M. P.; Meira, S. A.; Meireles, A. J. A.; Silva, E. V. (Org.). **Educação Ambiental em Unidades de Conservação e Políticas Públicas**. Mossoró, Rio Grande do Norte: EDUERN. 2017. p. 73-81.

SIQUEIRA, M. F.; DURIGAN, G.; MARCO JÚNIOR, P.; PETERSON, A. T. Something from nothing: Using landscape similarity and ecological niche modeling to find rare plant species. **Journal for Nature Conservation**, [s.l.], v. 17, p. 25-32. 2009.

SOBRAL-SOUZA, T.; FRANCINI, R. B.; LIMA-RIBEIRO, M. S. Species extinction risk might increase out of reserves: allowances for conservation of threatened butterfly *Actinote quadra* (Lepidoptera: Nymphalidae) under global warming. **Natureza & Conservação**, [s.l.], v. 13, p. 159-165. 2015.

SOLANACEAE SOURCE. A worldwide taxonomic monograph of all species in the genus *Solanum*. Disponível em: <http://www.solanaceaesource.org>. Acesso em: 19 março 2019.

STEHMANN, J. R.; GIACOMIN, L.; VALENTE, A. S. M.; JUDICE, D. M.; FERNANDEZ, E. P.; MESSINA, T.; PRIETO, P. V.; MORAES, M. A.; PENEDO, T. S. A. 2013. Solanaceae. *In*: MARTINELLI, G.; MORAES, M. A. (Org.). **Livro vermelho da Flora do Brasil**. 1. ed. - Rio de Janeiro. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 1100 p. 2013.

STERN, S.; BOHS, L. Two new species of *Solanum* (Solanaceae) from the Amotape-Huancabamba Zone of southern Ecuador and northern Peru. **PhytoKeys**, [s.l.], v. 1, p. 53-65. 2010.

STERN, S.; AGRA, M. F.; BOHS, L. Molecular delimitation of clades within New World species of the “spiny solanums” (*Solanum* subg. *Leptostemonum*). **Taxon**, [s.l.], v. 60, n. 5, p. 1429-1441. 2011.

SWAIN, T. Tannins and lignins. *In*: ROSENTHAL, G. A.; JANSEN, D. H. (Org.). **Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites**. Academic Press, New York. 1979, p. 657-682.

SWETS, J. A. Measuring the accuracy of diagnostic systems. **Science**, [s.l.], v. 240, n. 4857, p. 1285-1293. 1988.

THIERS, B. [continuously updated]. **Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff**. New York Botanical Garden’s Virtual Herbarium. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Acesso em: 5 nov 2018.

THUILLER, W.; GEORGES, D.; ENGLER, R.; BREINER, F.; GEORGES, M. D.; THUILLER, C.W. Package ‘biomod2’. 2016. Disponível em: <https://ftp2.de.frebsd.org/pub/misc/cran/web/packages/biomod2/biomod2.pdf>. Acesso em: 3 maio 2018.

TITLE, P. O.; BEMMELS, J. B. ENVIREM: an expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. **Ecography**, [s.l.], v. 41, p. 291-307. 2018.

TRINDADE, L. M. P.; FERNANDES, Y. S.; GONÇALVES, L. A. Diversidade e desenvolvimento dos tricomas glandulares de *Lomatozona artemisiifolia* Baker (Asteraceae - Eupatorieae) uma planta endêmica do Cerrado de Goiás. **Iheringia**, Porto Alegre, v. 69, n. 2, p. 235-243. 2014.

TROPICOS. Tropicos.org. **Missouri Botanical Garden**. Disponível em: <http://www.tropicos.org/>. Acesso em: 5 jul. 2019.

TUANMU, M. N.; JETZ, W. A global, remote sensing-based characterization of terrestrial habitat heterogeneity for biodiversity and ecosystem modelling. **Global Ecology and Biogeography**, [s.l.], v. 24, p. 1329-1339. 2015.

UNITED NATIONS ENVIRONMENT PROGRAMME (UNEP). 2017. Disponível em: <http://geodata.grid.unep.ch/results.php>. Acesso em: 15 maio 2018.

VIDAL, B. C. Dichroism in collagen bundles stained with xylydine Ponceau 2R. **Ann Histochem**, Paris, v. 15, n. 4, p. 289-296. 1970.

WATSON, J. E.; DUDLEY, N.; SEGAN, D. B.; HOCKINGS, M. The performance and potential of protected areas. **Nature**, [s.l.], v. 515, p. 67-73. 2014.

WEBER, M. G.; KEELER K. H. The phylogenetic distribution of extrafloral nectaries in plants. **Annals of Botany**, United Kingdom, v. 11, p. 1251-1261. 2013.

WEESE, T. L.; BOHS, L. A three-gene phylogeny of the genus *Solanum* (Solanaceae). **Systematic Botany**, [s.l.], v. 32, p. 445-463. 2007.

WERKER, E. Trichome Diversity and Development. **Advances in Botanical Research**, [s.l.], v. 31, p. 1-35. 2000.

WHALEN, M. D. Conspectus of species groups in *Solanum* subgenus *Leptostemonum*. **Gentes Herbarum**, v. 12, n. 4, p. 179-282. 1984.

WIENS, J. A.; STRALBERG, D.; JONGSOMJIT, D.; HOWELL, C. A.; SNYDER, M. A. Niches, models, and climate change: Assessing the assumptions and uncertainties. **PNAS**, [s.l.], v. 106, n. 2, p. 19729-19736. 2009.

WILLIAMS, J. N.; SEO, C.; THORNE, J.; NELSON, J. K.; ERWIN, S.; O'BRIEN, J. M. O.; SCHWARTZ, M.W. Using species distribution models to predict new occurrences for rare plants. **Diversity and Distributions**, [s.l.], v. 15, p. 565-576. 2009.

ZHANG, L.; LIU, S.; SUN, P.; WANG, T.; WANG, G.; ZHANG, X.; WANG, L. Consensus forecasting of species distributions: The effects of niche model performance and niche properties. **PLoS One**, California, v. 10, n. 3, e0120056. 2015.

ZIMMERMANN, J. G. Über die extrafloralen nektarien der angiospermen. **Beihefte Botanisches Zentralblatt**, v. 49, p. 99-196. 1932.

**APÊNDICE A – LISTA DE EXSICATAS UTILIZADAS PARA O ESTUDO DA
DISTRIBUIÇÃO E MODELAGEM DAS ESPÉCIES DE *SOLANUM* SEÇÃO
ERYTHROTRICHUM COM INFORMAÇÕES DE COLETOR, NÚMERO E
HERBÁRIO DE ORIGEM.**

Apêndice A. Lista dos vouchers utilizados no estudo da distribuição e modelagem de *Solanum* seção *Erythrotrichum*.

Espécie	Coletor	Número	Herbário
<i>S. absconditum</i>	A Alencar	<i>s.n.</i>	EAC (20677)
	A Fernandes	<i>s.n.</i>	EAC (25052)
	AM Miranda <i>et al.</i>	2956	BHCB
	AM Miranda <i>et al.</i>	2956	HST
	E Melo	5518	HUEFS
	E Melo	5552	HUEFS
	E Melo	5604	HUEFS
	E Silveira	<i>s.n.</i>	EAC (41826)
	EA Rocha	1221	UFP
	EA Santos	45	HUEFS
	EO Barros	132	HUEFS
	EO Barros	229	EAC
	EO Barros	93	EAC
	F França <i>et al.</i>	3276	ALCB
	FCL Pinto	49	EAC
	FS Araújo	67	EAC
	FS Araújo	264	EAC
	FS Araújo	267	EAC
	FS Araújo	786	EAC
	FS Cavalcanti	167	EAC
	FS Cavalcanti	<i>s.n.</i>	EAC (20413)
	FS Pinto	284	EAC
	FS Pinto	173	EAC
	G Eiten	10483	NY
	G Sousa	677	HUEFS
	GE Schatz	1006	NY
	GM Barroso	1503	HUEFS
	IR Costa	222	EAC

	JA Siqueira-Filho	692	UFP
	JR Lemos	257	EAC
	JR Lemos	203	EAC
	JS Sobrinho	282	HST, IPA
	JU Santos <i>et al.</i>	<i>s.n.</i>	US (3094526)
	LD Meireles	G1115	EAC
	LW Lima-Verde	869	EAC
	LW Lima-Verde	405	EAC
	LW Lima-Verde	1518	EAC
	LW Lima-Verde	1380	EAC
	M Mayer	216	EAC
	ME Alencar	186	UFP
	ME Alencar	154	UFP
	ME Alencar	156	UFP
	MF Agra	7021	JPB
	MF Agra	7026	JPB
	MF Agra	4176	JPB
	MF Agra <i>et al.</i>	7021	SOLANACEAE SOURCE
	MF Agra <i>et al.</i>	7026	SOLANACEAE SOURCE
	MIB Loiola	212	EAC
	MS Sobrinho	123	EAC
	MS Sobrinho	274	EAC
	R Barros	2932	HUEFS
	R Barros	2694	HUEFS
	R Barros	17750	HUEFS
	RM Castro	1275	JPB
	WW Thomas	9609a	NY
<i>S. abutilifolium</i>	HH Rusby	775	NY
	JC Solomon	11577	NY
	M Bang	2869	NY
	MA Lewis	882143	NY
	MA Lewis	40698	NY
	MA Lewis	882162	NY
	MH Nee	34350	INPA
	MH Nee	30274	NY
	MM Ramírez	2343	NY

