UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES

JÚLIA SOUSA SIQUEIRA

SISTEMÁTICA DO CLADO *Pachira* EXTRA-AMAZÔNICO (BOMBACOIDEAE, MALVACEAE)

Mogi das Cruzes, SP

2024

UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES

JÚLIA SOUSA SIQUEIRA

SISTEMÁTICA DO CLADO *Pachira* EXTRA-AMAZÔNICO (BOMBACOIDEAE, MALVACEAE)

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação da Universidade de Mogi das Cruzes dos requisitos para obtenção do grau de Mestre em Biotecnologia.
Área de concentração: Biotecnologia aplicada a recursos naturais e agronegócios.

Profa. Orientadora: Dra. Marília Cristina Duarte

Coorientadora: Dra. Vania Nobuko Yoshikawa

Mogi das Cruzes, SP

2024

FINANCIAMENTO





Ficha catalográfica
Universidade de Mogi das Cruzes - Biblioteca Central

Siqueira, Júlia Sousa
S618s Sistemática do clado pachira extra-amazonico (Bombacoideae, nalvaceae) / Júlia Sousa Siqueira. -- Mogi das Cruzes, SP: Universidade de Mogi das Cruzes, 2024.
165 f. : il.

Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) -- Universidade de Mogi das Cruzes, 2023.
Orientação: Profa. Dra. Marília Cristina Duarte
Coorientação: Profa. Dra. Vania Nobuko Yoshikawa

1.Filogenia 2. Filogeografia/classificação 3. Clado Pachira 4. Bombacaceae I. Duarte, Marília Cristina II. Universidade de Mogi das Cruzes III. Título

CDD 606.603

Elaborada por Maria Cristina Alves Silva Xavier – CRB-8/10077

ATAS

ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE APRESENTAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOTECNOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES

Às quatorze horas do dia vinte e oito de fevereiro de dois mil e vinte e quatro, pela Universidade de Mogi das Cruzes, realizou-se a defesa de dissertação intitulada: "SISTEMÁTICA DO CLADO PACHIRA EXTRA-AMAZÔNICO (BOMBACOIDEAE, MALVACEAE)", para obtenção do grau de mestre pelo(a) candidato(a) **Júlia Sousa Siqueira**. Tendo sido o número de créditos alcançados pelo(a) mesmo(a) no total de 48 (quarenta e oito), a saber: 24 unidades de crédito em disciplinas de pós-graduação e 24 unidades de crédito no preparo da dissertação, o(a) aluno(a) perfaz assim os requisitos para obtenção do grau de mestre. A comissão examinadora estava constituída dos senhores professores doutores: Marília Cristina Duarte, e Renata Jimenez de Almeida-Scabbia, da Universidade de Mogi das Cruzes, e Matheus Colli-Silva, do Royal Botanic Gardens, Kew. Sob a presidência da primeira, como orientadora da dissertação. A sessão pública da defesa da dissertação foi aberta pela senhora presidenta da comissão que apresentou o(a) candidato(a). Em seguida o(a) candidato(a) realizou uma apresentação oral da dissertação. Ao final da apresentação da dissertação, seguiram-se as arguições pelos membros da comissão examinadora. A seguir a comissão, em sessão secreta, conforme julgamento discriminado por cada membro, considerou o(a) candidato(a)

aprovada (aprovado(a)/reprovado(a)) por unanimidade (unanimidade/maioria)

Mogi das Cruzes, 28 de fevereiro de 2024.

Comissão Examinadora	Julgamento
Prof. Dr. Matheus Colli-Silva	Aprovada (aprovado(a) / reprovado(a))
Profª Drª Renata Jimenez de Almeida-Scabbia	aprovada (aprovado(a) / reprovado(a))
Profª Drª Marília Cristina Duarte	aprovada (aprovado(a) / reprovado(a))

Aos meus país e à Marília Cristina Duarte,

Dedico

Agradecimentos

É com imensa gratidão que apresento esse trabalho desenvolvido ao longo de intensos dois anos repletos de esforço, dedicação, alegria e muito companheirismo. Muitas pessoas participaram dessa jornada e assim como eu, tornaram possível a conclusão desse trabalho que tem todo meu carinho, assim, agradeço:

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES 88887.712153/2022-00).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 2019/27132-0) pelo auxílio concebido a Dra. Vania Nobuko Yoshikawa o qual forneceu materiais para a parte molecular do estudo.

À Universidade de Mogi das Cruzes (UMC) onde estive presente desde o início da minha formação.

À minha orientadora Dra. Marília Cristina Duarte. Desde meu segundo ano de faculdade, quando entrei para o LSV, sempre me deu atenção e suporte (me lembro da primeira vez que fui falar com você, eu não sabia com o que gostaria de trabalhar, mas tinha certeza de que envolvia plantas). Me apoiou em todas as etapas da minha formação como pesquisadora desde a iniciação científica, me ensinou a levar o trabalho com mais leveza e me fez entender que está tudo bem perguntar e ter dúvidas. Sou extremamente grata pela oportunidade de fazer parte da história de *Pachira*. Obrigada por sempre confiar no meu trabalho e ser um exemplo completo.

À minha coorientadora, Vania Nobuko Yoshikawa. Assim que entrei no LSV, tive a recepção da Vania, que desde a iniciação científica me orientou e esteve comigo em praticamente todos os dias em que eu estive no laboratório, sempre tirando minhas dúvidas e me guiando a cada etapa dos projetos de IC e Mestrado. Além disso (que já é muita coisa), agradeço a companhia e ensinamentos durante as visitas aos herbários, expedições de campo, congresso, elaboração de monografias, análises e principalmente a parceria no big projeto de *Pachira*.

À Dra. Flávia Pezzini. Agradeço pelos tutoriais de análises que me foram passados através da Vania, pela enorme contribuição ao artigo que está em andamento e pela conversa na Ilha do Combu no Pará durante o Congresso. Me motivou a buscar coisas que para mim pareciam ser impossíveis.

Ao Dr. Otávio L. M. Silva. Ter feito sua disciplina de Reconstruções Filogenéticas foi uma das bases para o desenvolvimento desse trabalho. Sou grata por todo o aprendizado e pela contribuição para o meu amadurecimento para apresentar trabalhos na pós-graduação.

Ao Dr. Carlos D. M. Ferreira. Pela recepção no herbário RB no Rio de Janeiro, pelo papo sobre *Pachira glabra*, pela excursão no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e principalmente pelo fornecimento das imagens de *Pachira calophylla* que tornou possível a delimitação proposta neste estudo.

Aos curadores e funcionários de todos os herbários visitados. Ao Dr. Luciano Paganucci, Elaine Miranda e Teonildes Nunes pela recepção no herbário HUEFS, acompanhamento e permissão para retirada de amostras e empréstimos de exsicatas.

Aos que contribuíram para algumas das coletas realizadas. Alexandre do herbário ESA pela busca de *Pachira endecaphylla* no campus da ESALQ; Douglas da Reserva Santuário do Caraça por ter nos guiado até o ponto de coleta da *Pachira* sp.1; Geovane e demais funcionários do herbário CVRD pela recepção e expedição na Reserva Natural da Vale.

Agradecimentos especiais ao Prof. Dr. Rafael Louzada e Larissa Morais pelo convite para a expedição de coleta na Bahia desbravando a Chapada Diamantina. Foi uma experiência única e de muito aprendizado das Bromeliáceas. Sou muito grata a Larissa, pela amizade e companheirismo nesses três dias de viagem e intensas coletas.

À banca de qualificação, Profa. Dra. Maria Santina e Dr. Matheus Colli-Silva. Obrigada pelas sugestões e contribuições para o aprimoramento do trabalho, e por serem uma banca excepcional.

Aos membros da banca do Exame de Defesa, Dr. Matheus Colli-Silva e Profa. Dra. Renata Scabbia. Todas as sugestões e correções serão valiosas para a preparação de futuras publicações e para meu desenvolvimento acadêmico.

Aos meus professores da graduação que me inspiraram para seguir na pesquisa e na licenciatura: Marília, Santina, Carol, Maria Cecília, Douglas, Kátia, Renata, Marcus, Vivian, Fabíola, Rodrigo e Moacir.

À Profa. Maria Cecília (*In memoriam*). Durante todas as suas aulas de Anatomia Vegetal, eu ficava admirada com a disciplina e por você ser uma pessoa tão boa, você é uma inspiração para mim. Sou eternamente grata por ter me encaminhado para a Marília quando fui pedir sua

orientação (olha onde fomos parar). Foi um prazer me aproximar de você durante a monitoria da disciplina, pude ver mais de perto o amor e cuidado que você tem com o seu trabalho.

À Rafaela P. Camargo. Minha amiga que me acompanhou em praticamente tudo durante esses dois anos. Sou muito grata pela companhia nas viagens a campo, visitas a herbário, disciplinas externas, pelas conversas e motivação nos momentos mais difíceis.

Aos meus amigos do LSV: Glícia pelas conversas e troca de conhecimento; Gustavo pela companhia no Espírito Santo e nos últimos dias antes da entrega da dissertação; e Gabi (do bartô). Aos amigos do LAMAT: Débora, Yuko, Naga, Cauê, Ju, Claúdia, Samantha e Nath. Aos amigos do LAGOAA: Letícia, Gabi, Danilo e Micheli. À Renatinha e à Mari.

Agradeço especialmente a Gabi (do bartô), Cauê e Otávio pelo apoio gigante no dia pré-qualificação; Naga e Luana por me acompanharem na academia (de levantar peso); Letícia, Maira e Danilo por me ensinarem e me acompanharem durante meu estágio no LAGOAA e pelo auxílio durante as etapas moleculares; e à Gabi pela amizade desde a graduação até sempre.

Às minhas amigas da graduação: Gisely (em Paris), Thaynara, Raquel, Gabi, Nathaly e Raíssa que tornaram o último ano da faculdade mais feliz com as nossas conversas no discord apesar da pandemia e a distância.

À Paloma. Não tenho que dizer, obrigada por me ouvir sempre, me fazer rir, apesar de você estar em Minas Gerais seguindo seu sonho, nos falamos todos os dias e isso com certeza fez toda a diferença.

Aos meus pets que se foram e aos que ainda estão nesse plano. Athena, obrigada por ser minha companheira fiel, nunca havia sentido um amor tão puro, que você esteja feliz no céu dos cachorros e tenha muita roupa no varal para você puxar e vasos de plantas para você cavar. Bili Jhony, obrigada por todo dia me acordar com muitos “bezos”, lamber minhas lágrimas e ser tão bom quanto a Athena foi para mim.

Ao Matheus Lorran. Meu namorado e eterno companheiro de vida.

À Helena. Minha irmã caçula, que independente de tudo, sempre me faz rir sendo ela mesma.

Aos meus pais. Vocês foram essenciais para que isso se realizasse. Agradeço todos os dias por ter pais como vocês, que me apoiam e tornam possível a realização de todos os meus sonhos, como o de ser Mestre. Com amor, agradeço a todos!

Whatever gets you through the darkest night

Just find the light out in the madness, hold tight

- Louis Tomlinson

RESUMO

Em *Pachira* s.l., o clado *Pachira* Extra-Amazônico abriga sete espécies distribuídas na Mata Atlântica e Caatinga. De acordo com a filogenia mais recente, *Pachira* Extra-Amazônico emerge como grupo-irmão de *Eriotheca* formando um clado monofilético sendo grupo-irmão de *Pachira* Amazônico. O presente estudo tem como objetivo revisar a circunscrição de *Pachira* Extra-Amazônico utilizando dois marcadores nucleares (ITS e ETS) e um plastidial (*trnS-trnG*) para a reconstrução filogenética. Foram feitos processos usuais em estudos filogenéticos, como a extração de DNA, amplificação com os marcadores supracitados, sequenciamento e tratamento das sequências. Foram geradas árvores de marcadores individuas e combinados utilizando o critério de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana, sendo que a filogenia combinada por Inferência Bayesiana foi datada. A otimização de caracteres morfológicos ancestrais foi realizada a fim de propor possíveis sinapomorfias para os clados delimitados. O estudo taxonômico consistiu na consulta de materiais virtualmente, visitas a herbários e coletas para obtenção de dados para descrições e comentários taxonômicos. O estudo biogeográfico foi composto por análises de endemismo utilizando o NDM a partir de mapas de distribuição das espécies, identificação de biorregiões com o Infomap Bioregions e análise de reconstrução de áreas ancestrais a fim de traçar a história evolutiva de *Pachira* Extra-Amazônico.Em *Pachira* s.l. ambos os gêneros que o compõe (*Pachira* e *Eriotheca*) emergiram como parafiléticos. No entanto, *Pachira* Extra-Amazônico se manteve monofilético e foi delimitado em dois subgêneros: *Pachira* subg. *Longissimus* (caracterizado por peciólulos longos e pétalas discolores), abrigando apenas *Pachira calophylla*; e *Pachira* subg. *Viridipetalae* (caracterizado por pétalas inteiramente verdes em ambas as faces). Ambos os subgêneros foram propostos e descritos constando a diagnose e comentários. Foram apresentadas descrições para sete espécies que compõem ambos os subgêneros. A morfologia dos folíolos, indumento e sementes se mostraram importantes para a delimitação das espécies.A partir das análises de endemismo no NDM foi delimitada uma área de consenso abrangendo a Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga a partir de quadrículas de 4º. A identificação de biorregiões forneceu informações de possíveis áreas de endemismo ao longo da Mata Atlântica correspondendo principalmente a Serra do Mar e áreas de Mata Atlântica, restingas e agreste na região Nordeste do Brasil. A reconstrução de áreas ancestrais corrobora com a origem de *Pachira* partir de matas úmidas da Amazônia. A diversificação de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* ocorreu no Mioceno o qual se dispersou em direção a matas secas devido as intensas flutuações climáticas do período. Ainda, *P.* subg. *Viridipetalae* possui dois clados geograficamente estruturados, sendo que cada um apresenta padrões morfológicos condizentes com sua distribuição (Mata Atlântica e Caatinga).

Palavras-chave: Biogeografia, *Eriotheca*, Filogenia, Marcadores Moleculares.

ABSTRACT

In *Pachira* s.l., the *Pachira* Extra-Amazonico clade encompasses seven species distributed in the Atlantic Forest and Caatinga. According to the most recent phylogeny, *Pachira* Extra-Amazonico clade emerges as the sister group to *Eriotheca*, forming a monophyletic clade and being the sister group to *Pachira* Amazônico. This study aims to revise the circumscription of *Pachira* Extra-Amazonian using two nuclear markers (ITS and ETS) and one plastid marker (*trnS-trnG*) for phylogenetic reconstruction. Standard procedures in phylogenetic studies, such as DNA extraction, amplification with the afore mentioned markers, sequencing, and sequence treatment, were conducted. Individual and combined marker trees were generated using Maximum Likelihood and Bayesian Inference criteria, with the Bayesian Inference combined phylogeny being dated. Optimization of ancestral morphological characters was performed to propose possible synapomorphies for the defined clades. The taxonomic study involved virtual material consultation, herbarium visits, and collections to obtain data for descriptions and taxonomic comments. The biogeographic study included endemism analyses using the NDM from species distribution maps, identification of bioregions with Infomap Bioregions, and ancestral area reconstruction analysis to trace the evolutionary history of Pachira Extra-Amazonian. In *Pachira* s.l., both genera comprising it (*Pachira* and *Eriotheca*) emerged as paraphyletic. However, *Pachira* Extra-Amazonico clade remained monophyletic and was delimited into two subgenera: *Pachira* subg. *Longissimus* (characterized by long petiolules and discolorous petals), with only *Pachira calophylla*; and *Pachira* subg. *Viridipetalae* (characterized by entirely green petals on both surfaces). Both subgenera were proposed and described, including diagnoses and comments. Descriptions were provided for seven species comprising both subgenera. Foliole morphology, indumentum, and seeds proved important for species delimitation. From endemism analyses in the NDM, a consensus area covering the Atlantic Forest, Cerrado, and Caatinga was delimited using 4º grid squares. Bioregion identification provided information on possible endemic areas along the Atlantic Forest, mainly corresponding to the central Bahia, Serra do Mar and areas of the Atlantic Forest, restingas, and agreste in the Northeast region of Brazil. Ancestral area reconstruction aligns with the origin of *Pachira* from Amazonian humid forests. The diversification of *P*. subg. *Longissimus* and *P*. subg. *Viridipetalae* occurred in the Miocene, dispersing towards dry forests due to intense climatic fluctuations of the period. Furthermore, *P*. subg. *Viridipetalae* exhibits two geographically structured clades, each presenting morphological patterns consistent with its distribution (Atlantic Forest and Caatinga).

Key-words: Biogeography, dispersion, *Eriotheca*, Molecular Markers, Phylogeny.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Filogenia mais recente e mais bem amostrada para Bombacoideae evidenciando os principais clados que compõem o clado Kapok 19

Figura 2 - Recorte da filogenia mais recente de Bombacoideae com ênfase em *Pachira* s.l e seus respectivos clados. 20

Figura 3 – Distribuição das áreas disjuntas do bioma SDTFW e comunidades vegetais presentes na Caatinga do Nordeste do Brasil indicadas por Queiroz et al. (2017). 23

Figura 4 – Distribuição da Floresta Atlântica no Brasil com ênfase nas ecorregiões indicadas segundo Olson *et al.* (2001). 24

Figura 5 – Delimitação de Domínios Fitogeográficos segundo Fiaschi e Pirani (2009). 49

Figura 6 – Árvore do marcador nuclear individual ITS reconstruída por Máxima Verossimilhança com valores de BS. 59

Figura 7 – Árvore do marcador nuclear individual ETS reconstruído por Máxima Verossimilhança com valores de BS. 60

Figura 8 – Árvore do marcador plastidial individual *trnS-trnG* reconstruída por Máxima Verossimilhança com valores de BS. 61

Figura 9 – Árvore do marcador nuclear ITS reconstruída por Inferência Bayesiana com valores de BS. 63

Figura 10 – Árvore do marcador nuclear ETS reconstruída por Inferência Bayesiana com valores de BS. 64

Figura 11 - Árvore do marcador plastidial *trnS-trnG* reconstruída por Inferência Bayesiana com valores de BS. 65

Figura 12 – Árvore de marcadores combinados (ITS + ETS + *trnS-trnG*) reconstruída por máxima verossimilhança (ML). 67

Figura 13 – Árvore de marcadores combinados reconstruída por Inferência Bayesiana (IB) constando a idade estimada de divergência dos clados. 68

Figura 14 – Subgêneros propostos neste estudo abrangendo as espécies do antigo clado *Pachira* Extra-Amazônico (sensu Carvalho-Sobrinho *et al.* 2016). 70

Figura 15 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao tipo de endocarpo. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 78

Figura 16 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente a inserção dos folíolos. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 79

Figura 17 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao padrão de venação foliar. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 81

Figura 18 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente a ornamentação das sementes. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 82

Figura 19 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao formato das pétalas. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 83

Figura 20 – Mapeamento referente a presença e ausência de falanges, indicando onde esse caráter está presente e ausente, na antiga e atual circunscrição de *Pachira* e o antigo gênero *Eriotheca*. 84

Figura 21 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao número de estames. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 85

Figura 22 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente a coloração dos estames. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 87

Figura 23 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao tamanho do peciólulo. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 88

Figura 24 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente a coloração das pétalas. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 89

Figura 25 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente a abundância de paina presente no interior dos frutos. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 91

Figura 26 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao formato das sementes. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem. 92

Figura 27 – Hábito das espécies presentes em Pachira subg. Viridipetalae. 94

Figura 28 – Morfologia geral de folha das espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*. 96

Figura 29 – Tipos de tricomas presentes nas espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae.* 97

Figura 30 – Variedade de caracteres florais (pétala, pedicelo e nectários) entre *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*. 98

Figura 31 – Variedade morfológica do cálice entre as espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*.....99

Figura 32 – Morfologia do androceu e gineceu de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*. 100

Figura 33 – Morfologia dos frutos presentes em *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*. 102

Figura 34 – Variação morfológica das sementes em *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae.* 103

Figura 35 – Morfologia de *P. calophylla* representada por materiais frescos e herborizados. 109

Figura 36 – Distribuição geográfica de *P. calophylla* no Brasil. 110

Figura 37 - Morfologia de *P. cearensis* representada por materiais frescos e herborizados. 115

Figura 38 – Distribuição geográfica de *P. cearensis* no Brasil. 116

Figura 39 - Morfologia de *P. endecaphylla* representada por materiais frescos e herborizados. 119

Figura 40 – Distribuição geográfica de *P. endecaphylla* no Brasil. 120

Figura 41 - Morfologia de *P. glabra* representada por materiais frescos e herborizados. 124

Figura 42 – Distribuição geográfica de *P. glabra* no Brasil.....125

Figura 43 - Morfologia de *P. inaequalivalvis* representada por materiais herborizados.....128

Figura 44 – Distribuição geográfica de *P. inaequalivalvis* no Brasil. 129

Figura 45 - Morfologia de *P. moreirae* representada por materiais frescos e herborizados. 132

Figura 46 - Morfologia de *P. retusa* representada por materiais frescos e herborizados. 136

Figura 47 – Distribuição geográfica de *P. moreirae* e *P. retusa* no Brasil. 137

Figura 48 – Espécimes coletados na Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça no estado de Minas Gerais. 138

Figura 49 – Espécime não identificado coletado em Bonito, no estado do Mato Grosso do Sul. 139

Figura 50 – Áreas de endemismo representadas por quadrículas gerada pelo NDM a partir da grade de 4º. 141

Figura 51 – Biorregiões identificadas pelo Infomap Bioregions.....143

Figura 52 – Áreas encontradas na análise de reconstrução de áreas ancestrais utilizando o algoritmo DEC (dispersão-extinção e Cladogênese) no BioGeoBEARS com ênfase em *Pachira*. 148

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Espécies utilizadas no estudo filogenético especificando nome e autor, voucher, código de acesso do GenBank e referência. “Neste estudo” refere-se a espécies que serão sequenciadas no estudo em questão. 29

Tabela 2 – Mix para análise qualitativa da extração de DNA e fragmentos do produto da PCR a partir da eletroforese. 34

Tabela 3 – Reagentes e volume em microlitros (µl) utilizados no mix de PCR para amplificação. 35

Tabela 4 – Primers utilizados para amplificação dos das regiões de DNA nuclear e DNA plastidial. 36

Tabela 5 – Reagentes utilizados para a placa de sequenciamento. 37

Tabela 6 - Parâmetros utilizados no Trimal no tratamento das sequências. 38

Tabela 7 – Códigos utilizados na linha de comando do Visual Studio Code no tratamento das sequências e suas respectivas funções e programas. 39

Tabela 8 – Pontos de calibração utilizados na árvore datada. 40

Tabela 9 - Caracteres selecionados para o mapeamento constando os autores que os utilizaram ao longo do histórico de Bombacoidae, tipo de caracteres (vegetativos, florais, frutos e sementes), e quais se enquadram nos critérios descritos e adotados neste estudo. 41

Tabela 10 - Herbários consultados virtualmente e presencialmente durante os anos de 2022 e 2023. 43

Tabela 11 – Viagens a campo realizadas entre os meses de janeiro e outubro de 2023. São amostrados espécimes coletados e os que a coleta era pretendida, no entanto, não foram encontrados. 45

Tabela 12 – Delimitações utilizadas para discussão dos resultados de endemismo e padrão de distribuição das espécies. 51

Tabela 13 – Métodos utilizados nas análises de endemismo 52

Tabela 14 – Delimitações, áreas e códigos utilizados para a reconstrução de áreas ancestrais. 55

Tabela 15 - Sequências obtidas até o momento, sendo estas tratadas e inclusas nas análises atuais (12 de setembro de 2023) 57

Tabela 16 – Dados referentes as matrizes das árvores geradas por ML dos marcadores nucleares (ITS e ETS) e plastidial (*trnS-trnG*) no software IQTREE 58

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO 17
1.1 HISTÓRICO FILOGENÉTICO DE *Pachira* SENSU LATO 17
1.2 HISTÓRICO TAXONÔMICO DE *Pachira* AUBL. 20
1.3 O CLADO *Pachira* EXTRA-AMAZÔNICO 22
1.4 BIOGEOGRAFIA E HISTÓRIA EVOLUTIVA 22
2 HIPÓTESES E OBJETIVOS 27
2.1 HIPÓTESES 27
2.2 OBJETIVO GERAL 27
2.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS 27
3 MÉTODO 29
3.1 ESTUDO FILOGENÉTICO 29
3.1.1 Seleção das espécies 29
3.1.2 Extração do DNA 33
3.1.3 Amplificação e purificação 35
3.1.4 Sequenciamento e tratamento das sequências 37
3.1.5 Reconstrução Filogenética 39
3.1.6 Otimização de caracteres morfológicos 40
3.2 ESTUDO TAXONÔMICO 42
3.2.1 Levantamento de dados 42
3.2.2 Coleta e visita a herbários 42
3.2.3 Tratamento Taxonômico 47
3.3 ESTUDO BIOGEOGRÁFICO 48
3.3.1 Área de estudo e delimitação utilizada 48
3.3.2 Áreas de endemismo e biorregiões 51
3.3.2.1 *Áreas de endemismo (EA) – NDM* 52
3.3.2.2 *Análise de Network - Clustering – Infomap Bioregions* 54
3.3.3 Reconstrução de Áreas Ancestrais 55
4 RESULTADOS E DISCUSSÕES 57
4.1 RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA 57
4.1.1 Marcadores Individuais por Máxima Verossimilhança - ML 57
4.1.2 Marcadores Individuais por Inferência Bayesiana - IB 62
4.1.3 Marcadores Combinados – Máxima Verossimilhança 66

4.1.4 Marcadores Combinados – Inferência Bayesiana Datada 68
4.1.5 Novos subgêneros em *Pachira* Aubl. 69
4.1.6 Posicionamento Filogenético 71
4.1.7 Otimização de caracteres morfológicos 77
4.1.7.1 *Evidências morfológicas de P. subg. Viridipetalae e P. subg. Longissimus* 86
4.2 ESTUDO TAXONÔMICO 93
4.2.1 Morfologia Geral Dos Subgêneros Extra-Amazônicos 93
4.2.1.1 Hábito 93
4.2.1.2 Folhas 95
4.2.1.3 Flores 97
4.2.1.3.1 Cálice 98
4.2.1.3.2 Androceu e Gineceu 99
4.2.1.3.3 Pólen 101
4.2.1.3.4 Fruto 101
4.2.1.3.5 Semente 102
4.2.2 Tratamento Taxonômico 104
I *Pachira* Aubl. 104
I.I *Pachira calophylla* (K. Schum.) Fern. Alonso 107
II *Pachira* subgênero *Viridipetalae* J.S. Siqueira & M.C. Duarte 111
II.I *Pachira cearensis* (Ducke) Carv.-Sobr. & Dorr 112
II.II *Pachira endecaphylla* (Vell.) Carv.-Sobr. 117
II.III *Pachira glabra* Pasq 121
II.IV *Pachira inaequalivalvis* Yoshikawa & M.C. Duarte 126
II.V *Pachira moreirae* Carv.-Sobr. & W.S. Alverson 130
II.VI *Pachira retusa* (Mart. & Zucc.) Fern. Alonso 133
4.2.2.1 *Espécimes não-identificados* 137
I. *Pachira* sp. 1 137
II. *Pachira* sp. 2 139
4.3 ESTUDO BIOGEOGRÁFICO 140
4.3.1 Áreas de endemismo e biorregiões 140
4.3.1.1 *Análise de Endemismo – NDM* 140
4.3.1.2 *Análise de Biorregiões – Infomap Bioregions* 142
4.3.2 Reconstrução de áreas ancestrais 148
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS 152
REFERÊNCIAS 155

1 INTRODUÇÃO

Malvaceae está distribuída em todos os continentes principalmente em regiões Neotropicais e consiste atualmente em 225 gêneros e mais de 4200 espécies. Para o Brasil, são descritos 80 gêneros e 400 espécies em todos os estados e tipos de vegetação (BAYER; KUBITZKI, 2003; BOVINI *et al*., 2015).

Estudos filogenéticos baseados em dados moleculares evidenciaram o monofiletismo de Malvaceae e contribuíram para a atual circunscrição da família, sendo composta por 9 subfamílias e tendo como sinapomorfia um nectário formado por tricomas glandulares na parte interna da base do cálice (ALVERSON *et al*., 1999; BAUM *et al*., 2004; NYFFELER *et al*., 2005; JUDD *et al*., 2009).

Dentre as 9 subfamílias, Bombacoideae é inclusa no Clado Malvatheca (Alverson, *et al.* 1999), que se caracteriza por anteras ditecas septadas transversalmente. Os representantes de Bombacoideae possuem hábito arbóreo, variando também entre arvoretas e arbustos; troncos e ramos inermes ou aculeados; e paina castanha a esbranquiçada. Tem como sinapomorfia as folhas palmaticompostas com 1-9 folíolos além de dados moleculares que sustentam o clado (BAYER; KUBITZKI, 2003; DUARTE, 2010; DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al.*, 2016).

