



UNIVERSIDADE FEDERAL DO OESTE DO PARÁ
INSTITUTO DE CIÊNCIAS E TECNOLOGIA DAS ÁGUAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE

JUAN DAVID TOVAR DURAN

**HOMOPLASY EVERYWHERE, COMING FROM THE ANDES:
PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AND HISTORICAL
BIOGEOGRAPHY OF *SOLANUM* SECTION *BREVANTHERUM*
(SEITHE) SOLANACEAE**

Santarém

Junho 2019

JUAN DAVID TOVAR DURAN

**HOMOPLASY EVERYWHERE, COMING FROM THE ANDES:
PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AND HISTORICAL
BIOGEOGRAPHY OF *SOLANUM* SECTION *BREVAANTHERUM*
(SEITHE) SOLANACEAE**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós Graduação em Biodiversidade da Universidade Federal do Oeste do Pará como um dos requisitos para conclusão do curso de Mestrado em Biodiversidade.

Area de concentração: Sistemática e Evolução.

Orientador: Prof. Dr. Leandro Lacerda Giacomini

(UFOPA, Santarém)

Coorientador: Prof. Dr. Thiago André

(UFOPA, Santarém)

Santarém

Junho 2019

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)
Sistema Integrado de Bibliotecas – SIBI/UFOPA

- D948h Duran Tovar, Juan David
Homoplasy everywhere, coming from the Andes: phylogenetic relationships and historical biogeography of solanun section *Brevantherum* (Seithe) Solanaceae./ Juan David Duran Tovar. – Santarém, 2019.
61 p. : il.
Inclui bibliografias.
- Orientador: Leandro Lacerda Giacomin
Coorientador: Thiago André
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Oeste do Pará, Pró-Reitoria de Pesquisa, Pós-Graduação e Inovação Tecnológica, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade.
1. América do Sul. 2. Dispersão. 3. Evolução. I. Giacomin, Leandro Lacerda, *orient.* II. André, Thiago, *coorient.* III. Título.

CDD: 23 ed. 576.8



Em acordo com o Regimento do Programa de Pós Graduação em Biodiversidade da Universidade Federal do Oeste do Pará, a dissertação de mestrado é julgada por uma Banca Avaliadora não presencial, constituída por três avaliadores titulares, sendo um deles obrigatoriamente externo ao curso, com título de doutor ou equivalente (Artigo 57 do referido regimento), e dois suplentes. O acadêmico é considerado aprovado quando ao menos dois membros avaliadores emitirem pareceres Aprovado ou Aprovado com Correções. Alternativamente, o acadêmico que comprovar o aceite ou a publicação de pelo menos um artigo resultante da sua dissertação, como primeiro autor, em co-autoria com orientador (ou orientador e co-orientador quando for o caso) em periódico avaliado pela CAPES, no sistema Periódico Qualis, nível A2 ou superior na área de biodiversidade, será dispensado da avaliação da dissertação, cabendo ao discente apenas a apresentação pública do trabalho (Artigo 59). O acadêmico que tiver sua dissertação aprovada deverá apresentá-la em sessão pública com duração entre 40 e 50 minutos, no prazo máximo de vínculo com o curso, ou seja, 24 meses desde o ingresso, a que se refere essa ata, de acordo com o Artigo 65 do Regimento do PPGBEES.

Assim, aos trinta e um dias do mês de julho do ano de dois mil e dezenove, às 14h00min, no auditório da Pró-reitoria de Pesquisa, Pós-graduação e Inovação Tecnológica (PROPPIT), instalou-se a apresentação de seminário público da dissertação de mestrado do aluno Juan David Tovar Durán. Deu-se início a abertura dos trabalhos, onde o Professor Dr. Leandro Lacerda Giacomini, após esclarecer as normativas de tramitação da defesa e seminário público, de imediato solicitou ao candidato que iniciasse a apresentação da dissertação, intitulada Homoplasias em todas partes, vindo dos Andes: relações filogenéticas e biogeografia histórica de Solanum seção Brevantherum Seithe (Solanaceae). Concluída a exposição, o orientador comunicou ao discente que a versão final da dissertação deverá ser entregue ao programa, no prazo de 30 dias; contendo as modificações sugeridas pela banca examinadora e constante nos formulários de avaliação da banca.

A banca examinadora foi composta pelos examinadores professores doutores listados abaixo. Os pareceres assinados seguem em sequência.

LEANDRO LACERDA GIACOMINI

Orientador

JUAN DAVID TOVAR DURÁN

Discente



Universidade Federal do Oeste do Pará
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE

Dr. ERIC DE CARMARGO SMIDT, UFPR

Examinador Externo à Instituição

Dra. RAFAELA CAMPOSTRINI FORZZA

Examinadora Externa à Instituição

Dra. Rocio Deanna

Examinadora Externa à Instituição

JUAN DAVID TOVAR DURÁN

Mestrando

AGRADECIMENTOS

À minha família, por estarem sempre presentes apesar da distância geográfica. Só eles sabem quanto me esforcei por estar cumprindo um dos meus sonhos e concluindo essa etapa da minha vida.

Ao Dr. Leandro Lacerda Giacomini, por ter topado me orientar e acompanhar nesse processo e por todos os conselhos ao longo desses dois anos. Também pela paciência e por me ensinar tanto no mundo da molecular feita no isopor. Obrigado demais!

Ao meu co-orientador, Dr Thiago André, por todos os conselhos e conversas que sem dúvida ajudaram na escrita deste trabalho e vislumbraram algumas perspectivas para o futuro próximo. Agradeço também por me receber na sua casa com tanta gentileza e por todas as taças de vinho. O vinho só faz bem!.

As minhas amigas e professoras brasileiras, Amanda Mortati e Thaís Almeida pelos ensinamentos nas aulas e as contribuições na minha formação acadêmica. Também pelos deliciosos brownies veganos e os gatos resgatados.

À agência financiadora CAPES pela concessão da bolsa de mestrado no Brasil.

Aos professores que contribuíram com o trabalho aceitando o convite para compor a banca de avaliação.

Aos herbários BHCB, HSTM, INPA e RB por permitirem o estudo das coleções e disponibilizarem material quando foi necessário.

À todas as pessoas que de uma ou outra maneira ajudaram para que este trabalho fosse possível com conselhos, companhia no campo ou simplesmente tirando um sorriso de mim.

Finalmente, à Maria Alejandra Buitrago, Sabu!, por me acompanhar cada dia nesta aventura, pela paciência e tolerância durante este processo e por ter me ensinado tantas coisas da vida.

RESUMO

O soerguimento dos Andes desempenhou um papel determinante na diversificação de plantas neotropicais. Padrões de divergência entre plantas têm sido abordados para entender as causas e processos envolvidos na diversidade de espécies que encontramos hoje. No entanto, o estudo da distribuição de espécies através das escalas geográficas e de tempo geológico continua a ser complexo. Nesse trabalho nós usamos a seção *Brevantherum* do gênero *Solanum* (Solanaceae) como modelo para entender padrões da história biogeográfica de plantas neotropicais, devido a sua ampla distribuição geográfica e ao caráter comum das espécies entre as regiões. Geramos sequências de dois marcadores nucleares e um plastidial (ITS, *waxy*, *trnT-F*) para inferir relações filogenéticas sob as abordagens Bayesiana e de Máxima Verossimilhança. Em seguida, estimamos a idade das principais divisões e a área ancestral das linhagens. Por fim, simulamos os principais processos que conduzem o grupo à sua distribuição atual, utilizando mapeamento biogeográfico estocástico e reconstruindo a evolução de caracteres taxonômicos relevantes. Os resultados mostraram o não monofiletismo da seção *Brevantherum* como previamente reconhecida e evidenciaram o estado homoplásico de caracteres tradicionalmente usados para sua circunscrição. Análises de tempo de divergência sugerem que os dois clados principais encontrados na seção *Brevantherum* divergiram em torno de 4,5 Mya no Plioceno, se originando no noroeste dos Andes. Nós também descobrimos que os eventos de dispersão foram determinantes para a distribuição atual das espécies de ambos clados.

Palavras chave: America do Sul. Dispersão. Evolução.

ABSTRACT

Andean uplift played a determinant role in neotropical plant diversification. Patterns of divergence in plants have long been studied in order to understand the causes and processes involved in the accumulation of species. However, the study of species distribution through geological times remains complex. We used *Solanum* sect. *Brevantherum* (Solanaceae) as a model here, due to its broad geographic distribution across the Neotropics. We generated sequences from two nuclear and one plastid marker (ITS, *waxy*, *trnT-F*) to infer phylogenetic relationships under Bayesian and Maximum likelihood approaches. We estimated the age of main splits and the ancestral areas of the main lineages. Finally, we simulated the main processes driving the current distribution of the group using biogeographic stochastic mapping and inferred ancestral character states of relevant morphological characters. Results show the non-monophyly of the sect. *Brevantherum* as previously recognized and high level of homoplasy in morphological characters traditionally used to circumscribe the section. Divergence time analyses suggest that the two main clades found in sect. *Brevantherum* split around 4.5 Mya in the Pliocene in northwestern Andean slopes. Dispersal events were found to be the main force shaping the extant distribution of species of both clades.

Keywords: Dispersal. Evolution. Nightshades. South America

SUMARIO

INTRODUÇÃO.....	10
CAPÍTULO 1- Homoplasy everywhere, coming from the Andes: Phylogenetics and historical biogeography of <i>Solanum</i> section <i>Brevantherum</i> Seithe (Solanaceae).....	15
1.1 Introduction.....	16
1.2 Methods.....	18
1.3 Results.....	22
1.4 Discussion.....	24
1.5 Conclusions.....	28
REFERÊNCIAS.....	29
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	52
APÊNDICE.....	53

INTRODUÇÃO

Qual é o problema da pesquisa?

Quais, como, onde e porque ocorrem, têm sido questões básicas na relação histórica da humanidade com as plantas. Desde tempo antigos, os humanos tentaram organizar o conhecimento sobre os seres vivos em categorias fáceis de entender que permitissem a compreensão do mundo em que viviam. Porém, hoje em dia sabemos que muitas das categorias criadas ao longo da história não representam a natureza da maneira como ela evoluiu, ou seja, levando em consideração as relações de ancestrais e descendentes, e que inclusive formas incrivelmente parecidas podem não ser proximamente relacionadas. Neste trabalho eu investigo, com ajuda de outros autores, as relações de parentesco entre as espécies de um grupo de plantas do gênero *Solanum*, conhecido mundialmente por conter espécies de importância alimentar como a batata, o tomate e a berinjela. O grupo em questão é chamado de *Solanum* seção *Brevantherum* e está composto por quase 30 espécies distribuídas desde os Estados Unidos até a Argentina. As espécies desse grupo são pequenas árvores ou arbustos e elas se destacam, especialmente no nordeste da América do Sul por ocorrerem em áreas abertas, em beiras de estrada ou em ambientes impactados pelo homem. Essa capacidade desse grupo de crescer em áreas degradadas permitiu que algumas de suas espécies se espalhassem por locais de temperatura amena do planeta, especialmente regiões tropicais da África, Ásia e Austrália, quando a humanidade viveu a expansão das grandes navegações, a partir de 1500 d.C. Algumas espécies desse grupo são, portanto, consideradas invasoras em países fora das Américas e diversos governos tentam controlar seu crescimento, pois podem prejudicar o crescimento de espécies que são nativas desses países e que cada governo considera importante preservar, por razões diversas. Como esse pequeno grupo de espécies aparentado aos tomates têm uma distribuição ampla, desde a América no Norte a América do Sul, e tem uma capacidade de crescer em vários tipos de ambientes, elas servem como um bom modelo para nos ajudar a entender como as plantas que ocorrem nessa região tem seu padrão atual de distribuição. Entender como as plantas se distribuem nos espaços que vivemos ou que pretendemos

preservar, tem um papel importante para que possamos usufruir de maneira eficiente do que elas têm para nos oferecer, afinal seria impossível viver nesse planeta se não existissem plantas. Além disso, como preservar áreas intactas também é importante para nossa sobrevivência, entender como as plantas estão distribuídas nos ajuda a planejar a melhor maneira de fazer isso. Nesse trabalho estamos buscando entender como esse grupo de plantas, a seção *Brevantherum* de *Solanum* se originou, traçando o provável local onde surgiu e como foi levado à distribuição que apresenta hoje.

Como a pesquisa foi realizada?

Primeiro fizemos saídas de campo em vários países para conseguir amostras das espécies de interesse, para então extrair o DNA de cada amostra. O DNA é o material que contém todas as instruções genéticas usadas no desenvolvimento e funcionamento de todos os seres vivos e carrega consigo informações sobre as gerações parentais. Depois disso, e sendo que o tamanho de todo o DNA de cada espécie é enorme, selecionamos algumas partes dele e criamos milhões de cópias dessas partes para finalmente obter uma sequência de nucleotídeos, ou seja a ordem na que aparecem as moléculas que compõem essas partes do DNA. As sequências foram analisadas e geramos árvores onde tentamos reconstruir a relação entre as espécies do grupo (Fig. 1). Além disso, inferimos a possível história que levou o grupo a sua distribuição atual datando os principais eventos de formação de linhagens dentro do grupo (Fig. 2), e relacionando-os com conhecimentos da história geológica da região.

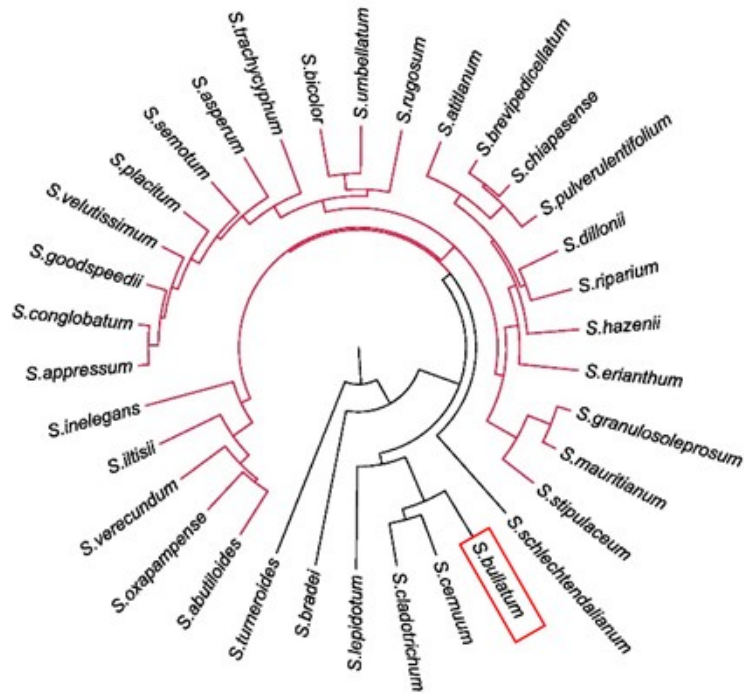


Figura 1. Relações evolutivas entre as espécies de *Solanum* seção *Brevantherum* (em vermelho) e os grupos irmãos (em preto). A proximidade na árvore indica maior ou menor parentesco entre as espécies. O quadrado vermelho assinala uma espécie previamente relacionada ao grupo que não faz parte dele segundo as análises.