	O Buchtien	3895	NY
	OE White	209	NY
	R Seidel	1193	NY
	R Seidel	1133	NY
	RV Martínez	33424	NY
	T Miranda	540	NY
<i>S. accrescens</i>	A Correa	367	MO
	A Correa	458	MO
	Angulo	593	MO
	Blum	2201	MO
	Croat	14223	MO
	Croat	22816	MO
	Croat	13064	MO
	D Sucre	9876	RB
	D'Arcy	5244	MO
	D'Arcy	3970	MO
	D'Arcy	9738	MO
	D'Arcy	5244	MO
	D'Arcy	5503	MO
	D'Arcy	14699	MO
	D'Arcy	3970	MO
	D'Arcy	5503	MO
	Dwyer	9522	MO
	Dwyer	9486	MO
	Dwyer	7054	MO
	Dwyer	1520	MO
	Dwyer	8220	MO
	F Alvarado	166	MO
	Garwood	823	MO
	Gentry	6842	MO
	Gutierrez	4	MO
	Haber	653	MO
	Hammel	6013	MO
	Janzen	11010	MO
	Lallathin	5032	MO
	Lewis	267	MO
	Lewis	3032	MO

	Lewis	3470	MO
	Lewis	267	MO
	Lewis	2503	MO
	Lezcano	55	MO
	M Nee	11468	MO
	Morales Quirres	6120	MO
	Nee	8874	MO
	Nee	8811	MO
	O Arguedas	144	MO
	Oliver	2679	MO
	P Cuenca	561	MO
	Porter	896	MO
	Porter	4896	MO
	Porter	4163	MO
	R Fallas	26	MO
	Sandino	2412	MO
	Skutch	4074	MO
	Skutch	2979	MO
	Solis	32	MO
	Sytsma	3595	MO
	Sytsma	2823	MO
	T Martinez	238	MO
	Tyson	4350	MO
	Tyson	6436	MO
	Tyson	3321	MO
	Tyson	6436	MO
	Tyson	3321	MO
	WH Lewis	267	RB
	CFP von Martius	<i>s.n.</i>	US (01914676)
	Carvalho	3	US
	Carvalho	25	ICN
	FC Martins	915	RB
	JÁ Ferreira et al.	330	MAR
	LC Pio	45	US
<i>S. cordifolium</i>	A Krapovickas	23184	MO, NY
	A Salino & PO Morais	4476	BHCB
	A Salino & PO Morais	4663	BHCB

A Salino <i>et al.</i>	10901	BHCB
A. M. Amorim	2475	NY
ACS Cavalcanti	113	SPF
ACS Cavalcanti	104	SPF
ACS Cavalcanti	337	SPF
AH Gentry	49469	MO, NY
AM Amorim	7853	MBML
AM Carvalho & DJN Hind	3834	MO
AMV Carvalho	6834	NY
B Weinberg	623	MBML
B Weinberg	563	MBML
CM Chaves	40	ICN
D Araujo	3813	ICN
DA Folli	583	MO
DA Folli	583	NY
DA Folli	583	CVRD
DA Folli	1214	CVRD
DA Folli	1861	CVRD
DA Folli	1866	CVRD
DR Couto <i>et al.</i>	699	VIES
DS Carneiro-Torres	666	HUEFS
DSD Araújo	3514	NY
DT Souza <i>et al.</i>	701	BHCB
E Bausen & W Pizziol	116	BHCB
EJ Lucas <i>et al.</i>	978	BHCB
FAR Matos <i>et al.</i>	22	BHCB
FBC Souza <i>et al.</i>	130	VIES
FL Santos	8	MBML
FR Couto	102	BHCB
G Davidse	11756	MO, NY
G Hatschbach	75040	HCF
G Hatschbach <i>et al.</i>	68341	MBM
G Hatschbach <i>et al.</i>	68341	ICN
G. G. Hatschbach	62944	NY
GF Arbocz	1349	BHCB
GG Hatschbach	46927	NY
GG Hatschbach	75040	NY

GL Farias	269	MO
H Lorenzi <i>et al.</i>	5441	IAC
J Meirelles <i>et al.</i>	594	BHCB, ESA
J. G. Jardim	37	NY
JA Kallunki	333	NY
JA Lombardi	9673	CVRD
JA Lombardi <i>et al.</i>	2355	BHCB
JA Lombardi <i>et al.</i>	5057	BHCB
JA Lombardi <i>et al.</i>	5072	BHCB
JA Lombardi <i>et al.</i>	5307	BHCB
JA Lombardi <i>et al.</i>	6024	BHCB
JÁ Lombardi <i>et al.</i>	2338	BHCB
JG Jardim	37	MO, NY
JL Schmitt	1481	FURB
JML Gomes	115	VIES
JR Pirani	2887	NY
JR Pirani	2797	NY
JR Stehmann	5808	BHCB
JR Stehmann <i>et al.</i>	3956	BHCB
JS Moreau & AE Silva	22	BHCB
L Kollmann	10614	UPCB
L Kollmann	8774	MBML
L Kollmann	9033	MBML
L Kollmann	10614	MBML
L Kollmann & S Krauser	9033	BHCB
L Krieger	19657	CESJ
L Krieger & M Sabino	19566	CESJ
L. L. Giacomini	1848	NY
LFA de Paula <i>et al.</i>	104	BHCB
LFA de Paula <i>et al.</i>	161	BHCB
LFA de Paula <i>et al.</i>	381	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	1848	BHCB
M Sobral & W Ganev	7569	ICN
M Zortea	4	BHCB
MF Agra	5349	HUEFS
MF Agra	5348	HUEFS
MLL Martins	08	VIES

	MM Arbo	7787	BHCB, JPB, NY
	MM Saavedra <i>et al.</i>	635	BHCB
	MOD Pivari & FAA Côrtes	126	CESJ
	MS Menandro	274	CVRD
	OJ Pereira	432	VIES
	OJ Pereira & LD Thomaz	2004	VIES
	P Fiaschi	1990	CEPEC
	PF Souza	127	MBML
	R. C. Forzza	5124	NY
	RFA Martins	104	BHCB
	RR Vervloet	2947	MBML
	RR Vervloet	3041	MBML
	SC de Sant'Ana	521	NY
	TM Moura <i>et al.</i>	670	UEC
	TM Moura <i>et al.</i>	692	UEC
	V Demuner	3081	MBML
	VC de Souza <i>et al.</i>	22803	BHCB
	VC Manhães <i>et al.</i>	163	VIES
	VC Souza <i>et al.</i>	22803	ESA
	W Boone	809	BHCB
	W Boone	549	BHCB
	W Hoehne	5508	HUFU
	W Marcondes-Ferreira <i>et al.</i>	1285	BHCB
	W Pizziolo	109	MBML
	WO Souza <i>et al.</i>	70	VIES
	WR Anderson	9250	MO
	WW Thomas	13733	CEPEC
	WW Thomas	13996	CEPEC
	WW Thomas	13381	CEPEC
	WW Thomas	9609a	MO
	YF Gouvêa & BF Falcão	136	BHCB
	YF Gouvêa & JR Stehmann	182	BHCB
<i>S. decompositiflorum</i>	A Korte	582	IPA
	A Korte	1223	FURB
	A Salino & PO Morais	4628	BHCB
	ACC Destefani <i>et al.</i>	25	BHCB
	AFM Glaziou	2660	HST

AM Amorim	3077	NY
AMG Azevedo <i>et al.</i>	95-126	UEC
Cavassan	2	CESJ
CR Martins	2555	US
CR Martins	2600	CEN
CR Martins	2601	BHCB
CR Martins	2600	BHCB
CWH Mosen	977	MO
DA Folli	2539	BHCB
DC Cavalcanti	434	ICN
EKO Hattori & JAN Batista	1262	BHCB, HUFU
FARDP Arzolla	398	SPSF
G Hatschbach & O Guimarães	24827	NY
GCT Ceccantini <i>et al.</i>	2659	BHCB
GG Hatschbach	48678	NY
GG Hatschbach	75885	NY
GG Hatschbach	40036	MBM
GG Hatschbach	24827	F
GG Hatschbach <i>et al.</i>	69029	ICN
GM Magalhães	5211	BHCB
HF Leitão Filho <i>et al.</i>	13121	UEC
HF Leitão Filho <i>et al.</i>	1782	UEC
HLM Barreto	7848	BHCB
HS Irwin	2061	NY
HS Irwin	23295	NY
HS Irwin <i>et al.</i>	20997	MO
J Carneiro	802	IAC
J Semir & JR Stehmann	31665	UEC
JA Lombardi <i>et al.</i>	6031	BHCB
JA Pastore & GADC Franco	712	BHCB
JAA Meira Neto <i>et al.</i>	21131	UEC
JM Gonçalves	34	JPB
JMA Braga	4028	MBM
JPZ Zorzaneli & RF Zorzaneli	644	BHCB
JS Marinho	14561	UEC
KD Barreto <i>et al.</i>	1600	BHCB
KD Barreto <i>et al.</i>	2546	IAC

kLVR de Sá <i>et al.</i>	298	BHCB
L Kollmann <i>et al.</i>	5886	HUFU
L Nusbaumer	4126	JPB
LA Lombardi <i>et al.</i>	7016	BHCB
LL Giacomini & LHY Kamino	12	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	88	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	107	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	863	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	1841	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	308	BHCB
LP Felix	12534	JPB
LP Morellato <i>et al.</i>	1022	BHCB
M Kaehler	324	SP
MA Pizo	15	BHCB
MC Tschá	833	MBML
MJ Robim	913	MFS
R Simiqueli <i>et al.</i>	01	CESJ
R Tsuji <i>et al.</i>	1220	IAC
RC Vieira	107	BHCB
RM Castro	446	BHCB
RM Castro	915	HUEFS
RM Castro <i>et al.</i>	264	UPCB
RP Lyra-Lemos	3808	CEN
RR Völtz & GH Santos	836	BHCB
RT Shirasuna	1381	BHCB
RT Shirasuna	1381	FUEL
SC Pereira	1519	UEC
Silva	285	MO
SO Santos	284	JPB
T Gomes	47928B	JPB
Valmar	145	UFP
VF Kinupp	229	MO BHCB, JPB, NY, UFP
VS Sampaio <i>et al.</i>	84	UFP
VS Sampaio <i>et al.</i>	72	JPB, NY, UFP
WW Benson	8327	UEC
WW Thomas	15514	UFP