No Neotrópico há registros de 17 gêneros e 160 espécies de Bombacoideae, sendo que no Brasil ocorrem 12 gêneros e 80 espécies em todas as regiões, predominando no Norte e Nordeste (BOVINI *et al*., 2015). Na região paleotropical, há 18 espécies inclusas em 3 gêneros (*Adansonia* L., *Bombax* L. e *Rhodognaphalon* (Ulbr.) Roberty) (DUARTE, 2010; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022).

1.1 HISTÓRICO FILOGENÉTICO DE *PACHIRA* SENSU LATO

Os estudos filogenéticos mais recentes forneceram esclarecimentos das relações dentro de Malvaceae *s.l,* inclusive para as subfamílias. Duarte *et al.* (2011) confirmaram o monofiletismo de Bombacoideae e descreveram o clado *Pachira* sensu lato (*Eriotheca* Schott & Endl. + *Pachira* Aubl.), no qual *Pachira* emergiu como monofilético e *Eriotheca* como um gênero parafilético composto por linhagens monofiléticas.

Além disso, outros dois clados foram identificados e bem sustentados: *Pseudobombax* Dugand. + *Ceiba* Mill. e *Bombax* + *Spirotheca* Ulbr. + *Pachira quinata* (DUARTE *et al.*, 2011). Posteriormente, Duarte e Alverson (2015) realocaram *P. quinata* em *Pochota fendleri* (*Pochota* Ram. Goyena) (ALVERSON; DUARTE, 2015).

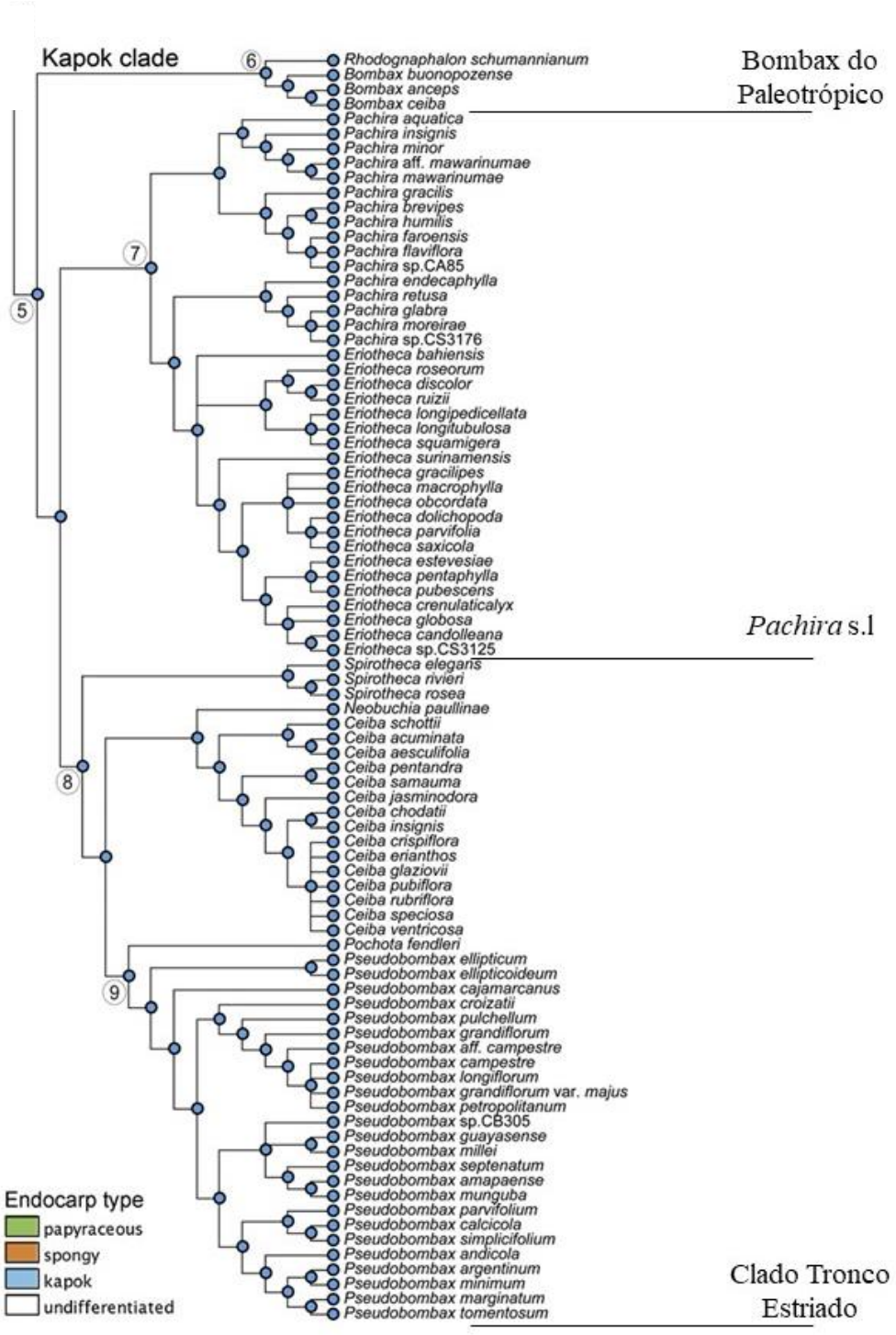
No estudo de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), a filogenia de Bombacoideae foi revisada, onde as análises morfológicas e moleculares revelaram três clados sendo: o Clado de Semente Alada (*Bernoullia* Oliv., *Gyranthera* Pittier e *Huberodendron* Ducke); Clado de Endocarpo Esponjoso (*Aguiaria* Ducke, *Adansonia*, *Catostemma* Benth., *Cavanillesia* Ruiz & Pav. e *Scleronema* Benth); e Clado Kapok sendo a maior linhagem de Bombacoideae com cerca de 120 espécies neotropicais e outros dois gêneros paleotropicais (*Bombax* e *Rhodognaphalon*. O Clado Kapok é caracterizado pela presença de frutos do tipo cápsulas loculicidas e endocarpo modificado em tecido lanoso denominado paina ou "kapok".

No Clado Kapok, foram delimitados outros três clados: Clado Bombax do Paleotrópico (*Bombax* e *Rhodognaphalon*; Clado de Tronco estriado (*Ceiba, Neobuchia* Urb., *Pochota, Pseudobombax.* e *Spirotheca*); e Clado *Pachira s.l.* (*Eriotheca* e *Pachira*) (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016).

Contudo, a circunscrição das espécies dos gêneros pertencentes ao clado *Pachira* s.l referente ao estudo supracitado não condiz com a filogenia amostrada anteriormente no estudo de Duarte *et al.* (2011). Em Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) o clado *Pachira* s.l foi bem sustentado, ainda assim sendo composto pelos gêneros *Pachira* e *Eriotheca*, no entanto, *Pachira* emergiu parafilético comportando dois clados (*Pachira* Amazônico e *Pachira* Extra-Amazônico) e *Eriotheca* como um gênero monofilético (vs. *Pachira* monofilético e *Eriotheca* parafilético sensu Duarte *et al.* [2011]).

Considerando a delimitação mais recente e com maior número de espécies amostradas, a filogenia de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) é adotada como a mais completa e atualizada dentre os estudos de Bombacoideae. Portanto, a mesma foi utilizada como base para o presente estudo ao fazer referência aos clados que estão inclusos em *Pachira* s.l e outros que foram descritos pelos autores (Fig. 1).

Figura 1 - Filogenia mais recente e mais bem amostrada para Bombacoideae evidenciando os principais clados que compõem o clado Kapok.

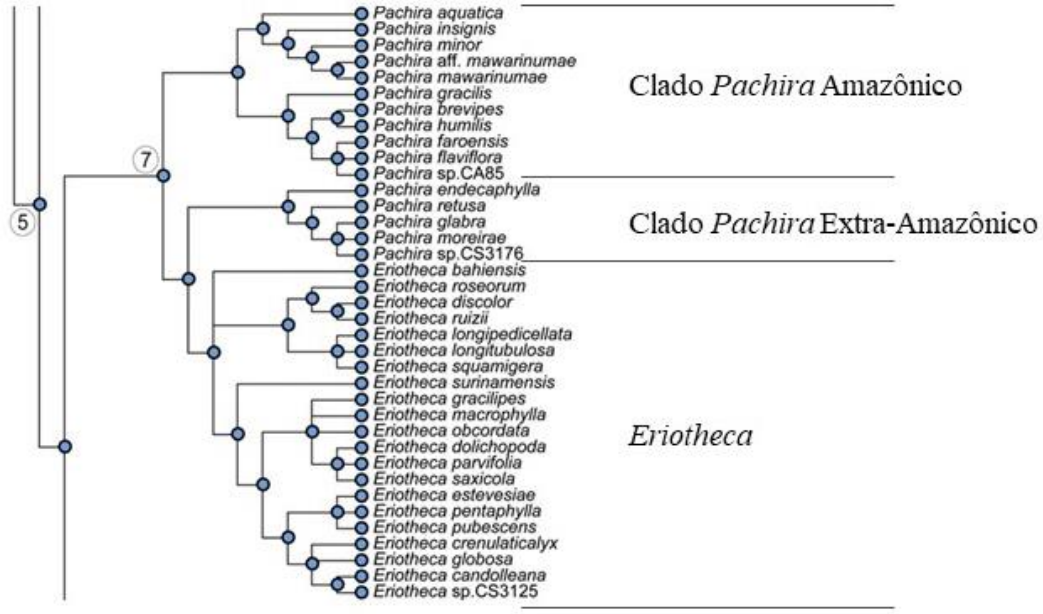


Fonte: Extraído e adaptado de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016).

Atualmente o clado *Pachira* s.l. compreende cerca de 74 espécies distribuídas em *Eriotheca* (monofilético) e *Pachira* (parafilético), tendo como sinapomorfia as sementes estriadas (DUARTE *et al*., 2011). Em *Pachira* s.l. emergem três clados: *Eriotheca* (20 spp.);

Pachira Amazônico (ca. 50 spp.) composto por espécies restritamente situadas na Amazônia; e *Pachira* Extra-Amazônico (7 spp.) com espécies distribuídas na Mata Atlântica e Caatinga (Fig. 2) (FERNÁNDEZ-ALONSO, 2003; CARVALHO-SOBRINHO *et al.*, 2014; DUARTE, 2015; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016; CARVALHO-SOBRINHO; DORR, 2020; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022).

Figura 2 - Recorte da filogenia mais recente de Bombacoideae com ênfase em *Pachira* s.l e seus respectivos clados.



Fonte: Extraído e adaptado de Carvalho-Sobrinho *et al*. (2016).

A relação entre ambos os gêneros é abordada nos estudos de Bombacoideae (DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2014; ALVERSON; DUARTE, 2015; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016;) onde são descritas a necessidade de uma maior amostragem de espécies de *Pachira* e *Eriotheca* considerando outras características morfológicas como deiscência e desenvolvimento de frutos, padrões de venação das folhas, e dados moleculares visando a revisão e atualização da circunscrição dos gêneros que compõem o Clado *Pachira* s.l.

1.2 HISTÓRICO TAXONÔMICO DE *Pachira* AUBL.

Pachira Aubl. é o maior gênero de Bombacoideae (FERNÁNDEZ-ALONSO, 1998) e possui cerca de 50 espécies. Seus representantes são predominantemente arbóreos ou às vezes arbustivos, os ramos são inermes, as flores variam de 7 a 35 cm de comprimento, o androceu é

poliestêmone (150 – 1000 estames), cálice persistente e possui inúmeras sementes estriadas (AUBLET, 1775; ROBYNS, 1963; BAYER; KUBITZKI, 2003). O gênero é amplamente distribuído na região Neotropical como na América do Sul, desde países como Colômbia, Bolívia, Brasil, até os Estados Unidos (DUARTE, 2015; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022).

No Brasil, são descritas 28 espécies (51% das espécies), sendo 7 endêmicas, distribuídas em todos os estados e tipos de vegetação (FERNÁNDEZ-ALONSO, 1998; DUARTE, 2015; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022; SPLINK, 2022).

Pachira foi descrito primeiramente por Aublet (1775), com base no espécime tipo encontrado na Guiana Francesa, nomeado de *Pachira aquatica* Aubl. O autor considerou como caracteres discriminatórios para o gênero o número de estames (300 a 320), cálice tubular com ápice curto e denteado, receptáculo com nectários, pétalas decíduas e lineares, formando um tubo na base.

Dentre as contribuições taxonômicas, Schumann (1886) na "Flora Brasiliensis" incluiu *Pachira* com 3 espécies na tribo Adansonieae, caracterizada por folhas compostas digitadas, juntamente com os gêneros *Bombax*, *Eriotheca*, *Chorisia* Kunth. e *Ceiba.*

Posteriormente, Pittier (1916) descreveu o gênero *Bombacopsis* como um intermediário entre *Pachira* e *Bombax*, portando espécies com sementes e flores menores, e uma maior abundância de paina quando comparado a ambos os gêneros.

Robyns (1963) realizou a revisão taxonômica do complexo *Bombax* s.l., sendo um dos trabalhos mais importantes para Bombacoideae, onde os gêneros Paleotropicais: *Bombax* e *Rhodognaphalon*; e outros cinco gêneros Neotropicais: *Pseudobombax*, *Bombacopsis* Pittier, *Rhodognaphalopsis* A. Robyns, *Eriotheca* e *Pachira* passaram por um tratamento taxonômico considerando a morfologia geral das espécies e características polínicas.

Como resultado, os gêneros Neotropicais foram caracterizados por características florais e vegetativas, como em *Eriotheca* (flores pequenas até 6,5 cm compr. e folíolos articulados) e *Pseudobombax* (flores grandes maiores que 7 cm compr. e folíolos inarticulados), ainda a articulação dos folíolos permitiu a distinção entre *Pseudobombax* e os demais gêneros. Além disso, as espécies de *Bombacopsis* foram delimitadas em subgêneros e seções de acordo com a morfologia polínica. No entanto, após as análises de Alverson (1994), evidenciou-se que alguns caracteres polínicos são sobrepostos ao diferenciar *Pachira*, *Rhodognaphalopsis* e *Bombacopsis*, enfatizando a necessidade de estudos moleculares para melhores resultados.

Assim, Alverson (1994) desconsiderou essa separação de *Bombacopsis* e *Rhodognaphalopsis* apenas por caracteres polínicos, além de sinonimizar estes gêneros em *Pachira*, sendo caracterizado por folíolos articulados, flores e quantidade de estames maiores em comparação a *Eriotheca.*

1.3 O CLADO *Pachira* EXTRA-AMAZÔNICO

O Clado *Pachira* Extra-Amazônico possui sete espécies, dessas, seis são restritas ao Brasil e são distribuídas na Mata Atlântica e Caatinga: *Pachira calophylla* (K. Schum.) Fern. Alonso (SP e RJ); *Pachira cearensis* (Ducke) Carv.-Sobr. & Dorr (CE); *Pachira endecaphylla* (Vell.) Carv.-Sobr. (AL, BA, CE, ES, MG, PB, PE, RJ, SE, SP, TO); *Pachira inaequalivalvis* Yoshikawa & Duarte (AL, BA, CE e RN); *Pachira retusa* (Mart. & Zucc.) Fern.-Alonso (BA e MG) e *Pachira moreirae* Carv.-Sobr. & W.S. Alverson (BA e MG). (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2014; CARVALHO-SOBRINHO; DORR, 2020; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022; YOSHIKAWA *et al*., 2023). A espécie *Pachira glabra* Pasq. ocorre em praticamente todo o território brasileiro devido ao cultivo e uso ornamental, no entanto, apresenta alguns registros na África onde foi coletado o material tipo (ROBYNS, 1963; DUARTE, 2015; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022; SPLINK, 2022).

Em relação ao histórico das espécies extra-amazônicas, Fernández-Alonso (2003) revisou alguns gêneros de Bombacoideae como parte da série “Bombacaceae Neotropicae Novae...” focada em espécies da América do Sul. Em *Pachira*, foram propostas novas combinações para *Pachira retusa* (Mart. & Zucc.) Fern. Alonso, sendo encontrada no estado de Minas Gerais, Brasil. Depois, Carvalho-Sobrinho, Queiroz e Dorr (2013) realizou a combinação de *Bombax endecaphyllum* (Vell.) e *Pachira stenopetala* (Casar) em *Pachira endecaphylla* com base em caracteres de folhas, flores e frutos. Em seguida, Carvalho-Sobrinho *et al*. (2014) descreveram *Pachira moreirae* como uma espécie endêmica da Caatinga no estado da Bahia

Carvalho-Sobrinho e Dorr (2020) efetuaram nova combinação para o gênero, de *Bombax cearense* Ducke para *Pachira cearensis* (Ducke) Carv.-Sobr. & Dorr. Anos depois, Yoshikawa *et al.* (2023) descreveram a espécie *P. inaequalivalvis* sendo anteriormente tratada como *P. endecaphylla* apesar de ambas serem muito distintas.

1.4 BIOGEOGRAFIA E HISTÓRIA EVOLUTIVA

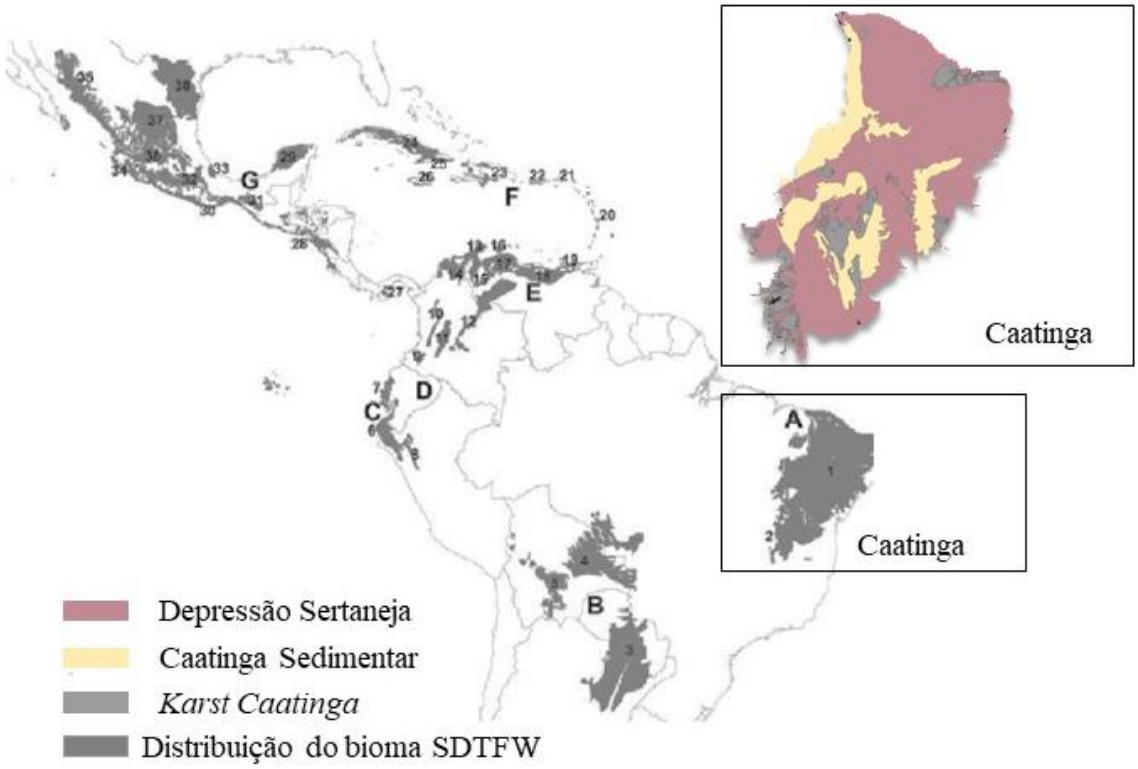
O clado *Pachira* Extra-Amazônico (sensu CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016) é amplamente distribuído em florestas úmidas da Mata Atlântica e ambientes com clima

semiárido como a Caatinga localizada na região nordeste do país (DUARTE, 2015; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022).

O nome “Caatinga” tem origem da linguagem Tupi-Guarani e significa “floresta branca” ou “florestas limpas” fazendo referência à aparência dos campos durante as longas estações de seca. Localizada do Nordeste do Brasil, a Caatinga é a região de maior extensão (ca. 700.000 km²) dentre as demais áreas disjuntas do bioma Floresta Tropical Sazonalmente Seca (*Seasonally Dry Tropical Forest and Woodland* [SDTFW]) da América do Sul (PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000; PENNINGTON; CRONK; RICHARDSON, 2009; QUEIROZ *et al.*, 2017) (Fig. 3). Ainda, abrange pelo menos nove estados do Brasil: Bahia, Sergipe, Alagoas, Pernambuco, Paraíba, Rio Grande do Norte, Ceará, Piauí e uma pequena porção do Maranhão e Minas Gerais (MORO *et al*., 2016).

Por ser uma área disjunta do bioma SDTFW, a região da Caatinga tem como principal característica o clima semiárido, longas estações de seca, solos férteis, curtos períodos de chuva e baixa precipitação (QUEIROZ *et al.*, 2017).

Figura 3 – Distribuição das áreas disjuntas do bioma SDTFW e comunidades vegetais presentes na Caatinga do Nordeste do Brasil indicadas por Queiroz *et al*. (2017).

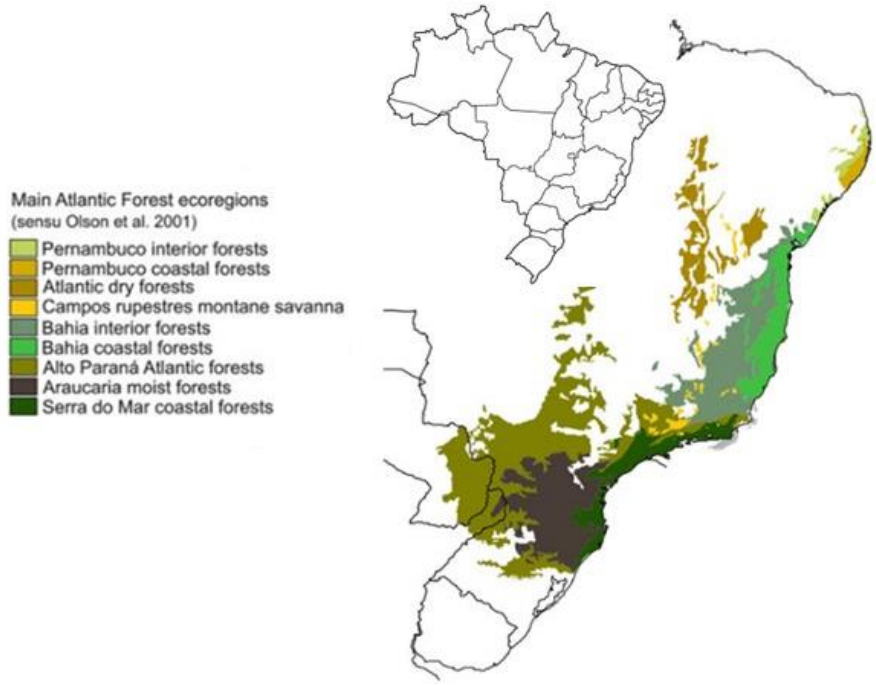


Fonte: Extraído e adaptado de Queiroz *et al.* (2017) e Fernandes *et al.* (2020).

Nos últimos anos, muitos estudos foram realizados a fim de investigar a diversidade, padrões de distribuição e evolução de áreas disjuntas do bioma SDTFW utilizando dados fitogeográficos de linhagens representativas (MORO *et al.*, 2016; QUEIROZ, *et al.*, 2017).

Dentre os biomas delimitados por Olson *et al.* (2001), assim como a Amazônia, a Floresta Atlântica é uma das áreas disjuntas do bioma Florestas Tropicais e Subtropicais Úmidas e apresenta um mosaico de fitofisionomias únicas variando em relação ao clima, vegetação, relevo e solo (Fig. 4). A floresta Atlântica é um dos principais *hotspots* mundiais abrigando ca. 20.000 espécies de plantas, dessas, 8.000 são endêmicas (MYERS *et al.*, 2000). Segundo Morellato e Haddad (2000) é estimado que a cobertura vegetal original se estendia ao longo da costa atlântica da América do Sul ocupando ca. 1.300.000 km². No entanto, atualmente apenas 7,5% do território original se encontra preservado devido ao avanço da civilização e atividade humana (OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000).

Figura 4 – Distribuição da Floresta Atlântica no Brasil com ênfase nas ecorregiões indicadas segundo Olson *et al.* (2001).



Fonte: Extraído e adaptado de Peres *et al.* (2020).

A fim de investigar a origem das duas principais florestas úmidas da região Neotropical, hipóteses sugerem a separação da Floresta Atlântica e Amazônia tendo como evidência o surgimento de uma diagonal seca entre as duas florestas da forma que é reconhecida atualmente

(PRADO; GIBBS, 1993; PRADO, 2000). Apesar do compartilhamento com a Amazônia de uma parte da história evolutiva e algumas linhagens, a floresta atlântica é fruto de diversos eventos e fatores topográficos, climáticos e ecológicos que levaram a diversidade conhecida atualmente (PRATES *et al.*, 2016).

Dentre os principais estudos biogeográficos publicados para Malvaceae, Zizka *et al.* (2019) analisaram a diversificação de linhagens da subfamília Bombacoideae em meio as transições dos biomas, onde concluíram que a transição de florestas tropicais úmidas em direção a áreas de clima seco é comum na subfamília. Ao estimar índices de endemismo para o Domínio da Caatinga, Fernandes *et al.* (2020) cita Malvaceae como uma das famílias mais ricas com 140 espécies dentre 30 gêneros, dessas, ca. 26 espécies são endêmicas da Caatinga.

Como objetivo de revisar a distribuição de diferentes táxons que apresentam distribuição disjunta "padrão peri-Amazônico" em meio ao bioma SDTF, Colli-Silva *et al.* (2021) relatam Malvaceae como uma das principais famílias presente em fragmentos de SDTF. Ainda é enfatizado que grupos de plantas capazes de se dispersarem por longas distâncias são comuns em áreas disjuntas do bioma SDTF podendo ser um modelo utilizado para estudar a história evolutiva dessas áreas.

Pezzini *et al.* (2021) realizaram o estudo da história evolutiva de *Ceiba* utilizando múltiplos acessos de cada espécie a fim de testar se as linhagens são estruturadas geograficamente e ecologicamente. Como resultado, foi verificado que os demais acessos de cada espécie pertencentes a América do Sul presentes no bioma SDTF não são monofiléticos entre si, além disso, linhagens de florestas úmidas são mais recentes em relação as de florestas tropicais sazonalmente secas.

Colli-Silva e Pirani (2020) estimaram biorregiões para três subfamílias Byttneirioideae, Helicteroideae e Sterculioideae (Malvaceae) na América do Sul. Foram indicadas florestas sazonalmente secas como os principais centros de registros da América do Sul sendo citados os domínios pertencentes a diagonal seca (Cerrado, Caatinga e Chaco). A porção sul da floresta atlântica foi descrita como um centro de riqueza de espécies assim como a região Nordeste do país.

Dentre as espécies do Clado *Pachira* Extra-Amazônico, *P. retusa* e *P. moreirae* são citadas em Queiroz *et al*. (2017) ao considerá-las como endêmicas de áreas de Caatinga do estado da Bahia. Além disso, foram sugeridas hipóteses referentes a origem dessa linhagem e período de divergência.

Contudo, nesse estudo foram abordados demais grupos de angiospermas a fim de estimar diversidade e evolução de linhagens presentes no Domínio Caatinga (QUEIROZ *et al.*, 2017). Depois, *P. glabra* foi citada no estudo taxonômico para Bombacoideae do Cerrado desenvolvido por Yoshikawa *et al.* (2019). A partir disso, é possível afirmar que ainda não há trabalhos publicados focados na biogeografia de *Pachira* Extra-Amazônico.

Os estudos biogeográficos, filogenéticos e taxonômicos são complementares entre si e são essenciais para a contribuição de dados consistentes referentes a história evolutiva do grupo e das áreas estudadas. Ainda, auxilia na elaboração de políticas públicas de conservação, uma vez que, ao delimitar biorregiões onde são encontradas espécies potencialmente ameaçadas, as medidas mitigatórias se tornam mais apropriadas (FERNANDES *et al*. 2020). Além disso, é evidente a constante atualização do número de espécies devido a descrições de novas espécies que muitas vezes já são enquadradas em alguma categoria de risco de extinção (p.e. *P. moreirae* e *P. inaequalivalvis*) em áreas que estão sob ameaça como a Caatinga e Mata Atlântica (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2014; YOSHIKAWA *et al*., 2023).

2 HIPÓTESES E OBJETIVOS

2.1 HIPÓTESES

Considerando os conflitos filogenéticos ao longo do histórico de *Pachira* s.l., são sugeridas as seguintes hipóteses:

1.*Eriotheca* e *Pachira* seriam não-monofiléticos. Seriam delimitados de seis a sete clados internos, sendo necessário a definição de sinapomorfias e novas combinações ou classificação taxonômica. Isso é sugerido uma vez que as filogenias publicadas reforçam o parafiletismo de *Eriotheca* e *Pachira* contendo topologias com politomia ou clados pouco amostrados.

2.As novas sequências de marcadores moleculares irão auxiliar na atualização da circunscrição do clado *Pachira* Extra-Amazônico.

3.O tratamento taxonômico e análises biogeográficas poderão dar suporte aos dados filogenéticos, assim, complementando os estudos para Bombacoideae.