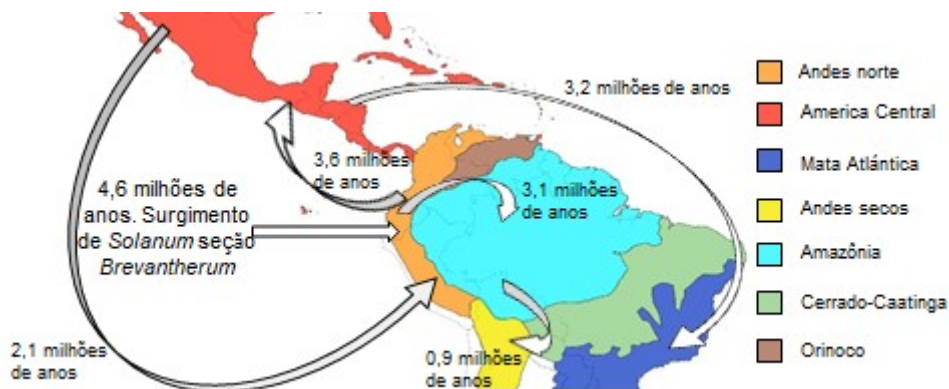


Figura 2. Data e direção dos principais eventos de diversificação das espécies de *Solanum* seção *Brevantherum*. As setas assinalam a origem e o destino do evento de dispersão.

Qual a importância da pesquisa?

Nossos resultados assinalam que a seção *Brevantherum* se originou nos Andes, o que aconteceu a mais ou menos 4,6 milhões de anos atrás e que parece estar relacionado com um período de intensa atividade geológica dessa época. Nós observamos também que a seção *Brevantherum* como era reconhecida não representava um grupo natural. A importância de criar grupos naturais está no fato de que só assim pesquisas de outro tipo fazem sentido. Pesquisas que poderiam por exemplo ajudar no entendimento da complexidade da vida e como ela poderia se comportar em um ou outro cenário de mudanças ambientais, deve levar em consideração processos naturais. Pesquisas como essas são importantes para nossa sobrevivência, já que dependemos da natureza para nos mantermos, enquanto parte dela. Adicionalmente, esta pesquisa poderia ajudar a revelar alguns padrões biogeográficos em outros grupos de plantas com distribuição e tempo de diversificação parecidos. Isto é importante para tomadores de decisão que devem considerar uma área para preservar ou desmatar, por exemplo, pois somente conhecendo a história dos grupos de organismos podemos definir prioridades sobre as áreas baseados em evidências científicas confiáveis.

Autores: Juan D. Tovar, Thiago André, Gregory A. Wahlert, Lynn Bohs, Leandro L. Giacomini.

Instituições

Universidade Federal do Oeste de Pará.

University of California

University of Utah

Financiadores

Coordenação de Pessoal de Nível Superior - CAPES (Brasil)

Fundação Amazônia de Amparo a Estudos e Pesquisas - FAPESPA (Brasil)

Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (Brasil)

National Science Foundation - NSF (E.U.A.)

CAPÍTULO 1

Homoplasy everywhere, coming from the Andes: Phylogenetics and historical biogeography of *Solanum* section *Brevantherum* Seithe (Solanaceae)

Manuscript formatted with the guidelines of the *Molecular Phylogenetics and Evolution* journal

Homoplasy everywhere, coming from the Andes: Phylogenetics and historical biogeography of *Solanum* section *Brevantherum* Seithe (Solanaceae)

Juan D. Tovar^{1*}, Thiago André¹, Gregory A. Wahlert^{2,3}, Lynn Bohs³, Leandro L. Giacomini¹

¹Instituto de Ciências e Tecnologias das Águas and Herbário HSTM, Rua Vera Paz, sn, Santarém, PA, 68040-255, Brazil

²Cheadle Center for Biodiversity and Ecological Restoration, University of California, Harder South, Bldg. 578, Room 1009, Santa Barbara, CA, 93106, USA

³Department of Biology, University of Utah, 257 South 1400 East, Salt Lake City, UT, 84112, USA

*Corresponding author at: Herbário HSTM, Universidade Federal do Oeste do Pará, Rua Vera Paz s/n, Salé, Santarém, PA 68040-255, Brazil.

E-mail addresses: judato89@gmail.com (J.D. Tovar), thiagojandre@gmail.com (T. André), rinorea@gmail.com (G. Wahlert), bohs@biology.utah.edu (L. Bohs), giacomini.leandro@gmail.com (L.L. Giacomini)

Abstract:

Patterns of diversification in Neotropical plants have been studied intensely over the past decades. Most studies have focused on groups that migrated to and radiated into the neotropics, however, with little focus on understanding diversification patterns in indigenous Neotropical groups. This study focuses in *Solanum* sect. *Brevantherum* Seithe, a clade of neotropical nightshade shrubs or treelets defined mostly by terminal long inflorescences, plurifoliate sympodial units and porrect-stellate trichomes. We generated sequences from two nuclear and one plastid marker (ITS, *waxy*, *trnT-F*) to infer phylogenetic relationships under Bayesian and Maximum likelihood approaches. We reconstructed a time-calibrated tree to estimate both the age of main splits and the ancestral range of the lineages. Finally, we

carried out a biogeographic stochastic mapping (BSM) analysis to determine the main processes driving the group to its current distribution. Results show the non-monophyly of the group as previously recognized and high homoplasy of morphological characters traditionally used to circumscribe it. Two main clades named here as Erianthum and Abutiloides are recovered containing the species of section *Brevantherum*. Divergence time analyses suggest that Erianthum and Abutiloides clades split around 4.5 Mya in the Pliocene at northwestern Andean slopes. Two dispersal events are supported in the Erianthum clade: one dispersal to Mesoamerica followed by two colonization events into South America (Atlantic rainforest and Northern Andes), and a second dispersal to lowland Amazonian ecosystems with subsequent colonization back into Andean ecosystems. Within the Abutiloides clade, cladogenetic events were restricted to the Andean region. Our BSM analysis suggests within-area speciation and range expansion as the main processes shaping the extant distribution of species of both clades. Together, both clades could still be recognized as section *Brevantherum* with the exclusion of *Solanum bullatum* Vell. and inclusion of *S. inelegans* Rusby. That implies that the terminal long inflorescence associated with the sympodial branching traditionally used to recognize section *Brevantherum* species, and previously assigned as putative synapomorphies for this group, might have incurred in at least one reversion in *S. inelegans*.

Keywords: Dispersal, Evolution, Nightshades, South America

1. Introduction

There is no doubt that Andean uplift played a determinant role in neotropical plant diversification (Antonelli et al. 2009; Hoorn et al. 2010), probably via the emergence of new environments with extensive opportunities for speciation, leading this region to harbor about 37% of world seed plant species (Antonelli & Sanmartin 2011). Understanding the causes and processes in neotropical plant biogeography is complex, however, because the large continental scale of the region and the environmental heterogeneity within it. As a results, the multiple processes have likely affected plant diversification through time and space. Knowledge on the biogeographic patterns of South American plants was accumulated over the past decades (Prance 1974; Raven & Axelrod 1974; Gentry 1982), but more has been

written about the biogeography of immigrants to South America, or groups that recently radiated in the Neotropics, than about patterns of diversification of indigenous groups that originated in South America and have a long history in the continent (Olmstead 2013).

A well supported phylogeny is the first step for estimating divergence times of lineages, being an important component of molecular evolutionary and biogeographical studies (Ho & Phillips 2009). However, the information provided by a reconstructed phylogeny is limited and there may be inconsistencies between the diversity dynamics inferred from phylogenies and those dynamics inferred from the fossil record (Morlon *et al.* 2011).

The current study focuses in *Solanum* section *Brevantherum* Seithe (Solanaceae, the nightshade family), a historically recognized group within the *Brevantherum* clade sensu Bohs (2005) and Särkinen *et al.* (2013). The section *Brevantherum* was formally established by Seithe (1962) and a taxonomic revision was performed by Roe (1967, 1972) recognizing 27 species. Since his work, four new species have been published and associated with the section. Section *Brevantherum* includes unarmed shrubs or treelets with porrect-stellate trichomes, plurifoliate sympodial units, entire leaves and terminal long pedunculated inflorescences (Fig. 1). This group is distributed from southern United States and the Caribbean to southern Brazil and northern Argentina from sea level to 3500 meters in elevation, and several species tend to behave as ruderal or invasives (Roe 1972). A greater number of species is found in the Andes from Ecuador to Bolivia, with smaller centres of diversity found in the Atlantic rain forest, Amazon basin and mountains of Central America as well as some widely distributed species, with three of them (*S. erianthum* D. Don, *S. mauritianum* Scop. and *S. umbellatum* Mill.) reaching Africa, Australia and Asia as adventive introduced weeds, allegedly being dispersed during the great navigations period (Roe 1972, 1979; Giacomini 2015).

One of the most important taxonomic traits in *Solanum* section *Brevantherum* is the morphology of stellate trichomes, which has been widely used to create species groups and diagnose species (e.g., Roe 1967; 1972). Now it is known, however, that different forms of stellate trichomes are putatively homoplasious in section *Brevantherum* and allies (Giacomini 2015). Despite this, understanding how that and

other morphological traits have evolved within sect. *Brevantherum* could give insights about the evolution and diversification of neotropical clades of the hyperdiverse and economic important genus *Solanum*.

A recent molecular work based on two nuclear and one plastid region established the presence of two main clades in the section and showed the non-monophyly of the group as traditionally recognized (Giacomin 2015). This work excluded *S. bullatum* Vell. as part of section *Brevantherum* and nested *S. inelegans* Rusby in an ambiguous position closely related to members of section *Brevantherum*, but not included in the section in previous treatments.

A comprehensive species-level phylogeny of section *Brevantherum* is needed in order to draw robust conclusions on the biogeographic history of the group. The group is ideal for exploring biogeographic patterns within the Neotropics, because the broad distribution across the region and commonness of species

In this work, we infer species relationships in *Solanum* section *Brevantherum* using a molecular phylogeny, date the events that drove the group to its natural current distribution, and analyze trait evolution.

2. Methods

2.1. Taxon sampling

Plant tissue for DNA extraction was obtained from field work in Brazil, Bolivia, Colombia, Mexico and Peru, as well as from herbaria (HSTM, BHCB, MO, NY, UT, – acronyms according to Thiers 2018; Appendix A1). Available sequences were downloaded from GenBank (from Bohs 2005) and unpublished sequences were obtained from Giacomin (2015) with consent of the author. For species in section *Brevantherum* sensu Roe (1972), material from 24 out of its 27 species was obtained. Moreover, material for species described after his publication (*S. dillonii* S.Knapp, *S. oxapampense* S.Knapp, *S. semotum* M.Nee and *S. verecundum* M.Nee) was also included. Members of *Abutiloides* and *Erianthum* clades, *S. inelegans* and allied clades (e.g., *Bullatum*, *Cernuum*, *Cladotrichum*, *Cordovense*, *Lepidotum*, *Schlechtendalianum*) recovered in Giacomin (2015) were used as the ingroup. Species of *Cyphomandra*, *Dulcamara*, *Geminata*, *Leptostemonum* and *Morelloide*

clades were used as outgroups based on Särkinen *et al.* (2013). A total of 76 accessions were used representing of 54 species, of which 41 species were treated as ingroup and 13 others as outgroups.

2.2. DNA extraction, amplification, sequencing and alignment

Genomic DNA was isolated from silica-gel dried leaf tissue or herbarium material using Qiagen DNeasy Plant mini kit (Qiagen Inc., Valencia, California, EUA). Chloroplast region (*trnT-F*) and nuclear genes (ITS and GBSSI also known as *waxy*) were amplified and sequenced using published primers (Taberlet *et al.* 1991, White *et al.* 1990; Bohs & Olmstead 2001 and Levin *et al.* 2005). PCR conditions and recipes for regions *trnT-F*, ITS and *waxy* followed Bohs & Olmstead (2001), Levin *et al.* (2006) and Levin *et al.* (2005), respectively. Cycle-sequencing reactions used the same primers as in PCR and were visualized on an Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer at the University of Utah HSC Core Research Facility, Salt Lake City, Utah, USA, or at Myleus Biotecnologia, Belo Horizonte, Brazil. Chromatogram files were examined and assembled in a forward-reverse consensus using Sequencher® version 5.4.6. Alignments were made for each marker using MUSCLE algorithm (Edgar 2004) and the resulting matrices were manually checked in MEGA 7 (Kumar *et al.* 2016). Individual sequence assemblies were deposited in GenBank and the combined plastid and nuclear matrix was deposited in TreeBASE (accession number to be add on acceptance).

2.3. Phylogenetic inferences

Phylogenetic inferences followed two methods: first, Maximum likelihood (ML) tree searches were performed using RAxML v. 8 (Stamatakis 2014) in CIPRES Portal (available at <http://phylo.org/>), based on GTR + G1 model, with the assumptions: six reversible substitution rates, invariant gamma rates heterogeneity and 25 categories for gamma rates. Parameters of better fitting models for each dataset were calculated during runs, where each dataset is considered an independent partition and analyzed together. Branch support was evaluated using fast bootstrapping (BS) with 1000 replications.

Second, a Bayesian Inference (BI) was conducted, and a nucleotide evolution model was calculated and selected for each dataset prior to analysis with jmodeltest 2

(Darriba *et al.* 2012), using the Akaike criterion for choosing the best model (Akaike 1974). BI analysis was performed on Mr. Bayes 3.2.6 (Ronquist *et al.* 2012) and implemented in CIPRES using the following options: two independent runs with 4 chains each, starting at a random seed and performing 20 million generations, sampling every 1,000 generations. Resulting trees were summarized in a 50% majority rule consensus retaining 2,000 trees with its posterior probabilities (PP). Under BI, gene trees were generated for each region and visually inspected for incongruence. As not supported incongruence was detected (Appendix A2) and the individual trees differed mainly in resolution, we conducted ML and BI analyses on the combined dataset

2.4. Calibration and divergence time estimation

One secondary calibration was used derived from the comprehensive framework and divergence times for the main clades in *Solanum* provided by Särkinen *et al.* (2013). This point was applied under a normal distribution prior (mean =4.37, SD =0.5). We inferred a time-calibrated maximum clade credibility tree (MCC) under a relaxed lognormal clock model in BEAST 2.5.2 (Bouckaert *et al.* 2014) implemented in CIPRES, using the same combined dataset, a Birth-Death model of speciation and the TN93+I+G substitution model. The MCMC chains ran for 50 million generations and were sampled every 1000 generations. Convergence was accessed using the effective sample size (ESS) values ≥ 200 in Tracer 1.7 (Rambaut *et al.* 2018). The MCC was generated in TreeAnnotator (Rambaut & Drummond 2016) and visualized and edited in FigTree v. 1.4 (Rambaut 2009).