	Y Mexia	4480	MO
	Y Mexia	4480	NY
	Y Mexia	4598	NY
	YF Gouvêa <i>et al.</i>	121	BHCB
<i>S. decorum</i>	AFM Glaziou	8196	G
	AFM Glaziou	13479	NHM
	AFM Glaziou	11378	NY
	AR Ferretti	153	SPSF
	CA Ferreira Junior <i>et al.</i>	1461	BHCB
	CES Nascimento <i>et al.</i>	17	UEC
	CT Oliveira	214	BHCB
	EA Feliciano <i>et al.</i>	26	CESJ
	EA Feliciano <i>et al.</i>	29	CESJ
	F Sellow	7677	NHM
	F Sellow	76	F
	FF Carmo	3250	BHCB
	FF Carmo	5098	BHCB
	FRG Salimena <i>et al.</i>	1356	CESJ
	G Gardner	5046	NHM
	GF Arbocz	341	BHCB
	GH Aguirre <i>et al.</i>	200	UEC
	HP Davis <i>et al.</i>	59918	UEC
	HS Irwin <i>et al.</i>	31067	MO
	J Miers	2726	NHM
	J Miers	4535	NHM
	JFA Baumgratz	507	UEC
	JR Stehmann	2238	NY
	JR Stehmann <i>et al.</i>	2238	MBM
	JR Stehmann <i>et al.</i>	6342	BHCB
	KP da Rocha <i>et al.</i>	4	BHCB
	L Freitas & RM Ramos	539	UEC
	L Krieger & MC Brügger	CESJ24257	CESJ
	M Kuhlmann	4401	UEC
	M Sobral	14584	HUFJSJ
	M Sobral <i>et al.</i>	14401	BHCB, HUFJSJ
	MF Agra <i>et al.</i>	7263	BHCB
	ML Guedes	11624	CEPEC

	MO Bünger <i>et al.</i>	545	BHCB
	OS Ribas & JM Silva	7038	BHCB, MBM
	Pessoa	565	MO
	PH Davis <i>et al.</i>	59918	E
	PL Krieger & M Brugger	24257	BHCB
	PL Viana <i>et al.</i>	2009	BHCB
	RC Mota & SP Ribeiro	1259	BHCB
	RCA Lafetá	204	CESJ
	T Mansur & CV Vidal	154	BHCB
<i>S. diamantinense</i>	F França	5354	JPB
	GG Hatschbach	39505	NY
	HS Irwin	30794	NY
	JM Gonçalves <i>et al.</i>	34	BHCB
	LP Queiroz <i>et al.</i>	5309	ESA, JPB, NY
	MF Agra	5176	JPB
	ML Guedes <i>et al.</i>	24535	ALCB, HUESB
	ML Guedes <i>et al.</i>	17086	ALCB
	MM Arbo	5358	JPB, NY
	R Lima <i>et al.</i>	2215	ALCB
	RC Forzza	1399	CEPEC, JPB
	RM Harley	16943	MO, NY
	RM Harley	55068	JPB
	VC Souza <i>et al.</i>	26468	ALCB, ESA, ICN
	YF Gouvêa <i>et al.</i>	194	BHCB
	YF Gouvêa <i>et al.</i>	195	BHCB
	JR Stehmann <i>et al.</i>	6342	BHCB
	KP da Rocha <i>et al.</i>	4	BHCB
	L Freitas & RM Ramos	539	UEC
	L Krieger & MC Brügger	24257	CESJ
	M Kuhlmann	4401	UEC
	M Sobral	14584	HUFSJ
	M Sobral <i>et al.</i>	14401	BHCB, HUFSJ
	MF Agra <i>et al.</i>	7263	BHCB
	ML Guedes	11624	CEPEC
	MO Bünger <i>et al.</i>	545	BHCB
	OS Ribas & JM Silva	7038	BHCB, MBM
	Pessoa	565	MO

	PH Davis <i>et al.</i>	59918	E
	PL Krieger & M Brugger	24257	BHCB
	PL Viana <i>et al.</i>	2009	BHCB
	RC Mota & SP Ribeiro	1259	BHCB
	RCA Lafetá	204	CESJ
	T Mansur & CV Vidal	154	BHCB
<i>S. eitenii</i>	J Jangoux	915	MO
	G Eiten & LT Eiten	4293	MO
	FC Martins & N Figueiredo	<i>s.n.</i>	MAR (3597)
	G Eiten & LT Eiten	10802	NY, UB
<i>S. erythrotrichum</i>	A Fernández	347	MO
	A Molina Rositto	10834	NY
	A Schott	824	MO
	E Contreras	8899	MO
	E Daniel <i>et al.</i>	1010	MO, NY
	G Davidse	24125	MO
	MH Nee	9844	MO
	MH Nee	9740	MO
	MH Nee & L Romero	46835	MO
	P Ventur	309	MO
	R Delgado	35	MO
	RT Ortiz	2003	NY
	S Knapp & AK Monro	9261	MO
	TB Croat	23677	MO
	TB Croat	66215	MO
	TC Plowman <i>et al.</i>	13432	MO
	TG Yuncker <i>et al.</i>	5763	MO
	WG D'Arcy	9844	MO
<i>S. fulvidum</i>	A Vicentini	622	INPA, NY
	AA de Oliveira	44	INPA, NY
	C Davidson	10015A	NY
	C Davidson	10016	INPA
	C Delnatte	1424	NY
	CA Sothers	478	INPA, NY
	CA Sothers	823	INPA
	CA Sothers	824	INPA
	CAC Ferreira	4127	NY

CAW Schwacke	s.n.	US (1570266)
CDA da Mota	20	INPA
D Costich	1075	INPA
EA Anunciação	800	INPA
FF Melo	406	INPA
GT Prance	2159	INPA
IL do Amaral	1377	INPA, NY
JBD da Silva	611	INPA
JC de Almeida	1680	INPA
JC de Almeida	714	INPA
JF Molino	2371	NY
JG Wessels Boer	925	NY
JJ de Granville	16460	NY
JL dos Santos	900	INPA
JM Pires	50865	NY
JM Pires	51434	NY
JM Pires	161	IAC
KJ Wurdack	4325	NY
LC Marinho	1015	INPA
LF Coêlho	31	INPA
MAS Costa	471	INPA
ME Medri	8	INPA
MF da Silva	328	INPA
MF da Silva	370	INPA
MFF Melo	499	INPA
MH Nee	42922	INPA, MBM, NY
NM Porto	32	JPB
OS Anjos	42	INPA
PACL Assunção	433	INPA, NY
RAA Oldeman	1462	NY
RE Schultes	26147A	INPA
SA Mori	810	INPA
TJ Mello	13	INPA
VF Kinupp	1731	INPA
WA Rodrigues	3633	NY
WA Rodrigues	2833a	INPA
WA Rodrigues	9357	INPA

<i>S. insidiosum</i>	WJ Hahn	4282	NY
	A Custodio Filho	1056	NY
	A Peixoto	3422	NY
	A Salino & PO Morais	4583	BHCB
	A Valente & DS Pifano	126	BHCB, MBM
	AA Santos	768	CEN, JPB
	AB Sampaio	80	JPB, UB
	AB Sampaio	17	CEN
	AB Sampaio	80	CEN
	AC Allem	630	CEN
	AC Vauthier	527	G, MO
	AE da Silva	81	PEUFR
	AH Gentry	929	MO
	AL Peixoto <i>et al.</i>	3441	MO
	AL Peixoto <i>et al.</i>	3442	MO
	AL Peixoto <i>et al.</i>	3422	MO
	AP Duarte	4789	NY
	AP Fontana	2711	NY
	AP Fontana	421	MBML
	CN Fraga <i>et al.</i>	2093	BHCB
	D Araujo	3794	ICN
	DA Folli	1793	NY
	DA Folli	5490	CVRD
	DA Folli	1277	CVRD
	DA Folli	1793	UEC
	DA Folli	1277	UEC
	DSD de Araújo	3794	NY
	ESG Guarino	375	CEN
	F Sellow	7368	NHM
	FMF Viana	145	BHCB
	GG Hatschbach	31375	NY
	GM Hatschbach & JM Silva	48678	BHCB
GO Romão	1264	CVRD	
Guarino, ESG	375	JPB	
HQ Boudet Fernandes	1113	MBML	
HQB Fernandes	2445	MBML	
JA Lombardi <i>et al.</i>	9788	UPCB	

JC Siqueira	2021	FCAB
JC Siqueira	2096	FCAB
JG Rando	190	CVRD
JL Penereiro	11028	UEC
JM Rezende	334	CEN
JM Vimercat	159	BHCB
JM Vimercat	326	MBML
JM Vimercat	99	MBML
JPF Zorzaneli & RF Zorzaneli	644	VIES
JR Pirani	3497	NY
JR Stehmann	4718	CVRD
JR Stehmann <i>et al.</i>	3534	BHCB
JT Motta	1203	MBM
L Kollmann	10269	BHCB
L Kollmann	5126	MBML
L Kollmann	10269	MBML
L Kollmann	1697	MBML
L Kollmann	1067	MBML
L Kollmann	1162	MBML
L Kollmann	2156	MBML
L Krieger	7611	BHCB
LC Fabris	30	VIES
LFA de Paula & M Augsten	290	BHCB
LFS Magnago	423	MBML
LFT Menezes	597	RBR
Lkrieger & L Roth	15366	CESJ
LL Giacomini	1837	NY
LL Giacomini	1190	NY
LL Giacomini	1195	NY
LL Giacomini	1837	NY
LL Giacomini <i>et al.</i>	1838	SOLANACEAE SOURCE
LL Giacomini <i>et al.</i>	1190	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	1195	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	1198	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	1203	BHCB
LL Giacomini <i>et al.</i>	1214	BHCB