4.Dentre as espécies analisadas pelo menos quatro entrarão em categorias de risco de extinção de acordo com os critérios da IUCN.

5.As sementes e frutos podem apresentar caráter sinapomórfico para distinguir os clados delimitados.

6.Áreas de endemismo e espécies endêmicas seriam identificadas para localidades geograficamente isoladas onde parte das espécies ocorrem e áreas com características específicas respectivamente.

7.A partir da reconstrução de áreas ancestrais, é estimado que espécies que ocorram nas demais unidades geográficas da Caatinga tenham a mesma origem e sejam mais recentes em relação as que ocorrem em florestas úmidas.

2.2 OBJETIVO GERAL

A fim de testar as hipóteses supracitadas, o estudo tem como principal objetivo revisar e atualizar a circunscrição do Clado *Pachira* Extra-Amazônico a partir de análises filogenéticas, taxonômicas e biogeográficas.

2.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Para cada etapa do estudo são definidos os seguintes objetivos específicos:

1) Coletar materiais de espécimes para o estudo taxonômico e molecular.

2) Obter sequências inéditas de marcadores nucleares e plastidiais para espécies pertencentes ao Clado *Pachira* Extra-Amazônico.

3) Realizar o tratamento taxonômico e elaborar chave de identificação para as espécies do Clado *Pachira* Extra-Amazônico.

4) Elaborar mapas de distribuição e definir categorias de grau de ameaça para cada espécie.

5) Revisar atualizar a filogenia do Clado *Pachira* Extra-Amazônico.

6) Realizar o mapeamento de caracteres morfológicos a fim de propor novas sinapomorfias.

7) Estimar áreas de endemismo e realizar a reconstrução de áreas ancestrais a partir de dados biogeográficos.

3 MÉTODO

3.1 ESTUDO FILOGENÉTICO

3.1.1 Seleção das espécies

Foram utilizadas 81 espécies de Bombacoideae, e ca. 80% das espécies do clado *Pachira* s.l., sendo que os representantes de *Eriotheca* já foram sequenciados em estudos anteriores e os de *Pachira* Amazônico foram sequenciados por Yoshikawa (2023). Além disso, outras 12 espécies do clado *Bombax* do Paleotrópico (2 spp.) e 10 representantes do Clado de Tronco-Estriado foram inclusos na reconstrução filogenética e sequenciados em estudos anteriores.

Algumas espécies foram sequenciadas utilizando mais de um voucher (espécime) para marcadores diferentes, no entanto, é de maior confiabilidade que o voucher entre os marcadores sejam os mesmos. Como solução, foram utilizados os vouchers com maior número de sequências atendendo aos marcadores utilizados (ITS, ETS e *trnS-G*) (Tabela 1).

Das 10 espécies aceitas do clado *Pachira* Extra-Amazônico, 4 já foram sequenciadas por Duarte *et al.* (2011): *P. glabra*; e Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016): *Pachira endecaphylla*, *Pachira moreirae*, *Pachira retusa*; e *Pachira* sp CS3176. Neste estudo, foram obtidas sequências inéditas de outras 3 espécies aceitas e outros 4 espécimes coletados ao longo do estudo ainda não identificados: *Pachira calophylla*, *Pachira cearenses*, *Pachira inaequalivalvis*, *Pachira* sp. JS10, *Pachira* sp. JS11, *Pachira* sp. Y114 e *Pachira* sp. JS9. (Tabela 1).

Tabela 1 - Espécies utilizadas no estudo filogenético especificando nome e autor, voucher, código de acesso do GenBank e referência. "Neste estudo" refere-se a espécies que serão sequenciadas no estudo em questão.

Espécie	ITS	ETS	*trnS-trnG*	Voucher
Grupo - interno				
Eriotheca alversonii	KR076544	KM453052	-	J.G.Carvalho-Sobrinho 3125 (HUEFS)
Eriotheca bracteolata	-	-	KM453108	M.C.Duarte 106 (SP)
Eriotheca dolichopoda	KM453174	KM453048	KM453123	J.G.Carvalho-Sobrinho 3123 (HUEFS)
Eriotheca estevesiae	KM283224	KM488628	KM453160	G.Pereira-Silva 5392 (HUEFS)
Eriotheca globosa	-	KM453049	-	R.O.Perdiz 745 (CEPEC)
Eriotheca longipedicellata	HQ653895	-	-	M.C.Duarte 93 (SP)
Eriotheca longitubulosa	HQ655896	-	-	M.C.Duarte 96 (SP)
Eriotheca macrophylla	KM453175	KM453051	KM453125	J.G.Carvalho-Sobrinho 2949 (HUEFS)

Continua

Continuação

Espécie	ITS	ETS	*trnS-trnG*	Voucher
		Grupo - interno		
Eriotheca obcordata	HQ658403	-	-	B.M.Silva 107 (HUEFS)
Eriotheca parvifolia	-	KM453053	KM453126	M.C.Duarte 109 (SP)
Eriotheca pubescens	-	KM453054	KM488631	J.G.Carvalho-Sobrinho 2878 (HUEFS)
Eriotheca saxicola	-	KM453055	-	J.G.Carvalho-Sobrinho 3165 (HUEFS)
Eriotheca saxicola	KM453176	-	-	J.G.Carvalho-Sobrinho 3167 (HUEFS)
Eriotheca saxicola	-	-	KM453129	J.G.Carvalho-Sobrinho 3146 (HUEFS)
Eriotheca surinamensis	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 215 (HUMC)
Eriotheca surinamensis	HQ658400	-	-	M.C.Duarte 97 (SP)
Eriotheca vargasii	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	E 00087162
Pachira aquatica	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 100 (HUMC)
Pachira sp. (HUFU)	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	C.M. Rodrigues s.n. (HUFU)
Pachira brevipes	HQ658391	-	-	P. Fine 1060 (WIS)
Pachira brevipes	-	KM453060	KM453140	J.G. Carvalho-Sobrinho 3070 (HUEFS)
Pachira cearensis	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	s. col. s.n. (UFRN)
Pachira calophylla	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	Yoshikawa s.n. (HUMC)
Pachira endecaphylla	KM453182	KM453061	KM453134	J.G.Carvalho-Sobrinho 3130 (HUEFS)
Pachira faroensis	KM453179	KM453068	-	D.Cardoso 3418 (HUEFS)
Pachira flaviflora	HQ658379	-	-	P.Fine 1062 (UC)
Pachira glabra	KM453177	KM453062	KM453135	J.G.Carvalho-Sobrinho 2863 (HUEFS)
Pachira gracilis	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 240 (HUMC)
Pachira humilis	KM453178	KM453067	-	D.Cardoso 3413 (HUEFS)
Pachira sp. R1791	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	Roque 1791 (UFRN)
Pachira sp. JS9	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	J.S. Siqueira 9 (HUMC)
Pachira sp. JS10	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	J.S. Siqueira 10 (HUCM)
Pachira sp. JS11	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	J.S. Siqueira 11 (HUMC)
Pachira emarginata	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	P 06627571
Pachira sessilis	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	MBM 293056
Pachira sp. ESA	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	J.S. Siqueira s.n. (HUMC)

Continua

Continuação

Espécie	ITS	ETS	*trnS-trnG*	Voucher
		Grupo - interno		
Pachira insignis	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Assis (33)
Pachira macrocalyx	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 246
Pachira manausensis	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	jbrj sn
Pachira mawarinumae	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 222 (HUMC)
Pachira minor	Yoshikawa et al. em prep.	-	-	Yoshikawa 213 (HUMC)
Pachira moreirae	KF477294	KM453065	KM453138	J.G.Carvalho-Sobrinho 2963 (HUEFS)
Pachira nervosa	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 216 (HUMC)
Pachira obovata	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 229 (HUMC)
Pachira obtusa	Yoshikawa et al. em prep.	-	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 224 (HUMC)
Pachira paraensis	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 211 (HUMC)
Pachira punga-schunkei	Yoshikawa et al. em prep.	-	Yoshikawa et al. em prep.	E 00177832
Pachira retusa	KF477293	KM453066	KM453184	M.V.Moraes 532 (HUEFS)
*Pachira sessilis**	Yoshikawa et al. em prep.	-	Yoshikawa et al. em prep.	MBM 293056
Pachira sordida	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	-	R.B. Louzada 3273 (SP)
Pachira sordida	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	-	R.B. Louzada 3273 (SP)
Pachira sp. Y114	Neste estudo	Neste estudo	Neste estudo	Yoshikawa 114 (HUMC)
Pachira speciosa	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 207 (HUMC)
Pachira tocantina	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa 209 (HUMC)
Pachira trinitensis	-	-	-	MG 46004
Espécie	**ITS**	**ETS**	***trnS-trnG***	**Voucher**
		Grupo-externo		
Adansonia digitata	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	Yoshikawa et al. em prep.	F. Petrongari s.n. (HUMC)
Catostemma albuquerquei	KM453165	KM453028	KM453111	J.G.Carvalho-Sobrinho 3117 (HUEFS)
Catostemma fragrans	HQ658370	KM453029	KM453121	W.S.Alverson 4030 (WIS)

Continua

Continuação

Espécie	ITS	ETS	*trnS-trnG*	Voucher
		Grupo-externo		
Ceiba jasminodora	KM453168	KM453039	KM453131	J.G.Carvalho-Sobrinho 3070 (HUEFS)
Ceiba pentandra	KM453169	KM453040	KM453117	J.G.Carvalho-Sobrinho s.n. (HUEFS)
Ceiba erianthos	KM453167	KM453036	KM453113	E.R.Souza 710 (HUEFS)
Ceiba pubiflora	KM453170	KM453041	KM453118	J.G.Carvalho-Sobrinho 3066 (HUEFS)
Pochota fendleri	KM453184	KM453074	KM453141	P.E.Kaminski s.n. (HUEFS)
Pseudobombax amapaense	KM453200	KM453092	KM453154	J.G.Carvalho-Sobrinho 3105 (HUEFS)
Pseudobombax andicola	KM453186	-	KM453142	C.Antezana 1122 (NY)
Pseudobombax andicola	-	KM453077	-	W.J.Eyerdam 25320 (F)
Pseudobombax calcicola	KM453187	KM453080	KM453144	J.G.Carvalho-Sobrinho 2993 (HUEFS)
Pseudobombax campestre	KM453188	KM453081	KM453145	J.G.Carvalho-Sobrinho 2872 (HUEFS)
Pseudobombax ellipticum	KM453190	KM453083	KM488632	J.G.Carvalho-Sobrinho 3131 (HUEFS)
Pseudobombax grandiflorum	-	KM453085	KM453148	J.G.Carvalho-Sobrinho 3198 (HUEFS)
Pseudobombax grandiflorum	KM453191	-	-	J.G.Carvalho-Sobrinho 2946 (HUEFS)
Pseudobombax longiflorum	KM453194	KM453087	-	J.G.Carvalho-Sobrinho 2875 (HUEFS)
Pseudobombax longiflorum	-	-	KM453149	J.G.Carvalho-Sobrinho 2882 (HUEFS)
Pseudobombax majus	KM453195	KM453088	KM453150	J.G.Carvalho-Sobrinho 3069 (HUEFS)
Pseudobombax marginatum	KM453089	KM453197	KM453151	L.P.Queiroz 14753 (HUEFS)
Pseudobombax minimum	KM453199	KM453091	KM453152	J.G.Carvalho-Sobrinho 2887 (HUEFS)
Pseudobombax munguba	KM453200	KM453092	KM453153	J.G.Carvalho-Sobrinho 3105 (HUEFS)
Pseudobombax parvifolium	KM453201	KM453094	KM453154	J.G.Carvalho-Sobrinho 3029 (HUEFS)
Pseudobombax simplicifolium	-	KM453099	KM453156	J.G.Carvalho-Sobrinho 3027 (HUEFS)
Pseudobombax simplicifolium	KM453204	-	-	J.G.Carvalho-Sobrinho 3062 (HUEFS)
Pseudobombax tomentosum	KM453207	KM488627	KM453157	J.G.Carvalho-Sobrinho 2879 (HUEFS)

Continua

Continuação

Espécie	ITS	ETS	*trnS-trnG*	Voucher
		Grupo-externo		
Spirotheca elegans	KM453208	KM453105	-	M.C.Machado et al. 2964 (HUEFS)
Spirotheca rivieri	KM453209	KM453106	-	J.G.Carvalho-Sobrinho s.n. (HUEFS)
Spirotheca rosea	HQ658378	KM453107	-	W.S.Alverson 2185 (WIS)
		Raiz		
Aguiaria excelsa	KM453161	KM453024	KM453109	D.Cardoso 3343 (HUEFS)

Conclusão

3.1.2 Extração do DNA

A extração de DNA foi realizada no Laboratório de Organismos Aquáticos e Aquicultura (LAGOAA) na Universidade de Mogi das Cruzes a partir de amostras de tecido foliar utilizando DNeasy plant pro kits (Qiagen, Valencia, California) seguindo o protocolo do fabricante adaptado pelos autores do estudo em questão.

Primeiramente, as amostras foram reduzidas em pequenos fragmentos e levados para pesagem em uma balança de precisão sendo 20 mg para material fresco e 40 mg para amostra de material herborizado. Em seguida, os fragmentos foram alocados em microtubos de 2 ml com um bead de 5 mm, e levados para o disruptor de células células e tecidos L-Beader (LOCCUS, 2022) programado para três ciclos de 60 segundos com intervalos de 30 segundos a 3000 rpm. Em seguida, foi adicionado 500 µl do tampão CD1.

Essa etapa foi adaptada pelos autores do estudo em questão, uma vez que, foi anteriormente testada dentre os procedimentos de Yoshikawa (2023). Segundo o protocolo, o tampão CD1 deveria ser adicionado ao tubo com os fragmentos e posteriormente levado ao disruptor, no entanto, com a adaptação foi observada uma melhor homogeneização da solução. Para algumas amostras foram necessários ciclos adicionais no disruptor aumentando a velocidade em até 3.500 rpm. Essa dificuldade na homogeneização pode ser devido a uma maior quantidade de mucilagem.

Em seguida, os mesmos tubos foram submetidos a centrífuga a 12.000 *x g (x g = rcf)* por 2 minutos em temperatura ambiente (25º C). Após isso, o sobrenadante foi transferido para um tubo de coleta de 1,5 ml (ca. 350 – 450 µl), nesse mesmo tubo foi adicionado 200 µl do tampão CD2 (+50 µl para soluções problemáticas) e homogeneizado no vórtex por 5 segundos e levado a centrífuga a 12.000 *x g* por 60 segundos a 25ºC. Foi observado um *pellet*, que foi

evitado ao transferir o sobrenadante para um novo tubo de coleta de 1,5 ml onde foi adicionado 500 µl do Buffer APP seguido de um vórtex de 5 segundos.

A partir dessa solução, foi transferido pelo menos 600 µl do sobrenadante em um tubo de coluna e centrifugado a 12.000 *x g* por 60 segundos. Após isso, o líquido que passou pela coluna foi descartado e a etapa foi repetida colocando a coluna no mesmo tubo. Depois, a mesma coluna foi alocada em um novo tubo de coleta de 2 ml, adicionado 650 µl do Buffer AW1 no centro da coluna e levado a centrífuga a 12.000 *x g* por 60 segundos. Após o descarte do líquido, a coluna foi realocada no mesmo tubo e adicionado o buffer AW2 e novamente levado a centrífuga por 12.000 *x g* por 60 segundos. Seguido do descarte da fase líquida, a coluna foi realocada no mesmo tubo e a centrifugação foi repetida dessa vez a 16.000 *x g* por 2 minutos.

Após toda a fase líquida ter sido descartada, a coluna foi transferida para um novo tubo de coleta de 1,5 ml adicionando 50 µl da solução tampão EB no centro da membrana. Para a obtenção do DNA final, foi levado a centrífuga a 12.000 *x g* por 60 segundos e a coluna foi descartada, por fim, o DNA (fase líquida restante) foi armazenado a –80 a -20ºC.

Para a análise qualitativa do DNA foi feita a eletroforese em gel de agarose 1% em solução tampão TAE 1x (medida definida a partir da cuba de eletroforese utilizada). O mix de eletroforese foi preparado considerando a concentração de 1x sendo: 2 µl de Loading Buffer (LB), 2 µl de GELRED e 2 µl de DNA (Tabela 2). Este padrão foi definido após testes com outras concentrações, sendo que, dessa forma a visualização das bandas de DNA foi mais eficiente.

Tabela 2 – Mix para análise qualitativa da extração de DNA e fragmentos do produto da PCR a partir da eletroforese.

Concentração dos reagentes (µl)	**Visualização do DNA (1x)**	**Visualização das PCR's (1x)**
Gel de agarose (%)	1%	2%
Loading Buffer (LB)	2 µl	2 µl
GELRED	2 µl	2 µl
Amostra	2 µl	2 µl

As amostras que obtiveram êxito na extração e na eletroforese, foram armazenadas separadamente para a amplificação na PCR (*Polymerase Chain Reaction*). Para aquelas que

tiveram resultados negativos na extração, o procedimento foi repetido ao longo do período do desenvolvimento do trabalho.

3.1.3 Amplificação e purificação

Foram amplificadas duas regiões do DNA nuclear (ITS e ETS) e uma do DNA plastidial (*trnS-trnG*) a partir da técnica de PCR (*Polymerase Chain Reaction*) utilizando o kit Master Mix Polimerase da Qiagen seguindo o protocolo adaptado e recomendações do fabricante.

Para o mix da PCR (Tabela 3) foram testadas algumas concentrações de cada reagente, com ou sem betaína 5M, visando um melhor resultado, uma vez que, algumas amostras foram problemáticas ao gerar os fragmentos, sendo necessária a adaptação do protocolo.

Primeiramente, em um tubo de 0,6 ml foi adicionado 1 µl de BSA 0,3%, 1 µl de betaína 5M, 1 µl de DMSO 99,5%, 1 µl de primer *foward* e 1 µl de primer *reverse*, e por fim, 7,5 µl de água ultrapura (recomenda-se adicionar a água por último para uma melhor diluição dos reagentes). Em seguida, tubos de PCR de 0,2 ml foram nomeados com o código de cada amostra e marcador, para isso foi padronizado a primeira letra do gênero (P) e as duas primeiras letras do epíteto (p.e. Pca ITS = referente ao espécime de *P. calophylla* e marcador ITS). Depois, o tubo com o mix foi submetido a uma sequência de *spin*, vórtex e *spin* (ca. 5 segundos) para garantir que a solução foi bem homogeneizada.

Tabela 3 – Reagentes e volume em microlitros (µl) utilizados no mix de PCR para amplificação.

Reagentes	**Volume 1x (µl)**
BSA	1,0
Betaína	1,0
DMSO	1,0
Primer foward	1,0
Primer reverse	1,0
Água ultrapura	7,5
Taq Master Mix	12,5
DNA	2,0
Solução Total	**25 µl**

Para cada tubo de 0,2 ml foi adicionado 12,5 µl de Taq Master Mix, 10,5 µl do mix e 2 µl de DNA extraído totalizando o volume final da PCR em 25 µl. Logo em seguida, os tubos foram levados ao termociclador devidamente programado de acordo com o protocolo e estudos anteriores em Bombacoideae (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016).

A região de ETS foi amplificada com os primers 18S-IGS e AcR2 (BALDWIN; MARKOS, 1998; ARIATI *et al*., 2006) submetidos as fases de desnaturação a 97° C por 1 minuto, 40 ciclos de desnaturação a 97° C por 10 segundos; anelamento a 55° C por 30 segundos; extensão a 72° C por 20 segundos e para a extensão final a temperatura foi mantida por 7 minutos (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016).

A região ITS foi amplificada com os primers específicos para plantas ITS17 e ITS26 (SUN *et al*., 1994) a desnaturação inicial ocorreu a 94° C por 45 segundos seguida de 28 ciclos de desnaturação na mesma temperatura por 45 segundos; a fase de anelamento foi a 54° C por 60 segundos; extensão a 72° C por 90 segundos, a temperatura foi mantida para extensão final por 7 minutos (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016).

Para o DNA plastidial, a região *trnS-trnG* foi amplificada com os primers *GCU* e *UCC* (HAMILTON, 1999), a desnaturação inicial ocorreu a 94° C por 1 minuto, seguida de 30 ciclos de desnaturação a mesma temperatura por 30 segundos; a fase de anelamento foi a 55° C por 40 segundos; extensão a 72° C por 60 segundos e extensão final a 72° C por 5 minutos (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016) (Tabela 4).

Os produtos da PCR foram visualizados na eletroforese em gel de agarose 2% imerso em solução tampão TAE 1x para verificar se as regiões foram amplificadas.

Tabela 4 – Primers utilizados para amplificação dos das regiões de DNA nuclear e DNA plastidial.

Marcador	Primer Foward (5' - 3')	Primer Reverse (3' - 5')	Referência
ITS (nuclear)	ACGAATTCATGGTCCGGTGAA GTGTTC (ITS17)	TAGAATTCCCCGGTTCGCT CGCCGTTAC (ITS26)	Sun *et al*., 1994
***ITS (nuclear)**	TCCTCCGCTTATTGATATGC (ITS4)	AAGGTTTCCGTAGGTGAAC (ITS92)	White *et al*., 1990
ETS (nuclear)	CACATGCATGGCTTAATCTTT G (18S-IGS)	GGGCGTGTGAGTGGTGTTT GG (AcR2)	Baldwin e Markos, 1998; Ariati *et al*., 2006
***trnS-trnG* (plastidial)**	AACGGATTAGCAATCCGACGC TTTA (GCU)	CTTTTACCACTAAACTATA CCCGC (UCC)	Hamilton, 1999

*primer utilizado apenas para sequenciamento

Os produtos satisfatoriamente amplificados foram purificados com o kit de purificação QIAquick PCR Purification Kit (Qiagen, Valencia, California) seguindo o protocolo do fabricante. Primeiramente, em um tubo de coleta de 1,5 ml foi adicionado o produto da PCR e

125 µl de Buffer PB. Após verificar o pH = 5.0 e aspecto amarelado, a solução foi transferida para um tubo de coluna de 2 ml, levado a centrífuga por 30 – 60 segundos a 17.9000 *x g*, e a fase líquida foi descartada. Essa etapa foi repetida utilizando o mesmo tubo. Depois foi adicionado 750 µl de Buffer PE, sendo centrifugado por 1 minuto para uma melhor lavagem do material.

A coluna foi realocada em um novo tubo de 1,5 ml com eluição de 30 µl de Buffer EB e/ou água, essa solução ficou em descanso por 1 minuto. Em seguida, foi levada para centrífuga por 1 minuto, posteriormente a coluna foi descartada restando a fase líquida como produto. Para a visualização do material purificado, foi feita eletroforese em gel de agarose 2% com 2 µl de Loading Buffer e 2 µl GELRED utilizando o Low DNA Mass Ladder. As amostras com resultado positivo (presença de uma única banda) foram separadas e preparadas para serem enviadas ao sequenciamento no Laboratório de Genômica da Universidade de São Paulo (USP).

3.1.4 Sequenciamento e tratamento das sequências

O material referente ao produto na PCR foi submetido a placas de 96 poços e tubos de 0,2 ml para assim serem enviadas para o Centro de Pesquisa sobre o Genoma Humano e Células Tronco da Universidade de São Paulo (USP). A preparação consistiu em alíquotas dos seguintes reagentes: primer *forward* e *reverse* 5 pmol/µL recém-diluído (um poço para cada primer), DMSO, tampão EB e produto da PCR. As concentrações estão descritas na tabela 5:

Tabela 5 – Reagentes utilizados para a placa de sequenciamento.

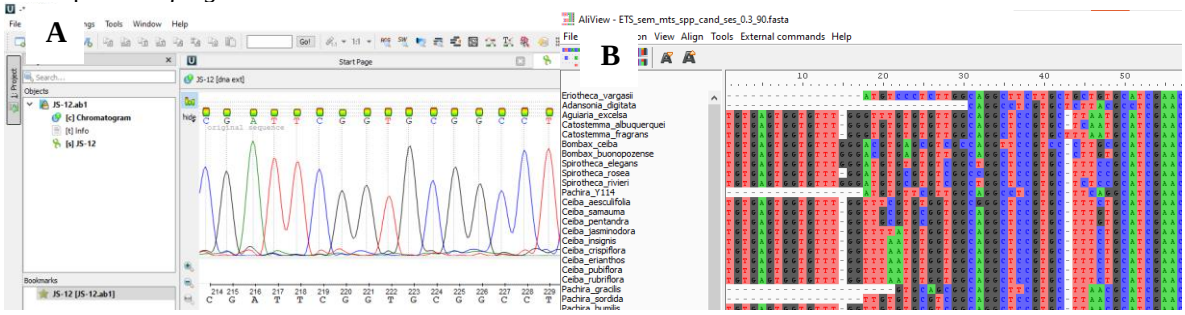
Reagentes	**Volume por poço (µl)**
Primer (0,5mM)	1,0
DMSO	1,0
Produto PCR	5,5
Total	**7,5**

Para os marcadores ETS e *trnS-trnG* foram utilizados os mesmos primers da amplificação (AcR2 e 18S, *GCU* e *UCC*, respectivamente). Para o ITS, foram utilizados ITS4 e ITS92, sendo estes apenas para o sequenciamento (WHITE *et al.*, 1990).

Após o sequenciamento, as sequências foram recebidas em formato ".ab1" e foram tratadas no *software* Ugene.ui v.46 (OKONECHNIKOV *et al.*, 2012) onde foram editadas manualmente ajustando os nucleotídeos considerando os picos (BAILEY *et al.*, 2003) (Fig. 4:A). Assim que editadas, as sequências foram adicionadas ao software Aliview v.1.28

(LARSSON, 2014), em um único arquivo ".fasta" nomeado por espécie para serem alinhadas pelo *plugin* Muscle para obtenção das contíguas e retirada dos primers (EDGAR, 2004) (Fig. 4:B).

Figura 4 – A) Interface do Ugene.ui utilizado para edição de sequências. B) Alinhamento realizado no Aliview v.1.28 apartir do *plug-in* Muscle.



As sequências referentes às demais espécies que compõem a filogenia e possuem número de acessos disponíveis em estudos anteriores foram provindas do Genbank (DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016; ZIZKA *et al*., 2021; YOSHIKAWA *et al*., em prep.). Em seguida, na linha de comando do Visual Studio Code, as sequências foram tratadas no trimAl para serem cortadas excluindo os gaps necessários, para isso, foram testados parâmetros de exclusão (-gt) e conservação (-cons) (Tabela 6) (CAPELLA-GUTIÉRREZ; SILLA-MARTÍNEZ; GABALDÓN, 2009).

Tabela 6 - Parâmetros utilizados no Trimal no tratamento das sequências.

Marcador	**Origem**	**Exclusão (-gt)**	**Conservação (-cons)**
ITS	Nuclear	0.6	60
ETS	Nuclear	0.3	90
trnS-trnG	Plastidial	0.5	60

Após o corte e visualização das árvores de marcadores individuais, as sequências foram concatenadas no pacote AMAS.py (*Alignment Manipulation And Summary*) do Python v.3.11.4. a partir do Visual Studio Code (BOROWIEC, 2016). Os códigos utilizados na linha de comando estão descritos na tabela 7.

Tabela 7 – Códigos utilizados na linha de comando do Visual Studio Code no tratamento das sequências e suas respectivas funções e programas.

Função	Programa / extensão	Código	Referência
Cortar sequência aplicando parâmetros de conservação e exclusão de gaps.	Trimal	.\trimal -in inputfile.fasta -out outputfile.fasta -gt 0.3 -cons 90	CAPELLA-GUTIÉRREZ; SILLA-MARTÍNEZ; GABALDÓN, 200
Concatenar sequências dos marcadores moleculares individuais.	Python3 / AMAS.py	python3.11.exe AMAS.py concat -i .\align1.fasta .\align2.fasta .\align3.fasta -f fasta -d dna	BOROWIEC, 2016
Função	**Programa / extensão**	**Código**	**Referência**
Reconstrução filogenética por máxima verossimilhança.	IQTREE	.\iqtree.exe -s inputfile.fasta -st DNA -spp partitions.txt -pre outputfile -m TEST -bb 1000	TRIFINOPOULOS *et al*., 2016

3.1.5 Reconstrução Filogenética

Primeiramente, foi feita a reconstrução filogenética por Máxima Verossimilhança (ML) para cada marcador (ITS, ETS e *trnsS-G*) no IQTREE a partir do Visual Studio Code utilizando o modelo de substituição selecionado pelo próprio programa (TRIFINOPOULOS *et al*., 2016). Ainda com os mesmos parâmetros, foi gerada a árvore de marcadores combinados (ITS + ETS + *trnS-trnG*).

A visualização das árvores foi a partir do *software* FigTree v.1.4.4 (RAMBAUT; DRUMMOND, 2012) enraizando em um clado com *Aguiaria excelsa, Catostemma fragans* e *Catostemma albuquerquei,* e sempre conferindo os melhores valores de sustentação Bootstrap (BS) e topologia. As reconstruções foram refeitas com vários parâmetros de corte de sequências até a obtenção de uma topologia com clados bem sustentados. Algumas espécies do grupo-externo que apresentaram sequências de menos de dois marcadores foram desconsideradas das reconstruções a fim de minimizar a porcentagem de *gaps*.