2.5. Ancestral range reconstruction and biogeographical events

Geographic occurrence data were downloaded from the Global Biodiversity Information Facility (GBIF; <http://gbif.org>) and manually checked in QGIS v.3.2 (QGIS Development Team 2018) based in the available monographs and taxonomic literature (e.g. Särkinen *et al.* 2015, Knapp 2010, Nee 1991; 1999, Roe 1967; 1972) as well as online databases (<http://solanaaceasource.org> ; <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>; <http://catalogoplantasdecolombia.unal.edu.co/en>) and virtual herbaria (NY, MEXU). Geographic distributions of the terminal taxa were coded based on environmental discontinuity of Neotropical regions and on extant

Brevantherum clade species distributions as follows: (A) Atlantic Rainforest, (B) Amazon Basin, (C) Orinoco Basin, (D) Dry Andean, (E) Northern Andean, (F) Mesoamerican, and (G) Dry Diagonal; we set the maximum number of areas equal to six.

Historical geographical range was inferred using the package BioGeoBEARS (Matzke 2013) in R (R Core Team 2015) running a pruned version of the MCC restricted to species of Brevatherum clade. BioGeoBEARS implements a maximum likelihood method that include the three most commonly used biogeographic models; DEC (dispersal–extinction– cladogenesis; Ree & Smith 2008), DIVA (dispersal–vicariance analysis; Ronquist 1997) and BayArea (Bayesian Inference of Historical Biogeography for Discrete Areas; Landis *et al.* 2013). Moreover, each model was implemented with the parameter “*j*” accounting for the probability of founder-event speciation. The lower Akaike Information Criterion value was used to select the best model for our dataset (Burnham and Anderson 2002). Uncertainty in estimated ancestral range scenarios are indicated with pie charts, but biogeographic discussion is based on the single scenario with highest likelihood.

Finally, we estimated the number and type of biogeographical events using Biogeographic Stochastic Mapping (BSM) implemented in ‘BioGeoBEARS’ (Matzke 2015) and described in Dupin *et al.* (2016). We conducted BSM on the pruned version of the MCC using a non-time-stratified three-parameter model (DEC+*j*). Event frequencies were estimated by taking the mean and standard deviation of event counts from 50 BSMs.

2.6. Ancestral state reconstruction

We inferred the evolutionary history of six morphological characters: sympodial units, color of ripe fruits, position of corolla at anthesis, presence or absence of axillary leaves, decurrence of leaves bases onto petiole and corolla color. Traits were selected based on their importance to *Solanum* section *Brevantherum* taxonomy. Trichome morphology was not included despite it being taxonomically important in *Solanum*, because trichome morphology is polymorphic in most species of section *Brevantherum* often with 4-5 states per species. Characters were scored from taxonomic works (Knapp 2010, Nee 1991, Roe 1967; 1972) and personal observations, as well as from the Solanaceae Source website

<http://solanaceaesource.org/> Ancestral states were reconstructed on the pruned MCC in R environment using the function `ace` of `ape` package (Paradis *et al.* 2004). The best model was selected based on the Akaike criterion.

3. Results

3.1. *Phylogenetics relationships in Solanum sect. Brevantherum*

Our concatenated aligned matrix comprised 76 accession and 4173 characters and auxiliary statistics can be seen in Table 1. Bayesian inference and ML analyses produced similar results in topology (Fig. 2, Appendix A3), differing only in resolution and support values. The discordance between both methods was restricted mainly to polytomies of species with multiple accessions recovered in the BI and the BI resulting tree is summarized in Figure 2.

Section *Brevantherum* sensu Roe (1972) emerges as a monophyletic group with low support (BS 41; PP 0.67) when *S. bullatum* is excluded and with the inclusion of *S. inelegans* (Fig. 2). Two main clades are recovered within sect. *Brevantherum*. The *Abutiloides* clade (BS 61/PP 0.96, in red in Fig. 2), is composed by Andean species with lepidote scales (*S. oxapampense* Knapp, *S. verecundum* M.Nee and *S. iltisii* Roe) plus *S. abutiloides* (Griseb.) Bitter & Lillo and *S. inelegans*. The *Erianthum* clade is widely distributed and composed by species ranging from Southern United States to Argentina, all of them with porrect-stellate trichomes and the typical terminal inflorescence (BS 97; PP 1; Fig. 2). Our results support some geographical species groupings within the *Erianthum* clade; a Mesoamerican-Andean clade (BS 72; PP 1), an Atlantic rainforest clade (BS 100; PP 1) and a large Amazon-Andean clade (BS 64; PP 1) including the most widespread species (Fig.2).

Among species with multiple accessions, only *S. granulosoleprosum* Sendtn. was recovered as paraphyletic with strong support; Two accessions nested with *S. mauritianum* Scop. (BS 92; PP 1) and other two accessions as sister of these species (BS 83; PP 0.96) (Fig.2). The remaining species with multiple tips were recovered monophyletic or resolution was too poor to assess monophyly.

3.2. *Divergence time and biogeography*

According to the divergence time analysis, the sect. *Brevantherum* split from the other members of *Brevantherum* clade around 4.6 Mya in the Pliocene (95% highest posterior density interval (HPD): 5.6-3.6 Mya; Appendix A4). The median age of the crown *Erianthum* and *Abutiloides* clades, was estimated as 4.5 Mya (95% HPD interval: 5.3-3.5 Mya; Appendix A4). Major split within *Erianthum* clade was estimated to 3.6 Mya for the Amazon-Andean and Atlantic rainforest-Mesoamerican clades (95% HPD interval: 4.6-2.7 Mya; Appendix A4) which diversification began 3.1, 2.6 and 1.7 Mya respectively.

In the BioGeoBears inference the DEC+j model was selected as the best fit model (lnL = -104.0472, AIC=214.1; Table 2). Biogeographic inferences indicate that sect. *Brevantherum* probably originated in the Northern Andean region in the early Pliocene (Fig. 3). The *Erianthum* clade seems to have had two main events of colonization, the first through the Andean region with a posterior dispersion into Amazon basin and a subsequent colonization back into Dry Andean ecosystems (Fig. 3). These species are called here as Amazon-Andean clade. The second event was a dispersion into Mesoamerica around 3.2 Mya with a subsequent colonization of the Atlantic rainforest in Brazil (Fig. 3). Two Andean species (*S. dillonii* S. Knapp and *S. riparium* Pers.) were recovered within Mesoamerican clade, what suggest an event of dispersion from Meso to South America Andes. Nevertheless, the support of internal nodes in this clade are low. In respect to the *Abutiloides* clade, its cladogenetic events were restricted to the Andean region.

3.3. *Biogeographic stochastic mapping*

The BSM analysis suggest dispersal and within-area speciation as the most common events (58% and 38% respectively). The remaining 4% correspond to vicariant events (Table 3). Within the dispersal events, range expansion was more common than founder effect model of speciation (mean of 24 vs. 9; Table 3). Speciation was mainly due to within-area speciation with some sub-set speciation (15 vs. 6 events, respectively; Table 3). Among dispersal events, Northern Andes is the most common source involved in with 30% of the estimated dispersal events (Table 2).

3.4. *Ancestral states reconstruction*

Our state reconstruction do not reveal any morphological characters or character combinations that define the clades recovered in the molecular phylogenetic

analyses (Fig. 4). Diagnostic characters used to circumscribe the section like terminal inflorescence associated with plurifoliate sympodial units are homoplasious and also appeared in *S. bullatum* and allies (Fig. 4). Fruit color also converged many times within this group. However, a discrete pattern of color associated with the species distribution can be detected. For instance, most lowland species with Mesoamerican range of distribution have yellow fruits including *S. umbellatum* Mill. and *S. rugosum* Dunal that belong to the Amazon-Andean clade but reach Mesoamerica (see Roe 1967, 1972). Other characters traditionally used to separate species, like presence of axillary leaves, buds at anthesis, leaf bases and corolla color are clearly convergent (Appendix A5).

4. Discussion

4.1. *Phylogenetics relationships and taxonomic implications*

Our analysis confirms the non-monophyly of sect. *Brevantherum* as treated by Roe (1972) with the exclusion of *S. bullatum* nested with strong support in a different clade, closely related to *S. leucodendron* Sendtn. *Solanum bullatum* was included in sect. *Brevantherum* by its long leaves, plurifoliate sympodial units and terminal inflorescence. Nevertheless, that inclusion seemed forced even for the author that revised the group, who also noticed affinities with *S. leucodendron* (Roe 1972). Here we show with our analysis and dataset that most characters traditionally used to circumscribe sect. *Brevantherum* are homoplasious and new characters must be explored in an attempt to find a possible macromorphological synapomorphic trait. Based on restricted geographic distribution and morphological similarities (see Roe 1967; 1972), it is possible that Mesoamerican species not included in this study (*S. axilifolium* Roe and *S. plumense* Fernald) belong to the Mesoamerican clade, and that the Chaco region species (*S. julocrotonoides* Hassl.) belong to the Atlantic rainforest clade.

The *Abutiloides* clade found here is composed of species associated with Sect. *Brevantherum* with no obvious synapomorphy. The high Andean treelets *S. verecundum*, *S. oxapampense* and *S. iltisii* have lepidote scales, while *S. abutiloides* has a glandular arrangement of porrect-stellate trichomes and cordate blades uniques in the section. Meanwhile, *S. inelegans* lacks the typical terminal inflorescence and plurifoliate sympodial units. In fact, the inclusion of *S. inelegans*

within this clade would change the morphological circumscription of sect. *Brevantherum* as currently recognized (Roe 1967, 1972). One could think that the Abutiloides clade should deserve taxonomic recognition as a group distinct from sect. *Brevantherum* based on the particular morphology of its species. However, our results also allow us to suppose that difoliate sympodial units in *S. inelebens* may have been a reversion within the clade as well as the lepidote scales a homoplasious trait, as it is along the *Brevantherum* clade (see Giacomini 2015). Therefore, Erianthum and Abutiloides clades could still be named as section *Brevantherum*, as the type species (*S. erianthum*) is included.

The case of *S. granulosoleprosum* recovered as paraphyletic merit attention if we take into account that putative hybrids with normal meiotic divisions, rates of 40% fertile pollen and distinctive characters of putative parents, have been reported among other closed related species in sect. *Brevantherum* (Roe 1967). The above could give insights about the role of hybridization in speciation processes within the clade. Yet, in a more conservative point of view, this case could also indicate a cryptic undescribed species and further studies, including a populational sampling should be carried out to draw further conclusions.

4.2. Historical biogeography

The origin of section *Brevantherum* was dated around 4.6 Mya in the early Pliocene, in Northern Andes. This date is strongly related to the most intense peaks of Andean mountain building estimated around 4.5 Mya (Hoorn *et al.* 2010), suggesting that intense orogenic activity could have influenced the emergence of this clade, possibly by the appearance of new environmental niches with opportunities for speciation.

Range expansion and founder effects were proposed by Roe (1979) as the possible and most likely mechanisms of speciation within the group. Our biogeographical and time divergence inferences agree with Roe's (1979) hypothesis by suggesting that main events shaping the extant distribution of section *Brevantherum* were dispersals between South and Mesoamerica (Table 3; Appendix A3). Our dates of dispersals event from South to Mesoamerica seems to be related to Panama isthmus emergence assuming a total enclosure at 2.8 Mya (O'Dea *et al.* 2016). That dispersion is inferred here at 3.2 Mya which raises two possible scenarios. In the first, if Panama land bridge was not completed at 3.3 Mya the most possible colonization

of section *Brevantherum* to Mesoamerica was a founder event over ocean barriers. If we consider that seed dispersal agents of section *Brevantherum* species are birds (Roe 1967, 1979) and bats (Symon 1979, Iudica and Bonaccorso 1997), these possible events of colonization would be within this scenario. Furthermore, many plants and animals had dispersal events over ocean barriers, often crossing gaps much wider than the widest plausible strait separating North and South America (Renner 2004) including transoceanic dispersals in Solanaceae (Olmstead 2013; Dupin *et al.* 2016). As a second alternative scenario, if land bridge is considered to have been completely formed at that date, range expansion is also possible and the continuous land connection between Meso and South America could have facilitated the expansion of current widespread species as well as the migration back into Andean and dispersion toward the Atlantic rain forest when Neotropical rainforests were probably more interconnected than today (Sobral-Souza *et al.* 2015). Yet, as long as the controversy of Panama isthmus formation remains (see Jaramillo *et al.* 2017), both the possible mechanism of dispersion or the expansion remains inconclusive in biogeographic history of section *Brevantherum*.

4.3. Type of events shaping the extant distribution

Dispersal events appear as one of the main drivers in Solanaceae diversity and distribution (Olmstead 2013; Dupin *et al.* 2016). Our BSM analysis also points out the important role of dispersal in shaping the current distribution of *Solanum* section *Brevantherum* (Table 3). Dispersal events are often associated with the possibility of a certain clade to preserve or evolve their niches (Wiens & Donoghue 2004). Niche conservatism has been shown to be related with recently diversified groups in South America (Olmstead 2013), but it may not be a general rule for the entire Neotropics (Antonelli & Sanmartin 2011). Here we suggest that within *Abutiloides* and *Erianthum* clades both processes have occurred with transitions from high altitude cloud forests to dry lowland Andean ecosystems for the *Abutiloides* clade. In respect to the *Erianthum* clade niche evolution, it seems to be determined mainly by the colonization from Andean to Amazon ecosystems (Fig. 3).

Within-area speciation was selected as the second most frequent event type in the BSM analysis. This number of events could be directly related to the scale and size of the regions under consideration (Dupin *et al.* 2016). A great number of these

events are expected if we take into account the number of species that are endemic of one bioregion as defined in this study. Therefore, more restrictive divisions of geographical zones could avoid possible artifacts caused by the area comprehended in this study. However, computational power is a limiting factor in BioGeoBEARS when more than ten areas are used (Matzke 2013).

4.4. Ancestral states reconstruction

Macromorphological homoplasious characters circumscribing taxa have a long history in *Solanum*. For example, the prickles and stellate trichomes have evolved at least two times in the genus (Levin *et al.* 2006). Lepidote scales are convergent in the *Brevantherum* clade (Giacomin 2015). The sect. *Brevantherum* is not an exception, since here we show these useful diagnostic characters as buds at anthesis, presence or absence of axillary leaves, leaf decurrence onto petiole, corolla color and fruit color evolved independently many times among the clades (Appendix A5). Fruit color could be directly associated with dispersal and to find the same colors among clades could be expected, with a dispersal agent acting as so in more than one species, especially if birds play an important role in this case (see Vasconcellos-Neto *et al.* 2009), although they are not treated as having the same importance as bats in *Solanum* dispersal (Symon 1979, Iudica and Bonaccorso 1997). The discrete pattern found here for this trait demands studies nevertheless, to confirm the unknown colors of fruits from some species (see Roe 1967;1972).