	LL Giacomini <i>et al.</i>	1219	BHCB
	LL Giacomini <i>et al.</i>	1838	BHCB
	LM Nascimento	661	HVASF
	LMM Carreira	817	INPA
	M Groppo Junior	986	NY
	M Simonelli	1502	MBML
	M Sugiyama	683	SPSF
	M Zortea	12	CVRD
	MA Ferreira-Pinho	527	CVRD
	MAN Coelho	2099	NY
	MG Nobrega	1057	FLOR
	MM Arbo	7753	NY
	MN Saka <i>et al.</i>	296	BHCB
	Nóbrega, MGG	1057	HEPH
	PCD Clausen	190	G
	PL Krieger	11906	BHCB
	R Lafetá	239	CESJ
	RCA Lafetá	83	CESJ
	RR Vervloet	170	MBML
	RV Nunes	13	CEN
	V Demuner	586	MBML
	V Demuner	3198	MBML
	VC Souza	403	NY
	W Benson	10360	UEC
	WA Hoffmann	280	MBML
	WA Hoffmann	45	MBML
	Y Mexia	4803	MO
<i>S. jabrense</i>	AA Conceição	1544	HUEFS
	AA Ribeiro-Filho	182	JPB, HST, HUEFS
	D Cardoso <i>et al.</i>	605	FUEL, HUEFS
	EA Rocha	1219	JPB
	EB Miranda	921	HUEFS
	IC Lemos	89	ASE
	JA Siqueira Filho	3452	HVASF
	JG de Carvalho-Sobrinho	565	HUEFS
	JP Souza <i>et al.</i>	6275	BHCB
	K Andrade	7	JPB

K Mendes	427	UFP
KC Costa	113	NY
KC Costa	15	NY
KC Costa	158	NY
KC Costa	55	NY
L Figueiredo	88	JPB
LP de Queiroz	9432	HUEFS
LP de Queiroz	9553	HUEFS
LP de Queiroz	9854	HUEFS
LP de Queiroz	10014	HUEFS
LP de Queiroz	10838	HUEFS
LS Figueiredo	88	NY
M Silva	02	UFP
M Tschá	378	JPB
MF Agra	4978	CEPEC
MF Agra	4916	MO
MF Agra	3970	MO
MF Agra	5201	MO
MF Agra	5257	MO
MF Agra	4360	MO
MF Agra	4231	MO
MF Agra	4743	MO
MF Agra	3904	MO
MF Agra	4978	MO
MF Agra	4980	MO
MF Agra	2820	NY
MF Agra	7672	NY
MF Agra	1928	NY
MF Agra	1998	NY
MF Agra	2580	NY
MF Agra	3918	JPB
MF Agra	3970	JPB
MF Agra	4116	JPB
MF Agra	4231	JPB
MF Agra	2820	JPB
MF Agra	5713	JPB
MF Agra	82	JPB

	MF Agra	4980	JPB
	MF Agra	4916	JPB
	MF Agra	4360	JPB
	MF Agra	5201	JPB
	MF Agra	4743	JPB
	MF Agra	5257	JPB
	MF Agra	4978	JPB
	MF Agra	7018	JPB
	MF Agra	7016	JPB
	MF Agra	5713	HUEFS
	MF Agra <i>et al.</i>	7016	SOLANACEAE
	MF Agra <i>et al.</i>	7018	SOURCE
	MF Agra <i>et al.</i>	7018	SOLANACEAE
	MF Agra <i>et al.</i>	6693	SOURCE
	MF Agra <i>et al.</i>	6693	ICN
	MWTavares-Silva	59	MAC
	P Gomes	866a	UFP
	PC Gadelha Neto	1518	JPB
	PD Carvalho	151	HUEFS
	PD Carvalho	161	HUEFS
	RM Castro	1275	HUEFS
<i>S. megalonyx</i>	A Salino & A Gotschalg	4052	BHCB
	A Vicente	126	ASE
	AM Amorim	2475	CEPEC
	AM Amorim	2724	CEPEC, NY
	AM Carvalho	462	CEPEC
	AM Carvalho	6949	HUEFS
	AP Prata <i>et al.</i>	2433	ASE
	AR França	22	HUEFS
	ASF Castro	1024	EAC
	ASF Castro	2888	EAC
	BRN Araújo	67	HUEFS
	CJ Campos	23473	NY
	CM Donádio	18	ASE
	D Cardoso	1522	HUEFS
	E Melo	1414	HUEFS
	E Melo	2040	HUEFS
	E Melo	2973	HUEFS

E Melo	5621	HUEFS
E Melo	3547	HUEFS
E Melo	7635	HUEFS
EB Miranda	230	HUEFS
EB Souza	1472	HUEFS
EM Carneiro	437	ASE
F França	4714	HUEFS, JPB
FHM Silva	432	HUEFS
G Costa & F Correia	2194	HURB
GEL Macedo	6	HUEFS
GEL Macedo	586	JPB
GG Hatschbach	45043	NY
GG Hatschbach	65870	NY
GG Hatschbach <i>et al.</i>	62944	IPA
IF Castro	17	HUEFS
JG Jardim	3111	NY
JG Jardim	3282	NY
KRB Leite	195	HUEFS
LAS Santos	245	ASE
LL Giacomini	1977	HUEFS
LL Giacomini	1993	NY
LL Giacomini	2010	NY
LL Giacomini <i>et al.</i>	1935	SOLANACEAE SOURCE
LP de Queiroz	5961	CEPEC
LP de Queiroz	7660	HUEFS
LP de Queiroz	2613	JPB
LW Lima-Verde	3568	EAC
LW Lima-Verde	346208	EAC
M Sobral <i>et al.</i>	8415	ICN
MA Costa <i>et al.</i>	120	ALCB
MC Dórea	95	HUEFS
MF Agra	5177	HUEFS SOLANACEAE
MF Agra <i>et al.</i>	7187	SOURCE
ML Guedes	9323	CEPEC
ML Guedes <i>et al.</i>	11507	ALCB
MLS Guedes	5794	HUEFS

	MM Silva	291	HUEFS
	MM Silva-Castro <i>et al.</i>	621	HUESB
	MV Moraes	484	HUEFS
	MV Moraes	198	HUEFS
	O Cano	721	HUEFS
	P Fiaschi	2838	NY
	P Fiaschi <i>et al.</i>	1990	MO
	RD Matos & LAS Santos	58	ASE
	RM Harley	55830	HUEFS
	RM Harley	54778	JPB
	RM Harley	27258	MO
	SF Conceição	565	HUEFS
	SPS Neves	266	HUEFS
	T Ribeiro	120	HUEFS
	TC Pereira <i>et al.</i>	18	ASE
	TS Ribeiro	566	JPB
	V Barreto	167	HUEFS
	VS Gomes	787	EAC
	VS Sampaio	139	EAC
	VS Sampaio	156	EAC
	VS Sampaio	152	EAC
	WW Thomas	12492	CEPEC
	WW Thomas	13526	CEPEC
	WW Thomas	13996	NY
	WW Thomas <i>et al.</i>	13733	MO
	YF Gouvêa <i>et al.</i>	193	BHCB
<i>S. megaspermum</i>	M Cueva	271	NY
	PC Hutchison	6378	NY
	C Díaz Santibañez	2083	NY
	S Llatas Quiroz	881	NY
	RV Martínez	27167	NY
	RV Martínez	27231	NY
	RV Martínez	27203	NY
<i>S. mesopliarthrum</i>	A Carmona	13	MO
	A Lisperguer	33	MO
	AF Fuentes & M Mendoza	10469	MO
	Caballero	149	MO

	CEB de Rojas <i>et al.</i>	5086	MO
	E Fernandez	2566	MO
	F Delascio & RL Liesner	6809	MO
	G Davidse & GN Morillo	3987	MO
	HF Pittier	9562	GH
	JA Steyermark	75643	MO
	JA Steyermark & PE Berry	111859	MO
	JA Steyermark & PE Berry	112063	MO
	JA Steyermark	88214	RB
	MH Nee & MD Whalen	16800	MO
	N Altamirano	577	MO
	N Ramirez	2069	BHCB
	S Duran	51	MO
	S Duran	48A	MO
<i>S. paludosum</i>	A Alves-Araújo	700	UFP
	A Alves-Araújo	387	UFP
	A Alves-Araújo	176	JPB, UFP
	A Fernandes	18709	JPB
	A Fernandes	<i>s.n.</i>	EAC (11071)
	A Fernandes	<i>s.n.</i>	EAC (16228)
	A Fernandes	<i>s.n.</i>	EAC (20279)
	A Laurênio	996	PEUFR, UFP
	A Nitta	17378	INPA
	AB Sales <i>et al.</i>	108	ASE
	AB Sales <i>et al.</i>	45	ASE
	ABC Filho	<i>s.n.</i>	VIES (17891)
	ACS Cruz	2	ASE
	AG Matos	17	ASE
	AHL Cariri	53	JPB
	AL Costa	<i>s.n.</i>	ALCB (03742)
	ALS Santos	36	ASE, JPB
	AM Miranda <i>et al.</i>	603	HST
	AM Raynal-Roques	19913	NY
	Andrade-Lima <i>et al.</i>	188	IPA
Andrade-Lima <i>et al.</i>	706187	IPA	
AP Prata	2255	JPB	
AP Prata	2275	JPB	

AP Prata	2696	JPB
AP Prata <i>et al.</i>	225	MO
AP Prata <i>et al.</i>	2275	ASE
AP Prata <i>et al.</i>	2209	ASE
AP Prata <i>et al.</i>	2255	ASE
AP Prata <i>et al.</i>	2696	ASE
AP Prata <i>et al.</i>	2900	ASE
AR Lourenço	63	JPB
AS Mori & RM King	12217	MO
AV Popovkin	32	HUEFS
AV Santos & E Santos	16	ASE
CAS Souza <i>et al.</i>	58	ASE
Chagas-Mota	5434	MAC
Chagas-Mota	6894	MAC
Chagas-Mota	8514	MAC
Chagas-Mota & LM Leão	1770	MAC
Chagas-Mota & VG Ramalho	5145	MAC
Chagas-Mota & VG Ramalho	6109	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	1515	MAC
CO Gois	5	ASE
CR Campelo & RC Ramalho	1871	UEC
D Cavalcanti	340	JPB
E Gomes	196	ASE
E Melo	8056	HUEFS
E Nunes	18708	JPB
E Pessoa & T Arruda	46	MAC
EA Rocha	249	CEPEC, JPB
EAC Matos <i>et al.</i>	102	ASE
EHG Ule	7693	G
EL Taylor	1059	NY
EM Carneiro	43	ASE
EM Carneiro	102	ASE
EM Carneiro	289	ASE
EP Killip	30497	NY
F Cavalcante	252	MAC
F Queiroz	9	JPB
FE Drouet	2519	NY