Os dados das matrizes obtidos a partir do IQTREE foram registrados sendo: valores de sítios constantes, variáveis e informativos e não-informativos, número de caracteres, modelo evolutivo escolhido, modelo de substituição de bases nitrogenadas e árvores retidas.

Para a reconstrução por Inferência Bayesiana (IB) e datação foram utilizados os softwares BEAUti 2 para elaboração do script e o Beast 2.6.7 para rodar as análises (HUELSENBECK *et al.*, 2011; BOUCKAERT *et al*., 2019).

Foram geradas quatro árvores: ITS, ETS, *trnS-trnG* e uma com marcadores combinados (ITS+ETS+*trnS-G*) que foi datada. Primeiramente, para a datação da árvore de marcadores

combinados foi definida uma *partition* (combinada.nex) referente ao alinhamento dos três marcadores totalizando em 81 táxons e 2045 caracteres.

Na aba "*Site Model*" foi selecionado "*Gamma Site Model*", com modelo de substituição GTR utilizando o parâmetro de frequência de bases "*Estimated*". Em Clock Model foi escolhido o *Relaxed Clock Exponential*, uma vez que é considerado apropriado para árvores reconstruídas por IB, além de estimar taxas menos constantes de variação de cada linhagem ao longo da árvore, sendo uma boa opção para linhagens com variações menos complexas (HO *et al.*, 2005).

Na aba "*Priors*", foi selecionado o modelo de especiação Birth-Death Process, em seguida, as sequências foram divididas em grupos, sendo: Interno (*Pachira* e *Eriotheca*), Externo (*Pseudobombax, Ceiba, Pochota, Spirotheca, Bombax e Rhognaphalon*) e Raíz (*Aguiaria excelsa e Catostemma fragans e Catostemma albuquerquei*). Para cada agrupamento foi definido um modelo estatístico de distribuição sendo o "*Exponential*" para o grupo interno e externo e "*None (Use Tree Prior)*" para a raiz. A partir disso, foram aplicados os pontos de calibração utilizando os fósseis *Bombacacidites* para o grupo externo e *Eriotheca prima* para o grupo interno (DUARTE, 1974), assim como mostra a tabela 8:

Tabela 8 – Pontos de calibração utilizados na árvore datada.

Fóssil	*Bombacacidites*	*Eriotheca prima*
Ponto de Calibração	Raíz	*Pachira* s.l
Mean	2.3	2.3
***Offset* (milhões de anos)**	33.9 ma.	5.33 ma.

3.1.6 Otimização de caracteres morfológicos

O programa Mesquite v. 2.72 foi utilizado para a reconstrução de caracteres ancestrais (MADDISON; MADDISON, 2009) a partir da Máxima Verossimilhança (ML) utilizando o modelo de otimização de caráter por meio do teste "*asymmetry likelihood ratio tests*". A fim de utilizar caracteres mais específicos, foi elaborada uma nova filogenia com o critério ML composta por 50 terminais dos quais 35 táxons são do grupo-interno (*Pachira*), 15 espécies do grupo-externo (*Pseudobombax, Ceiba, Spirotheca* e *Pochota*) e três espécies da raiz (*Aguiaria* e *Catostemma*).

Em seguida, foram listados os principais caracteres morfológicos de importância taxonômica para Bombacoideae abordados ao longo de revisões taxonômicas e estudos filogenéticos, além dos caracteres que foram julgados importantes durante o presente estudo. Dentre as considerações finais dos principais estudos, os autores enfatizam o mapeamento de

caracteres que possam auxiliar na delimitação de clados (DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016). A seleção dos caracteres seguiu as seguintes premissas:

1) caracteres que já foram utilizados em delimitações descritas no histórico de Bombacoideae;
2) caracteres que dão suporte para as circunscrições que serão propostas neste estudo a fim de corroborar ou não com as hipóteses descritas;
3) e caracteres que mantém o suporte nos clados atuais de Bombacoideae e *Pachira* s.l.

Para o preenchimento das matrizes de caracteres morfológicos, foram utilizados os dados gerados a partir do estudo taxonômico para o grupo-interno (*Pachira* extra-amazônico sensu Carvalho-Sobrinho *et al.*, 2016).

Para o grupo-externo, foram feitas consultas de revisões taxonômicas e acervos de herbários virtuais das espécies de *Eriotheca*, *Pachira* Amazônico, *Pseudobombax*, *Ceiba*, *Pochota*, *Aguiaria* e *Catostemma* que foram inclusas no mapeamento. No total, foram mapeados 17 caracteres morfológicos e ecológicos. A tabela 9 apresenta os caracteres selecionados de acordo com o critério utilizado.

Tabela 9 - Caracteres selecionados para o mapeamento constando os autores que os utilizaram ao longo do histórico de Bombacoidae, tipo de caracteres (vegetativos, florais, frutos e sementes), e quais se enquadram nos critérios descritos e adotados neste estudo.

Referências	**Caracteres**		**Critério para seleção dos caracteres**		
			Utilizados para delimitação de clados	**Suporte para clados propostos**	**Mantém suporte atual em Bombacoideae**
Dugand (1943); Roberty (1953); Robyns (1963); Alverson (1994)	Vegetativos	Inserção dos folíolos	x		x
		Tamanho do peciólulo		x	
neste estudo		Margem dos folíolos	x		x
Carvalho-Sobrinho et al. (2016)		Venação	x		x
neste estudo	Florais	Cor de ambos os lados das pétalas		x	
Van den Brink (1924); Robyns (1963)		Presença de falanges	x	x	
Aublet (1775); Schumman (1886); Robyns (1963); Alverson (1994)		Tamanho das flores	x	x	
		Formato das pétalas	x	x	

Continua

Continuação

Schott & Endlicher (1832);		Inserção dos estames	x	x	
Yoshikawa *et al.* (em prep.);		Cor da parte livre dos estames		x	
neste estudo		Número de estames	x		
Pittier (1916);					
neste estudo	Frutos e sementes	Formato do fruto		x	
Carvalho-Sobrinho *et al*. (2016)		Tipo de endocarpo	x	x	x
Aublet (1775);		Abundância de paina		x	
Pittier (1916)		Formato das sementes		x	
Duarte *et al.* (2011)		Ornamentação das sementes	x	x	x
Robyns (1963); Alverson (1994)	Ecológicos	Permanências das folhas		x	
neste estudo		Habitat		x	
		17 caracteres			

Conclusão

3.2 ESTUDO TAXONÔMICO

3.2.1 Levantamento de dados

Para o levantamento em banco de dados virtuais, como o Reflora e SpeciesLink, foi realizada a busca pelo termo "*Pachira*" e seus respectivos basiônimos "*Bombacopsis*", e "*Bombax*" sem nenhum filtro de delimitação geográfica.

3.2.2 Coleta e visita a herbários

A consulta de herbários virtuais foi realizada por meio dos principais bancos de dados: Herbário Virtual Reflora e SpeciesLink durante os anos de 2022 e 2023. As visitas aos herbários ocorreram presencialmente principalmente entre os meses de janeiro e agosto de 2023 (com exceção do SP e SPF em 2022). Foram selecionados herbários representativos para o grupo de estudo e flora do país, além daqueles que contemplam as coleções das regiões de ocorrência das espécies.

No total foram analisadas 726 exsicatas (Tabela 10), no entanto, foram selecionados os materiais mais representativos para as descrições das espécies, esses, serão inclusos no tópico "materiais selecionados" na seção do estudo taxonômico.

Tabela 10 - Herbários consultados virtualmente e presencialmente durante os anos de 2022 e 2023.

Acrônimo	Data	Herbário	Instituição	Localidade	Total
*ALCB	VI/2023	Alexandre Leal Costa	Universidade Federal da Bahia - Instituto de Biologia	Salvador - BA	15
ASE	V/2023	Herbário da Universidade Federal de Sergipe	Universidade Federal de Sergipe	São Cristovão - SE	1
*BHCB	lll/2023	Herbário do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais	Universidade Federal de Minas Gerais	Belo Horizonte - MG	13
CEN	V/2023	Herbário Prédio da Botânica e Ecologia	Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia - Embrapa Cenargen	Brasília - DF	2
CEPEC	V/2023	Herbário do Centro de Pesquisas do Cacau	CEPEC, CEPLAC e Universidade Federal do Sul da Bahia	Itabuna - BA	15
COR	V/2023	Herbário da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus do Pantanal	Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campus do Pantanal	Corumbá - MS	2
*CVRD	VI/2023	Herbário da Reserva Natural Vale	Reserva Natural Vale, Meio Ambiente	Sooretama - ES	1
DVPR	V/2023	Herbário da Universidade Tecnológica Federal do Paraná	Universidade Tecnológica Federal do Paraná	Dois Vizinhos - PR	2
EAC	X/2023	Herbário Prisco Bezerra	Universidade Federal do Ceará	Fortaleza - CE	7
*ESA	l/2023	Herbário da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz	Universidade de São Paulo	Piracicaba - SP	26
EVB	V/2023	Herbario Evaldo Buttura	Universidade Federal da Integração Latino Americana	Foz do Iguaçu - PR	1
IPA		Herbário Dárdano de Andrade Lima	Empresa Pernambucana de Pesquisa Agropecuária, IPA	Recife - PE	1
HAS	V/2023	Herbário Alarich Rudolf Holger Schultz	Secretaria do Meio Ambiente e Infraestrutura do Rio Grande do Sul - SEMA RS	Porto Alegre - RS	1
FURB	V/2023	Herbário Dr. Roberto Miguel Klein	Universidade Regional de Blumenau	Blumenau - SC	11
HCF	V/2023	Herbário da Universidade Tecnológica Federal do Paraná	Universidade Tecnológica Federal do Paraná	Campo Mourão - PR	3
HDJF	V/2023	Herbário Dendrológico Jeanine Felfili	Universidade Federal dos Vales do Jequitinhonha e Mucuri	Diamantina - MG	1

Continua

Continuação

Acrônimo	Data	Herbário	Insituição	Localidade	Total
HUCP		Herbário HUCP	Pontifícia Universidade Católica do Paraná	Curitiba - PR	2
*HUEFS	V/2023	Herbário da Universidade Estado de Feira de Sanatana	Universidade Estado de Feira de Sanatana	Feira de Santana - BA	81
HUEM	V/2023	Herbário da Universidade Estadual de Maringá	Universidade Estadual de Maringá	Maringá - PR	7
HUENF	V/2023	Herbário do Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro	Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro - Centro de Biociências e Biotecnologia	Campo dos Goytacazes - RJ	5
HUESB		Herbário - Department of Biological Sciences DCB/UESB	Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia-Campus de Jequié	Jequié - BA	5
HUFABC	lll/2023	Herbário da UFABC	Universidade Federal do ABC	São Bernardo do Campo - SP	1
HUFU	V/2023	Herbarium Uberlandense	Universidade Federal de Uberlândia	Uberlândia - MG	7
*HUMC	2022	Herbarium Mogiense	Universidade de Mogi das Cruzes	Mogi das Cruzes - SP	20
HURB	V/2023	Herbário do Recôncavo da Bahia	Universidade Federal do Recôncavo da Bahia	Cruz das Almas - BA	4
HVASF	V/2023	Herbário Vale do São Francisco	Universidade Federal do Vale do São Francisco	Petrolina - PE	2
JOI	V/2023	Herbário Joinville	Universidade da Região de Joinville - Univille	Joinville - SC	1
LUSC	2023	Herbário Lages da Universidade do Estado de Santa Catarina	Universidade do Estado de Santa Catarina	Lages - SC	2
MAC	III/2023	Herbário do Instituto do Meio Ambiente do Estado de Alagoas	Instituto do Meio Ambiente	Maceió - AL	16
*MBM	IV/2023	Museu Botânico Municipal	Museu Botânico Municipal	Curitiba - PR	20
*MBML	X/2023	Herbário Mello Leitão	Intituto Nacional da Mata Atlântica - INMA	Santa Teresa - ES	8
NY	V/2023	The New York Botanical Garden	The New York Botanical Garden	Bronx, NY, U.S.A.	12
P	V/2023	Herbier National	Muséum National d'Histoire Naturelle	França - Paris	3
*PAMG	lll/2023	Empresa de Pesquisa Agropcuária de Minas Gerais - EPAMIG	Empresa de Pesquisa Agropcuária de Minas Gerais - EPAMIG	Belo Horizonte - MG	9
*R	VII/2023	Herbário do Museu Nacional do Rio de Janeiro	Museu Nacional do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro - RJ	25

Continua

Continuação

Acrônimo	Data	Herbário	Insituição	Localidade	Total
*RB	VII/2023	Jardim Botânico do Rio de Janeiro	Jardim Botânico do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro - RJ	224
SAMES	VI/2023	Herbário São Mateus	Universidade Federal do Espírito Santo	São Mateus - ES	4
*SP	X/2022 IV/2023	Herbário do Estado Maria Eneyda P. Kaufmann Fidalgo	Instituto de Pesquisas Ambientais	São Paulo - SP	85
*SPF	XII/2022	Universidade de São Paulo	Universidade de São Paulo	São Paulo - SP	20
SPFR	lll/2023	Herbário Departamento de Biologia	Universidade de São Paulo	Ribeirão Preto - SP	5
UEC	V/2023	Herbário da Universidade Estadual de Campinas	Universidade Estadual de Campinas	Campinas - SP	30
UFP	V/2023	Universidade Federal de Pernambuco	Herbário Geraldo Mariz	Recife - PE	5
UFRN	V/2023	Herbário da Universidade Federal do Rio Grande do Norte	Universidade Federal do Rio Grande do Norte	Nata - RN	6
VIC	V/2023	Herbário da Universidade Federal de Viçosa	Universidade Federal de Viçosa	Viçosa - MG	1
*VIES	VI/2023	Universidade Federal do Espírito Santo	Universidade Federal do Espírito Santo	Vitória - ES	8
Total					**726**

Legenda. (*) Herbários visitados presencialmente.

As coletas foram realizadas entre os meses de janeiro e agosto de 2023 em três estados do Brasil: Bahia, Minas Gerais e São Paulo (Tabela 3).

Tabela 11 – Viagens a campo realizadas entre os meses de janeiro e outubro de 2023. São amostrados espécimes coletados e os que a coleta era pretendida, no entanto, não foram encontrados.

Data mês/ano	Estado	Localidade	Espécie	Vegetação / período fenológico
l/2023	SP	Piracicaba, Parque da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz - ESALQ/USP	**Pachira endecaphylla* (Vell.) Carv.-Sobr.	Cultivada.
ll/2023	MG	São Thomé das Letras, Vale das Borboletas, Cachoeira das Bromélias, Poço dos Anjos.	*Eriotheca candolleana*	Mata ciliar em meio a Mata Atlântica e Cerrado / frutificação.

Continua

Continuação

Data mês/ano	Estado	Localidade	Espécie	Vegetação / período fenológico
II/2023	SP	Mogi das Cruzes, Campus da Universidade de Mogi das Cruzes.	*Pachira glabra* Pasq.	Cultivada / floração frutificação.
III/2023	MG	São João do Manteninha, beira da rodovia BR-381.	**Pachira* sp. CS3176	Afloramentos rochosos.
III/2024	MG	São João do Manteninha, beira da rodovia BR-381.	*Pseudobombax ellipticum*	Afloramentos rochosos / vegetativo.
III/2023	MG	Catas Altas, Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça, Trilha Cascatona.	*Pachira* sp. JS9	Floresta Estacional / vegetativo.
III/2023	MG	Catas Altas, Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça, Trilha Cascatona.	*Pachira* sp. JS10	Floresta Estacional / vegetativo.
III/2023	MG	Catas Altas, Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça, Trilha Cascatona.	*Pachira* sp. JS11	Floresta Estacional / vegetativo.
V/2023	BA	Lençóis, Parque Municipal da Muritiba.	**Pachira retusa* (Mart.) Fern. Alonso	Campos rupestres.
V/2023	BA	Mucugê, Projeto Sempre Viva.	**Pachira retusa* (Mart.) Fern. Alonso	Caatinga.
IX/2023	ES	Reserva Natural Vale	*Pachira endecaphylla* (Vell.) Carv.-Sobr.	Cultivada / frutificação
IX/2023	ES	Santa Teresa, Estação Biológica de Santa Lúcia.	*Pachira calophylla* (K. Schum.) Fern. Alonso	Mata de encosta / vegetativo
V/2023	BA	Feira de Santana, Campus da Universidade Estadual de Feira de Santana.	*Pachira retusa* (Mart.) Fern. Alonso	Cultivada / vegetativo.
V/2023	BA	Feira de Santana, Campus da Universidade Estadual de Feira de Santana. Feira de Santana.	*Pachira moreirae* Carv.-Sobr. & W.S. Alverson	Cultivada / vegetativo.

*Espécimes não coletados.

Foram utilizadas tesouras de poda, saco de coleta, além de GPS para registro de coordenadas para confecção dos mapas. Os ramos coletados foram prensados em jornal,

papelão e prensas de madeira e levados a estufa para secagem. Quando secas, as exsicatas foram montadas e tombadas no acervo do herbário HUMC, caso solicitadas, duplicatas poderão ser enviadas para os herbários dos demais estados.

A partir das coletas foi possível observar o ambiente em que os espécimes podem ser encontrados, assim como a obtenção de material fresco em sílica-gel para estudo molecular e análise de caracteres morfológicos que não costumam ser preservados nas exsicatas.

Algumas localidades nas quais os espécimes não foram encontrados (p.e. em Mucugê e Lençóis - BA), não havia registros das espécies mesmo com ocorrência nas proximidades onde o hábitat era semelhante. Neste caso, há registros de *P. retusa* em beiras de estradas sentido a pelo menos quatro municípios do oeste da Bahia (Xique-Xique, Morro do Chapéu), no entanto, apesar das viagens a campo terem ocorrido nas cidades vizinhas com vegetação de caatinga, campos rupestres e cerrado, nenhum espécime foi encontrado.

A viagem a campo para a cidade São João do Manteninha – MG foi realizada com o objetivo de coletar um espécime identificado incialmente como *Pachira aff. moreirae* (J.G. Carvalho-Sobrinho 3176 HUEFS). Segundo o coletor, o indivíduo se encontrava em afloramentos graníticos dentro de uma propriedade. No entanto, ao explorar a área, o espécime não foi encontrado, havendo apenas muitos indivíduos de *Pseudobombax* que também foram coletados. Os moradores da região relataram uma degradação da vegetação local nos últimos anos como incêndios e desmatamento, portanto, resultando na perda desse espécime.

A coleta de três espécimes na Reserva Particular de Patrimônio Natural Santuário do Caraça em Catas Altas foi realizada com o intuito de coletar o indivíduo referente aos materiais *Cardoso, D. 3464* e *Cardoso D. 3463* (HUEFS) consultados anteriormente por Vania Yoshikawa (*pers. comm*.), porém não identificados devido à ausência de flores ou frutos na exsicata, no entanto, no período da coleta, se encontrou estéril (*Pachira* sp. JS11).

A delimitação da área de estudo foi de acordo com a distribuição das espécies de *Pachira* Extra-Amazônico com base nos registros disponíveis nos bancos de dados online e herbários visitados durante o estudo. Os registros de cada espécie foram planilhados e plotados no software Qgis 3.10.14 (QGIS.ORG, 2019) com o *shapefile* dos biomas brasileiros propostos por Veloso (1991) assumindo a definição de domínios por Fiaschi e Pirani (2009).

3.2.3 Tratamento Taxonômico

O tratamento taxonômico foi realizado a partir dos dados coletados durante visitas a herbários e acervos virtuais, além das coletas realizadas. As estruturas vegetativas e

reprodutivas foram medidas e analisadas com auxílio de lupa, paquímetro e pinça para posteriormente serem planilhadas.

Os dados morfológicos foram utilizados para a elaboração das descrições, da chave de identificação e para a delimitação das espécies. Todo o estudo taxonômico foi feito no Laboratório de Sistemática Vegetal (LSV) da Universidade de Mogi das Cruzes (UMC).

Foram feitos comentários taxonômicos para cada espécie, descrição de dados importantes como fenologia, habitat, mapas de distribuição, categoria de ameaça e lista de materiais selecionados. Cada espécie foi apresentada por pranchas de fotografias enfatizando as principais estruturas morfológicas utilizadas para diferenciação entre as espécies.

As categorias do grau de ameaça das espécies foram sugeridas utilizando dados de distribuição (coordenadas geográficas) presentes em bancos de dados, obtidas ao longo da consulta aos herbários e coletas. Foi elaborado um arquivo em .csv composto por três colunas de dados separadas por vírgula: espécie, latitude e longitude.

Em seguida, foi feito o upload do arquivo de entrada no site do Geocat - IUCN (https://geocat.iucnredlist.org/) e selecionada a opção "*Enables EOO/AOO"* para calcular os valores de área. Todas as análises foram feitas utilizando o padrão de quadrículas da IUCN na opção *change > set IUCN value.*

Os valores foram comparados com aqueles citados no "critério B" da IUCN. Para estimar as condições para atribuição das categorias provindas de análises preliminares foram utilizadas imagens de satélite do Google Earth e dados complementares de cada *location*.

A terminologia utilizada seguiu trabalhos anteriores para Bombacoideae e *Pachira*, e guias de morfologia vegetal (ROBYNS, 1963; DUARTE *et al*., 2011; GONÇALVEZ; LORENZI, 2011; SOUZA; LORENZI, 2012; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016).

3.3 ESTUDO BIOGEOGRÁFICO

3.3.1 Área de estudo e delimitação utilizada

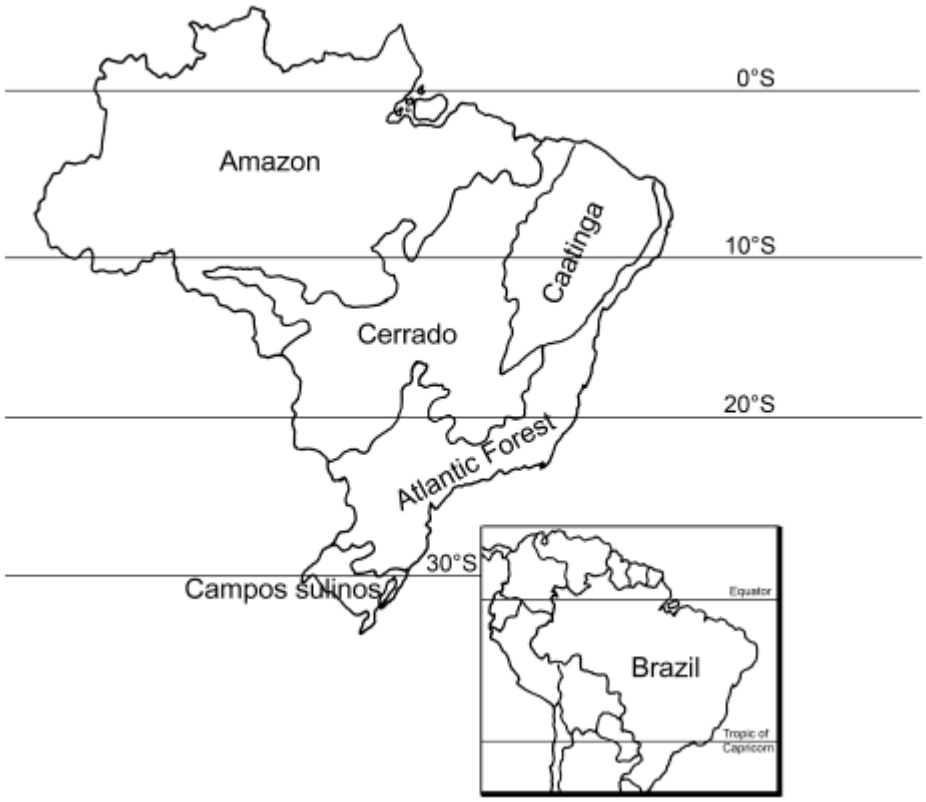
A distribuição natural das espécies do Clado *Pachira* Extra-Amazônico é restrita ao Brasil (exceto *P. glabra*), por isso, foi definida uma delimitação mais específica para o país a fim de otimizar os resultados a serem discutidos. Além disso, ambos os domínios (Caatinga e Mata Atlântica) são mistos, compostos por um mosaico de fitofisionomias, áreas disjuntas entre eles, e zonas de transição que podem conter diferentes históricos biogeográficos e evolutivos.

Com isso, foi utilizado como base a delimitação descrita por Fiaschi e Pirani (2009) (Fig. 5) que se assemelha a delimitação do IBGE (2012). No entanto, ao invés do termo

"bioma", foi empregado a terminologia e definição correspondente a "domínio" assim como Fiaschi e Pirani (2009) descrevem, uma vez que a definição de bioma consiste em áreas com fisionomia homogênea independente de sua composição.

Quanto ao "domínio", corresponde a áreas com grande heterogeneidade florística onde a composição dessa vegetação é decisiva (FIASCHI; PIRANI, 2009). Ainda, foram consideradas as diferentes unidades geográficas presentes nessas áreas assim como as zonas de transição entre os domínios (CRACRAFT, 1985; QUEIROZ *et al.*, 2017; FERNANDES *et al.*, 2020; PERES *et al.*, 2020).

Figura 5 **–** Delimitação de Domínios Fitogeográficos segundo Fiaschi e Pirani (2009).



Fonte: Extraído de Fiaschi e Pirani (2009).

Dentre o bioma SDTF indicado por Pennington, Prado e Pendry (2000), o Domínio Caatinga é a maior área de extensão contínua da América do Sul e localiza-se no nordeste do Brasil. Abrange todo o nordeste do Brasil estendendo-se desde o Piauí até uma porção sul de Minas Gerais, é caracterizado por clima semiárido com longas estações de seca e chuva predominante do verão, constituída por planícies, chapadas baixas e formações sedimentares

(RIZZINI, 1979; PENNINGTON; PRADO; PENDRY, 2000; QUEIROZ *et al.*, 2017; MORRONE, 2017).

Segundo Queiroz *et al.* (2017), são reconhecidos três tipos de comunidades vegetais baseadas principalmente em características edáficas, dentre essas comunidades estão: 1) Caatinga Cristalina composta por solos muito férteis presentes na Depressão Sertaneja, a vegetação varia entre arbustos em áreas mais secas (caatinga *stricto sensu*) e árvores em ambientes mais úmidos (caatinga arbórea); 2) Caatinga Sedimentar apresentando solos menos férteis e arenosos, a vegetação é composta por arbustos bem distribuídos em dunas arenosas; e 3) vegetação de depósitos de calcário características dos grupos de Jandaíra e Bambuí (*Karst deposits*).

Além disso, podem ser encontrados enclaves de outros domínios adentro da região da Caatinga como pontos de florestas úmidas no alto de montanhas, por exemplo, na Chapada Diamantina (Bahia), em Brejos de Altitude nos estados de Pernambuco, Ceará e Paraíba (QUEIROZ *et al.*, 2006; MORO *et al.*, 2015b; QUEIROZ *et al.*, 2017). Outros domínios que podem ser identificados adentro da região da Caatinga, dentre eles, estão as vegetações de Savanas (= Cerrado) como na Chapada Diamantina, pequenos pontos no estado do Ceará e na região costeira do nordeste do país. Essas áreas são caracterizadas por solos ácidos e pobres em nutrientes, com altas taxas de alumínio e períodos de queimadas (OLIVEIRA-FILHO *et al.*, 2013). A vegetação típica de Campos Rupestres também pode ocorrer na região da Chapada Diamantina, sendo comum em áreas menos férteis com estrato herbáceo e xerófito (HOPPER, 2009).

O Domínio Mata Atlântica é caracterizado principalmente por dois principais tipos de florestas: florestas tropicais úmidas que podem ser associadas a áreas de Caatinga por ocorrer na porção norte da costa litorânea; e florestas subtropicais úmidas que abrange as áreas correspondentes as províncias Paraná e Floresta de Araucárias descritas por Morrone *et al.* (2017).

Além disso, são descritos outros tipos de vegetação mais próximos a região costeira compostas por solo arenoso como manguezais e restingas (SCARANO, 2002) e campos de altitude e cadeias de montanhas como a Serra do Mar no estado de São Paulo (SAFFORD, 1999). Dentre suas características destacam-se o solo fértil composto por rochas graníticas, variação de umidade e temperatura de acordo com a densidade da vegetação e gradiente latitudinal (RIZZINI, 1979).

Para a descrição de habitat e discussão de áreas de endemismo foram consideradas unidades geográficas mais restritas a fim de contextualizar a ocorrência das espécies com o micro-habitat. A reconstrução de áreas ancestrais foi feita utilizando os domínios fitogeográficos do Brasil (FIASCHI; PIRANI, 2009).

Além disso, as biorregiões identificadas foram comparadas com as delimitações mais utilizadas para estudos botânicos, e se a distribuição das espécies está em concordância com as delimitações (Tabela 12).

Tabela 12 – Delimitações utilizadas para discussão dos resultados de endemismo e padrão de distribuição das espécies.