A particular and interesting case are the sympodial units, which was inferred as plurifoliate in the last common ancestor between sect. *Brevantherum* and *S. schlechtendalianum* Walp. (Fig. 4). This last species belongs to a clade which most taxa have difoliate sympodia (see Giacomin 2015). A broad character reconstruction and ontogenetic studies including more species from the sister group of sect. *Brevantherum*, could lead to a different inference than presented here, suggesting the plurifoliate sympodia as a novelty in the evolution of the section or confirming the reversion within the *Brevantherum* clade.

Given the above, research on unexplored characters should be conducted to find putative synapomorphies. For instance, Silva *et al.* (2007) isolated the alkaloid Solaparnaine from fruits of *S. asperum* Rich and *S. stipulaceum* Willd. ex Roem. & Schult., what suggests that this compound could be characteristic of sect.

Brevantherum since it was not reported in other species of *Solanum* to date. Seed coat also appears as a promissory character and it was highly diagnostic in allied clades (see Stern *et al.* 2013).

5. Conclusions

Our phylogenetic inference confirms the exclusion of *S. bullatum* as part of section *Brevantherum* as previously proposed by Giacomini (2015). Furthermore, here we resolve *S. inelegans* as being part of this group. Given the above, the morphological circumscription of section *Brevantherum* should be expanded to include *S. inelegans* and its difoliate sympodial units. We also find that most characters used to circumscribe species are highly convergent among clades.

Our study also suggests the importance of the orogenic activity in the Pliocene as well as the Panama land bridge determining the processes that shaped the current distribution of *Solanum* section *Brevantherum*. Moreover, our results could give insights about biogeography of other neotropical plant clades with similar distributions and divergence times.

Given that many species are restricted to microhabitats, future works should include ecogeographic variables and models of niche evolution, since such variables seem to be relevant explaining distribution at smaller scales (Dupin *et al.* 2016, Dupin *et al.* 2019).

Acknowledgements

The authors thank T.E. Almeida (UFOPA, Brazil), A.J.R. Garcia (UNAM, Mexico) and A. Cano and E. Melo (USM, Peru) for assistance in the field. USM and LPB teams are also gratefully thanked for assistance on the collecting permits in Peru and Bolivia. K. Leo and K.L.A. Guimarães assisted laboratory work carried out at the University of Utah and UFOPA respectively. L.R.R. Rodrigues and G. Iketani kindly allowed us to use equipment from their labs at UFOPA.

Funding

This work was supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES, masters fellowship to J. D. Tovar). Grants from FAPESPA/CAPES

(Proc. AUXPE 88881.159124/2017-01), CNPq (479921/2010-5, 427198/2016-0) and NSF (DEB-0316614) allowed this work to be conducted.

Appendix. Supplementary material

Appendix A1. Detailed list of the material used, voucher, geographic origin and GenBank accessions numbers.

Appendix A2. Individual gene trees derived from Bayesian inference

Appendix A3. Maximum likelihood phylogram of concatenate dataset

Appendix A4. Complete chronogram with bars representing 95 % highest posterior density intervals (HPD) of divergence times. Colored clades correspond to: Mesoamerican-Andean clade (green), Atlantic rainforest clade (blue), Amazon-Andean clade (purple) and *Abutiloides* clade (red), (see text and Figure 2).

Appendix A5. Trees derived from trait evolution inference of *Solanum* sect. *Brevantherum*.

6. References

Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. IEEE Transactions on Automatic Control 19: 716–723.

Antonelli A, Sanmartín I. 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? Taxon 60: 403-414

Antonelli A, Nylander JA, Persson C, Sanmmartín I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. PNAS 106 (24): 9749-9754.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0811421106>

Bohs L. 2005. Major clades in *Solanum* based on *ndhF* sequences. In: Keating RC, Hollowell VC, Croat TB (Eds) A festschrift for William G. D’Arcy: the legacy of a taxonomist, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden, Vol. 104. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis. 27–49.

Bohs L, Olmstead RG. 2001. A reassessment of *Normania* and *Triguera* (Solanaceae). Plant systematics and evolution 228: 33–48.

- Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, Vaughan T, Wu C-H, Xie D, Suchard MA, Rambaut A, Drummond AJ. 2014. BEAST 2: A Software Platform for Bayesian Evolutionary Analysis. *PLoS Computational Biology* 10(4): e1003537.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, second ed. Springer, p. 488.
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- Dupin J, Matzke NJ, Särkinen T, Knapp S, Olmstead RG, Bohs L, Smith SD. 2016. Bayesian estimation of the global biogeographical history of the Solanaceae. *Journal of Biogeography* 44 (4): 887–899. doi:10.1111/jbi.12898
- Dupin J, Smith SD. 2019. Integrating historical biogeography and environmental niche evolution to understand the geographic distribution of Datureae. *American Journal of Botany* 106(5): 667–678.
- Edgar RC. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res.* 32, 1792–1797.
- Gentry AH. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69 : 557 – 593 .
- Giacomin LL. 2015. *Solanum* L. clado Brevantherum (Solanaceae): Sistemática e Diversidade. PhD Thesis, Universidade Federal de Minas Gerais, Brazil.
- Ho YW, Phillips JM. 2009. Accounting for Calibration Uncertainty in Phylogenetic Estimation of Evolutionary Divergence Times, *Systematic Biology* 58(3): 367–380. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syp035>
- Hoorn C, Wesselingh FP, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez A, Anderson L., Figueredo J.P, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Särkinen T, Antonelli A. 2010. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science* 330(6006): 927–931. doi:10.1126/science.1194585

- Iudica CA, Bonaccorso FJ. 1997. Feeding of the bat, *Sturnira lilium*, on fruits of *Solanum riparium* influences dispersal of this pioneer tree in forests of northwestern Argentina. *Studies in Neotropical Fauna and Environment* 32: 4-6.
- Jaramillo C, Montes C, Cardona A, Silvestro D, Antonelli A, Bacon CD. 2017. Comment (1) on “Formation of the Isthmus of Panama” by O’Dea *et al.* *Science Advances* 3: e1602321
- Knapp S. 2010. New species of *Solanum* (Solanaceae) from Peru and Ecuador. *PhytoKeys* 1: 33–51. doi: 10.3897/phytokeys.1.659
- Kumar S, Stecher G, Tamura K. 2016. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33 (7): 1870–1874. doi: 10.1093/molbev/msw054
- Landis MJ, Matzke NJ, Moore BR, Huelsenbeck JP. 2013. Bayesian analysis of biogeography when the number of areas is large. *Systematic Biology* 62: 789–804.
- Levin RA, Myers NR, Bohs L. 2006. Phylogenetic relationships among the ‘spiny solanums’ (*Solanum* subgenus *Leptostemonum*, Solanaceae). *Amer. J. Bot.* 93: 157–169.
- Levin RA, Watson K, Bohs L. 2005. A four-gene study of evolutionary relationships in *Solanum* section *Acanthophora*. *American Journal of Botany* 92:603–612.
- Matzke NJ. 2013. BioGeoBEARS: BioGeography with Bayesian (and Likelihood) evolutionary analysis in R Scripts. R package, version 0.2.1, Available at: <http://CRAN.R-project.org/package=BioGeoBEARS> (accessed 1 April 2019)
- Matzke NJ. 2015. Stochastic mapping under biogeographical models. Available at: http://phylo.wikidot.com/biogeobears#stochastic_mapping (accessed 5 April 2019).
- Morlon H, Parsons TD, Plotkin JB. 2011. Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *PNAS* 108 (29): 16327–16332.
- Nee M. 1991. Notes on *Solanum* section *Brevantherum* in Brazil, with description of a new species. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, serie Botânica* 7 (2): 511-520.

Nee M. 1999. Synopsis of *Solanum* in the New World. In: Nee M, Symon DE, Lester RN, Jessop JP (Eds.) Solanaceae IV: Advances in biology and utilization. Royal Botanic Gardens, Kew. 285–333.

O’Dea A, *et al.* 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2 (8). e1600883. doi:10.1126/sciadv.1600883

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.

Paradis E, Claude J, Strimmer K. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* 20: 289–290.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btg412>.

Prance GT. 1974 . Phylogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazonica* 3: 5 – 28 .

QGIS Development Team. 2018. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Available at: <http://qgis.osgeo.org>.

R Core Team. 2015. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for statistical computing, Vienna, Austria. Available at: <http://R-project.org/>.

Rambaut A. 2009. FigTree: Tree figure drawing tool. Available at: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>

Rambaut A, Drummond AJ. 2016. TreeAnnotator Version 2.4.1. Available at: <http://beast.bio.ed.ac.uk/treeannotator>.

Rambaut A, Drummond AJ, Xie D, Baele G and Suchard MA. 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* (67) 5: 901-904. syy032. doi:10.1093/sysbio/syy032.

Raven PH, Axelrod DI. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61 : 539 – 673 .

- Ree RH, Smith SA. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology* 57: 4–14.
- Renner S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International journal of plant sciences* 165: S23–S33
- Roe KE. 1967. A revision of *Solanum* sect. *Brevantherum* in North and Central America. *Brittonia* 19: 353–373.
- Roe KE. 1972. A revision of *Solanum* Section *Brevantherum*. *Brittonia* 24: 239-278.
- Roe KE. 1979. Dispersal and speciation in *Solanum* section *Brevantherum*. In: Hawkes JG, Lester RN, Skelding AD, eds. *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*. London, UK: Academic Press, 563-567.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck J. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 1-4.
- Ronquist F. 1997 Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195–203.
- Särkinen T, Baden M, Gonzáles P, Cueva M, Giacomini LL, Spooner DM, Simon R, Juárez H, Nina P, Molina J, Knapp S. 2015. Listado anotado de *Solanum* L. (Solanaceae) en el Perú. *Revista Peruana de Biología* 22 (1): 3 - 62.
- Särkinen T, Bohs L, Olmstead RG, Knapp S. 2013. A phylogenetic framework for evolutionary study of the nightshades (Solanaceae): a dated 1000-tip tree. *BMC Evolutionary Biology* 13: 214. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-214>
- Särkinen T, George M. 2013. Predicting Plastid Marker Variation: Can Complete Plastid Genomes from Closely Related Species Help? *PLoS ONE* 8 (11): e82266.
- Seithe A. 1962. Die Haararten der Gattung *Solanum* L. und ihre taxonomische Verwertung. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 81: 261-336.
- Sequencher® version 5.4.6 DNA sequence analysis software, Gene Codes Corporation, Ann Arbor, MI, USA.

- Silva TMS, Agra MF, Bhattacharyya J. 2007. Chemotaxonomic investigation of two species of *Solanum* sect. *Brevantherum* Seithe (Solanaceae). *Acta Horticulturae* 745: 295-300 <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2007.745.14>
- Sobral-Souza T, Lima-Ribeiro MS, Solferini VN. 2015. Biogeography of Neotropical Rainforests: past connections between Amazon and Atlantic Forest detected by ecological niche modeling. *Evolutionary Ecology* 29: 643–655. doi:10.1007/s10682-015-9780-9
- Stamatakis A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 30 (9): 1312–13
- Stern S, Bohs L, Giacomini LL, Stehmann JR, Knapp S. 2013. A revision of *Solanum* section *Gonatotrimum* Bitter (Solanaceae). *Systematic Botany* 38(2): 471–496.
- Symon DE. 1979. Fruit diversity and dispersal in *Solanum* in Australia. *Journal of Adelaide Botanical Garden* 1: 321-331.
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1110.
- Thiers B. 2018. 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/> (accessed: 10 December 2018).
- Vasconcelos-Neto J, Albuquerque LB, Silva WR. 2009. Seed dispersal of *Solanum thomasiifolium* Sendtner (Solanaceae) in the Linhares Forest, Espírito Santo state, Brazil. *Acta Botanica Brasilica* 23(4): 1171-1179.
- White TJ, Bruns T, Lee S, Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M, Gelfand D, Sninsky J, White T, eds. *PCR protocols: a guide to methods and applications*. San Diego, CA: Academic Press, 315–322.
- Wiens JJ, Donoghue MJ. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639–644.

Data partition	No. of taxa	Aligned sequence length	Constant characters	PI characters	Implemented model (Jmodeltest selected model)
ITS	75	684	330	168	GTR+I+G (TIM+I+G)
<i>trnT-F</i>	76	1733	1446	99	GTR+G (TVM+G)
<i>waxy</i>	76	1756	1257	263	GTR+G (TRN+G)
Combined	76	4173	3033	530	Mixed

Table 1. Descriptive statistics for each data partition and the combined matrix of all three gene regions (ITS, *trnT-F* and *waxy*).

Model	Par	LnL	d	e	j	AIC
DEC	2	-110.5637	0.046732	3.42E-02	0	225.1
DEC+J	3	-104.0472	0.036	1.00E-12	0.042091	214.1
DIVALIKE	2	-113.2697	0.054884	2.82E-02	0	230.5
DIVALIKE+J	3	-106.768	0.040826	1.00E-12	0.040873	219.5
BAYAREALIKE	2	-112.0329	0.033915	2.35E-01	0	228.1
BAYAREALIKE+J	3	-107.4415	0.031138	1.00E-07	0.068802	220.99

Table 2. Comparative statistics of biogeographic models. Abbreviations: Par= Number of free parameters; LnL= log-likelihood; AIC=Akaike Information Criterion; DEC = Dispersal Extinction Cladogenesis model; DIVALIKE= BioGeoBEARS implementation of DIVA model; BAYAREALIKE= BioGeoBEARS implementation of BayArea model; J= founder-event speciation.

Mode	Type	Mean (SD)	%
Within-area speciation	speciation	15.52 (1.88)	27.13
	speciation-subset	6.1 (2.52)	10.66
Dispersal	Founder events	8.74 (1.74)	15.27
	Range expansions	24.2 (1.55)	42.3
Vicariance	Vicariance	2.64 (1.42)	4.61
Total		57.2 (1.55)	100

Table 3. Summary of biogeographical stochastic mapping counts for *Solanum* sect. *Brevantherum* using the DEC+j model. Mean numbers of the different types of events estimated are shown here along with standard deviations in parentheses.