FF Allemão	1217	R
FF Oliveira	3	ASE
FS Araújo	557	EAC
FS Araújo	s.n.	EAC (22738)
FS Araújo	932	EAC
FS Araújo	978	EAC
FS Gomes	239	EAC
FS Gomes <i>et al.</i>	239	ALCB
FS Gomes <i>et al.</i>	743	ALCB
G Davidse <i>et al.</i>	11735	MO, NY
G Gardner	1375	NHM
G Gardner	1084	NHM
G Viana	33	ASE
G Viana	108	ASE
G Viana	1501	ASE
G Viana	1822	ASE
GAA Corredor	10141	NY
GB Araújo	33	HUEFS
GCP Pinto	11	IAC
GG Conceição <i>et al.</i>	42	ASE
GG Hatschbach	75603	NY
GG Hatschbach	75607	NY
GMA Matos & E Santos	153	ASE
GO Dionísio	37	JPB
GT Prance	10054	INPA
H Magalhães	49	EAC
HCH Silva	67	NY
HN Ridley <i>et al.</i>	s.n.	NHM (000935503)
I Cordeiro	52	INPA, NY
IA Bayma	289	JPB
IL Correia	47	JPB
J Lanjouw	923	NY
JA Samuels	472	NY
JAG Araújo	66	PEUFR
JC Lindeman	6140	NY
JE Nascimento-Júnior <i>et al.</i>	54	ASE
JE Nascimento-Junior	889	UEC

JED Barbosa,	5	EAC
JG Carvalho-Sobrinho	2665	HUEFS
JG Farias	17	PEUFR
JKS Araújo	11609	ASE
JR Stehmann <i>et al.</i>	5057	UEC
JS Blanchet	641	G
JS Blanchet	206	NHM
JS Blanchet	176	NHM
JWA Silva & IA Bayma	589	MAC
K Miranda	26	UFP
K Miranda	19	UFP
KC Araújo	04	EAC
KN Silva	9	JPB
LA Gomes	333	JPB
LA Gomes & E Santos	6	ASE
LA Gomes <i>et al.</i>	40	ASE
LAF Vieira	15	JPB
LAS Santos	371A	ASE
LAS Santos	281	ASE
LMO Rodrigues <i>et al.</i>	9	ASE
LMR Melo	13	EAC
LMR Melo	13	UEC
LP de Queiroz	4671	HUEFS
LP Felix	2784	JPB
LP Felix	2893	JPB
LP Felix	2166	JPB
LP Felix	2197	JPB
LP Felix & ES Santana	2197	EAN
LP Felix & ES Santana	2784	EAN
LP Felix & ES Santana	2166	EAN
LP Felix & GV Dornelas	1485	EAN
LP Queiroz & NS Nascimento	4671	UB
LP Xavier	1793	JPB
LP Xavier	256	JPB
LP Xavier	2801	JPB
LP Xavier	3398	JPB
LP Xavier	3649	JPB

LP Xavier	5549	JPB
LP Xavier	5558	JPB
LR Noblick	2222	CEPEC
LR Noblick	222	HUEFS
LV Ribeiro & E Santos	81	ASE
LV Ribeiro <i>et al.</i>	64	ASE
M Alves	2066	CEPEC, JPB, NY
M Andrade Neto	<i>s.n.</i>	EAC (17657)
M Andrade Neto	<i>s.n.</i>	EAC (44990)
M Andrade-Neto <i>et al.</i>	44990	HCDAL
M Landim	160	ASE
M Landim	293	ASE
M Landim & A Vicente	796	ASE
M Landim <i>et al.</i>	1122	ASE
M Oliveira <i>et al.</i>	<i>s.n.</i>	HST (8532)
M Ramos & E Santos	3	ASE
M Sobral <i>et al.</i>	8453	ICN SOLANACEAE SOURCE
M Wied-Neuwied	25	
MA Farinaccio <i>et al.</i>	838	ASE
MA Figueiredo	<i>s.n.</i>	EAC (17402)
MABL Machado & IA Bayama	24	ALCB
Matos	<i>s.n.</i>	EAC (21271)
MC Ferreira	1021	JPB
MC Santana	18	ASE
MF Agra	1107	JPB
MF Agra	1100	JPB
MF Agra	732	JPB
MF Agra	1100A	JPB
MF Agra	1256B	JPB
MF Agra	1255A	JPB
MF Agra	758	JPB
MF Agra	19591	JPB
MF Agra	644	JPB
MF Agra	1256C	JPB
MF Agra	1100B	JPB
MF Agra	2113	JPB

MF Agra	3166	JPB
MF Agra	3510	JPB
MF Agra	3616	JPB
MF Agra	31	JPB
MF Agra	7003	JPB
MF Agra	7009	JPB
MF Agra	7030	JPB
MF Agra	703	JPB
MF Agra	732	MO, PEUFR
MF Agra	1255	MO
MF Agra	31	MO
MF Agra	1107	NY, PEUFR
MF Agra	1255	PEUFR
MF Agra	1100	PEUFR
MF Agra	732	PEUFR SOLANACEAE
MF Agra <i>et al.</i>	7003	SOURCE SOLANACEAE
MF Agra <i>et al.</i>	7009	SOURCE SOLANACEAE
MF Agra <i>et al.</i>	7030	SOURCE
MFA Lucena	400	HST, PEUFR
MI Bezerra	<i>s.n.</i>	UFP (13976)
MIB Loiola	1870	EAC
ML Guedes	11200	CEPEC
ML Guedes	24188	EAC
ML Guedes & F Navarro	3423	ALCB
ML Guedes & TF Costa	21353	ALCB
ML Guedes <i>et al.</i>	3248a	ALCB
ML Guedes <i>et al.</i>	21527	ALCB
ML Guedes <i>et al.</i>	23395	ALCB
ML Guedes <i>et al.</i>	11200	ALCB
MMA Silva	1791	JPB
MN Rodrigues	1462	MAC
MN Rodrigues & RP Lyra-Lemos	897	MAC
MN Rodrigues <i>et al.</i>	551	MAC
MN Rodrigues <i>et al.</i>	2444	MAC
MR Barbosa	1494	JPB
MR Barbosa	1759	JPB

MR Fonseca	13	UEC
MR Fonseca	468	ASE
MS Lopes	<i>s.n.</i>	EAC (28447)
MT Monteiro	22861	HST
JE Nascimento-Júnior	889	ASE
NF Montenegro	55	JPB
NM Heyde	630	NY
OT Moura	444	JPB
P Bezerra	329	EAC
P Coelho	55530P	IPA
P Coelho	55540Q	IPA
P Salzmann	3855	NHM
PB Alves <i>et al.</i>	22	MAC
PC Gadelha Neto	822	JPB
PC Gadelha Neto	1924	JPB
R Barreto	47252AG	IPA
R Pereira <i>et al.</i>	53885IH	IPA
RC Oliveira	1688	EAC
RP Lemos	4229	JPB
RP Lemos	5557	JPB
RP Lemos	2890	JPB
RP Lyra-Lemos	101	MAC
RP Lyra-Lemos	6643	MAC
RP Lyra-Lemos & IA Bayma	5557	MAC
RP Lyra-Lemos <i>et al.</i>	7717	ALCB
RP Lyra-Lemos <i>et al.</i>	4913	MAC
RP Lyra-Lemos <i>et al.</i>	4951	MAC
RP Lyra-Lemos <i>et al.</i>	6964	MAC
RP Lyra-Lemos <i>et al.</i>	7105	MAC
RP Lyra-Lemos <i>et al.</i>	8543	MAC
RP Oliveira	1672	HUEFS
S Rocha	25	JPB
S Satyro	72	JPB
S Tavares	21	HST, UFP
S Tavares	445	HST
SA Mori	12217	NY
SC de Sant'Ana	401	ASE, CEPEC, NY

	T Ribeiro <i>et al.</i>	474	ALCB, HUEFS
	TB Croat	54029	NY
	TC Plowman <i>et al.</i>	9385	MO
	TCL Nádia	<i>s.n.</i>	UFP (34136)
	TS Nunes	1296	HUEFS, JPB
	VC Lima <i>et al.</i>	47304IN	IPA
	VC Souza & JP Souza	26583	ALCB, ASE
	VS Sampaio	26	JPB, UFP
	VS Sampaio	31	JPB, UFP
	VS Sampaio	39	JPB, UFP
	VS Sampaio	52	JPB, UFP
	VS Sampaio	64	JPB, UFP
	VS Sampaio	87	JPB, UFP
	VS Sampaio	68	JPB, UFP
	VS Sampaio	43	JPB, UFP
	VS Sampaio	49	JPB, UFP
	WJ Machado <i>et al.</i>	218	ASE
	WMB São-Mateus	64	HSTM
	WW Thomas	13291	CEPEC, NY
	WW Thomas	15578	NY
	WW Thomas	13177	NY
	WW Thomas <i>et al.</i>	13291	HST, JPB, MO
	WW Thomas	15573	JPB
	WW Thomas	15578	JPB, MO
	WW Thomas	15677	JPB
<i>S. pycnanthemum</i>	AFM Glaziou	13093	R
	AS Antônio & EAO Santos	<i>s.n.</i>	IAC (24932)
	CBJ Bowie	<i>s.n.</i>	NHM (000513251)
	CFP Martius	166	F, G
	CFP Martius	411	G
	G Gardner	554	NHM
	G Hatschbach	23768	NHM
	G Hatschbach & V Nicolack	53991	NHM
	GG Hatschbach	71000	NY
	GG Hatschbach	52860	NY
	HFL Filho	13121	NY
	HS Irwin	8346	NY