Escala	Classificação	Referências	Análises		
			Descrição de habitat	**Reconstrução de áreas ancestrais**	**Comparação com biorregiões**
Global	Seasonally Dry Tropical Forest Evergreen Forest	OLSON (2020); PENNINGTON; PRADO; PENDRY (2000).	x		
Domínios + zonas de transição	Domínio Caatinga Domínio Cerrado Domínio Mata Atlântica	FIASCHI; PIRANI (2009).	x	x	x

3.3.2 Áreas de endemismo e biorregiões

Para a identificação de áreas de endemismo foram feitos dois tipos de análises com diferentes premissas a fim de comparar os resultados encontrados e verificar qual o método mais apropriado para o conjunto de dados. Dentre os métodos utilizados estão: *Endemicity Analyses* (EA) e *Network-clustering* (Tabela 13).

Tabela 13 – Métodos utilizados nas análises de endemismo.

Análise	Programa	Premissa	Referências
Áreas de Endemismo (EA)	NDM/VNDM v. 3.0	Atribui *score* às espécies de acordo com sua distribuição e área estudada.	SZUMIK; GOLOBOFF (2004)
Network-clustering	Infomap Bioregions (web server)	Agrupa e relaciona distribuição de espécies com quadriculas para identificar biorregiões. Pode ser utilizado para endemismo.	ANTONELLI; VILHENA (2015); EDLER *et al.* (2017)

A princípio, foram levantados os registros de todas as espécies nos principais bancos de dados (SpeciesLink e Reflora), além disso, as coordenadas presentes nas etiquetas de exsicatas analisadas presencialmente também foram acrescentadas.

Para cada espécie foi elaborada uma planilha contendo: espécie, coordenadas (longitude e latitude), descrição do local, estado, herbário de origem, número de tombo ou código de barras e coletor. Além disso, todos os dados foram revisados a fim de excluir duplicatas de materiais e o máximo possível de espécimes cultivados (quando descrito nas etiquetas), contudo, coordenadas centroides (de cidades e unidades de conservação) foram mantidas. Quando possível, as identificações foram atualizadas e incorporadas nas planilhas para dados taxonomicamente consistentes, uma vez que, muitos materiais anteriormente pertencentes a coleção de *P. endecaphylla* passaram a ser identificados como *P. inaequalivalvis* que foi recentemente descrita e publicada.

3.3.2.1 Áreas de endemismo (EA) – NDM

A análise de endemismo desenvolvida incialmente por Goloboff (2002) e posteriormente complementada por Szumik e Goloboff (2004) foi realizada no software NDM/VNDM. A análise consiste na atribuição de *scores* para as áreas identificadas por meio do número de espécies presentes e a congruência entre a distribuição delas e a área total, portanto, o NDM tem a abordagem baseada em padrões de distribuição. Contudo, ao invés de apenas agrupar áreas semelhantes entre si, ele busca por valores de congruência entre a distribuição de uma espécie em uma área e as demais áreas amostradas.

Essa congruência é mensurada a partir do índice de endemicidade ou *Endemicity Index* (EI). Esse valor é atribuído para cada espécie e varia de 0 a 1, onde 1 refere-se ao endemismo perfeito, ou seja, a espécie está restritamente presente na área (quadrículas) e em nenhuma outra

fora desse agrupamento. O EI diminui conforme a espécie esteja cada vez mais presente em outras quadrículas da área total e fora desse agrupamento de quadrículas, ou seja, uma distribuição muito mais disjunta, com isso, a ocorrência dela se torna cada vez menos exclusiva, e as penalidades fazem o EI chegar cada vez mais próximo de 0.

Os *scores* de endemicidade (EIA) de uma área são resultantes da soma dos *scores* de EI das espécies presentes nessa área. Ao realizar a análise, o programa dá opção de alterar o *score* mínimo para retenção de áreas de endemismo (EIA), apesar disso, a configuração padrão é *score* ≥ 2. Ainda, a análise feita no NDM permite assumir a presença de uma espécie em uma quadrícula mesmo quando ela não está presente, contanto que haja ocorrência dela nas quadrículas ao redor.

Primeiramente, assim como nas demais análises, foi elaborado um mapa de distribuição de todas as espécies no software Qgis 3.10.14 (QGIS.ORG, 2019). Foram sobrepostas grades vetoriais com diferentes níveis de detalhamento, ou seja, quadrículas de 1º, 2º, 3º e 4º. As grades foram igualmente georreferenciadas: -59.43988745911015, -31.999929448231924, -32.12490710969947, -2.6126606032080426 [EPSG:4326].

Essa variedade de grades foi empregada a fim de explorar diferentes resultados de acordo com a distribuição dos registros e a quais parâmetros eles se aplicam. Foi feita uma matriz de acordo com a ocorrência das espécies (presença=1 e ausência=0) e onde a presença era assumida =2. O arquivo de entrada foi formatado com as coordenadas de extensão dos dados, número de linhas e colunas e salvo em formato .dat para implementação do NDM.

O programa gerou uma grade onde as quadrículas coloridas representaram a presença das espécies. Para dar início a análise foi selecionado "*Analyze with NDM*" realizando as buscas por áreas em 100 e 1000 réplicas e a seguinte variação de parâmetros: 1) score de áreas= *score* ≥ 1 e 2. Para o ajuste que houve identificação de áreas de endemismo foi gerada uma grade de consenso de 50% de similaridade das espécies com a opção *"against any of the other areas in consensus"*.

Esse parâmetro foi definido devido a distribuição sobreposta da maioria das espécies, com esse padrão de distribuição, é esperado a identificação de muitas áreas de endemismo compostas por diferentes combinações das mesmas quadrículas. Assim, definindo o consenso de maioria a 50% é feita a combinação dessas áreas em poucas áreas de consenso.

Os resultados foram apresentados e comentados de acordo com cada grade e ajuste de parâmetro.

3.3.2.2 Análise de Network - Clustering – Infomap Bioregions

A análise de network-clustering é conduzida no servidor online do Infomap Bioregions (VILHENA; ANTONELLI, 2015; EDLER *et al.*, 2017) a fim de identificar biorregiões com base na distribuição de espécies e fornecer dados sobre padrões de distribuição e possíveis áreas de endemismo (EDLER *et al.*, 2017).

As informações são baseadas na congruência entre as espécies e as quadrículas, a partir disso cada espécie tem uma ligação com cada quadrícula, essa informação é combinada com o algoritmo do programa onde são estimadas biorregiões. A partir disso são gerados dados como espécies mais indicativas e mais comuns por quadrícula e por biorregião.

Em contraste com as demais análises, o Infomap Bioregions realiza uma análise espacial e adaptativa de acordo com a densidade dos dados, com isso, é possível identificar biorregiões para dados completos e resultados de menor resolução para dados mais escassos, portanto, trata-se de uma análise mais realista. Ainda, permite a identificação de potenciais áreas de endemismo a partir do *score* fornecido por quadrícula e por biorregião.

A capacidade de adaptar o tamanho das quadriculas depende das características dos dados sendo: dados densos as quadriculas são menores, dados mais esparsos as quadriculas são maiores de acordo com os parâmetros de tamanho mínimo e máximo definido pelo usuário. Ainda, é possível alterar a capacidade máxima e mínima de registros por célula. O programa não atribui peso a quantidade de registros, mas sim a presença de espécies e a ligação delas com as quadriculas, assim, os resultados não são enviesados pelo excesso de amostragem.

Os mesmos dados de registros foram utilizados no Infomap Bioregions. Assim como é sugerido pelos autores (VILHENA; ANTONELLI, 2017), o arquivo de entrada foi um arquivo .csv constando três colunas, cada um referente a espécie, longitude e latitude, o mesmo foi carregado no programa em "*Species data – species distribution data*". A princípio, foram utilizados os parâmetros padrões sendo: max cell size=4º, min cell size=1º, max cell capacity=100, min cell size=10 e a opção "*Patch sparse grid cells*" ativada.

A partir disso, foi gerado um mapa com quadriculas coloridas que correspondem a distribuição das espécies e outros dados como: contagem e *score* de uma ou mais espécies de cada célula referente aos registros e riqueza de espécies.

A análise de cluster também foi feita com os seguintes ajustes dos parâmetros: number of trials=10, number of cluster cost=0.8 e a opção de "*weight on abundance*" desabilitada. Segundo Vilhena e Antonelli (2017), o valor de *cluster cost* pode ser alterado e em casos de áreas menores, valores abaixo de 1.00 podem ser mais informativos. Portanto, foram testadas

variações dos parâmetros a fim de torná-los mais apropriados para os dados. As biorregiões foram amostradas com seus respectivos valores para cada espécie.

3.3.3 Reconstrução de Áreas Ancestrais

Foi executado o script BioGeoBEARS (MATZKE, 2013) a fim de analisar a diversificação do grupo amostrado em meio os domínios ancestrais ao longo dos anos utilizando o algoritmo DEC (análise de dispersão-extinção e Cladogênese) (RONQUIST, 1996, 1997; REE, 2005; REE; SMITH, 2008). A reconstrução foi baseada na filogenia em IB datada com 81 táxons (*cronograma.tre*) convertida em formato .*Newick.*

As áreas de ocorrência das espécies foram levantadas a partir do estudo taxonômico, além de dados disponíveis na literatura e bancos de dados. Para a classificação das áreas biogeográficas, foram adotados domínios fitogeográficos (FIASCHI; PIRANI, 2009). Cada área foi definida com um código em letra descrito na tabela 14:

Tabela 14 – Delimitações, áreas e códigos utilizados para a reconstrução de áreas ancestrais.

Delimitação	**Áreas**	**Código**
Domínios Fitogeográficos	Amazônia	A
	Caatinga	B
	Cerrado	C
	Campos sulinos	D
	Mata Atlântica	E

Para a implementação dos dados no script do BioGeoBEARS, os seguintes arquivos de entrada foram elaborados:

1. Distribuição constando a presença ou ausência dos táxons para cada área.
2. Fatias de tempo *(time slice)* correspondendo ao período de milhões de anos atrás em ordem crescente de acordo com os principais eventos que podem resultar em especiação na região Neotropical. Foram definidas as fatias: 0-2.58 M.a. (fechamento do istmo do Panamá permitindo a conexão entre América Central e América do Sul, formação completa da Amazônia e Caatinga); 2.58-23.03 M.a. (Soerguimento dos Andes levando ao isolamento da Amazônia, início da formação da diagonal seca); e 23.03-60 M.a. (América do Sul inteiramente ocupada por florestas úmidas.

3. Análise estratificada onde foram construídas matrizes de conexão entre as áreas permitindo ou não a dispersão. Para isso, foi elaborada uma matriz de conexão (1) ou não ligação (0.1) entre as áreas utilizadas para cada fatia de tempo definida anteriormente.

Após a preparação destes arquivos, eles foram inseridos no script BioGeoBEARS utilizando o software R v.4.0.0 (CRAN, 2020). O ajuste do parâmetro "*maximum range size*" foi definido para 4.

A representação gráfica da transição de biomas ancestrais se dá a partir da própria filogenia, onde os ramos são anagêneses e os nós são cladogêneses com os códigos das áreas seguindo a escala de tempo da árvore datada.

4 RESULTADOS E DISCUSSÕES

No total, foram obtidas 22 sequências de oito espécies (Tabela 15). Dessas, três são espécies brasileiras aceitas com sequências inéditas (*P. calophylla*, *P. cearensis* e *P. inaequalivalvis*) e outras cinco obtidas nas viagens de coletas ou amostras fornecidas por V.N Yoshikawa (*comm. pers.*). Em relação aos marcadores, totalizam sete sequências de ITS, oito de ETS e seis de *trnS-trnG.*

Tabela 15 - Sequências obtidas até o momento, sendo estas tratadas e inclusas nas análises atuais (12 de setembro de 2023).

Espécies	**Origem**	**Marcador**		
		ITS	**ETS**	**TRNS-G**
Pachira sp. JS9*	Catas Altas, MG.	+	+	+
Pachira sp. JS10*	Catas Altas, MG.	+	+	+
Pachira sp. JS11	Catas Altas, MG.	+	+	-
Pachira sp. Y114*	Bonito, MT.	+	+	+
Pachira inaequalivalvis	Mata Estrela, RN.	-	+	-
*Pachira cearensis***	Campus UFRN, RN.	+	+	+
*Pachira calophylla***	Tijuca, RJ.	+	+	+
*Pachira*_ESA*	Piracicaba, SP.	+	+	+
Total		**7**	**8**	**6**

Legenda: (+) sequência obtida; (-) sequências não utilizadas; (*) sequências dos três marcadores obtidas; (**) uso inédito.

4.1 RECONSTRUÇÃO FILOGENÉTICA

4.1.1 Marcadores Individuais por Máxima Verossimilhança - ML

Foram geradas quatro árvores de ML sendo duas de marcadores nucleares (ITS e ETS), uma do marcador plastidial (*trnS-trnG*) e uma que consta a análise combinada dos três marcadores combinados. Ao realizar a reconstrução filogenética no IQTREE, são fornecidas informações que sustentam a topologia resultante das árvores (Tabela 16).

Ao analisar dados dos alinhamentos, observa-se que o ITS possui mais caracteres variáveis e informativos totalizando em 340 pb (ca. 49% do alinhamento), com exceção da árvore combinada com 2045. O marcador plastidial *trnS-trnG* foi o de menor variação, uma vez que apenas 329 dos 830 caracteres totais são informativos. Para todas as reconstruções, foram geradas 98 árvores e dessas, 20 foram retidas para selecionar a com melhor score (valor de máxima verossimilhança). Como esperado, a árvore combinada obteve os melhores parâmetros de máxima verossimilhança (-Lnl = -21854.460).

Tabela 16 – Dados referentes as matrizes das árvores geradas por ML dos marcadores nucleares (ITS e ETS) e plastidial (*trnS-trnG*) no software IQTREE.

Dados	**Nuclear**		**Cloroplasto**	**Combinada (ITS+ETS+*trnS-trnG*)**
	ITS	**ETS**	***trnS-trnG***	
Nº de táxons	75	71	54	81
Nº de caracteres	702	513	830	2045
Nº de caracteres constantes	157	162	234	600
Nº de caracteres variáveis informativos	340 (49%)	249 (48,5%)	329 (40%)	858
Nº de caracteres variáveis não-informativos	205	100	267	587
Modelo de substituição	TNe+G4 (BIC)	TVM+F+G4 (BIC)	TIM3+F+G 4 (BIC)	TNe+G4 (BIC)
Score	-10085.667	-5517.09	-5430.340	-21854.460
Nº de árvores geradas	98	98	98	98
Tamanho das árvores geradas	3.635	2.100	2.790	2.693
Nº de árvores retidas	20	20	20	20

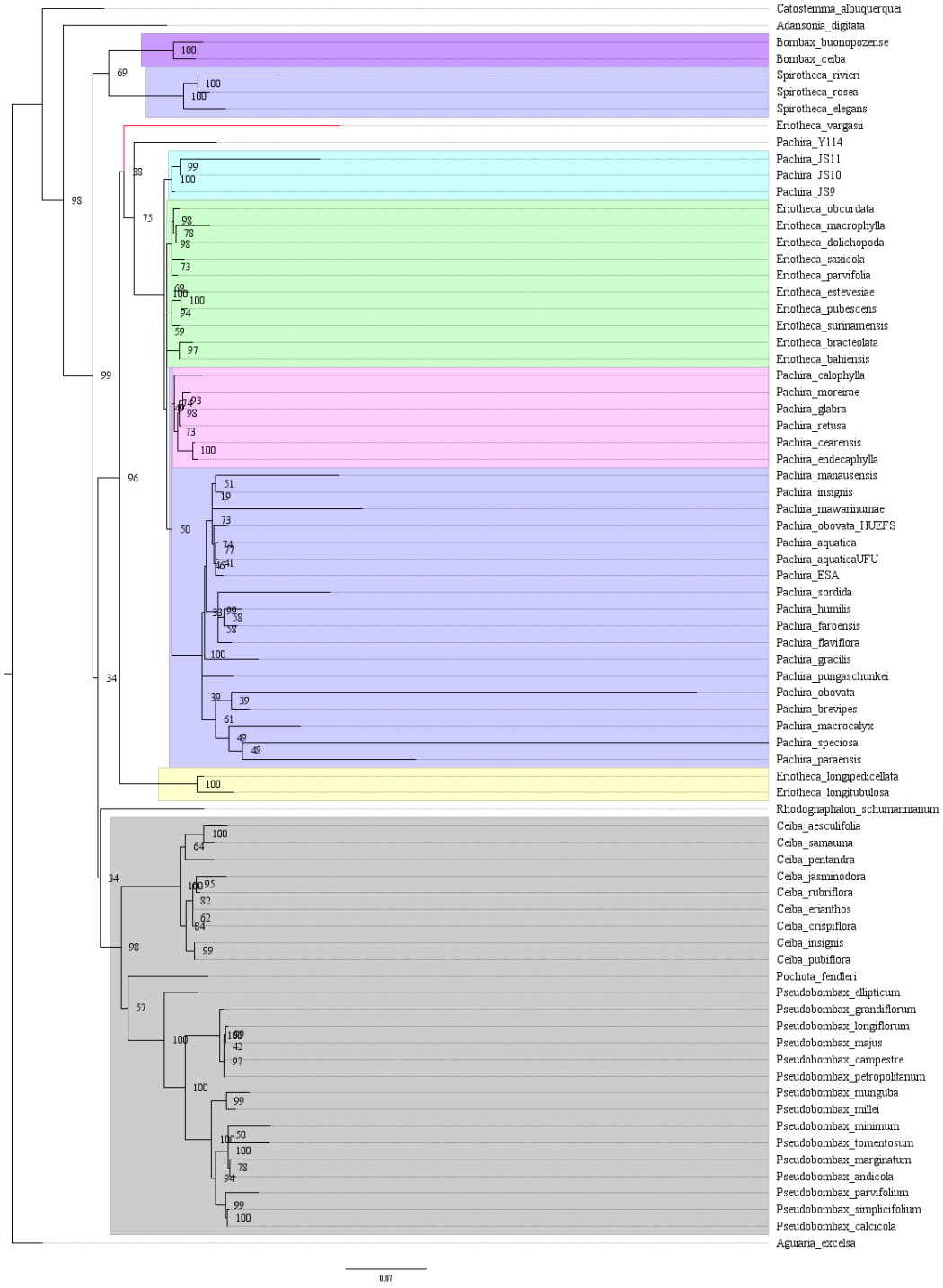
Legenda: score: valor de sustentação (mais próximo de -1); caracteres constantes – sem mutação; caracteres variáveis não informativos – autapomorfia (mutação em apenas um terminal); caracteres variáveis informativos – mutações em mais de um terminal.

Em ambos os marcadores, os caracteres foram considerados como não ordenados, distribuição *gamma* ao selecionar o modelo evolutivo, sendo que, para a árvore combinada e de ITS foi obtido o mesmo modelo sob o critério estatístico BIC: TNe+G4.

Primeiramente, a árvore reconstruída a partir das sequências de ITS (Fig. 6) é composta por 75 táxons, possui um tamanho de 3.635 pb e score = -10085.667. O modelo evolutivo selecionado foi o TNe+G4, no qual TNe considera excessivas transições de base, uma vez que em plantas isso é muito comum, além da mesma frequência de bases e variação de taxas de substituição entre diferentes sítios (TAMURA; NEI, 1993).

O marcador ITS apresentou maior número de caracteres variáveis provavelmente por ser uma região do DNA onde há intensa replicação. Os caracteres constantes representam 22,3% do alinhamento seguido dos não informativos com 205 (29%).

Figura 6 – Árvore do marcador nuclear individual ITS reconstruída por Máxima Verossimilhança com valores de BS.

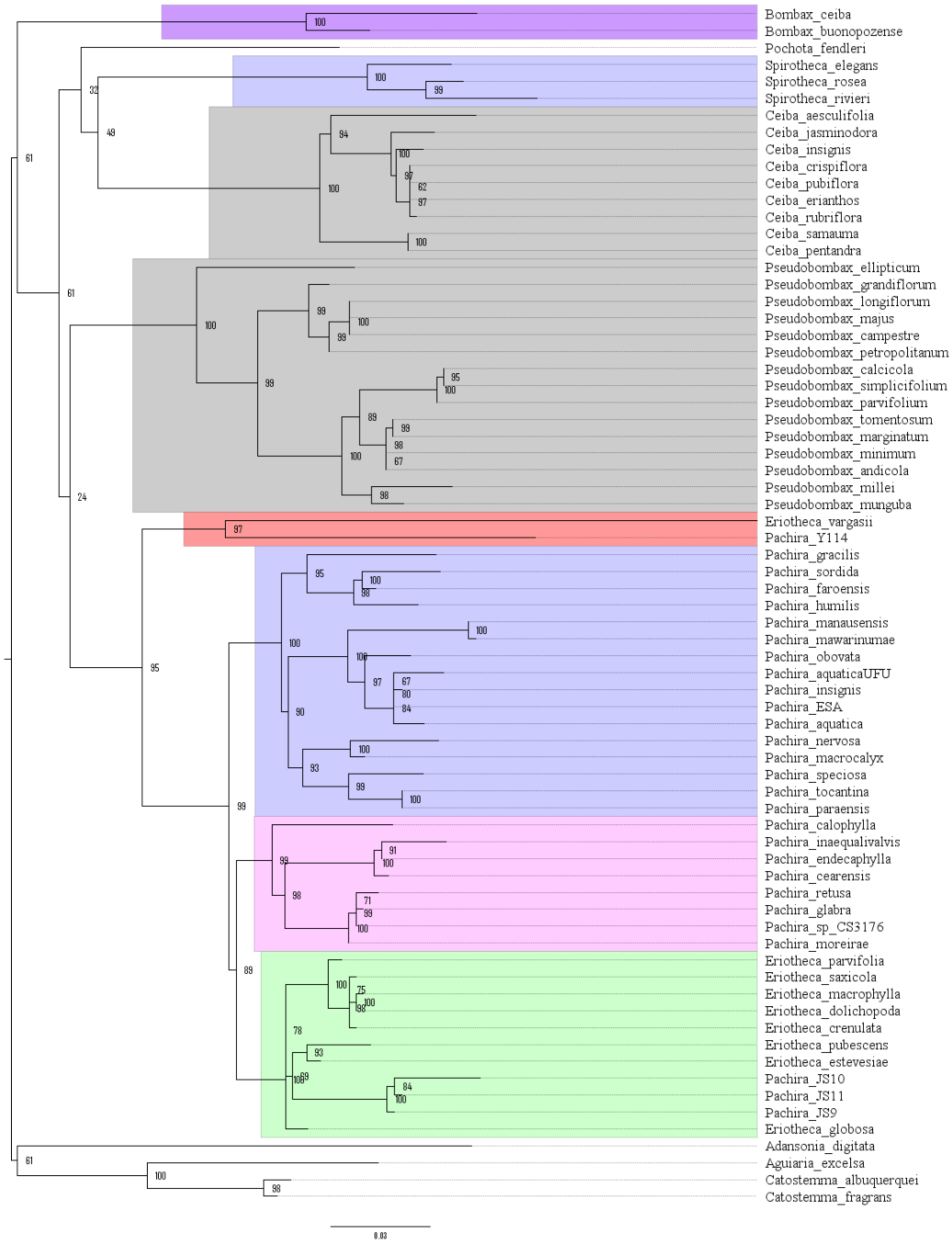


Ainda em relação aos marcadores nucleares, foram inclusos 71 táxons para o alinhamento do ETS (Fig. 7) gerando uma árvore de 2.100 pb e score = -5517.09. Dentre os 513 caracteres, 249 são variáveis e informativos correspondendo a 48,5% do alinhamento. O

modelo evolutivo definido pelo critério BIC foi o TVM+F+G4 que se refere a frequência variável de transversão de bases, neste caso entre AG = CT.

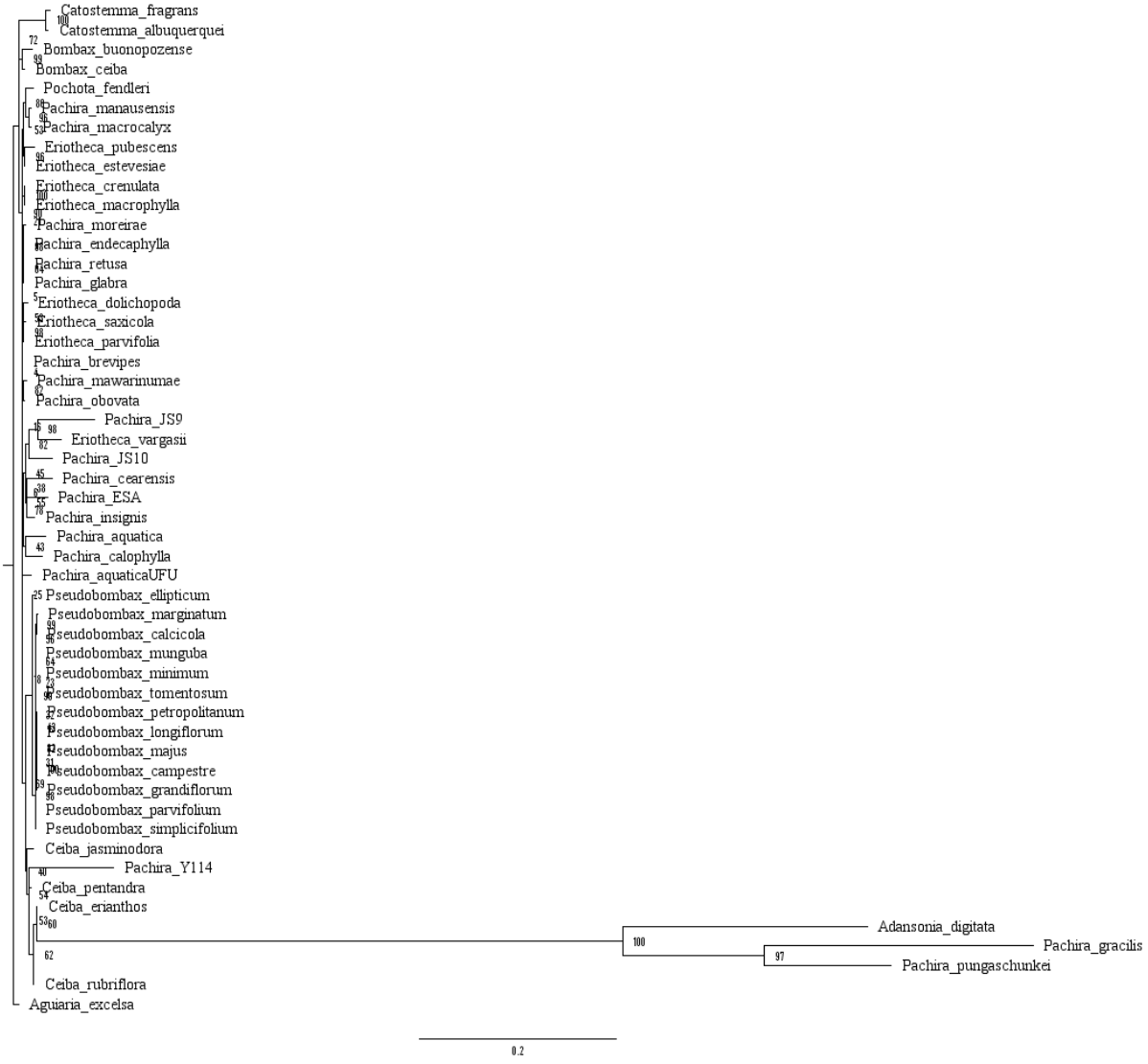
O parâmetro de frequências de bases (F) considera uma matriz com frequência desigual de bases nitrogenadas (TRIFINOPOULOS *et al*., 2016). Foi o segundo marcador mais variável em relação aos demais a partir da reconstrução de ML e inferência de sítios variáveis.

Figura 7 – Árvore do marcador nuclear individual ETS reconstruído por Máxima Verossimilhança com valores de BS.



Quanto ao único marcador plastidial utilizado (*trnS-trnG*) (Fig. 8), foram inclusos 54 táxons gerando uma árvore de 2.789 com score = -5430.340. Dentre os marcadores utilizados, foi o que apresentou menos caracteres variáveis e informativos, totalizando em 329 sendo ca. 40% do alinhamento. O modelo evolutivo selecionado foi o TIM3+F+G4 no qual admite a transição de bases AC = CG, AT = GT e frequência desigual de bases nitrogenadas. (TRIFINOPOULOS *et al*., 2016).

Figura 8 – Árvore do marcador plastidial individual *trnS-trnG* reconstruída por Máxima Verossimilhança com valores de BS.



Por ser um marcador bem conservado ao longo das replicações, o marcador plastidial *trnS-trnG* possui poucos sítios variáveis e uma proporção maior de caracteres constantes (234)

e não informativos (267) o que pode resultar em reconstruções filogenéticas que aparentam menor resolução dos clados.

As árvores dos dois marcadores nucleares reconstruídas por ML sustentam o monofiletismo do clado Kapok. Além disso, para o ITS os gêneros *Ceiba* e *Pseudobombax* se mostraram monofiléticos (BS = 98), no entanto, para o ETS, *Pseudobombax* emergiu como grupo-irmão de *Pachira* s.l. porém com valor de sustentação muito baixo (BS = 24). Os representantes do clado *Bombax* do Paleotrópico também formaram um clado, contudo, na árvore do ITS foi considerado como grupo-irmão de *Spirotheca*. Quanto ao marcador *trnS-trnG*, nenhum clado foi bem delimitado e apresentou valores de sustentação baixos.