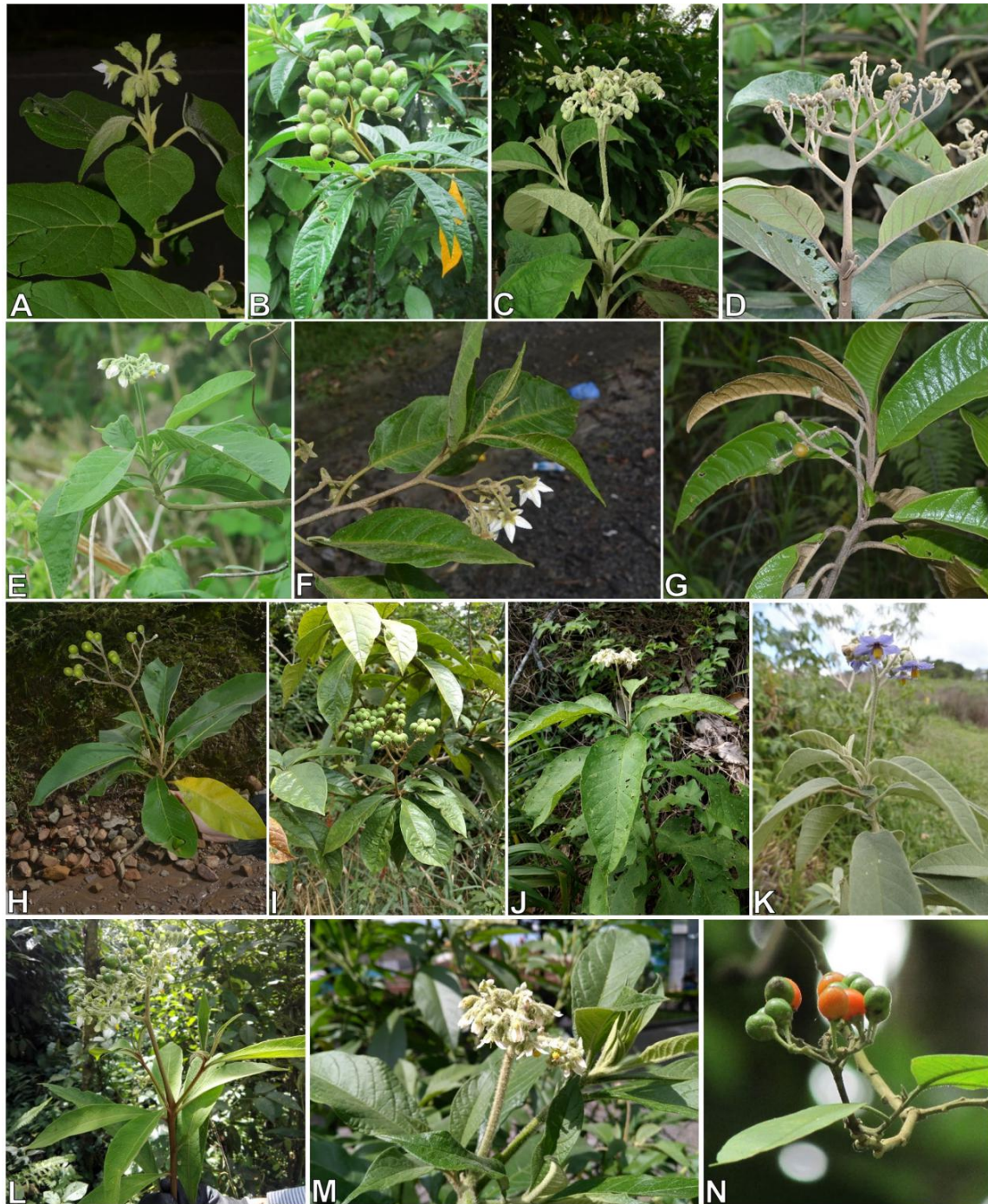


Figure 1. Morphological diversity in *Solanum* section *Brevantherum*. **A**, *S. abutiloides* (Griseb.) Bitter & Lillo; **B**, *S. asperum* Rich.; **C**, *S. bicolor* Willd. ex Roem. & Schult. (photo by: A. Orejuela); **D**, *S. bullatum* Vell.; **E**, *S. hazenii* Britton; **F**, *S. inelegans*; **G**, *S. oxapampense* Knapp; **H**, *S. riparium* Pers.; **I**, *S. rugosum* Dunal; **J**, *S. semotum* M.Nee; **K**, *S. stipulaceum* Willd. ex Roem. & Schult. (photo by: V. sampaio); **L**, *S. trachycyphum* Bitter; **M**, *S. umbellatum* Mill. (photo by: V. H. Grande); **N**, *S. verecundum* M. Nee.

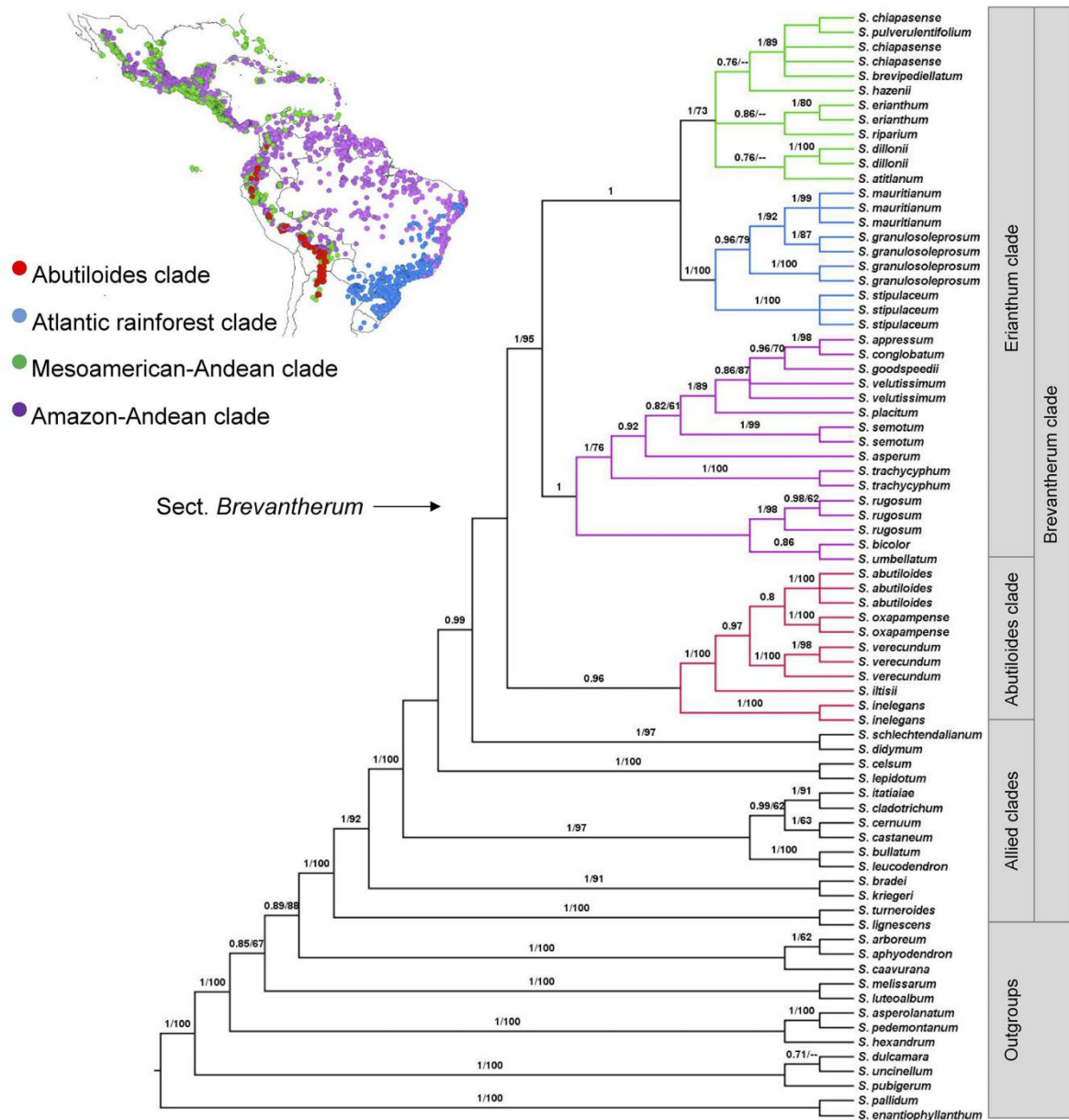


Figure 2. The 50% majority-consensus cladogram from Bayesian analysis of a concatenated data set of ITS, *trnT-F* and *waxy* sequences. Numbers above branches correspond to Bayesian posterior probabilities and bootstrap values respectively. The map on the top left shows the geographic distribution of main clades. The arrow points sect. *Brevantherum*

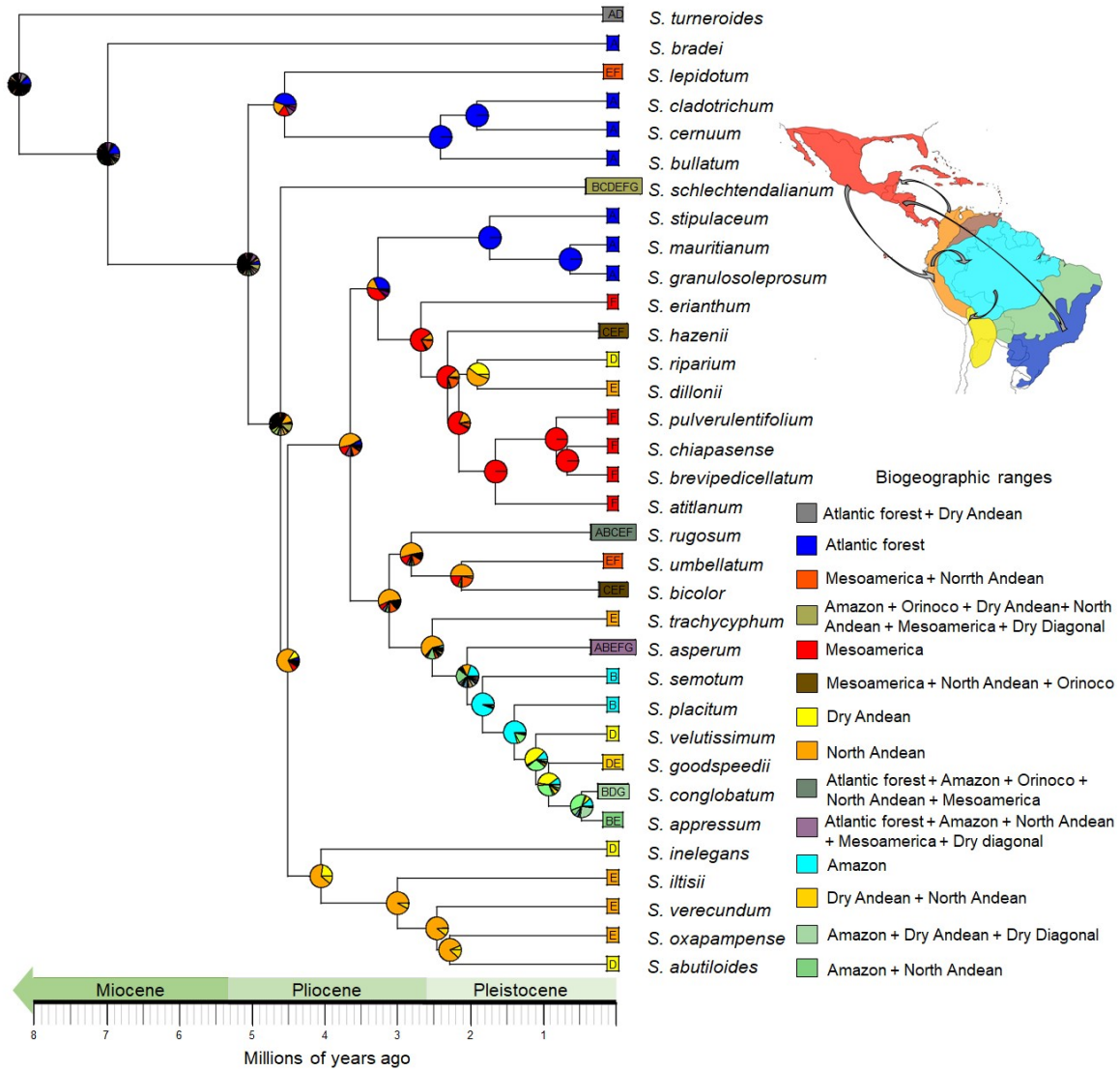


Figure 3. Maximum clade credibility and ancestral range reconstruction analyses. Pie diagrams at nodes reflect the relative probabilities of putative ancestral areas. The bottom right legend shows the single and multiple geographic ranges considered in this study. The map on the upper right represent the areas coded and the directionality of main event within the section *Brevantherum*.