	HS Irwin	10844	NY
	HS Irwin	10649	NY
	J Santoro & C Pacheco	<i>s.n.</i>	IAC (10682)
	J Ubiratan <i>et al.</i>	300	MO
	JM Silva	50170	NY
	JMA Braga	4028	NY
	K Claro	20238	NY
	KFP Martius	411	NHM
	L Riedel	1282	NY
	LL Giacomini	1841	NY
	P Capell	<i>s.n.</i>	FCAB (2548)
	P Moretti	11	CGMS
	RM Harley	27258	NY
	RS Santos	<i>s.n.</i>	NY (00700638)
<i>S. rhytidoandrum</i>	A Carvalho	108	HUEFS
	A Chiappeta	849	UFP
	A Fernandes	<i>s.n.</i>	EAC (12097)
	A Laurênio	86	NHM, PEUFR
	A Ramos	12	UFP
	AAS Mascarenhas	<i>s.n.</i>	MAC (63268)
	AB Marcon	107	PEUFR
	AB Marcon <i>et al.</i>	107	NHM
	AG Silva	389	PEUFR
	AH Gentry	70739	NY
	AM da Silva	6	PEUFR
	AM Miranda	3313	HST, JPB
	AM Miranda	6122	JPB
	AM Miranda	3512	JPB
	AM Miranda	6122	HUEFS
	AM Miranda & MFO Pires	2134	FUEL, HST
	AM Miranda <i>et al.</i>	3583	ASE, HST
	AM Miranda <i>et al.</i>	6122	HST
	AM Miranda <i>et al.</i>	2329	HST
	AM Miranda <i>et al.</i>	3512	HST
	AM Silva	6	HUEFS, NY
	Andrade-Lima	49-179	IPA
	Andrade-Lima	716442	IPA

Andrade-Lima <i>et al.</i>	24S	IPA
Andrade-Lima <i>et al.</i>	27U	IPA
AP Fontana	8053	HUEFS
AP Fontana	8450	HUEFS
AP Fontana	8565	HUEFS
AP Fontana	8924	HUEFS
AP Prata <i>et al.</i>	2317	ASE, HUEFS
AP Prata <i>et al.</i>	2379	ASE
APS Gomes	334	PEUFR
APS Gomes <i>et al.</i>	54	NHM
AV Lacerda	176	JPB
AV Lacerda	419	JPB
AV Lacerda	456	JPB
AV Lacerda	474	JPB
B Pickel	422	IPA
B Pickel	4142	IPA
BMT Walter <i>et al.</i>	2400	MO
CD Santibañez	4413	NY
CES Nascimento	17	PEUFR
Chagas-Mota	332	MAC
Chagas-Mota	4676	MAC
Chagas-Mota	4879	MAC
Chagas-Mota	5753	MAC
Chagas-Mota	6224	MAC
Chagas-Mota	6818	MAC
Chagas-Mota	7374	MAC
Chagas-Mota	7634	MAC
Chagas-Mota	8113	MAC
Chagas-Mota	8802	MAC
Chagas-Mota	8839	MAC
Chagas-Mota	9357	MAC
Chagas-Mota	9531	MAC
Chagas-Mota	9909	MAC
Chagas-Mota & LM Leão	2918	MAC
Chagas-Mota & LM Leão	3115	MAC
Chagas-Mota & N Ramos	3422	MAC
Chagas-Mota & N Ramos	3438	MAC

Chagas-Mota <i>et al.</i>	2570	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	3700	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	3878	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	4234	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	8632	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	10876	MAC
Chagas-Mota <i>et al.</i>	11016	MAC
D Poczwardowski	521	EAC SOLANACEAE SOURCE
DC Silva <i>et al.</i>	88	NHM
DC Silva <i>et al.</i>	88	NHM
E Braz	53014	IPA
E Inácio	43	PEUFR
E Inácio	145	PEUFR
E Inácio	102	PEUFR
E Inácio <i>et al.</i>	43	NHM
E Melo	6722	HUEFS
E Melo	9814	HUEFS
E Menezes <i>et al.</i>	45	NHM
E Nunes	<i>s.n.</i>	EAC (5706)
E Silveira	<i>s.n.</i>	EAC (29232)
E Silveira	<i>s.n.</i>	EAC (48942) SOLANACEAE SOURCE
E Ule	9101	SOURCE
EA Rocha	371	CEPEC
EA Rocha	459	JPB
EB Miranda	334	HUEFS
EB Souza	3066	HUEFS
EM Chaves <i>et al.</i>	217	IPA
EO Barros	229	HUEFS
EP Nunes	<i>s.n.</i>	NY (00700642)
ER Souza	286	HUEFS
F Araújo	155N	IPA
F França	3278	HUEFS
F Gallindo <i>et al.</i>	719BF	IPA
FCS Oliveira	336	TEPB
FE Drouet	2643	MO, NY
FF Melo	110	PEUFR

FMO Villarouco	70	PEUFR
FS Cavalcanti	739	EAC
FS Gomes	971	EAC
FS Gomes	93229	HUEFS
FS Pinto	200	EAC
FS Pinto	221	EAC
G Gardner	<i>s.n.</i>	NHM
GFA Melo	222	UFP
GG Hatschbach	61949	NY
GG Hatschbach	30495	NY
GS Baracho	061	UFP
GS Baracho	47	UFP
GS Baracho	61	UFP
GS Baracho	333	UFP
GS Baracho	741	UFP
GT Soldati	246	PEUFR
IB Lima	117	JPB
IB Lima	674	JPB
IC Leão	41	UFP
IC Leão	56	UFP
IC Leão	44	UFP
IC Leão	74	UFP
IC Leão	86	UFP
IC Leão	144	UFP
IC Leão	159	UFP
IC Leão	86	UFP
IC Lemos <i>et al.</i>	74	ASE
IL Correia	73	JPB
J Alves	44	ASE
Jardim, JG	6239	JPB
JBLP Medeiros	<i>s.n.</i>	EAC (21637)
JE Huber	229	G
JG Jardim	6239	NY
JG Jardim	6130	HSTM
JLH Alves	133	UFP
JLH Alves	454	UFP
JR Lemos	23	HUEFS

JR Lemos	65	HUEFS
JRI Wood	16907	NY
JS Sobrinho	283	IPA
JS Sobrinho	303	HST
JUM dos Santos	300	NY SOLANACEAE
K Andrade & C Gomes	91	SOURCE SOLANACEAE
K Andrade <i>et al.</i>	07	SOURCE
K Andrade <i>et al.</i>	7	NHM
K Mendes	717	UFP
K Miranda	17	UFP
L Cormier	429	NY
L Cormier	445	NY
L Griz	18	UFP
L Griz <i>et al.</i>	18C	IPA
LF Silva <i>et al.</i>	123	NHM, PEUFR
LG Sousa	36	PEUFR
LG Sousa	46	PEUFR
LL Santos	314	PEUFR
LO Adão Teixeira <i>et al.</i>	325	MO
LP Felix	2607	JPB
LP Félix & AM Miranda	6617	HST
LP Félix <i>et al.</i>	174L	IPA
LP Xavier	1363-A	JPB
LP Xavier	3622	JPB
LP Xavier	450	JPB
LW Lima-Verde	<i>s.n.</i>	EAC (25560)
LW Lima-Verde	2990	EAC
M Andrade Neto	<i>s.n.</i>	EAC (44992)
M Correia	330	IPA, PEUFR, UFP
M Mamede	21	EAC
M Oliveira	100	PEUFR
M Oliveira	110	PEUFR
M Oliveira	139	PEUFR
M Oliveira	2687	UFP
M Oliveira & MFA Lucena	110	NHM
M Oliveira <i>et al.</i>	52	NHM

MA Figueiredo	<i>s.n.</i>	EAC (25495)
MA Oliveira	18468	IPA
MA Oliveira	90	EAC
MA Sousa	2003B	JPB
MC Tschá	61	PEUFR
MC Tschá	292	PEUFR
MC Tschá	662	PEUFR
MC Tschá	544	PEUFR
MC Tschá	460	PEUFR
MC Tschá	484	PEUFR
MC Tschá	184	PEUFR
MC Tschá	290	PEUFR
MC Tschá	727	PEUFR
MC Tschá	242	PEUFR
MC Tschá	224	PEUFR
MC Tschá	559	PEUFR
MC Tschá	254	PEUFR
MC Tschá	251	PEUFR
MC Tschá	252	PEUFR
MC Tschá	259	PEUFR
MC Tschá <i>et al.</i>	145	PEUFR SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	11	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	144	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	705	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	703	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	128	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	723	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	683	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	724	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	122	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	242	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	09	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	150	SOLANACEAE SOURCE

MC Tschá <i>et al.</i>	727	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	460	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	61	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	134	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	146	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	252	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	135	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	117	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	559	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	103	SOLANACEAE SOURCE
MC Tschá <i>et al.</i>	145	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	11	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	144	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	705	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	703	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	128	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	723	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	683	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	724	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	122	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	242	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	9	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	150	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	727	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	61	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	134	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	146	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	252	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	135	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	559	NHM
MC Tschá <i>et al.</i>	103	NHM
ME Alencar	263	NHM
ME Alencar	173	PEUFR, UFP
ME Saraiva	75	HST