Por fim, *Pachira* s.l. se manteve monofilético comportando os gêneros *Pachira* e *Eriotheca* (ambos parafiléticos) abrigando os seguintes clados: 1) *Pachira* Amazônico; 2) *Eriotheca* (10 espécies); 3) *Pachira* Extra-Amazônico e 4) e *Eriotheca* (3 espécies) em dois dos três marcadores (ITS e ETS). Portanto, pode-se concluir que o grupo de estudo (*Pachira* Extra-Amazônico) teve uma boa amostragem, uma vez que, todas as espécies emergiram na filogenia com valores de sustentação acima de BS = 90 para ITS e BS = 49 para ETS.

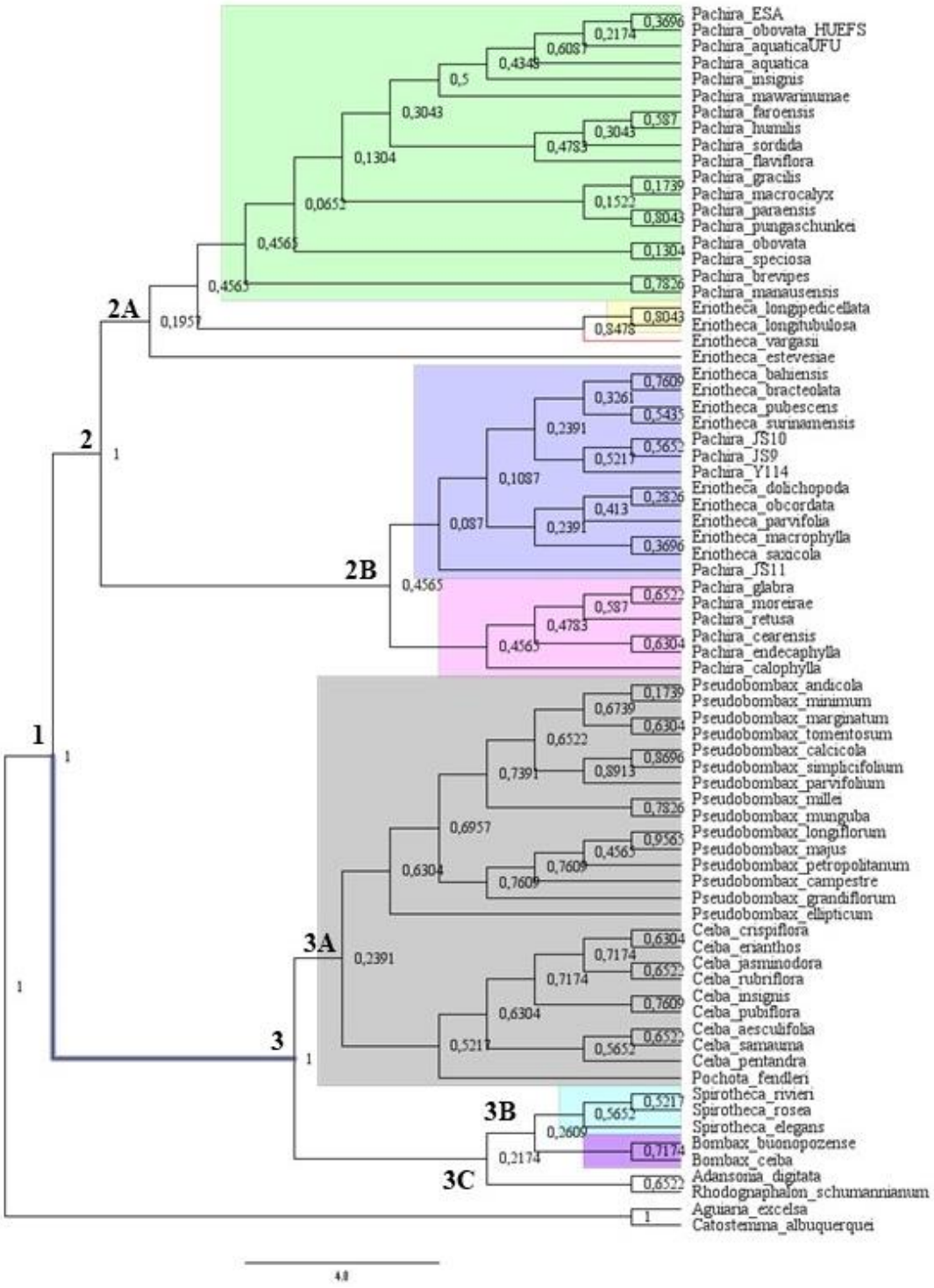
4.1.2 Marcadores Individuais por Inferência Bayesiana - IB

Foram reconstruídas quatro árvores por IB sendo duas de marcadores nucleares (ITS e ETS), e uma de marcador plastidial (*trnS-trnG*).

Primeiramente, a árvore gerada a partir dos dados de ITS (Fig. 9) gerou três clados: Kapok (PP = 1, clado 1); *Pachira* s.l (PP = 1, clado 2); *Pseudobombax* + *Ceiba* + *Pochota* + *Spirotheca* + *Bombax* + *Adansonia* + *Rhognphalon schummanianum* (PP = 1, clado 3), onde *Pseudobombax* + *Ceiba* (PP = 0,23, clado 3A) são monofiléticos e *Spirotheca* + Bombax do Paleotrópico (PP = 0,26, clado 3B) emergiram como grupo-irmão de *Adansonia digitata* e *Rhodognanphalon schummanianum* (PP = 0,21, clado 3C).

Em *Pachira* s.l. foram delimitados dois clados: *Pachira* Amazônico + *Eriotheca* subg. *Macrosiphon* + *Eriotheca vargasii* + *Eriotheca estevesiae* (PP = 0,19, clado 2A); *Pachira* Extra-Amazônico + *Eriotheca* subg. *Eriotheca* (PP = 0,45, clado 2B).

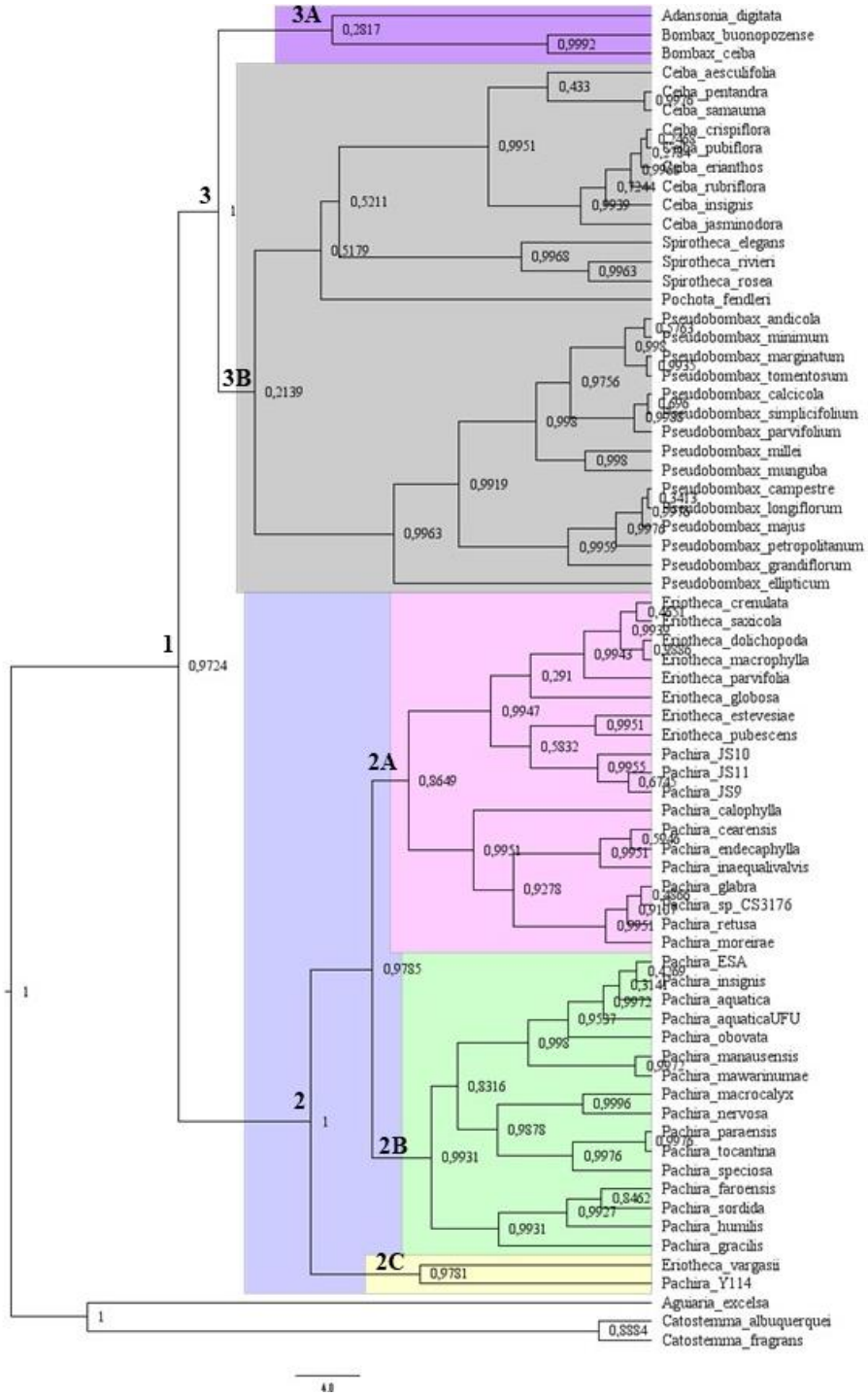
Figura 9 – Árvore do marcador nuclear ITS reconstruída por Inferência Bayesiana com valores de BS.



A árvore referente ao marcador nuclear ETS (Fig. 10) delimitou oito clados: Kapok (PP = 0,97, clado 1); *Pachira* s.l (PP = 1, clado 2); clado de Tronco – Estriado + Bombax do Paleotrópico + *Adansonia digitata* (clado Endocarpo esponjoso) (PP = 1, clado 3) sendo que nesse, o clado 3A corresponde ao Tronco – Estriado (*Ceiba* + *Pseudobombax* + *Spirotheca*)

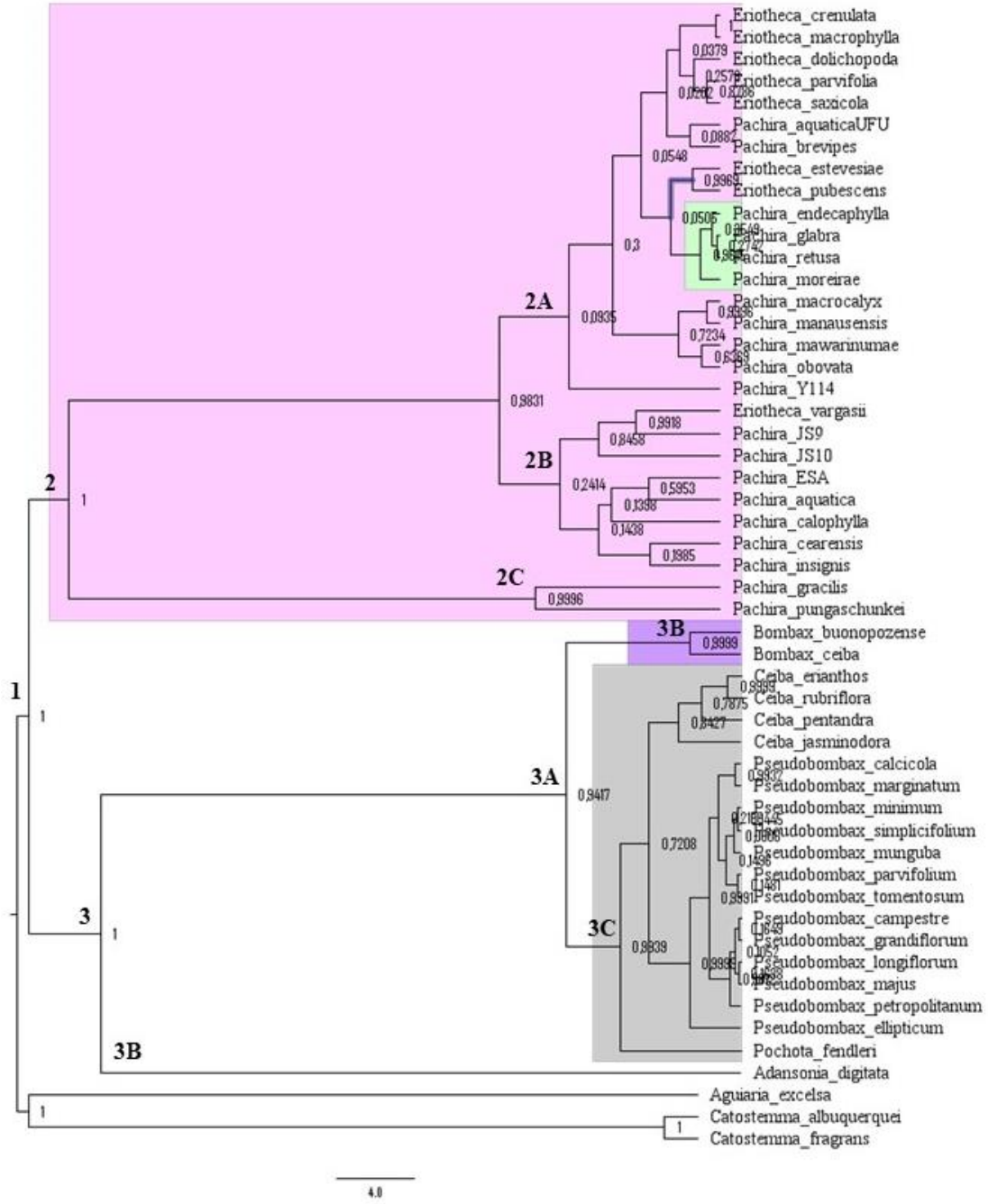
(PP = 0,21) segundo a circunscrição de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016). Em *Pachira* s.l foram definidos três clados: *Eriotheca* subg. *Eriotheca* (PP = 0,86, clado 2A); *Pachira* Amazônico (PP = 0,99, clado 2B); e como grupo-irmão dos demais subclados de *Pachira* s.l, o clado 2C composto por *E. vargasii* e um espécime ainda não identificado (Pachira_Y114).

Figura 10 – Árvore do marcador nuclear ETS reconstruída por Inferência Bayesiana com valores de BS.



A árvore reconstruída a partir dos dados do marcador plastidial *trnS-trnG* (Fig. 11) apresentou os seguintes clados: Kapok + *Adansonia digitata* (PP = 1, clado 1); *Pachira* s.l (PP = 1, clado 2); e *Ceiba* + *Pseudobombax* + *Pochota* + *Adansonia digitata* (PP = 1, clado 3). Em *Pachira* s.l, foram delimitados dois clados sendo: *Pachira* Amazônico (5 spp.) + *Eriotheca* (PP = 0,08, clado 2A); *Pachira* Amazônico (2 spp.) + *Pachira* Extra-Amazônico (PP = 0,24, clado 2B); e *Pachira gracilis* + *Pachira punga-schunckei* (PP = 0,99, clado 2C).

Figura 11 - Árvore do marcador plastidial *trnS-trnG* reconstruída por Inferência Bayesiana com valores de BS.



Para cada marcador, foram gerados números distintos de clados, dos quais, *Pachira* s.l. sempre emergiu monofilético abrigando *Eriotheca* e *Pachira*, porém, ambos os gêneros foram considerados parafiléticos, uma vez que *Pachira* Extra-Amazônico emergiu como grupo-irmão de *Eriotheca* subg. *Eriotheca*, formando um clado que é grupo-irmão de *Pachira* Amazônico. Ainda, *Eriotheca* subg. *Macrosiphon* emergiu como grupo-irmão de *Pachira* Extra-Amazônico + *Eriotheca* subg. *Eriotheca* + *Pachira* Amazônico.

4.1.3 Marcadores Combinados – Máxima Verossimilhança

Inicialmente, foram geradas árvores com todas as sequências disponíveis no alinhamento, no entanto, ao longo dos testes de parâmetros de corte, análises das árvores, valores de sustentação e dos alinhamentos, foram observadas inconsistências na topologia podendo haver conflito entre sequências de marcadores de algumas espécies.

Além disso, foram feitas análises visuais de incongruência a cada árvore gerada, considerando comprimento de ramos e valores de sustentação. Com isso, foram retiradas todas as espécies de grupo-externo que possuíam sequência para apenas um marcador, sequências muito curtas evitando *missing data* e aquelas que entraram em conflito em relação a topologia após a geração da árvore combinada (PELSER *et al*., 2010).

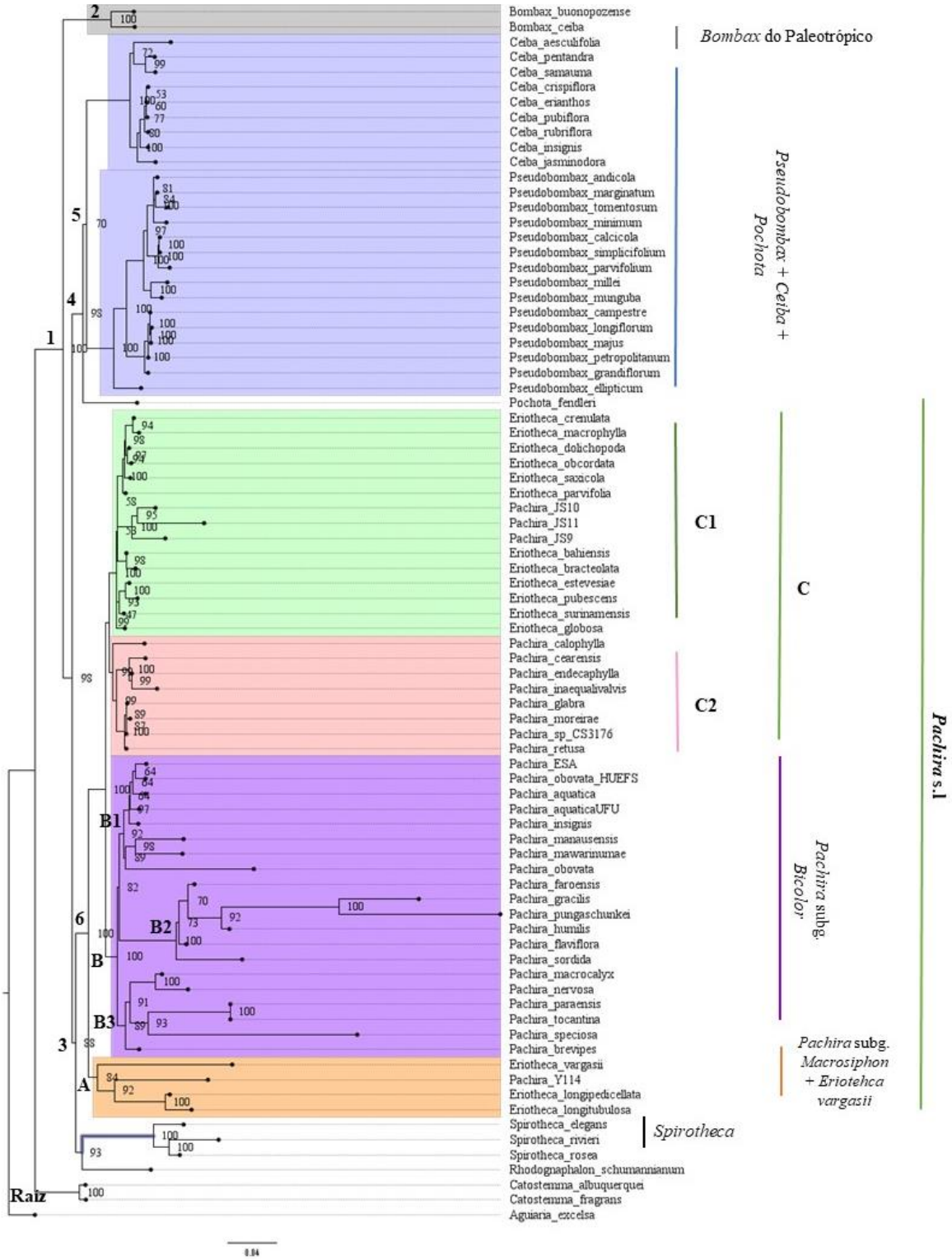
A análise combinada (Fig. 12) obteve a árvore de melhor resolução quanto a delimitação dos clados e valores de sustentação dentre as reconstruções por ML. A combinação dos três marcadores gerou uma árvore com 81 táxons, com tamanho de 2.693 pb e score = -21854.460. No total, o alinhamento é composto por 2.040 caracteres, sendo desses, 858 variáveis e informativos (ca. 42%), seguido por 600 caracteres constantes e 587 variáveis não-informativos. O modelo definido foi o mesmo do marcador ITS, o TNe+G4.

Para a análise combinada gerada a partir de ML, foram delimitados quatro grandes clados: Kapok (BS = 100, clado 1); Bombax do Paleotrópico (BS = 98, clado 2); *Pachira* s.l + *Spirotheca* + *Rhodognahalon* (BS = 88, clado 3); e *Ceiba* + *Pseudobombax* + *Pochota* (BS = 98, clado 4). Além disso, a raiz foi delimitada com três táxons (*Aguiaria excelsa*, *Catostemma fragans* e *Catostemma albuquerquei*) sendo grupo-irmão de Kapok (BS = 100, raiz).

Em *Pachira* s.l (clado 6) foram encontrados outros clados sendo: E. *longipedicellata* + *E. longitubulosa* + *E. vargasii* (BS = 84, clado A); *Pachira* subg. *Bicolor* (BS = 100, clado B); *Pachira* Extra-Amazônico (BS = 99, clado C2) + *Eriotheca* subg. *Eriotheca* (BS = 100, clado C1) ambos formando o clado C (BS = 99). Dentre as morfoespécies amostradas na filogenia

(ca. 7 táxons), a posição delas foi considerada importante para auxiliar nos estudos taxonômicos.

Figura 12 – Árvore de marcadores combinados (ITS + ETS + *trnS-trnG*) reconstruída por máxima verossimilhança (ML).

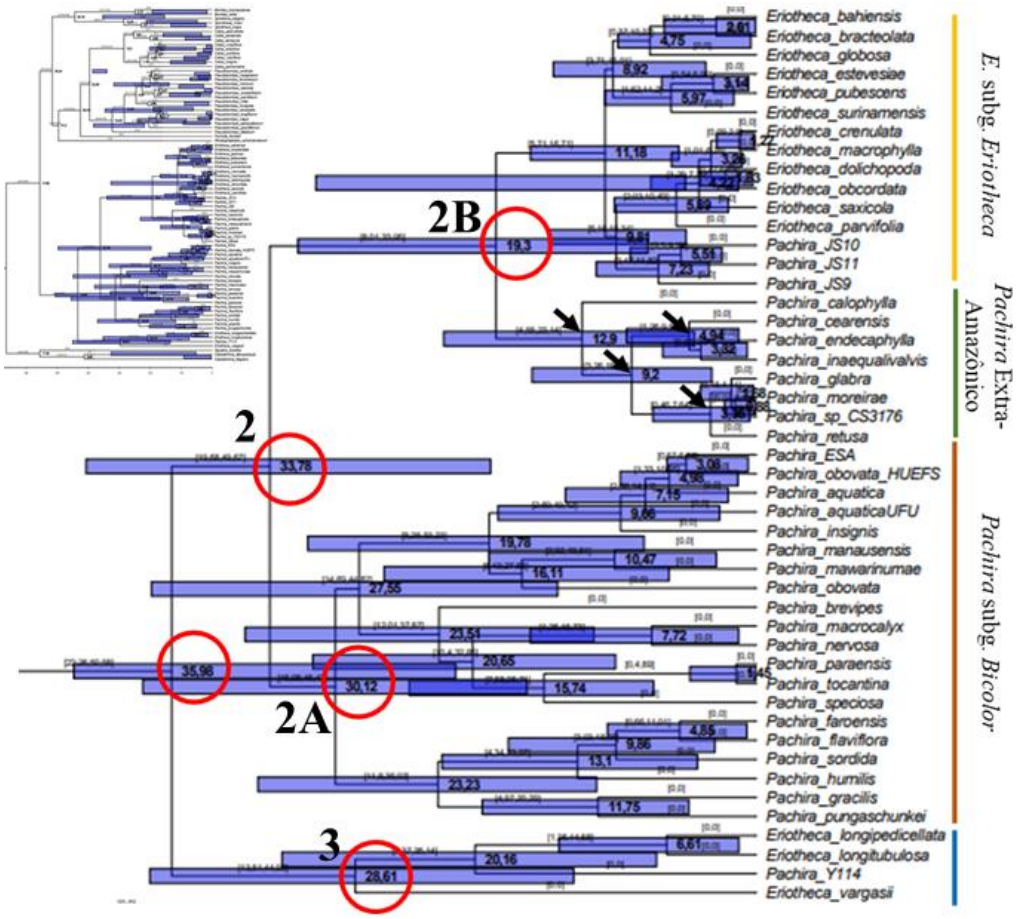


Como esperado, considerando as inferências das árvores de marcadores individuais, ambos os gêneros que compõem o clado *Pachira* s.l. (*Eriotheca* e *Pachira*) não são monofiléticos, uma vez que isso foi corroborado de acordo com o estudo de Yoshikawa *et al.* (em prep.) no qual os autores delimitaram *Pachira* Amazônico como *Pachira* subgênero *Bicolor* e sinonimizaram todas as espécies de *Eriotheca* em *Pachira*.

4.1.4 Marcadores Combinados – Inferência Bayesiana Datada

Segundo a árvore de marcadores combinados reconstruída por IB, a datação consta a idade estimada de cada clado (Fig. 13). O clado 6 que anteriormente abrigava *Pachira* s.l. + *Spirotheca* foi desmembrado, passando a apresentar *Spirotheca* + *Bombax* e *Pachira* s.l, como grupo-irmão do clado Tronco-Estriado sensu Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016).

Figura 13 – Árvore de marcadores combinados reconstruída por Inferência Bayesiana (IB) constando a idade estimada de divergência dos clados.



Legenda – Árvore datada de marcadores combinados e reconstruída por Inferência Bayesiana. A árvore menor no canto superior esquerdo representa a filogenia completa com os 81 terminais. A imagem ampliada corresponde ao clado *Pachira* s.l. no qual são indicadas as principais idades dos clados mencionados no texto (círculos vermelhos) e as idades citadas referentes as linhagens de *Pachira* Extra-Amazônico (setas pretas).

É estimado que *Pachira* s.l. tenha diversificado há 35,98 milhões de anos trás (Ma) em duas principais linhagens: o clado 2 composto por *Eriotheca* subg. *Eriotheca* + *Pachira* (33,78 Ma) e o clado 3 composto por *Eriotheca* subg. *Macrosiphon* + *E. vargasii* e Pachira_Y114 (28,67 Ma). No clado 2, as espécies de *P.* subg. *Bicolor* (clado 2A) foram as primeiras a diversificarem em diferentes linhagens há 30,12 Ma.

Por outro lado, a linhagem composta pelo clado *Pachira* Extra-Amazônico + *E.* subg, *Eriotheca* (clado 2B) é mais recente (19,3 Ma) e abriga espécies de Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado. As espécies de *Pachira* Extra-Amazônico divergiram em diferentes linhagens há 12,9 Ma, dando origem a linhagem de *P. calophylla* e outra linhagem que divergiu a 9,2 milhões de anos atras em dois clados, um abrigando as espécies de Caatinga (3,36 Ma), e espécies de Mata Atlântica (4,94 Ma). Portanto, em *Pachira* Extra-Amazônico as espécies de Mata Atlântica diversificaram antes quando comparado as espécies de Caatinga.

4.1.5 Novos subgêneros em *Pachira* Aubl.

Devido a essa circunscrição dos clados dentro de *Pachira* s.l., todas as espécies referentes a *Eriotheca* serão tratadas como sinônimos de *Pachira* (Yoshikawa *et al.* em prep.).

No presente estudo, são propostos dois novos subgêneros que abrigam as espécies do antigo Clado *Pachira* Extra-Amazônico (sensu Carvalho-Sobrinho *et al.* 2016) (Fig. 14).

1. ***Pachira* subg. *Longissimus*** J.S. Siqueira & M.C. Duarte **subg. nov.**
Tipo: *Pachira calophylla* (K. Schum.) Fern. Alonso

Diagnosis: *Pachira* subg. *Longissimus can be recognized by its long-petiolulate leaflets, long pedicels, lepidote indumentum of adpressed brown, peltate scales with regular outline, receptacle with pink nectaries and bicolored petals (greenish externally and white internally).*

Pachira calophylla (K. Schum.) Fern. Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 56:(2) 309 (1998).

2. ***Pachira* subgênero *Viridipetalae*** J.S. Siqueira & M.C. Duarte **subg. nov.**
Tipo: *Pachira glabra* Pasq.

Diagnosis: *Pachira subg. Viridipetalae can be recognized by the color of its petals, which are greenish on both adaxial and abaxial face.*

Pachira subg**. *Viridipetalae*** é composto por seis espécies aceitas ocorrendo na Mata Atlântica e Caatinga, além disso, é um grupo diverso podendo variar em relação ao habitat em um único domínio fitogeográfico. Sugere-se que pétalas monocolores, com ambas as faces esverdeadas seja uma possível sinapomorfia para o subgênero.