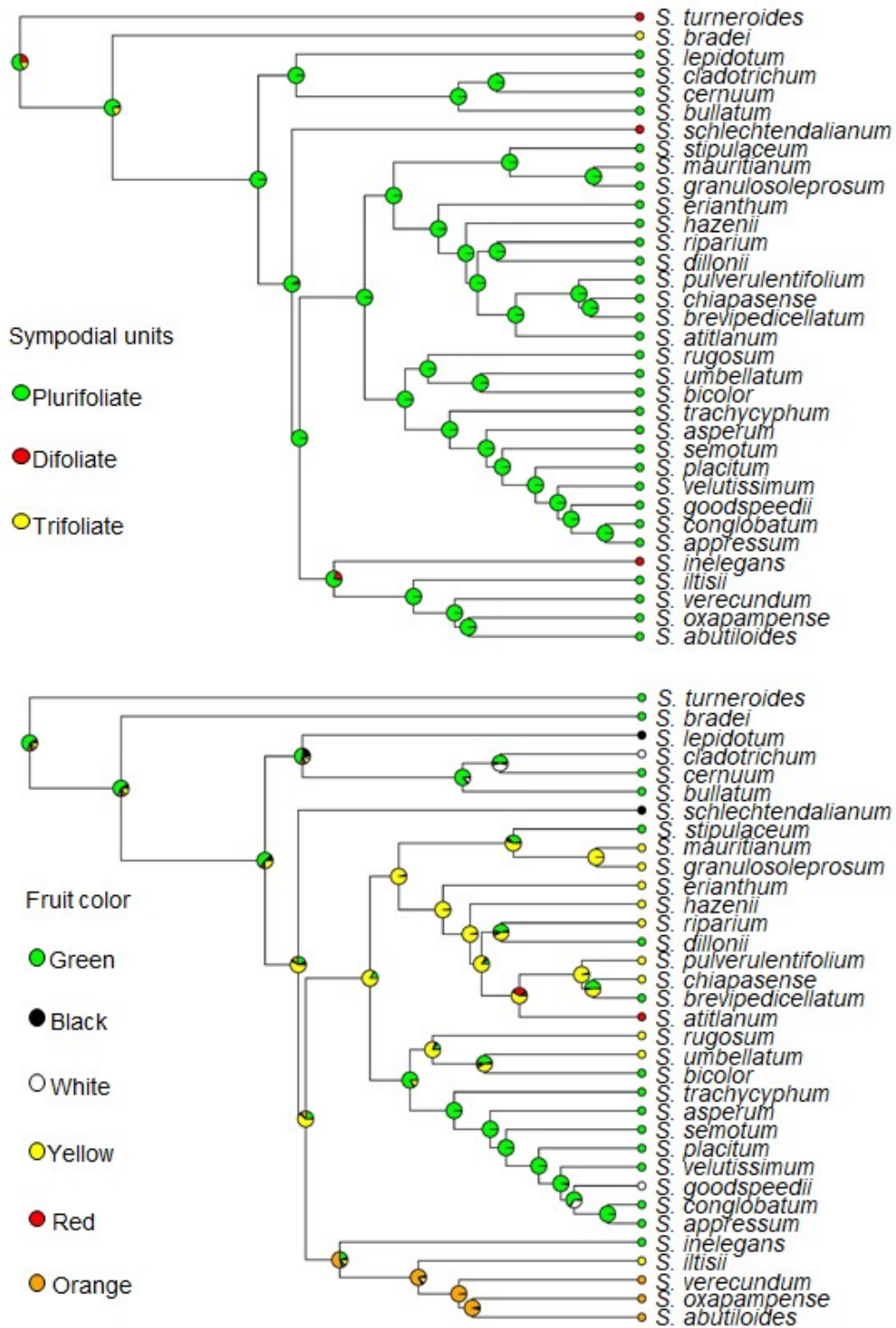


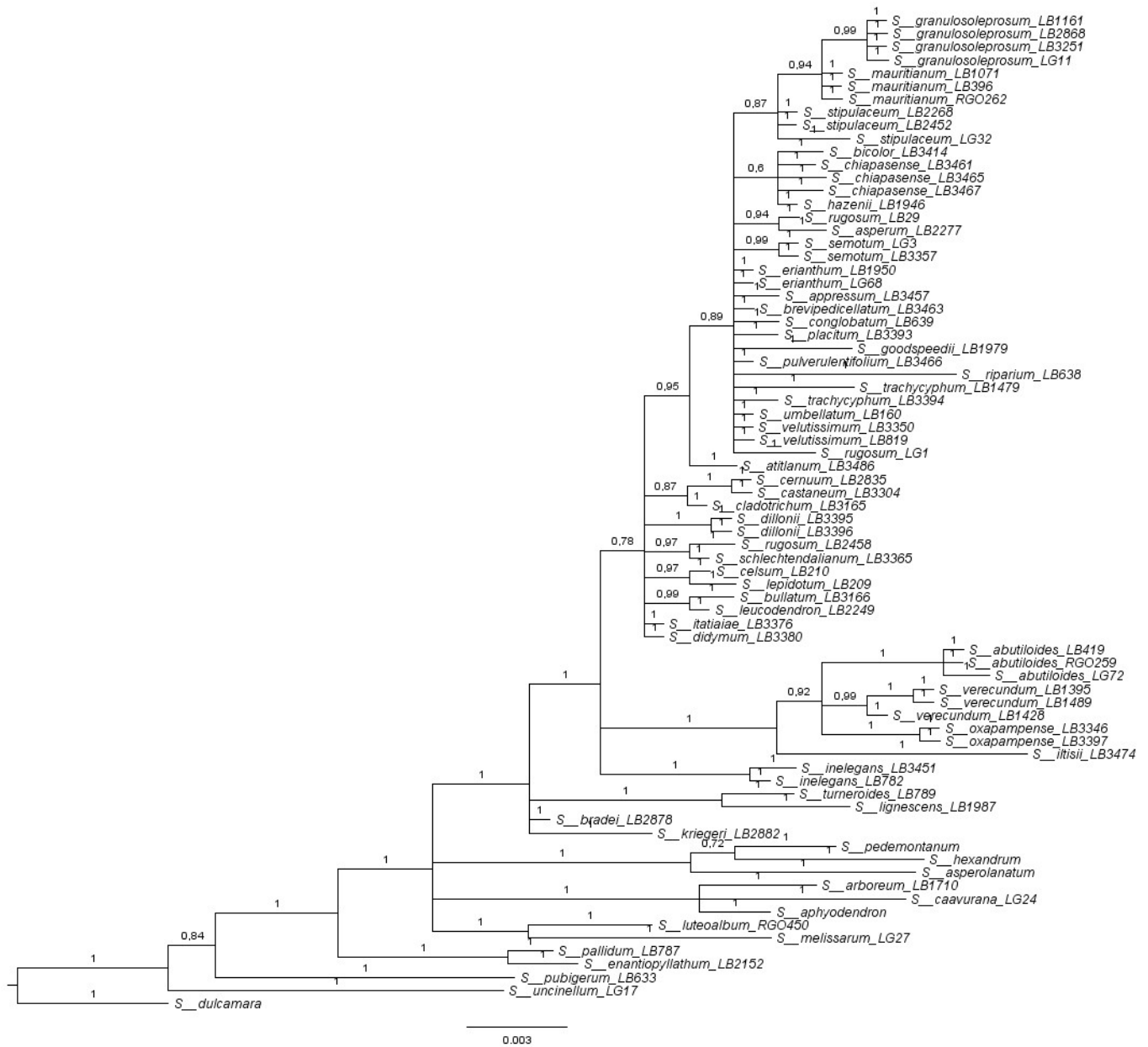
Figure 4. Ancestral state reconstruction of sympodial units and color fruits. Pie at nodes reflect the relative probabilities of putative ancestral states. Circles at tips represent the current state for each species.

Appendix A1. Detailed list of the material used, voucher, geographic origin and GenBank accessions.
 BIRM – cultivated at the University of Birmingham, U.K. NIJ– cultivated at Radboud University,
 Nijmegen, The Netherlands

<i>Solanum abutiloides</i> (Griseb.) [LB419]	M.L. Cipollini 94 (UT)	Cultivated			
<i>Solanum abutiloides</i> (Griseb.) [LG72]	L.L. Giacomini 1756 (BHCB)				
<i>Solanum abutiloides</i> (Griseb.) [RGO259]	R. Olmstead S-73 (WTU)	Cultivated at BIRM	AF244716	AY562948	AY266236
<i>Solanum aphyodendron</i> S. Knapp	R. Olmstead S-92	Colombia	MK412153	DQ169017	DQ180423
<i>Solanum appressum</i> Roe	E. Tepe 2241 (UT)	Peru			
<i>Solanum arboreum</i> L.	L. Bohs 3501 (UT)	Costa Rica			
<i>Solanum asperum</i> L.C. Rich.	M.F. Agra 7007 (JPB)	Brazil			
<i>Solanum atitlanum</i> Roe	W.D. Stevens 28764 (MO)	Nicaragua			
<i>Solanum asperolanatum</i> Ruiz & Pav.	M. Nee 51761 (NY)	Bolivia	GU591058	GU591110	GU590999
<i>Solanum bicolor</i> Willd. ex Roem. & Schult.	A. Orejuela 231 (COL)	Colombia			
<i>Solanum bradei</i> Giacomini & Stehmann	L.L. Giacomini 357 (BHCB)	Brazil			
<i>Solanum brevipedicellatum</i> Roe	L. Bohs 3948 (UT)	Mexico			
<i>Solanum bullatum</i> Vell.	M.F. Agra 7396 (LPB)	Brazil			
<i>Solanum caavurana</i> Vell.	L.L. Giacomini 1846 (BHCB)	Brazil			
<i>Solanum castaneum</i> Carvalho	L.L. Giacomini 1694 (BHCB)	Brazil			
<i>Solanum celsum</i> D'Arcy	L. Bohs 2592 (UT)	Costa Rica	JN542582	JN661837	JN661820
<i>Solanum cernuum</i> Vell.	M.F. Agra 7272 (JPB)	Brazil			
<i>Solanum chiapasense</i> Roe [LB3461]	L. Bohs 3939 (UT)	Mexico			
<i>Solanum chiapasense</i> Roe [LB3465]	L. Bohs 3919 (UT)	Mexico			
<i>Solanum chiapasense</i> Roe [LB3467]	L. Bohs 3930 (UT)	Mexico			
<i>Solanum cladotrichum</i> Vand. ex Dunal	M.F. Agra 7326 (JPB)	Brazil			
<i>Solanum conglobatum</i> Dunal	L. Bohs 2740 (UT)	Bolivia	JN542583	JN661838	JN661821
<i>Solanum didymum</i> Dunal	L.L. Giacomini 1826 (BHCB)	Brazil			
<i>Solanum dillonii</i> S. Knapp [LB3395]	S. Stern 119 (UT)	Peru			
<i>Solanum dillonii</i> S. Knapp [LB3396]	S. Stern 109 (UT)	Peru			
<i>Solanum dulcamara</i> L.	No voucher	Unknown	AF244742	AY996410	AY266231
<i>Solanum enantiophyllum</i> Bitter	V. Flinte s.n. (UT)	Brazil	KT820895	KT820853	KT820809
<i>Solanum erianthum</i> D. Don [LB1950]	L. Barse s.n. (FLAS 216154)	Florida			
<i>Solanum erianthum</i> D. Don [LG68]	L. Bohs 3950 (UT)	Mexico			
<i>Solanum goodspeedii</i> Roe	M. Nee 55211 (NY)	Bolivia			
<i>Solanum granuloseprosum</i> Dunal [LB1161]	L. Bohs 3190 (UT)	Paraguay	JN542588	JN661842	JN661825
<i>Solanum granuloseprosum</i>	M.F. Agra 7240	Brazil			

Dunal [LB2868]	(JPB)				
<i>Solanum granuloseprosum</i>	F. Chiarini 844 (UT)	Argentina			
Dunal [LB3251]					
<i>Solanum granuloseprosum</i>	J.D. Tovar 368	Brazil			
Dunal [LG11]	(HSTM)				
<i>Solanum hazenii</i> Britton	R. Moran 7764 (NY)	Costa Rica			
<i>Solanum hexandrum</i> Vell.	M.F. Agra 7104	Brazil	GU591072	GU591124	GU591018
	(JPB)				
<i>Solanum iltisii</i> Roe	S. Knapp 10345	Peru			
	(BM)				
<i>Solanum inelegans</i> Rusby	L.L. Giacomini 1773	Bolivia			
[LB3451]	(BHCB)				
<i>Solanum inelegans</i> Rusby	M. Nee 51813 (NY)	Bolivia		DQ169032	DQ180432
[LB782]					
<i>Solanum itatiaiae</i> Dusén	L.L. Giacomini 1124	Brazil			
	(BHCB)				
<i>Solanum kriegei</i> Giacomini & Stehmann	L.L. Giacomini 770	Brazil			
	(BHCB)				
<i>Solanum lepidotum</i> Dunal	L. Bohs 2621 (UT)	Costa Rica	JN542590	DQ169035	DQ180486
<i>Solanum leucodendron</i> Sendtn.	J.W. Wesenberg 1017	Rio de Janeiro			
	(RB)				
<i>Solanum lignescens</i> Fernald	J.L. Linares 3536	Mexico	JN542591	JN661844	JN661827
	(MEXU)				
<i>Solanum luteoalbum</i> Pers.	L. Bohs 2337 (UT)	Peru	AF244715	AY562957	DQ180433
<i>Solanum mauritianum</i> Scop	S. Knapp 9802 (BM)	Uganda			
[LB1071]					
<i>Solanum mauritianum</i> Scop	M. Cipollini 44 (UT)	Cultivated			
[LB396]					
<i>Solanum mauritianum</i> Scop	R. Olmstead S-90	Cultivated at		DQ169037	DQ180487
[RGO262]	(WTU)	BIRM			
<i>Solanum melissarum</i> Bohs	M.F. Agra 7381	Brazil			
	(JPB)				
<i>Solanum oxapampense</i> S. Knapp [LG3346]	L.L. Giacomini 1817	Peru			
	(BHCB)				
<i>Solanum oxapampense</i> S. Knapp [LG3397]	E. Tepe 2227 (UT)	Peru			
<i>Solanum pallidum</i> Rusby	M. Nee 51759 (NY)	Bolivia	KT820903	KT820873	KT820824
<i>Solanum pedemontanum</i> M. Nee	L. Bohs 3337 (UT)	Ecuador	GU591084	GU591135	GU591034
<i>Solanum placitum</i> Morton	E. Tepe 2243 (UT)	Peru			
<i>Solanum pubigerum</i> Dunal	No voucher	Cultivated at	KT820	DQ169043	DQ180455
		NIJ (NIJ 904750104)			
<i>Solanum pulverulentifolium</i> Roe	L. Bohs 3933 (UT)	Mexico			
<i>Solanum riparium</i> Pers.	L. Bohs 2734 (UT)	Bolivia			
<i>Solanum rugosum</i> Dunal	M.F. Agra 7089	Brazil			
[LB2458]	(JPB)				
<i>Solanum rugosum</i> Dunal	L. Bohs 3011 (UT)	Costa Rica	JN542598	DQ169046	DQ180490
[LB29]					
<i>Solanum rugosum</i> Dunal [LG1]	L.L. Giacomini 3029	Brazil			
	(HSTM)				
<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	L.L. Giacomini 1302	Brazil			
	(BHCB)				
<i>Solanum semotum</i> M. Nee	A. Arruda 764	Brazil			
[LB3357]	(BHCB)				
<i>Solanum semotum</i> M. Nee	L.L. Giacomini 3045	Brazil			
[LG3]	(HSTM)				
<i>Solanum stipulaceum</i> Roem. & Schult. [LB2268]	M.F. Agra 7014	Brazil			
	(JPB)				
<i>Solanum stipulaceum</i> Roem. &	M.F. Agra 7087	Brazil			

Schult. [LB2452]					
<i>Solanum stipulaceum</i> Roem. & Schult. [LG32]	V. Sampaio 82 (BHCB)	Brazil			
<i>Solanum trachycyphum</i> Bitter [LB1479]	L. Bohs 3341 (UT)	Ecuador			
<i>Solanum trachycyphum</i> Bitter [LB3394]	E. Tepe 2316 (UT)	Peru			
<i>Solanum turneroides</i> Chodat	M. Nee 51716 (NY)	Bolivia	JN542600	DQ169051	DQ180439
<i>Solanum umbellatum</i> Mill.	L. Bohs 2560 (UT)	Costa Rica	JN542601	JN661850	JN661833
<i>Solanum uncinellum</i> Lindl.	J.D. Tovar 320 (TOLI)	Colombia			
<i>Solanum velutissimum</i> Rusby [LB3350]	L.L. Giacomini 1783 (BHCB)	Bolivia			
<i>Solanum velutissimum</i> Rusby [LB819]	M. Nee 51780 (NY)	Bolivia	JN542602	JN661851	JN661834
<i>Solanum verecundum</i> M. Nee [LB1395]	L. Bohs 3381 (UT)	Ecuador			
<i>Solanum verecundum</i> M. Nee [LB1428]	L. Bohs 3324 (UT)	Ecuador			
<i>Solanum verecundum</i> M. Nee [LB1489]	L. Bohs 3361 (UT)	Ecuador			