MF Agra	5554	CEPEC
MF Agra	795	PEUFR
MF Agra	2375	UPCB
MF Agra	2452	UPCB
MF Agra	2946	UPCB
MF Agra	1283A	JPB
MF Agra	1289	JPB
MF Agra	1156	JPB
MF Agra	736A	JPB
MF Agra	1288	JPB
MF Agra	1256A	JPB
MF Agra	1283B	JPB
MF Agra	736B	JPB
MF Agra	1294	JPB
MF Agra	1292	JPB
MF Agra	1244A	JPB
MF Agra	1266	JPB
MF Agra	1284	JPB
MF Agra	1244B	JPB
MF Agra	1289	JPB
MF Agra	1281	JPB
MF Agra	1759	JPB
MF Agra	1760	JPB
MF Agra	1865A	JPB
MF Agra	3374A	JPB
MF Agra	2375	JPB
MF Agra	2237	JPB
MF Agra	5408	JPB
MF Agra	2404	JPB
MF Agra	2452	JPB
MF Agra	2946	JPB
MF Agra	2946A	JPB
MF Agra	3374B	JPB
MF Agra	3448	JPB
MF Agra	3532	JPB
MF Agra	3938	JPB
MF Agra	4578	JPB

MF Agra	4326	JPB
MF Agra	4338	JPB
MF Agra	1864	JPB
MF Agra	1865B	JPB
MF Agra	5721	JPB
MF Agra	5035	JPB
MF Agra	4674	JPB
MF Agra	4880	JPB
MF Agra	4927	JPB
MF Agra	5250	JPB
MF Agra	5119	JPB
MF Agra	5554	JPB
MF Agra	6227	JPB
MF Agra	28	JPB
MF Agra	7004	JPB
MF Agra	7013	JPB
MF Agra	7017	JPB
MF Agra	486B	JPB
MF Agra	653	JPB
MF Agra & PC da Silva	4880	MO
MF Agra & PC da Silva	4927	MO
MF Agra <i>et al.</i>	7004	SOLANACEAE SOURCE
MF Agra <i>et al.</i>	7013	SOLANACEAE SOURCE
MF Agra <i>et al.</i>	7017	SOLANACEAE SOURCE
MF Agra <i>et al.</i>	4674	MO
MF Agra <i>et al.</i>	3938	MO
MF Agra <i>et al.</i>	5035	MO
MF Agra <i>et al.</i>	4326	MO
MF Agra <i>et al.</i>	4338	MO
MF Agra <i>et al.</i>	5250	MO
MF Agra <i>et al.</i>	2452	IPA
MF Agra <i>et al.</i>	1712	IPA
MF Agra <i>et al.</i>	6493	ICN
MF Agra <i>et al.</i>	6227	ICN
MF Lucena	184	PEUFR
MF Sales	303	NHM

MF Sales <i>et al.</i>	637	SOLANACEAE SOURCE
MFA Lucena <i>et al.</i>	145	SOLANACEAE SOURCE
MFA Lucena <i>et al.</i>	145	NHM
MH Nee	35036	MO, NY
MIB Loiola	1894	EAC
MIB Loiola	1934	EAC
MIB Loiola	1588	EAC
MIB Loiola	1818	EAC
MIB Loiola	1586	EAC
MIB Loiola	2001	EAC
MJ Hora	114	NHM, PEUFR
MJN Rodal <i>et al.</i>	546	PEUFR
ML Fonseca	243	NY
ML Gomes	217	IPA
ML Guedes	7931	ALCB, CEPEC, HUEFS
MMP Boto	115	HUEFS
MN Rodrigues	928	MAC
MR Barbosa	1796	JPB
MR Barbosa	2358	JPB
MR Barbosa	2404	JPB
MRC Sales de Melo	116	PEUFR
MRV Barbosa	2720	NY
MS Pereira	134	JPB
MS Sobrinho	313	UFP
MT Buril	425	UFP
MT Vital <i>et al.</i>	50	ASE, UFP
MV Alves	2803	UFP
MW Tavares-Silva <i>et al.</i>	146	MAC
OF Oliveira	5088	EAC
OT Moura	837	JPB
P Gomes	465	UFP
P Gomes	299	UFP
P Martins	s.n.	EAC (7290)
P Silva	14	UFP
P Silva	40	UFP
PC Gadelha Neto	2262	JPB

R Barros	2113	EAC
RB Lima	1671	JPB
RB Lima	1702	JPB
RC Oliveira	1700	EAC
RFP Lucena	117	PEUFR
RFP Lucena	119	PEUFR
RL Moura	1138	EAC
RL Silva & A Santos	<i>s.n.</i>	MAC (63651)
RM Déda & LAS Santos	59	ASE
RM Harley	334	CEPEC
RM Harley	54174	HUEFS
RM Harley & AM Giulietti	54135	HST
RP Lyra-Lemos	4867	HST, MAC
RP Lyra-Lemos & JW Alves-Silva	14018	MAC
RP Lyra-Lemos & L Conserva	6771	MAC
RR Miranda	103	EAC
RW Schery	436	MO
SD Knapp	6462	NY
SS Lira	138	NHM
T Jost	558	HUEFS
TB Cavalcanti <i>et al.</i>	843	MO
TS Filgueiras	3427	NHM
V Andrade	178	UFP
V Gomes	11025	EAC
V Sobrinha	<i>s.n.</i>	UFP (141)
V Sobrinho	144	IPA
VC Lima <i>et al.</i>	160GC	IPA
VM Mascena	83	EAC
VS Sampaio	85	UFP
VS Sampaio	4	JPB, UFP
VS Sampaio	85	JPB
VS Sampaio	148	EAC
VS Sampaio	155	EAC
VT Nascimento <i>et al.</i>	61	IPA
VV Henrique <i>et al.</i>	21	PEUFR
VV Henrique <i>et al.</i>	21	NHM
WJ Machado <i>et al.</i>	248	ASE

	WJ Machado <i>et al.</i>	406	ASE
	WM Andrade	153	NY
	WR Anderson	9191	NY
<i>S. robustum</i>	A Fernandes	<i>s.n.</i>	EAC (27957)
	AC Carrito	39	HUEM
	AFM Glaziou	8843	R
	ASF Castro	2321	EAC
	C Medri <i>et al.</i>	<i>s.n.</i>	FUEL (27707)
	C Zampieri <i>et al.</i>	<i>s.n.</i>	FUEL (3209)
	CMLR Araújo	291	UFP
	D Cardoso	640	HUEFS
	D Cardoso <i>et al.</i>	640	MO
	E Silveira	<i>s.n.</i>	EAC (43052)
	EC Albuquerque	15	HUEM
	EM Francisco	128	FUEL
	ER Silveira	<i>s.n.</i>	ALCB (94579)
	D Cardoso	640	HUEFS
	D Cardoso <i>et al.</i>	640	MO
	ER Silveira	<i>s.n.</i>	ALCB (94580)
	F Magalhães-Gomes & CAW Schwacke	<i>s.n.</i>	OUPR (4116)
	F Paro	<i>s.n.</i>	HUEM (8278)
	FE Paro	<i>s.n.</i>	FUEL (4426)
	FS Gomes	968	EAC
	G Hatschbach	65229	CEPEC
	G Hatschbach <i>et al.</i>	52860	NHM
	G Hatschbach <i>et al.</i>	65229	MBM
	G Viana	1457	ASE
	GG Hatschbach	51331	NY
	GG Hatschbach	50592	NY
	GG Hatschbach	65229	NY
	GJ Shepherd <i>et al.</i>	19141	UEC
	GL Webster	25397	UEC
	ER Silveira	<i>s.n.</i>	ALCB (94580)
	HF Leitão Filho <i>et al.</i>	11707	UEC
	J Vasconcellos-Neto	6705	UEC
	JG Jardim	1050	CEPEC
	JG Jardim	1050	NY

JG Jardim	1788	NY	
JG Jardim <i>et al.</i>	1050	MBM	
JR Stehmann	1600	NY	
JR Stehmann & J Semir	1600	UEC	
JS Marinho	14562	UEC	
K Kawakita	355	HUEM	
K Santos	224	UEC	
L Riedel	396	MO	
L Riedel	117	NY	
M Sobral	14618	HUFJSJ	
MB Pereira	<i>s.n.</i>	ESA (006792)	
MC Souza	40A	HUEM	
MD Zundt	<i>s.n.</i>	FUEL (6333)	
MF Agra	5355	JPB	
MF Agra	5358	JPB	
MF Agra	5355	HUEFS	
ML Guedes	6324	CEPEC	
ML Guedes <i>et al.</i>	6324	ALCB	
N Imaguire	662	MBM	
PLR Moraes <i>et al.</i>	23597	UEC	
RM Castro	1234	HUEFS	
RNT Gomes & NL Barros	<i>s.n.</i>	OUPR (7651)	
RP Belém	1404	NY	
S Buzato	20693	UEC	
SA Mori	14428	CEPEC	
SA Mori	14428	NY	
TP Guerra	76	SP	
TS Lorencini <i>et al.</i>	189	VIES	
VR Carnieri	9128A	UEC	
VS Sampaio	98	UFP	
VS Sampaio	136	EAC	
VS Sampaio	162	EAC	
W Uieda & DMS Rocha	9365	UEC	
W Uieda & DMS Rocha	9357	UEC	
WR Anderson	36268	NY	
WR Anderson <i>et al.</i>	36268	MO	
<i>S. rubiginosum</i>	BG Ribeiro	1112	MO

	BV Rabelo	2960	NY
	DF Austin	7206	MO, NY
	EL Taylor	1052	MO, NY
	G Davidse	17759	NY
	J Jangoux	316	NY
	JM Pires	52669	NY
	NT Silva	2204	MO
	NT Silva	1840	MO
	NT Silva	1085	NY
	TC Plowman	9798	NY
	TC Plowman	9443	INPA, MO, NY
	TC Plowman <i>et al.</i>	9798	F, MO
	TM Machado	762	UFOPA
<i>S. stagnale</i>	AM Carvalho	452	CEPEC
	AM Carvalho & T Plowman	1490	BM, CEPEC, MBM
	AM Miranda & MIB Silva	4608	HST
	D Lockhart	<i>s.n.</i>	BM (26322)
	D Lockhart	<i>s.n.</i>	BM (935630)
	DA Folli	1943	NY
	E Rosas	1	JPB
	EF Glocker	42810E	BM, NHM
	EF Glocker	428	MO
	F Castellucci	3	HUEFS
	G Hatschbach <i>et al.</i>	63105	MBM, NY
	JS Blanchet	2085	G
	JS Blanchet	179	BM
	JS Blanchet	2085	BM
	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (26319)
	JS Blanchet	32	BM
	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (6762)
	JS Blanchet	3095	BM
	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (73657)
	JS Blanchet	370	BM
	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (73749)
	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (73751)
	JS Blanchet	2085	NHM
	JS Blanchet	179	NHM