Pachira cearensis (Ducke) Carv.-Sobr. & Dorr**,** J. Bot. Res. Inst. Texas 14(2): 279 (2020).

Pachira endecaphylla (Vell.) Carv.-Sobr.**,** Taxon 62(4): 816 (2013).

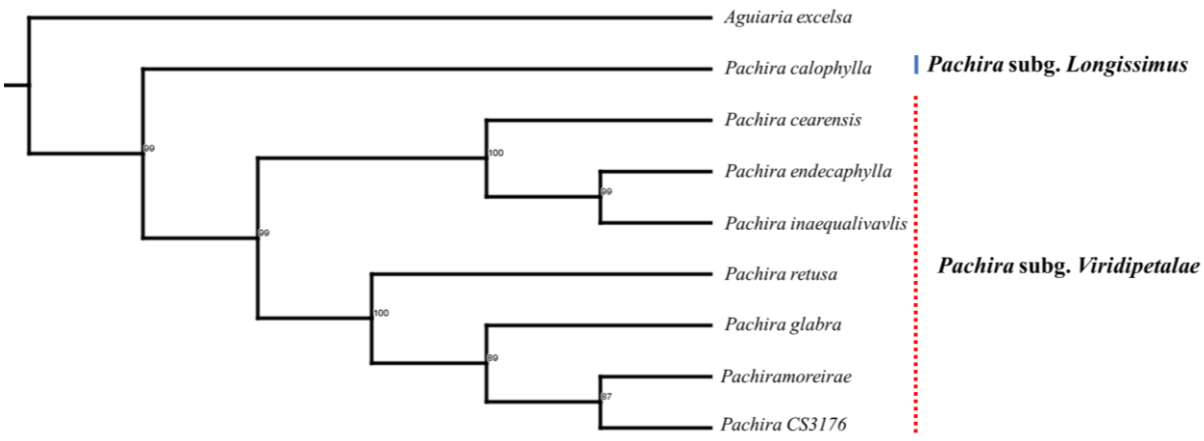
Pachira glabra Pasq**.** in Rendic. Acc. Nap. vii. (1868) 18.

Pachira inaequalivalvis V.N.Yoshik. & M.C. Duarte, Rodriguésia 74 (e00952022): 3 (2023).

Pachira moreirae Carv.-Sobr. & W.S. Alverson, Syst. Bot. 39(1): 261 (2014).

Pachira retusa (Mart. & Zucc.) Fern.Alonso, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 27(102): 37 (2003).

Figura 14 – Subgêneros propostos neste estudo abrangendo as espécies do antigo clado *Pachira* Extra-Amazônico (sensu Carvalho-Sobrinho et al. 2016).



Ao propor essa nova circunscrição foram considerados caracteres morfológicos vegetativos como tamanho de peciólulo e pedicelo, florais (coloração das pétalas e tamanho de tubo estaminal), indumento e padrão de escamas peltadas, além do padrão de distribuição e dados moleculares.

4.1.6 Posicionamento Filogenético

Diante das oito árvores apresentadas, será considerada para discussão a análise combinada reconstruída por Máxima Verossimilhança. As análises combinadas por Inferência Bayesiana serão comentadas para a discussão referente as idades estimadas dos clados.

Considerando, o estudo mais recente de Yoshikawa (2023) e o posicionamento filogenético dos clados, no presente estudo, os resultados serão discutidos utilizando a sinonimização de *Eriotheca* em *Pachira*, portanto, *Pachira* s.l. será considerado apenas gênero *Pachira*. Ainda, seus respectivos subgêneros (*Pachira* subg. *Bicolor*, *Pachira* subg. *Eriotheca*, *Pachira* subg. *Macrosiphon*, *Pachira* subg. *Millea* e *Pachira* subg. *Tartagalia*) também serão tratados com a sinonimização e de acordo com o que está sendo proposto por Yoshikawa *et al*. (em prep.).

A análise de marcadores combinados corrobora com o monofiletismo de Kapok (BS = 100, clado 1), caracterizado por frutos loculicidas preenchidos com paina, tecido lanoso derivado da parede interna da cápsula, assim como estudos anteriores focados na sistemática de Bombacoideae e seus gêneros (DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016; ZIZKA *et al*., 2020). Ainda, Kapok emergiu como grupo-irmão do clado endocarpo-esponjoso (BS = 100, raiz) sendo que ambos compartilham folhas compostas de 1 – 9 folíolos como sinapomorfia para Bombacoideae.

O clado 2 refere-se ao Bombax do Paleotrópico, esse, emergiu como grupo irmão de Kapok (BS = 100) abrigando duas espécies: *B. buonopozense* e *B. ceiba*, ambos compartilham caules aculeados, valvas coriáceas, columela 5-angulada e persistente, e pétalas avermelhadas.

Em Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), este mesmo clado abriga *Bombax* e uma espécie de *Rhodognaphalon*, no entanto, no presente estudo, *Rhodognaphalon* se encontra no clado 3 que é composto por *Rhodognaphalon* + *Spirotheca* + *Pachira* (BS = 88). Provavelmente, devido a disponibilidade de apenas um marcador nuclear muito variável e informativo (ITS) sequenciado para *R. schummanianum*, os dados ainda são inconsistentes em relação a sua posição na filogenia assim como citado em Duarte *et al*. (2011).

Segundo a filogenia de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), *Spirotheca* faz parte do clado Tronco-estriado juntamente com *Ceiba*, *Pseudobombax* e *Pochota*, contudo, na filogenia deste estudo, o gênero emergiu como grupo-irmão de *Pachira* juntamente com *Rhodognaphalon schumaniannum* (BS = 88, clado 3). Em comparação a *Pachira*, *Spirotheca* apresenta sementes com pontuações, folíolos rígidos e venação broquidódroma, portanto, é possível que o tipo de nervação e sementes com pontuações seja um caráter importante para *Spirotheca* + *Pachira* s.l.

Os principais estudos sistemáticos para Bombacoideae, enfatizam a inconsistência no posicionamento de *Spirotheca* e *Rhodognaphalon*, uma vez que, ambos possuem uma amostragem baixa na filogenia e relações incertas entre os clados (DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al.*, 2016).

O clado 4 representa a maior parte do clado Tronco-estriado (BS = 98) anteriormente delimitado por Duarte *et al.* (2011) sendo posteriormente implementado espécies de *Spirotheca* por Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), resultando em: *Pseudobombax, Ceiba, Spirotheca* e *Pochota*. Assim como nos estudos supracitados, *Pseudobombax* é grupo-irmão de *Ceiba* (BS = 70, clado 5) e ambos os gêneros são monofiléticos *Pochota fendleri* emergiu como grupo-irmão do clado *Pseudobombax + Ceiba* (BS = 70).

Pachira é representado pelo clado 6, assim como nas filogenias publicadas anteriormente, o monofiletismo do antigo clado *Pachira* s.l. foi confirmado (BS = 100) comportando as espécies de *Pachira* e *Eriotheca*. Seguindo a sinonimização em proposta por Yoshikawa *et al*. (em prep.), *Pachira* s.l. passa a ser tratado como *Pachira*, sendo um gênero monofilético abrigando ca. 70 espécies distribuídas na Amazônia, Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica. *Pachira* tem como sinapomorfia a presença de sementes estriadas (DUARTE *et al*., 2011; YOSHIKAWA *et al*., em prep.).

De acordo com as análises de Duarte *et al.* (2011), o marcador plastidial *matK* foi o único que corroborou com o monofiletismo do antigo gênero *Eriotheca* e *Pachira*, contudo, a análise combinada mostrou que *Eriotheca* seria parafilético, composto por três linhagens dentro de *Pachira* s.l. (sensu Duarte *et al.* 2011). Isso foi resultante pela amostragem do marcador ITS onde emergiu um clado fortemente sustentado abrigando duas espécies: *Eriotheca longitubulosa* e *Eriotheca longipedicellata*, esse, sendo grupo-irmão de *Pachira* e das demais espécies de *Eriotheca*. No entanto, ao considerar os valores de sustentação mais altos do *matK* em relação a análise combinada e a baixa amostragem, foi preferível manter *Eriotheca* como monofilético.

Dentre os tratamentos taxonômicos mais relevantes para Bombacoideae, Robyns (1963) propôs a divisão de subgênero sem *Eriotheca* baseado nas diferenças morfológicas do tubo estaminal, podendo assim, agrupar espécies semelhantes para esse caráter. Com isso, foram definidos quatro subgêneros que serão utilizados no tratamento da filogenia.

Na filogenia apresentada, clado A é composto por *P. vargasii* e *P. longipedicellata + P. longitubulosa* (BS = 84), emergiu como grupo irmão de outros três clados: *Pachira* subg. *Bicolor* e *Pachira* subg. *Viridipetalae + Pachira* subg. *Longissimus + Pachira subg. Eriotheca*

(C2) (BS = 100). Referente ao clado A, duas espécies (*P. longitubulosa* + *P. longipedicellata*) correspondem a *Pachira* subg. *Macrosiphon* (BS = 100, clado A1), caracterizado pelo tubo longo (dobro do tamanho dos filamentos) e cilíndrico, ápice não dilatado, ca. 25-40 estames.

Ainda no clado A, *P. vargasii* pertence a *Pachira* subg. *Millea* (Standl.) Yoshikawa & Duarte, no qual, são descritas 3 espécies (*E. ruizii, E. vargasii* e *E. discolor*), no entanto, apenas *P. vargasii* foi amostrada na filogenia agrupada com *P.* subg. *Macrosiphon*. Todas as espécies de *P.* subg. *Millea* apresentam o tubo estaminal cilíndrico com ápice 5-ondulado, menor em relação aos filamentos, esses, de tamanhos desiguais e retilíneos e estames 30-100. O mesmo agrupamento foi considerado no gênero *Millea* por Standley (1937) e *Eriotheca* subg. *Millea* (Standley) A. Robyns.

O clado B corresponde a *Pachira* subg. *Bicolor*, anteriormente proposto por Yoshikawa *et al.* em prep. (ca. 17 amostradas), o mesmo, se mostrou monofilético com bom valor de sustentação (BS = 100, clado B). Todas as espécies ocorrem na Amazônia em diferentes fitofisionomias. Todas as espécies presentes nesse clado compartilham a parte livre dos estames róseos a avermelhados e base alva a amarelada, portanto, sendo bicolores. Algumas espécies possuem estames monocolores (alvos, amarelados ou alaranjados) como em *P. brevipes, P. tocantina* e *P. sessilis*, entretanto, os mesmos, são bicolores na fase de botão (Yoshikawa *et al*., em prep.).

Em Duarte *et al.* (2011), foram amostradas cinco espécies amazônicas inclusas em um clado monofilético (PP = 1) sendo grupo-irmão da única espécie extra-amazônica (*P. glabra*) (BS = 94). Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) apresentou a filogenia com nove espécies amazônicas de *Pachira*, assemelhando-se a filogenia apresentada neste estudo, onde *P.* subg. *Bicolor* é grupo-irmão de *P.* subg. *Eriotheca* + *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae.*

Como grupo-irmão de *P.* subg. *Bicolor* (BS = 100), emergiu o clado C (BS = 99, clado C) composto por outros dois clados: *P.* subg. *Eriotheca* (BS = 100, clado C1) e *P.* subg. *Longissimus* + *P.* subg. *Viridipetalae* (BS = 99, clado C2).

No clado C, estão abrigadas ca. 12 espécies de *P.* subg. *Eriotheca,* 1 espécie de *P.* subg. *Longissimus* e 6 espécies de *P.* subg. *Viridipetalae* que ocorrem no Brasil em meio a Amazônia, Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica. Tem como principal característica o tubo estaminal monocolor variando de inteiramente alvo a amarelado (*vs.* tubo estaminal bicolor róseo a avermelhado no ápice e alvo na base em *P.* subg. *Bicolor*).

O clado C1 (*P.* subg. *Eriotheca*) é composto por 18 espécies inseridas no antigo gênero *Eriotheca*, é caracterizada pelo tubo estaminal cilíndrico com constrição na porção mediana, e base dos estames arqueadas.

Em Duarte *et al.* (2011), os clados referentes aos subgêneros do antigo gênero *Eriotheca* foram bem delimitados utilizando 16 espécies. Assim, *Eriotheca* foi delimitado com um grado composto por linhagens monofiléticas caracterizadas pela morfologia de tubo estaminal corroborando com a filogenia apresentada no presente estudo. Em Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), a amostragem foi maior (21 espécies) podendo assim, gerar mais informações sobre o posicionamento filogenético dentro do gênero e sua relação com *Pachira*. No entanto, apesar dos mesmos marcadores terem sido utilizados, a filogenia apresentada no presente estudo não corrobora com os resultados do autor, assemelhando-se mais com àquela apresentada no trabalho de Duarte *et al.* (2011).

Em Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), *Eriotheca* foi tratada como um gênero monofilético, sendo grupo-irmão de *Pachira* Extra-Amazônico e ambos inclusos em *Pachira* s.l juntamente com *Pachira* Amazônico, portanto, confirmando *Pachira* como um gênero parafilético. A partir dessa mesma filogenia, é possível encontrar os clados já citados, no entanto, não foram comentados pelo autor. Ambos os subgêneros (*P.* subg. *Macrosiphon* e *P.* subg. *Millea*) emergiram como uma politomia entre *P. bahiensis* M.C. Duarte & G.L. Esteves e *P.* subg. *Eriotheca*, sendo que, em Duarte *et al.* (2011) *P.* subg. *Macrosiphon* + *P.* subg. *Eriotheca* é grupo-irmão de *P.* subg. *Millea.*

Apesar da amostragem ter sido maior, a análise combinada utilizada em Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) compila os dados de cinco marcadores sendo destes dois nucleares (ETS e ITS) e três plastidiais (*trnF-trnL, trnS-trnG* e *matK*). No entanto, as sequências de *trnF-trnL, matK* e algumas de ITS foram obtidas a partir de estudos anteriores (ALVERSON *et al*., 1999; BAUM *et al.,* 2004; DUARTE *et al.,* 2011) e combinadas com as novas sequências do autor (*trnS-trnG*, ETS e ITS). Com isso, ao gerar a matriz combinada, muitas espécies podem ter *gaps* devido a incompatibilidade de marcadores, ou seja, muitos conjuntos de sequências na matriz não eram comparáveis.

Estima-se que pelo menos oito espécies utilizadas possuem as sequências de todos os cinco marcadores moleculares utilizados na análise combinada de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), das quais, nenhuma é provinda do mesmo voucher. Ainda, ca. 16 espécies que constam na filogenia do autor apresentam menos de dois marcadores sequenciados.

Ao incluir táxons com grande porcentagem de *missing data*, é possível que a confiabilidade e topologia de uma filogenia seja afetada, esse fator pode ser uma exceção dependendo do número total de caracteres da matriz, considerando assim uma porcentagem máxima de *missing data* contribuindo para resolução de ramos longos. Caso contrário, o excesso de *missing data* tem efeito contrário, havendo uma maior atração de ramos longos prejudicando o posicionamento dos terminais e omitindo relações entre os mesmos (WIENS, 2003; WIENS, 2005; WIENS; MORRIL, 2011).

Pachira subg. *Eriotheca* emergiu como grupo-irmão do antigo clado *Pachira* Extra-Amazônico, atualmente tratado como dois subgêneros distintos e monofiléticos: *P. subg. Longissimus* + *P. subg. Viridipetalae* (BS = 99, clado C2), sendo esse, o foco deste trabalho. No total, foram amostradas sete espécies (100% de ambos os subgêneros). Também foi amostrado um espécime utilizado na filogenia mais recente de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) ainda não identificado.

A mesma relação entre *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* (clado C2) foi apresentada na última filogenia publicada de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), no entanto, os subgêneros delimitados no clado C2 foram nomeados como um único clado denominado *Pachira* Extra-Amazônico abrigando quatro espécies: *P. endecaphylla, P. retusa*, *P. glabra* e *P. moreirae.*

Pachira glabra foi sequenciada e amostrada na filogenia do estudo de Duarte *et al*. (2011) emergindo dentro de *Pachira* como grupo-irmão das demais espécies amazônicas (BS = 53 / PP = 0,94) que apresentam os estames bicolores (róseo a avermelhados e alvos). Foram obtidas sequências inéditas para três espécies (*P. calophylla*, *P. cearensis* e *P. inaequalivalvis*) permitindo esclarecer a relação intraespecífica do clado corroborando com os caracteres morfológicos.

No presente estudo, as relações entre espécies foram bem definidas para o antigo clado *Pachira* Extra-Amazônico sensu Carvalho-Sobrinho *et al*. (2016) (BS = 99, clado C2). Com isso, foram delimitados dois clados sujeitos a proposta de novas subgêneros em *Pachira*: *Pachira* subg. *Longissimus* (*P. calophylla*) e *P.* subg. *Viridipetalae* (*P. cearensis* + *P. endecaphylla* + *P inaequalivalvis* + *P. moreirae* + *P. glabra* + *P. retus*a).

Assim, *P.* subg. *Longissimus* é um subgênero monoespecífico composto apenas por *P. calophylla* que emergiu como grupo-irmão do clado referente a *P.* subg. *Viridipetalae* (BS = 99). É restritamente distribuída na Mata Atlântica, em matas de encosta associada a corpos d'agua e áreas de declive, sobre solos pedregosos como na Serra do Mar.

Dentre as espécies extra-amazônicas, *P. calophylla* é a mais diferenciada devido a presença de folíolos longo-pecíolulados (acima de 3 cm compr.), ápice cuspidado, margem inteira e repanda, longo-pedicelada (até 7,5 cm compr.), tubo estaminal curto (até 2,5 cm compr.), ca. 300 estames, sementes médias (ca. 1,5 cm compr.), castanhas, piriformes com pontuações poucos visíveis e paina pouco abundante. Em todas as reconstruções filogenéticas realizadas no presente estudo *P. calophylla* emergiu como um grupo-irmão das outras espécies do antigo clado *Pachira* Extra-Amazônico sendo uma delimitação bem sustentada.

As relações entre espécies foram bem definidas para *Pachira* subg. *Viridipetalae* (BS = 99) formando dois pequenos clados: *P. cearensis* + *P. endecaphylla* + *P inaequalivalvis* (BS = 99, clado C2a) e *P. moreirae* + *P. glabra* + *P. retusa* (BS = 100, clado C2b).

No estudo de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016), o autor comenta sobre a discrepância entre *P. endecaphylla* e as demais espécies do clado, enfatizando características de fruto, semente e paina, uma vez que, *P. endecaphylla* apresenta frutos grandes e muitas sementes pequenas em contraste com as demais espécies presentes no estudo supracitado que possuem frutos pequenos, poucas sementes grandes e anguladas, e paina escassa. Contudo, com a filogenia gerada a partir de nossas análises, foi possível agrupar espécies semelhantes considerando o padrão de frutos e sementes.

No primeiro clado (clado C2a), as três espécies são muito semelhantes morfologicamente corroborando com a proximidade filogenética delas. Quanto a sua morfologia, compartilham folíolos obovados a oblanceolados, tubo estaminal indumentado, ca. 115 – 150 estames, muitas sementes pequenas, globosas, subglobosas a piriformes, acinzentadas, com pontuações e paina abundante. Além disso, todas as três espécies ocorrem em áreas de Mata Atlântica desde o Nordeste até o Sudeste do Brasil. *Pachira cearensis* foi a primeira a divergir de *P. endecaphylla* + *P. inaequalivalvis*, sendo que, dentre as três espécies é a única que apresenta folíolos obovados com ápice obtuso, totalmente glabros, cápsula obovoide ou elipsoide e com distribuição natural restrita ao estado do Ceará.

Ainda, por muito tempo *P. inaequalivalvis* foi considerada a mesma espécie que *P. endecaphylla*, contudo, Yoshikawa *et al.* (2023) descreveram *P. inaequalivalvis* que tem como principal característica cápsulas fusiformes com ápice desigual (*vs.* elipsoide com ápice agudo em *P. endecaphylla* e *P. cearenses*) ocorrendo em quase todos os estados do nordeste do Brasil.

O clado C2b (BS = 87) é composto por três espécies aceitas (*P. moreirae* + *P. glabra* + *P. retusa*) e um espécime não identificado incluso na filogenia de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) (Pachira_CS3176). Todas as espécies desse clado ocorrem na Caatinga sendo

distribuídas principalmente no estado da Bahia, com exceção de *P. glabra* que é amplamente cultivada e até o momento, são se sabe sua distribuição natural. Em relação a morfologia, as espécies *P. moreirae* e *P. retusa* compartilham folíolos sésseis, pequenos, papiráceos a coriáceos, tubo estaminal glabro, ca 250 estames, poucas sementes grandes e anguladas, castanhas, frutos ovados a globosos, e paina escassa.

Pachira moreirae foi descrita por Carvalho-Sobrinho *et al.* (2014) como uma espécie semelhante a *P. retusa* e *P. glabra* devido a ápice dos folíolos mucronado, tubo glabro com 5 cm compr., ca. 250 estames, frutos pequenos, sementes grandes e anguladas com estrias proeminentes.

Ainda, pode ser diferenciada de *P. retusa* principalmente por folíolos indumentados com tricomas estrelados em ambas as faces (vs. glabra a raras escamas ferrugíneas) e de *P. glabra* principalmente por caule castanho (vs. verde), ramos e pecíolos glabros (vs. pubescentes), ausência de escamas peltadas (vs. escamas peltadas adpressas douradas), flores em menores proporções ca. 13 cm compr. (vs. acima de 15 cm compr.) e frutos globosos (vs. ovados).

No tocante a distribuição, *P. moreirae* possui poucos registros, sendo conhecido apenas a ocorrência do material tipo em área de Caatinga no sul da Bahia de onde é endêmica, em contraste, *P. glabra* é amplamente distribuída devido a seu caráter ornamental ocorrendo praticamente em todos os estados do Brasil, em consequência disso, se torna difícil estimar sua real distribuição além de outras análises biogeográficas. Já *P. retusa* é predominantemente encontrada em áreas de Caatinga Sedimentar em solos arenosos na região central da Bahia.

Por fim, ao analisar a morfologia, distribuição e posicionamento filogenético das espécies de *P.* subg. *Viridipetalae*, pode-se considerar que é um clado estruturado em questão de distribuição (Mata Atlântica vs. Caatinga) e em relação a diversos caracteres morfológicas. Portanto, ao longo dos estudos de otimização de caracteres e biogeográfico é possível sugerir hipóteses referentes ao processo de especiação desse grupo.

4.1.7 Otimização de caracteres morfológicos

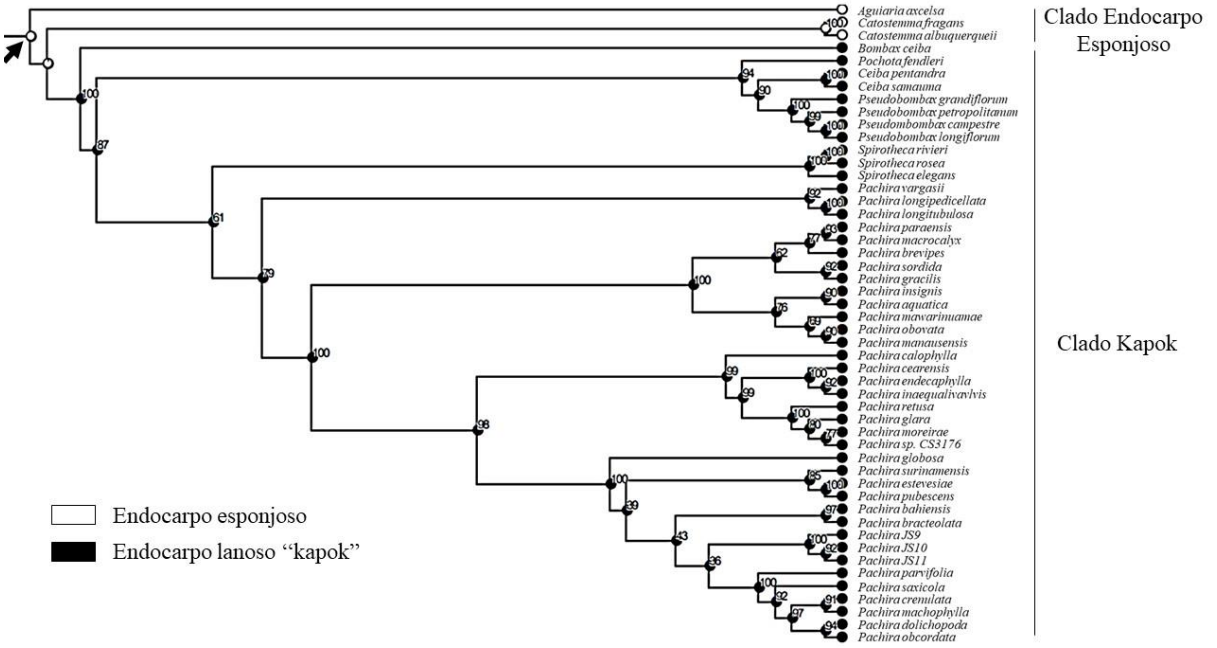
O mapeamento de caracteres morfológicos foi realizado com uma árvore de marcadores combinados (ITS+ETS+*trnS-trnG*) reconstruída por Máxima Verossimilhança com 50 táxons.

Apesar da redução no número de terminais, todos os clados delimitados foram mantidos a fim de apresentar as características presentes em Bombacoideae, além disso, com uma filogenia mais resumida, foi possível amostrar características mais específicas para o grupo-interno e foco do estudo (clado *Pachira* Extra-Amazônico sensu CARVALHO-SOBRINHO *et*

al. 2016). Assim como é amostrado na filogenia, todas as espécies do clado Kapok possuem o endocarpo composto por paina. Esse caráter é importante como suporte taxonômico e já foi corroborado por estudos filogenéticos (DUARTE *et al*., 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al.* 2016; ZIZKA *et al*., 2020; YOSHIKAWA *et al.* em prep.), inclusive no presente estudo.

Segundo a reconstrução, é estimado que o suposto ancestral de Kapok + Endocarpo-esponjoso apresente justamente o endocarpo esponjoso (Fig. 15) corroborando com Carvalho-Sobrinho et al. (2016). A comparação entre os mapeamentos do presente estudo e Carvalho-Sobrinho *et al*. (2016) desconsidera o clado da semente alada, uma vez que, neste estudo não foram inclusos representantes deste clado (*Bernoullia, Gyranthera* e *Huberodendron*).

Figura 15 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao tipo de endocarpo. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



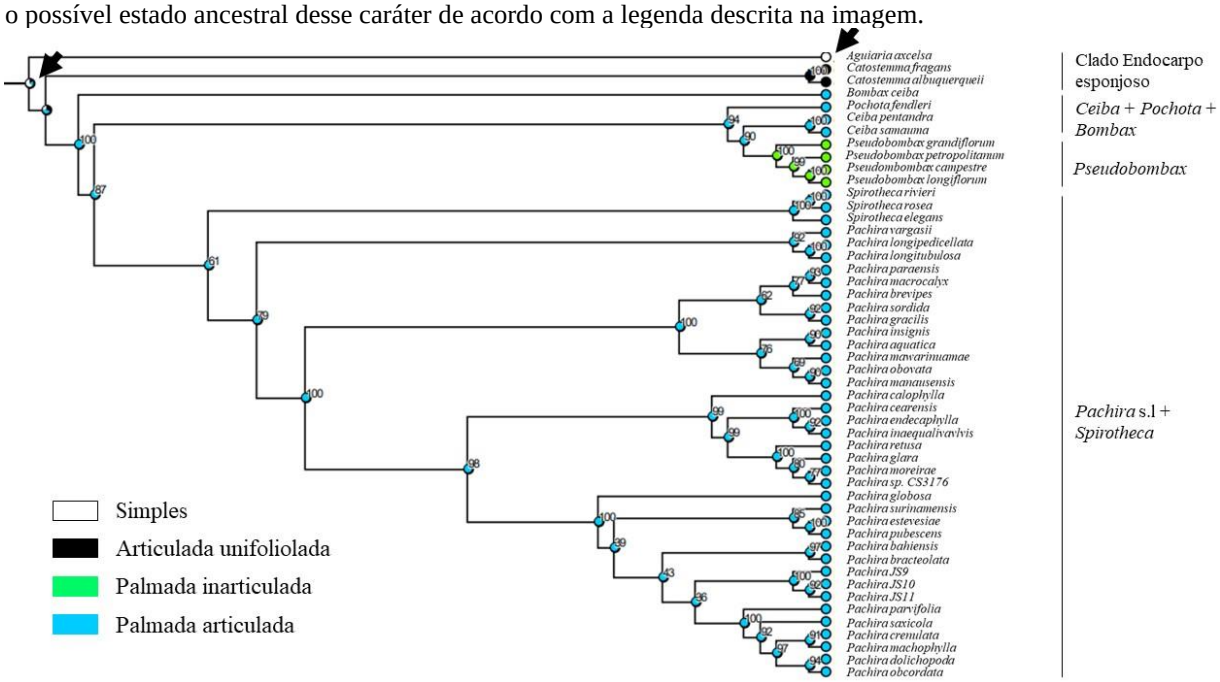
Legenda – Mapeamento e evolução do caráter "endocarpo". A seta preta indica o estado ancestral: endocarpo esponjoso.
Fonte: do autor.