2. Individual gene tree of the *trnT-F* marker

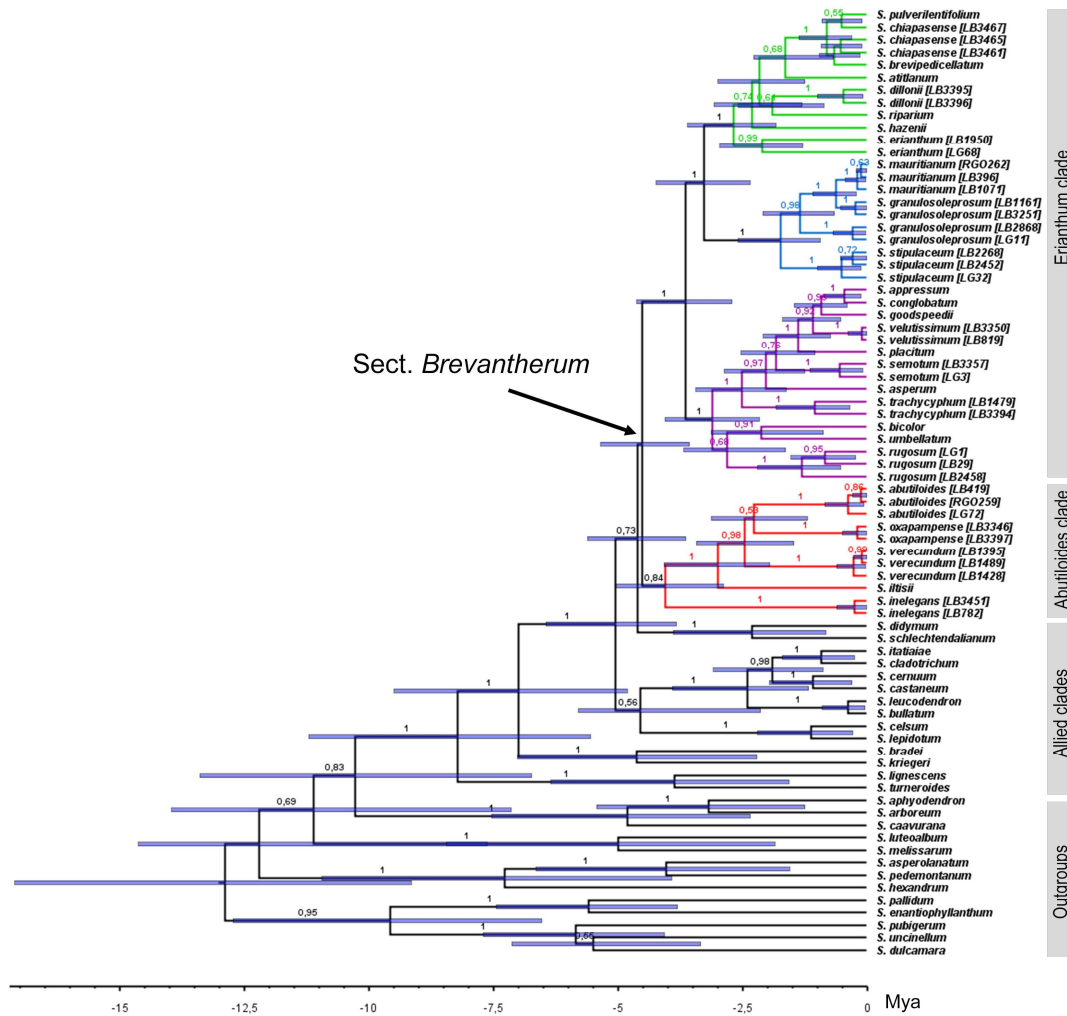


3. Individual gene tree of the waxy marker

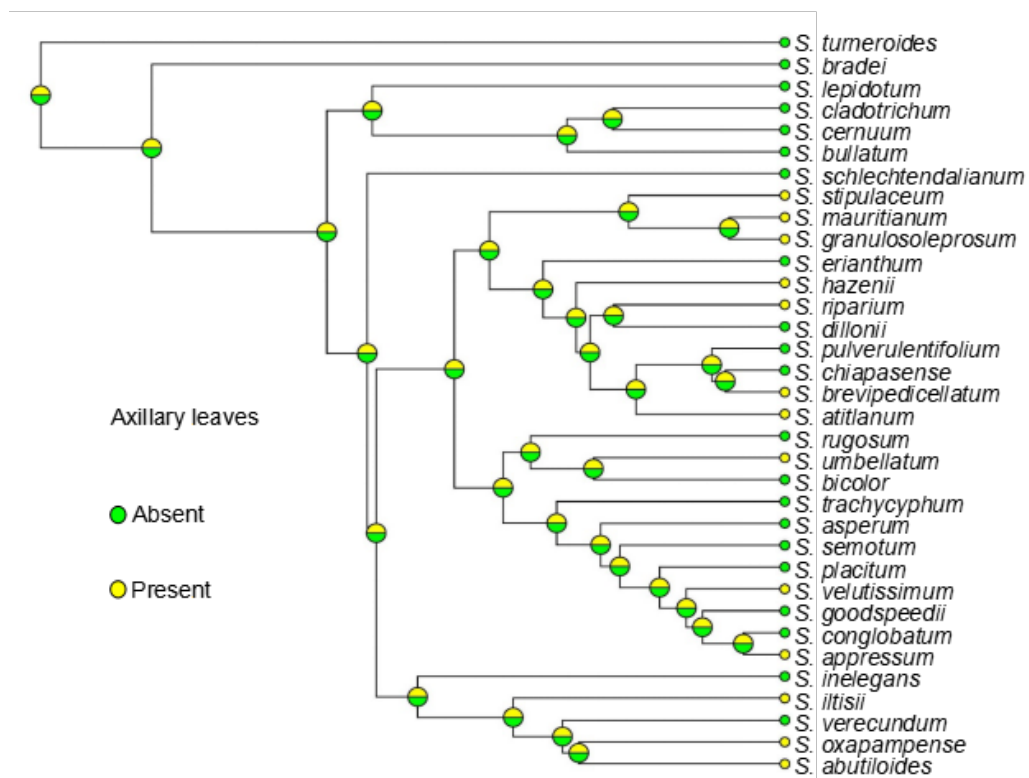
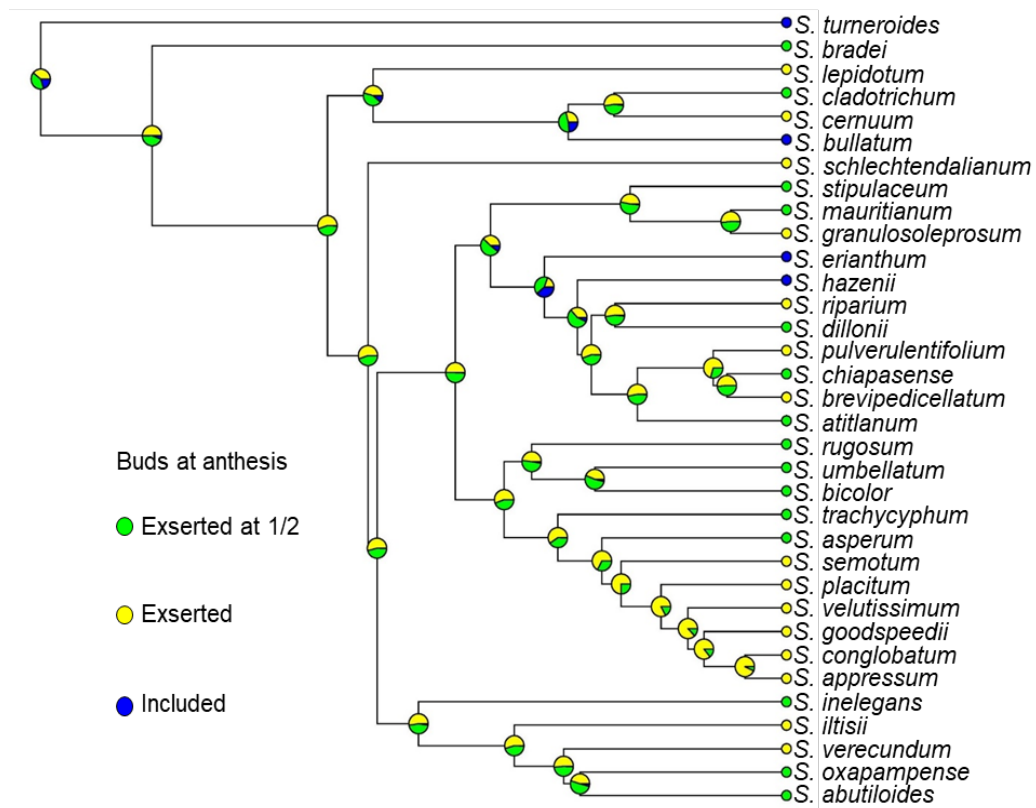
Appendix A3. Maximum likelihood phylogram of concatenated dataset

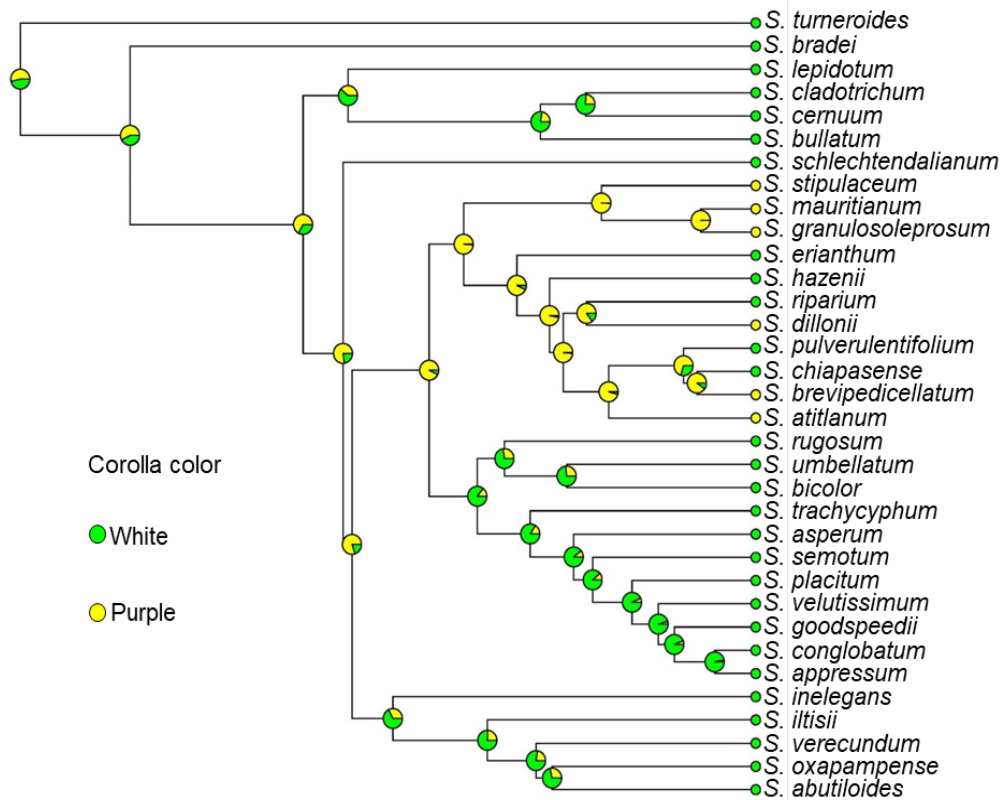
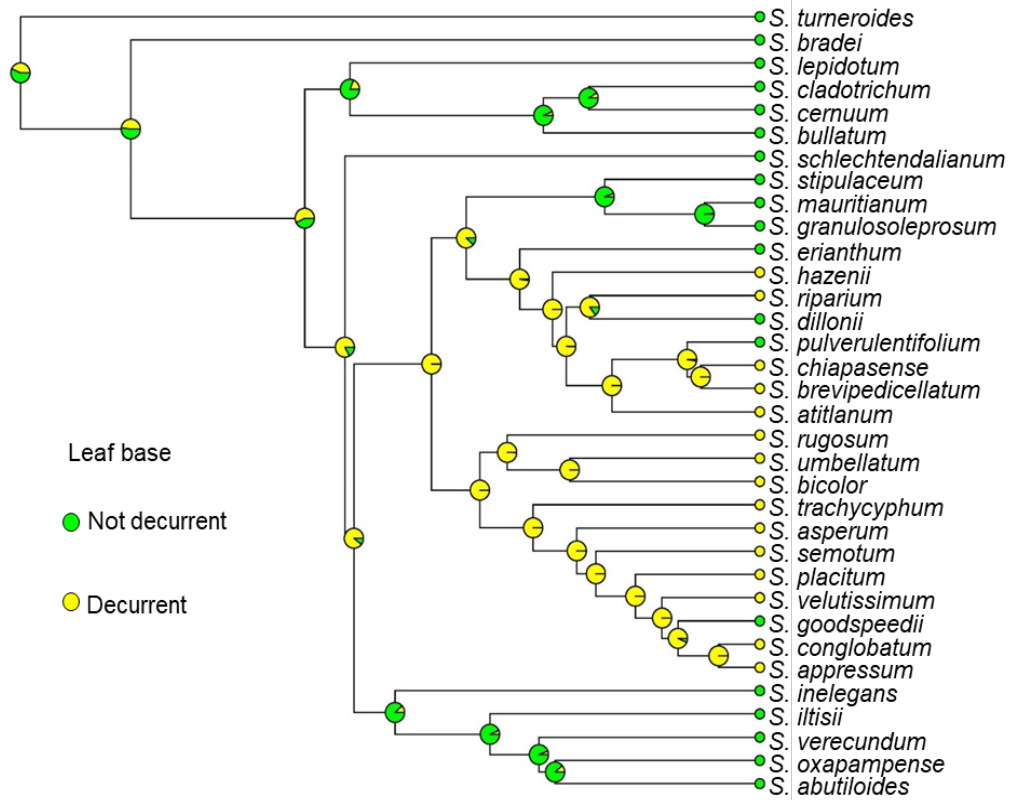


Appendix A4. Complete chronogram with bars representing 95 % highest posterior density intervals (HPD) of divergence times. Colored clades correspond to: Mesoamerican-Andean clade (green), Atlantic rainforest clade (blue), Amazon-Andean clade (purple) and Abutiloides clade (red), (see text and Figure 2).



Appendix A5. Trees derived from trait evolution reconstruction of *Solanum* sect. *Brevantherum*.





CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho apresentamos uma filogenia enriquecida usando dados moleculares da seção *Brevantherum* do gênero *Solanum*. Nossa inferência filogenética confirma a exclusão de *S. bullatum* como parte da seção. Além disso, aqui achamos *S. inelegans* como uma espécie pertencente à este grupo. Diante do exposto, a circunscrição morfológica da seção deve ser expandida para inclusão da última espécie, devendo ser revista.

Este estudo também sugere a importância da atividade orogênica no Plioceno, bem como a ponte terrestre do Panamá, como processos importantes que moldaram a atual distribuição da seção *Brevantherum* do gênero *Solanum*. Além disso, nossos resultados podem auxiliar na compreensão e discussão de padrões biogeográficos de outros clados de plantas neotropicais com distribuição similar e tempos de divergência parecidos.