	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (000935625)
	JS Blanchet	<i>s.n.</i>	BM (000935626)
	JS Blanchet	32	NHM
	L Riedel	197	NY
	LAM Silva	833	CEPEC
	LL Giacomini <i>et al.</i>	1827	BM
	LSS Faria & Claudio	<i>s.n.</i>	ALCB (27486)
	M Sobral <i>et al.</i>	<i>s.n.</i>	ICN (111523)
	M Sobral <i>et al.</i>	6769	ICN
	MF Agra	617	JPB
	ML Guedes	3649	ALCB
	ML Guedes	<i>s.n.</i>	ALCB (26559)
	ML Guedes & RS Silva	6553	ALCB
	P Salzmänn	<i>s.n.</i>	BM (39246)
	P Salzmänn	<i>s.n.</i>	BM (6765)
	P Salzmänn	<i>s.n.</i>	MO (100402470)
	R Voeks	33	CEPEC, NY
	RC Posada	1582	NY
	RP Belém	1078	NY
	SA Mori	14066	CEPEC, NY
<i>S. urubambaense</i>	HH Iltis	1031	NY
	FL Herrera	3233	F, MO
	JC Solomon	3147	MO, NY
<i>S. velleum</i>	A Ferreti <i>et al.</i>	153	ESA
	A Gehrt	<i>s.n.</i>	IAC (43729) SOLANACEAE SOURCE
	AFM Glaziou	15302	SOURCE
	ALC Rochelle	12	OUPR SOLANACEAE SOURCE
	CFP Martius	1258	SOURCE
	F Magalhães-Gomes & CT Magalhães-Gomes	<i>s.n.</i>	OUPR (22841)
	FARD Arzolla & GCR Paula	1347	SPSF
	FRG Salimena <i>et al.</i>	1222	CESJ
	G Hatschbach <i>et al.</i>	71000	ICN
	HS Irwin	28514	MO, NY
	HS Irwin <i>et al.</i>	22076	MO
	J Badini	<i>s.n.</i>	OUPR (22853)
	JR Stehmann	2391	CESJ

	LB Damázio	<i>s.n.</i>	OUPR (22854)
	LD Meireles	376	UEC
	LD Meireles	744	UEC
	M Macêdo	494	INPA
	MP Mendonça <i>et al.</i>	<i>s.n.</i>	BHZB (4470)
	PH Pereira	05	CESJ
	VM Silveira <i>et al.</i>	63	BHZB
	WR Anderson	35336	INPA SOLANACEAE
<i>S. velutinum</i>	A Schwacke	III221	SOURCE
	AC Smith	2217	NY
	C Delnatte	1196	NY
	CAC Ferreira	4550	NY
	CR Sperling	5652	NY SOLANACEAE
	DE Costich	1059	SOURCE SOLANACEAE
	DE Costich	1075	SOURCE SOLANACEAE
	DE Costich & MD Whalen	1079	SOURCE SOLANACEAE
	E Ule	9763	SOURCE
	F Delascio	6809	NY
	FF Allemão	1212	R
	FW Pennel	1694	NY
	G Davidse	17892	NY
	G Davidse	4775	NY
	GW Prescott	403	NY
	H Herrera	946	MO
	H Leon	442	COL
	HS Irwin <i>et al.</i>	55724	US, MO, NY
	J Hudson	843	NY
	J Revilla	8277	NY
	JG Wessels Boer	885	NY
	JM Pires	52242	NY
	JM Pires & PB Cavalcante	52242	MO
	L Acosta	1116	NY
	L Riedel	1559	NY
	LC Branch	146	INPA
	M Cueva	449	NY

M Hoostmann	1008	W
MF Agra	28	MO
PM Fearnside	34	INPA SOLANACEAE
R Spruce	3	SOURCE
RF Vieira	1535	CEN
SG Beck	3072	NY
UN Maciel	337	NY
Vieira	1535	MO
Y Mexia	4803	SOLANACEAE SOURCE

ANEXO A – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO BOTANICAL JOURNAL OF THE LINNEAN SOCIETY

Botanical Journal of the Linnean Society

Author Guidelines

Díponível em:

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



INTRODUCTION

The Botanical Journal of the Linnean Society publishes original papers on systematic and evolutionary botany and comparative studies of both living and fossil plants. Review papers are also welcomed which integrate fields such as cytology, morphogenesis, palynology and phytochemistry into a taxonomic framework. The journal will only publish new taxa in exceptional circumstances as part of larger monographic or phylogenetic revisions.

Submission

All manuscripts are submitted and reviewed via ScholarOne. To submit to the journal go to <https://mc.manuscriptcentral.com/botjls>. New authors should create an account prior to submitting a manuscript for consideration. Questions about submitting to the journal should be sent to the editorial office at botjlinnsoc@kew.org.

ANEXO B – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO SYSTEMATIC BOTANY

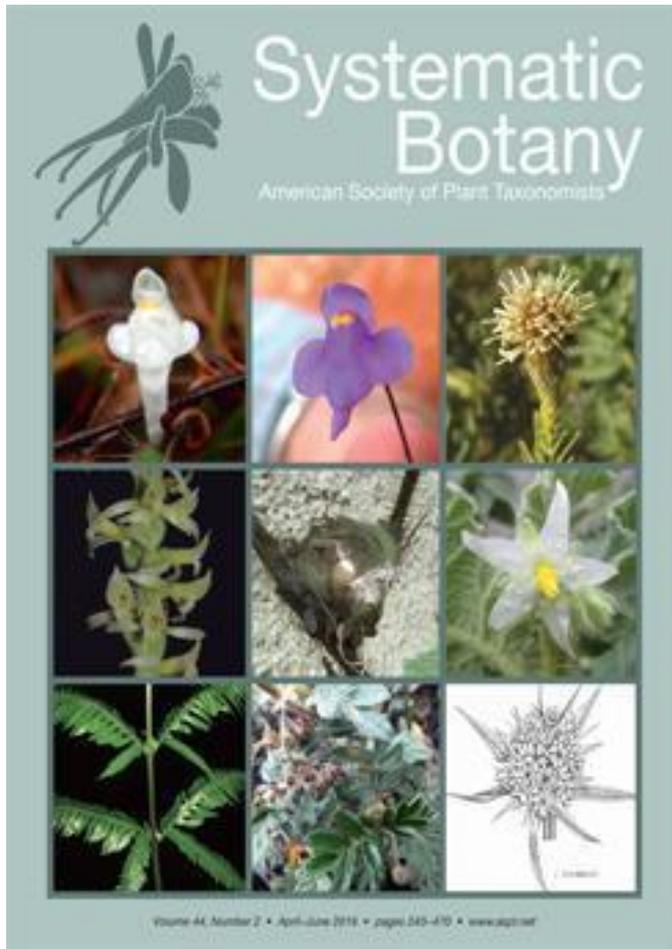
Systematic Botany

Author Guidelines

Disponível em: https://aspt.net/sysbot/#.XYDytG5Fx_w

Publisher: The American Society of Plant Taxonomists

Systematic Botany, published by the American Society of Plant Taxonomists, publishes papers on botanical topics such as taxonomy, systematics, speciation, morphometrics, molecular phylogeny, conservation, biogeography, and methods.



Author guidelines and submission instructions for *Systematic Botany* are available on the [journal's website](#).

ANEXO C – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO ANNALS OF BOTANY

Information for Authors

Díspónível em:

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



Scope of the journal

Annals of Botany is published for the Annals of Botany Company by Oxford University Press. Experimental, theoretical and applied papers on all aspects of plant science are welcome. To merit publication in Annals of Botany, contributions should be substantial, written in clear English and combine originality of content with potential general interest. The manuscript or its essential content must not have been published or be under consideration for publication in other journals, but may be published in a thesis or as an abstract, and we encourage deposit on preprint servers such as BioRxiv. Submission of manuscripts that report small incremental advances or are of geographically local interest only is discouraged unless the implications of the findings are wide-reaching. Agronomic papers are expected to contain a substantial amount of basic plant biology. In general, a paper is unlikely to be accepted unless the referees and editors involved in its evaluation are enthusiastic about the science. The Covering Letter is an essential part of all submissions. It should include an ~ 60 words summary of the scientific strengths of the paper that the author(s) believe qualify it for consideration by Annals of Botany.

ANEXO D – INSTRUÇÕES PARA AUTORES, PERIÓDICO PLANT BIOLOGY



Author Guidelines

Disponível em:

<https://onlinelibrary.wiley.com/page/journal/14388677/homepage/forauthors.html>

Supporting Information: Authors are encouraged to provide additional materials as Supporting Information that will be accessible online. Please identify the Supporting Information as such and include appropriate figure and table captions at the end of the manuscript.

Editorial Policy

Plant Biology publishes research results from all fields of plant science. Manuscripts must be of general interest, not only addressed to a specialized readership. The journal encourages publications with an interdisciplinary approach.

Plant Biology accepts

1. Problem-oriented original research papers (maximum 9000 words)
2. Problem-oriented short research papers (maximum five typeset pages)
3. Concise review articles
4. Acute views, i.e., comments on actual problems and provocative opinion articles.

Purely descriptive papers will not be accepted. The Editors welcome contributions from all over the world.

Effective with the 2015 volume, this journal will be published in an online-only format. Print subscription and single issue sales are available from Wiley's Print-on-Demand Partner. To order online click through to the ordering portal from the journal's subscribe and renew page on Wiley Online Library.

Data Sharing and Data Accessibility

Plant Biology encourages authors to share the data and other artefacts supporting the results in the paper by archiving them in an appropriate public repository. Authors should include a data accessibility statement, including a link to the repository they have used, in order that this statement can be published alongside their paper.