Também encontramos que a maioria dos caracteres usados para circunscrever espécies evoluíram independentemente muitas vezes dentro do clado. Isso serve como direcionamento para futuras pesquisas que poderiam focar em buscar caracteres que possam suportar o monofiletismo do grupo.

FORMULÁRIO DE AVALIAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
Programa de Pós Graduação em Biodiversidade (PPGBEES)
<http://posgraduacao.ufopa.edu.br/ppgbees>

Identificação da Dissertação

Título

**HOMOPLASY EVERYWHERE, COMING FROM THE ANDES:
PHYLOGENETICS AND HISTORICAL BIOGEOGRAPHY OF
SOLANUM SECTION *BREVANTHERUM* SEITHE
(SOLANACEAE)**

Informações ao revisor

- A dissertação de mestrado é apresentada pelos alunos em até 24 meses de curso e já apresenta-se no formato exigido pelo programa.
- O prazo para avaliação é de 30 dias a partir do recebimento da dissertação em formato digital.
- Comentários, correções e sugestões podem ser feitas diretamente no arquivo do projeto ou em arquivo separado, a sua preferência. No caso dos arquivos PDF, podem ser adicionados comentários em trechos selecionados, por exemplo. O arquivo da dissertação comentada será enviado ao candidato e ao orientador. Este parecer não é enviado ao candidato e orientador.

DA AVALIAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

Art. 57 - A Dissertação será julgada por uma Banca Avaliadora não presencial, que será sugerida pelo orientador e homologada pelo Colegiado, sendo constituída por 3 (três) avaliadores, sendo um deles obrigatoriamente externo ao curso, com título de doutor ou equivalente.

Parágrafo Único – O orientador e o discente encaminharão documento assinado sugerindo 5 (cinco) nomes de possíveis avaliadores pré-contactados, com seus respectivos endereço eletrônico e telefone.

Art. 58 - A avaliação da dissertação será requerida pelo candidato, com o aval do seu orientador, ao Colegiado do Programa, com um mínimo de trinta (30) dias de antecedência da data de defesa pretendida.

§ 1º – Para requerer avaliação da dissertação, o aluno deve apresentar comprovação de submissão de ao menos um artigo como primeiro autor, em co-autoria com orientador (ou orientador e co-orientador quando for o caso) em periódico avaliado pela CAPES, no sistema Periódico Qualis, nível B3 ou superior, na área do Programa.

§ 2º – O aluno deverá entregar ao Colegiado junto ao requerimento de avaliação, um arquivo digital da dissertação, para que seja encaminhada aos membros da Banca Examinadora.

Art. 59 - O Acadêmico que comprovar o aceite ou publicação de pelo menos um artigo resultante da sua dissertação, como primeiro autor, em co-autoria com orientador (ou orientador e co-orientador quando for o caso) em periódico avaliado pela CAPES, no sistema Periódico Qualis, nível A2 ou superior, na área do Programa, será dispensado da avaliação da dissertação, cabendo ao discente apenas a apresentação pública do trabalho conforme Art. 65 desse regimento.

DA APROVAÇÃO OU REPROVAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

Art. 62 - Cada avaliador emitirá um parecer e indicará se a dissertação está Aprovada (A), Aprovada com Correções (AC), Necessita Revisão (NR) ou Reprovada (R).

I - Aprovado: indica que o revisor aprova a dissertações em correções ou com correções mínimas;

II - Aprovado com Correções: indica que o avaliador aprova o projeto com correções extensas,mas que a dissertação não precisa retornar ao avaliador para reavaliação;

III - Necessita Revisão: indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão da dissertação antes de emitir uma decisão final;

IV - Reprovado: indica que a dissertação não é adequada, nem com modificações substanciais.

§ 1º - O Programa preservará o anonimato dos avaliadores da dissertação, exceto se o avaliador optar por se identificar na ficha de avaliação encaminhada ao discente e seu orientador.

Art. 63 – O Acadêmico será considerado aprovado caso ao menos dois membros avaliadores emitirem parecer pareceres A ou AC.

Art. 64 – Em caso de reprovação poderá ser concedida, por recomendação dos avaliadores, uma segunda oportunidade ao candidato que, num período máximo de 30 (trinta) dias, a contar da data da avaliação, deverá submeter ao Colegiado a nova versão da dissertação para avaliação.

Parágrafo único – Em caso da não entrega da nova versão da dissertação à Secretaria do Programa no prazo estabelecido ou em caso de reprovação nesta segunda chance, o estudante será automaticamente desligado do curso.

Art. 65 - O Acadêmico que teve sua dissertação aprovada deverá apresentá-la em sessão pública com duração de 40-50 minutos, no prazo máximo de vínculo com o curso, ou seja, 24 meses desde o ingresso."

Comentários à coordenação do PPGBEES:

Dissertação que aborda a evolução de uma seção do gênero *Solanum* no Neotropico através de abordagens filogenéticas e biogeográficas, além da análise de evolução de caracteres morfológicos.

Como projeto acredito que este trabalho esteja dentro do escopo de uma pós-graduação moderna e parablenizo o aluno e orientadores ela escolha e abordagem do trabalho. Como resultado final vejo grandes possibilidades de publicação em periódico de alto impacto na área de Biodiversidade.

Todos os meus comentários encontram-se no pdf revisado, encaminhado junto a este parecer. Fico a disposição para contato caso algum ponto não tenha ficado clado nos meus comentários no corpo do trabalho.

Avaliação final do projeto de dissertação de mestrado

I - Aprovado (x)

indica que o revisor aprova a dissertações em correções ou com correções mínimas

Considero que as minhas colocações no corpo do trabalho não envolvam a reescrita do trabalho, sendo mais de cunho teórico sobre alguns pontos das análises. É

necessária uma última revisão com relação a pontuação e espaçamentos ao longo do texto, assim como o pareamento das palavras chave entre os dois idiomas.

II - Aprovado com Correções ()

indica que o avaliador aprova o projeto com correção extensas,mas que a dissertação não precisa retornar ao avaliador para reavaliação

III - Necessita Revisão ()

indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que avaliador quer reavaliar a nova versão da dissertação antes de emitir uma decisão final

IV - Reprovado ()

indica que a dissertação não é adequada, nem com modificações substanciais

Identificação do membro da banca: DR. ERIC DE CAMARGO SMIDT (UFPR)

Deseja identificar-se ao candidato e orientador(es): (X) Sim () Não

Data: 16/07/2019

Assinatura:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Eric de Camargo Smidt', written in a cursive style.

FORMULÁRIO DE AVALIAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO
Programa de Pós Graduação em Biodiversidade (PPGBEES)
<http://posgraduacao.ufopa.edu.br/ppgbees>

Identificação da Dissertação

Título

**HOMOPLASY EVERYWHERE, COMING FROM THE ANDES:
PHYLOGENETICS AND HISTORICAL BIOGEOGRAPHY OF
SOLANUM SECTION *BREVANTHERUM* SEITHE
(SOLANACEAE)**

Informações ao revisor

- A dissertação de mestrado é apresentada pelos alunos em até 24 meses de curso e já apresenta-se no formato exigido pelo programa.
- O prazo para avaliação é de 30 dias a partir do recebimento da dissertação em formato digital.
- Comentários, correções e sugestões podem ser feitas diretamente no arquivo do projeto ou em arquivo separado, a sua preferência. No caso dos arquivos PDF, podem ser adicionados comentários em trechos selecionados, por exemplo. O arquivo da dissertação comentada será enviado ao candidato e ao orientador. Este parecer não é enviado ao candidato e orientador.

DA AVALIAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

Art. 57 - A Dissertação será julgada por uma Banca Avaliadora não presencial, que será sugerida pelo orientador e homologada pelo Colegiado, sendo constituída por 3 (três) avaliadores, sendo um deles obrigatoriamente externo ao curso, com título de doutor ou equivalente.

Parágrafo Único – O orientador e o discente encaminharão documento assinado sugerindo 5 (cinco) nomes de possíveis avaliadores pré-contactados, com seus respectivos endereço eletrônico e telefone.

Art. 58 - A avaliação da dissertação será requerida pelo candidato, com o aval do seu orientador, ao Colegiado do Programa, com um mínimo de trinta (30) dias de antecedência da data de defesa pretendida.

§ 1º – Para requerer avaliação da dissertação, o aluno deve apresentar comprovação de submissão de ao menos um artigo como primeiro autor, em co-

autoria com orientador (ou orientador e co-orientador quando for o caso) em periódico avaliado pela CAPES, no sistema Periódico Qualis, nível B3 ou superior, na área do Programa.

§ 2º – O aluno deverá entregar ao Colegiado junto ao requerimento de avaliação, um arquivo digital da dissertação, para que seja encaminhada aos membros da Banca Examinadora.

Art. 59 - O Acadêmico que comprovar o aceite ou publicação de pelo menos um artigo resultante da sua dissertação, como primeiro autor, em co-autoria com orientador (ou orientador e co-orientador quando for o caso) em periódico avaliado pela CAPES, no sistema Periódico Qualis, nível A2 ou superior, na área do Programa, será dispensado da avaliação da dissertação, cabendo ao discente apenas a apresentação pública do trabalho conforme Art. 65 desse regimento.

DA APROVAÇÃO OU REPROVAÇÃO DA DISSERTAÇÃO

Art. 62 - Cada avaliador emitirá um parecer e indicará se a dissertação está Aprovada (A), Aprovada com Correções (AC), Necessita Revisão (NR) ou Reprovada (R).

I - Aprovado: indica que o revisor aprova a dissertações em correções ou com correções mínimas;

II - Aprovado com Correções: indica que o avaliador aprova o projeto com correções extensas, mas que a dissertação não precisa retornar ao avaliador para reavaliação;

III - Necessita Revisão: indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que o avaliador quer reavaliar a nova versão da dissertação antes de emitir uma decisão final;

IV - Reprovado: indica que a dissertação não é adequada, nem com modificações substanciais.

§ 1º - O Programa preservará o anonimato dos avaliadores da dissertação, exceto se o avaliador optar por se identificar na ficha de avaliação encaminhada ao discente e seu orientador.

Art. 63 – O Acadêmico será considerado aprovado caso ao menos dois membros avaliadores emitirem parecer pareceres A ou AC.

Art. 64 – Em caso de reprovação poderá ser concedida, por recomendação dos avaliadores, uma segunda oportunidade ao candidato que, num período máximo de 30 (trinta) dias, a contar da data da avaliação, deverá submeter ao Colegiado a nova versão da dissertação para avaliação.

Parágrafo único – Em caso da não entrega da nova versão da dissertação à Secretaria do Programa no prazo estabelecido ou em caso de reprovação nesta segunda chance, o estudante será automaticamente desligado do curso.

Art. 65 - O Acadêmico que teve sua dissertação aprovada deverá apresentá-la em sessão pública com duração de 40-50 minutos, no prazo máximo de vínculo com o curso, ou seja, 24 meses desde o ingresso."

Comentários à coordenação do PPGBEES:

A dissertação atende completamente os requisitos para obtenção do título de mestre pelo aluno. O trabalho é de ótima qualidade e, provavelmente, será aceito para publicação em uma boa revista.

A introdução geral é bem escrita e de fácil compreensão e deve ser utilizada para divulgação científica.

Sugiro que sejam incluídos na versão final da dissertação todos os arquivos do material suplementar. Infelizmente não pude analisá-los, pois não estavam no documento enviado.

Poucas sugestões são recomendadas, segue abaixo:

Segundo parágrafo da introdução na frase *Since his work, four new species have been published and associated with the section*. Sugiro incluir a citação dos artigos onde estas espécies foram publicadas.

Sugiro que em todo o texto quando a seção for citada seja incluído o nome completo dela, ou seja, *Solanum section Brevantherum* ou *S. sect. Brevantherum*. Também deve ser padronizado se vai utilizar sect.. abreviado ou section.

Amazon-Andean clade – não me parece um bom nome para este clado, que possui ampla distribuição.

Sugiro destacar a posição de *S. bullatum* e *S. inelegans* na árvore da figura 2, para que o leitor localize a posição dos dois táxons rapidamente.

A utilização de caracteres homoplásticos para definir grupos taxonômicos nem sempre é um problema, desde que claramente identificados como sinapomorfias homoplásticas. Creio que será quase impossível obter caracteres morfológicos não homoplásticos (autapomorfias) para definir grupos dentro de *Solanum*. Simpleisiomorfias sim são um problema na circunscrição de grupos. Sugiro que o aluno pense nisto e reveja algumas frases do texto.

Sugiro a inclusão do material suplementar no arquivo final da dissertação.

Giacomin et al. 2015 (citado nas conclusões) não parece na referências, acredito que o correto seja Giacomin (2015). O mesmo acontece na primeira linha da página 25. Sugiro rever se todas as referências estão corretas.

Parabéns ao aluno e aos orientadores pelo belo trabalho.

Avaliação final do projeto de dissertação de mestrado

I - Aprovado (X)

indica que o revisor aprova a dissertações em correções ou com correções mínimas

II - Aprovado com Correções ()

indica que o avaliador aprova o projeto com correção extensas,mas que a dissertação não precisa retornar ao avaliador para reavaliação

III - Necessita Revisão ()

indica que há necessidade de reformulação do trabalho e que avaliadorquer reavaliar a nova versão da dissertação antes de emitir uma decisão final

IV - Reprovado ()

indica que a dissertação não é adequada, nem com modificações substanciais

Identificação do membro da banca: Rafaela Campostrini Forzza

Deseja identificar-se ao candidato e orientador(es): (X) Sim () Não

Data: 14 de julho de 2019

Assinatura:



DISSERTATION EVALUATION FORM
Graduate Program in Biodiversity (PPGBEES)
<http://posgraduacao.ufopa.edu.br/ppgbees>

Dissertation Identification

Title

Homoplasly everywhere, coming from the Andes: Phylogenetics and historical biogeography of *Solanum* section *Brevantherum* Seithe (Solanaceae)

Review Instructions

- **The dissertation is presented by students up to two years of enrollment.**
- **Evaluation deadline is of 30 days from receiving the invitation.**
- **Comments, corrections and suggestions can be made directly within the dissertation file. This form is not shared with the student nor the adviser.**
- **The general introduction of this dissertation is an extended abstract for a wider audience. If this dissertation is approved, this introduction will be featured online for outreach purposes.**

Comments addressed to the program coordination (optional)

Final recommendation

I - Approved ()

indicates that the reviewer fully approves the dissertation without corrections or with minimum corrections

II - Approved with Corrections (X)

indicates that the reviewer approves with minor appointed corrections, but the dissertation does not need to return for a second review

III - Major Review ()

indicates there is a significant need to rewrite the dissertation, and that the reviewer wants to receive a second, reviewed, version to make a final decision

IV - Failed ()

indicates that the dissertation is not fit for a masters degree

Reviewer

Name: Rocío Deanna

Date: July 16th, 2019

Signature:

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Rocio Deanna', written over a horizontal line.