Duarte *et al.* (2011), citam que *Adansonia*, *Cavanillesia* e *Scleronema* compartilham frutos indeiscentes como caráter plesiomórfico, assim como cálice campanulado com cinco lobos. Ainda, o tamanho das flores de *Catostemma* e *Scleronema* são diferentes em relação as de *Adansonia* (menor que 1,5 cm compr. vs. 10-30 cm compr.). Em 2016, Carvalho-Sobrinho *et al.* concluíram que o tipo do endocarpo agrupa estes três gêneros em um clado irmão de

Kapok, caracterizando o clado Endocarpo-Esponjoso, grupo-irmão de Kapok (endocarpo lanoso).

Dentre os caracteres mapeados, muitos são vegetativos e são historicamente importantes para diferenciação dos gêneros em Bombacoideae. O caráter "folhas e inserção de folíolos" foi categorizado em quatro estados (0 = simples, 1 = palmado articulado, 2 = palmado inarticulado e 3 = unifoliolado articulado). Com isso, foi possível mapear a variação das folhas em Bombacoideae entre os principais gêneros como entre *Pseudobombax* (folhas palmadas com folíolos inarticulados) e *Pachira*, *Eriotheca*, *Ceiba*, *Bombax* e *Spirotheca* (folhas palmadas com folíolos articulados) (Fig. 16). Algumas espécies podem apresentar uma variação no número de folíolos chegando a no mínimo uma unidade de folíolo por folha (p.e. *Pachira coriacea)*, na qual há uma articulação entre o pecíolo e o peciólulo.

Figura 16 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente a inserção dos folíolos. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda – Mapeamento e evolução do caráter "folhas e inserção de folíolos". A seta preta indica o estado ancestral: folhas simples, sendo um estado plesiomórfico para *Aguiara excelsa*.
Fonte: do autor.

As demais espécies como *Aguiaria excelsa*, *Catostemma fragans* e *Catostemma albuquerqueii* assemelham-se por apresentar uma unidade foliar. Segundo Carvalho-Sobrinho *et al*. (2016), *Catostemma*, *Scleronema* e *Aguiaria* apresentam folhas compostas unifolioladas. Contudo, dentre os estudos que visam desvendar a flora da região amazônica, *Aguiaria excelsa*

é caracterizada pela presença de folhas simples (DUCKE, 1935; CARDOSO *et al*., 2015; DUARTE, 2015; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022).

De acordo com o mapeamento, foi estimado que folhas simples seja um possível estado ancestral, sugerindo que há uma reversão em uma das linhagens do clado endocarpo esponjoso dando o caráter de folhas unifolioladas ou simples para *Cavanillesia, Scleronema, Catostemma* e *Aguiaria.*

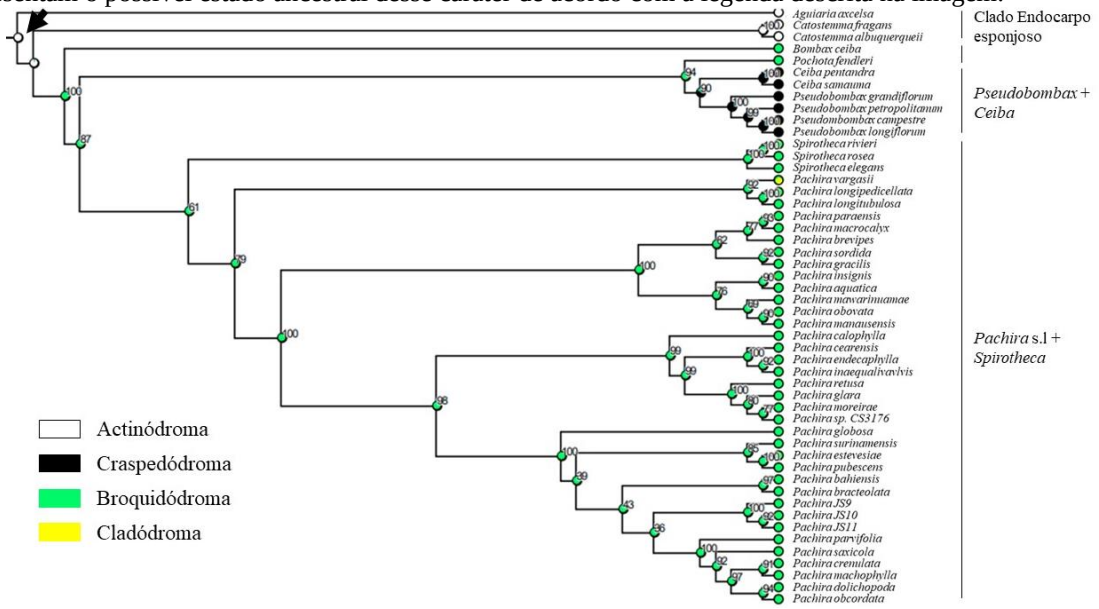
Aguiaria é um gênero monoespecífico descrito por Ducke (1935) com base em um único espécime de *Aguiaria excelsa* que nos últimos anos foi incluído em estudos filogenéticos e exploratórios com ênfase na flora da Amazônia. Atualmente há poucos registros da espécie resultando na falta de informações que podem contribuir para inferências evolutivas desse gênero (CARDOSO *et al*., 2015). Segundo Duarte *et al.* (2011), de acordo com análise filogenética por Parcimônia, a presença de folhas simples em *Cavanillesia* sugere uma reversão ao longo da evolução do grupo, assim como no presente estudo.

Considerando esses conflitos na morfologia de espécies unifolioladas ou de folhas simples em Bombacoideae, é enfatizada a necessidade de estudos anatômicos e ontogenéticos durante o desenvolvimento de primórdios foliares, uma vez que, a presença de folhas compostas é utilizada para a caracterização de Bombacoideae.

Ainda em relação as folhas, o padrão de venação foi mapeado por ser um caráter visível e de fácil distinção entre os gêneros (Fig. 17). O padrão de venação broquidódroma é mais comum entre os gêneros *Pachira, Eriotheca, Bombax, Pochota* e *Spirotheca*. Além disso, a venação craspedódroma parece ser compartilhada entre *Pseudobombax* e *Ceiba* (clado Tronco-Estriado).

Em relação aos gêneros do clado Endocarpo-esponjoso, a venação actinódroma prevalece tanto nos táxons amostrados de *Aguiaria* e *Catostemma*, quanto nos que não foram inclusos na filogenia (*Scleronema* e *Cavanillesia*), todos esses citados, pertencem a mesma linhagem que diverge de *Adansonia* (venação craspedódroma). Ainda é sugerido que a venação actinódroma seja um estado ancestral para Bombacoideae e o padrão de venação broquidódroma seja uma homoplasia entre linhagens distintas (*Pachira* s.l. e *Spirotheca*).

Figura 17 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao padrão de venação foliar. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



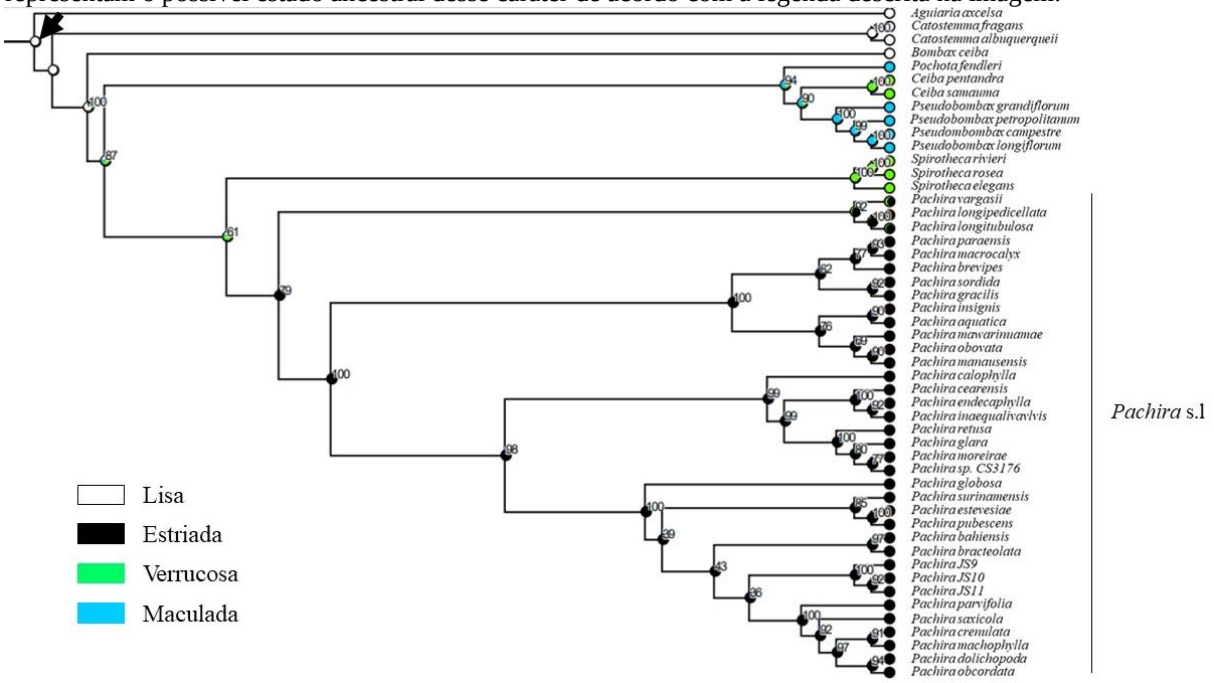
Legenda - Mapeamento e evolução do caráter "venação". A seta preta indica o estado ancestral desse caráter: padrão de venação actinódroma. **Fonte:** do autor.

Apesar da venação actinódroma estar presente nas espécies de *Aguiaria* e *Catostemma* (clado Endocarpo-Esponjoso), não é possível a definição de uma sinapomorfia, uma vez que se trata de uma plesiomorfia.

Duarte *et al.* (2011), cita a variação e utilidade de caracteres relacionados as sementes para diferenciação de gêneros em Bombacoidae anteriormente observado em Duarte (2006, 2007). A partir disso, com suporte de análises filogenéticas, foi sugerida uma sinapomorfia para o clado *Pachira* s.l: a presença de sementes estriadas. Em estudos filogenéticos mais recentes, essa hipótese foi corroborada, assim como no presente estudo (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016; ZIZKA *et al*., 2020; YOSHIKAWA, 2023).

O mapeamento também apresenta a variação morfológica entre as sementes dos gêneros: *Pseudobombax* e *Pochota* (maculada), *Ceiba* e *Spirotheca* (verrucosa), *Bombax*, *Catostemma* e *Aguiaria* (lisa) (DUARTE, 2006; DUARTE *et al.*, 2011; CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016). Segundo o mapeamento, é estimado que o suposto ancestral apresente sementes lisas (Fig. 18).

Figura 18 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente a ornamentação das sementes. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.

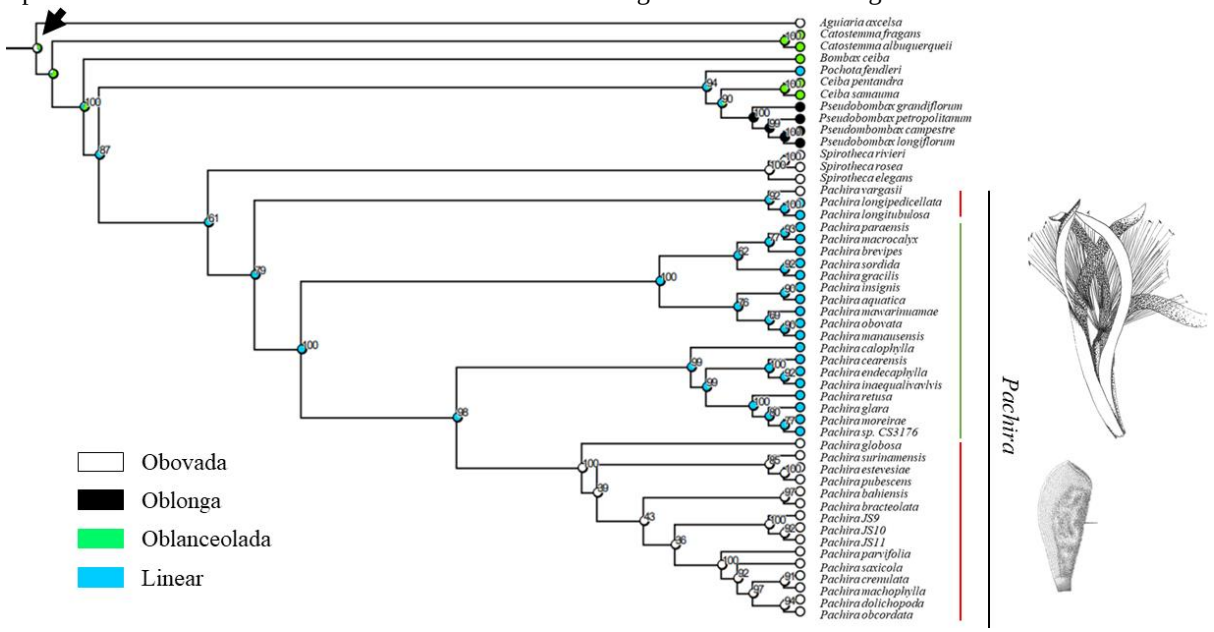


Legenda - Mapeamento e evolução do caráter "ornamentação da semente". A seta preta indica o estado ancestral desse caráter: sementes lisas.
Fonte: do autor.

Algumas características florais foram mapeadas e historicamente utilizadas para diferenciar *Eriotheca* e *Pachira*, dentre elas estão: tamanho das flores, formato das pétalas e número de estames. Inicialmente com a criação de *Bombax* L. por Linneaus em 1753, foram incluídas três espécies com base no comprimento das flores e organização dos estames. Posteriormente, em 1775, Aublet descreveu *Pachira* caracterizada por flores e sementes grandes em relação a *Bombax* (flores e sementes pequenas), essa classificação também foi adotada por Schumann (1886), seguido de Robyns (1963).

A evolução do formato das pétalas destaca a permanência de pétalas lineares como em *Pachira, Pochota* e algumas espécies amazônicas de *Eriotheca*. Em contraste, *Eriotheca* apresenta pétalas frequentemente obovadas variando em relação ao tamanho e torção (utilizada para distinção de espécies dentro do gênero). As pétalas oblanceoladas de *Ceiba* e *Catostemma* foi amostrada como uma homoplasia. De acordo com o mapeamento, pétalas obovadas são estimadas como um caráter ancestral (Fig. 19).

Figura 19 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao formato das pétalas. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda – Mapeamento referente ao formato das pétalas. A seta preta indica do estado ancestral desse caráter: pétalas obovadas. A marcações vermelhas indicam os táxons inseridos no antigo gênero *Eriotheca*. Em verde estão indicadas as espécies já inclusas no gênero *Pachira* antes da sinonimização. O traço preto indica a atual circunscrição de *Pachira*.
Fonte: Extraído e adaptado de Duarte *et al*. (2011) e Yoshikawa *et al.* (2023).

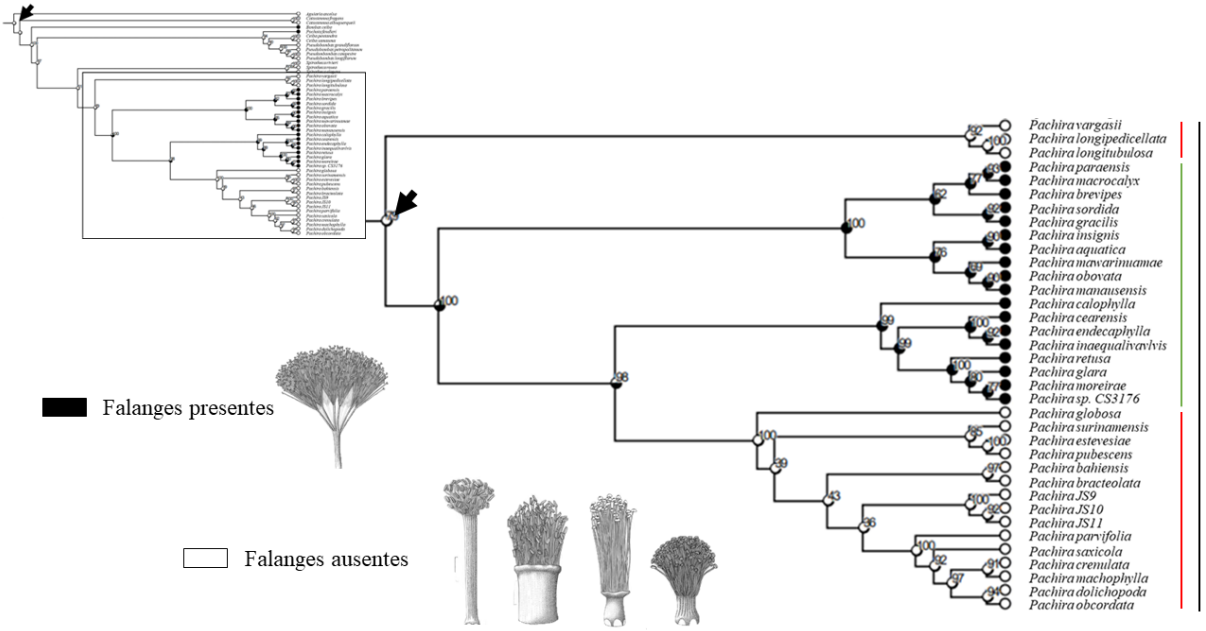
Em 1832, Schott & Endlicher criaram o gênero *Eriotheca* (originalmente descrito em *Bombax*) o qual se distingue de *Pachira* por apresentar estames parcialmente concrescidos em um tubo e totalmente livres no ápice (vs. concrescidos em tubo, falanges e livre na porção apical). A morfologia do tubo estaminal (presença e ausência de falanges) foi mapeada a fim de ilustrar a separação feita pelos autores (Fig. 20).

Segundo o mapeamento, a ausência de falanges é ancestral em Bombacoidae e plesiomórfico para as linhagens mais recentes que não possuem falanges. Apesar desse caráter ser frequente em *Pachira*, também está presente em outras linhagens como em *Bombax*, *Pochota* e algumas espécies de *Pseudobombax*, sendo um caráter homoplástico para Bombacoideae.

Os estudos que abordam o desenvolvimento do tubo estaminal em Bombacoideae mostram que durante o desenvolvimento do botão floral os estames emergem de primórdios de androceu em formato pentagonal (BALTHAZAR *et al*., 2004, 2006; HEIDRUN *et al.*, 2008). A partir disso, são formados segmentos que divergem de outros organizados em alternipétala (mais interno) e antepétala (mais externo) posicionando-se em direção ao centro até a formação

do tubo. A forma madura do tubo varia de acordo com o desenvolvimento podendo gerar estames concrescidos até a porção mediana ou em falanges variando em relação a quantidade.

Figura 20 – Mapeamento referente a presença e ausência de falanges, indicando onde esse caráter está presente e ausente, na antiga e atual circunscrição de *Pachira* e o antigo gênero *Eriotheca*.

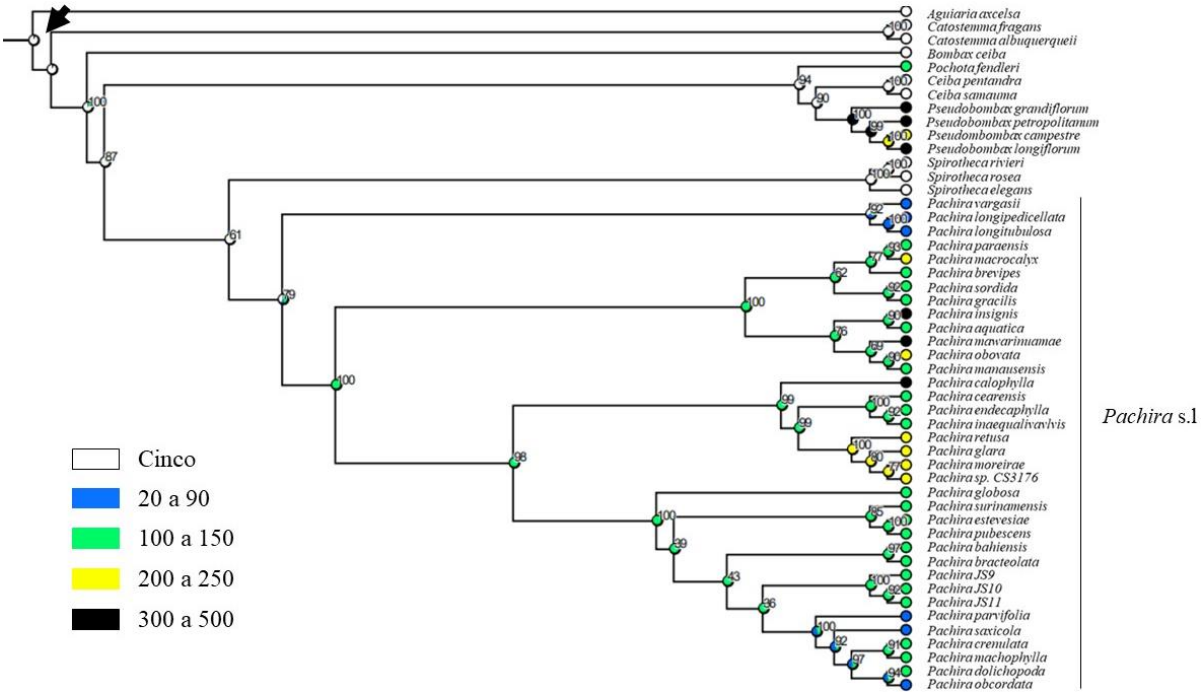


Legenda – Mapeamento e evolução do caráter "falanges". A seta preta indica o estado ancestral: ausência de falanges. A marcações vermelhas indicam os táxons inseridos no antigo gênero *Eriotheca*. Em verde estão indicadas as espécies já inclusas no gênero *Pachira* antes da sinonimização. O traço preto indica a atual circunscrição de *Pachira*.
Fonte: Extraído e adaptado de Duarte *et al*. (2011).

Segundo Heidrun *et al.* (2008), a organização dos estames de *Pachira* é composta por dois anéis que dão origem a feixes sendo 10 antepétalas (que se diverge em vários estames) e 5 alternipétalas (se dividem apenas uma vez em pares de estames). Isso foi corroborado ao que foi anteriormente proposto por Robyns (1963) ao descrever a inserção das falanges. Os segmentos alternipétalos podem estar reduzidos em algumas espécies de Bombacoideae e quase ausentes em Malvoideae.

Em relação ao número de estames, Alverson (1994) retrata o caráter ao sinonimizar *Bombacopsis* e *Rhodognanphalopsis* em *Pachira* distinguindo de *Eriotheca* considerando a quantidade de estames além do tamanho das flores. Segundo o mapeamento referente ao número de estames, foi estimado que flores com poucas unidades de estames seja um possível caráter ancestral (Fig. 21).

Figura 21 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao número de estames. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda – Mapeamento referente ao número de estames. A seta preta indica do estado ancestral desse caráter: flores com poucos estames (cinco unidades).
Fonte: do autor.

Cronquist (1981) e Judd e Manchester (1997), indicam o androceu composto por vários estames unidos por cinco a 10 feixes como um caráter ancestral para Malvaceae s.l., quanto a outros autores, foi sugerido que estames numerosos é uma condição derivada (WARMING, 1904; RAO, 1952; ROHWEDER, 1972). O aspecto das flores com filetes do androceu numerosos e alongados ultrapassando a corola é denominado "*brush-flower morphology*" sendo muito relacionado a *Pachira* e *Eriotheca*, além da coloração de pétalas e liberação de odor, o que pode se referir a polinização por morcegos e estratégias de reprodutivas (HEIDRUN *et al.*, 2008).

Segundo Heidrun *et al.* (2008), a polinização por morcegos representa um caráter ancestral em Adansoniae, com a evolução desse caráter houve a transição de polinizadores (morcegos para insetos) em Malvatheca podendo ser um fator para a radiação das espécies. Ainda, Whitlock, Bayer e Baum (2001) sugere que esse caráter tenha passado por muitos eventos evolutivos de aumento e diminuição da quantidade de estames ao longo das linhagens.

Em geral, variações na morfologia floral presente em Malvaceae correspondem ao período de diversificação no período Cretáceo, resultando no desenvolvimento e morfologia

muito distintos entre os gêneros da família. O androceu e gineceu estão entre as estruturas que mais se diferenciam principalmente em relação a fusão dos estames (ALVERSON *et al*., 1999).

Diversos autores enfatizam a necessidade de estudos focados no desenvolvimento do androceu abordando aspectos evolutivos e ecológicos, uma vez que, é frequentemente sugerido que isso pode elucidar os padrões de evolução do androceu em Malvaceae (BALTHAZAR *et al*., 2004). Portanto, o mapeamento da presença de falanges e organização dos estames deve ser compilado com dados anatômicos, ontogenéticos, ecológicos e evolutivos a fim de desvendar o estado ancestral da organização do tubo estaminal em Bombacoideae.

Apesar das diferenças morfológicas, *Eriotheca* foi sinonimizado em *Pachira* tendo evidências filogenéticas e morfológicas como suporte (Yoshikawa *et al.* em prep.), portanto, na atual circunscrição, as falanges podem estar presentes ou ausentes em *Pachira*, bem como a variedade do formato de pétalas (obovadas e lineares), número de estames (20 a 500) e tamanho das flores. A variação de tubo estaminal sem falanges, é descrita com base na inserção dos estames no ápice do tubo, e correspondem a quatro dos sete subgêneros de *Pachira*: *Pachira* subg. *Macrosiphon* (retilíneos), *Pachira* subg. *Millea* (ápice do tubo dilatado e ondulado), *Pachira* subg. *Tartagalia* (ápice do tubo ondulado) e *Pachira* subg. *Eriotheca* (base dos estames curvada).

4.1.7.1 Evidências morfológicas de P. subg. Viridipetalae e P. subg. Longissimus

A fim de ilustrar a delimitação dos subgêneros propostos bem como a distribuição dos caracteres e possíveis sinapomorfias, foram mapeadas características utilizadas para a nova delimitação totalizando em cinco caracteres vegetativos e florais.

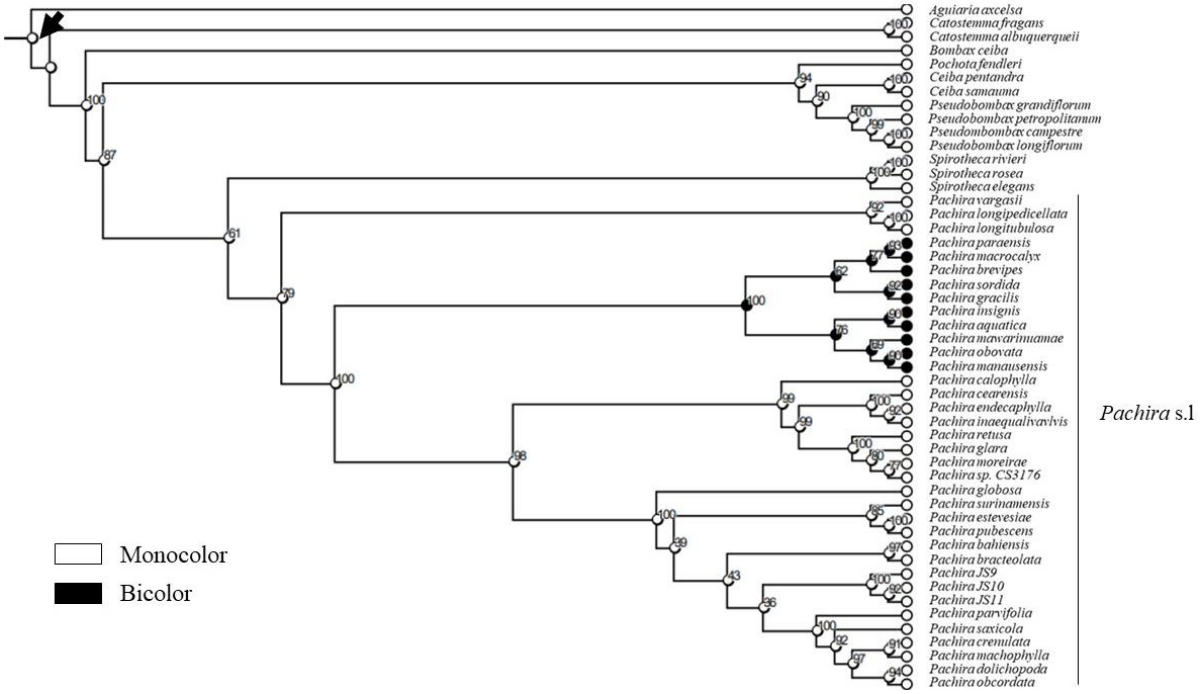
A coloração dos estames é um caráter muito visível dentre as flores de *Pachira*, uma vez que, estames bicolores estão relacionados a maioria das espécies amazônicas e estames monocolores são típicos das espécies extra-amazônicas de *Pachira*. Apesar de algumas espécies distribuídas no norte do país como *P. speciosa*, *P. tocantina* e *P. paraensis* possuírem estames monocolores, recentemente Yoshikawa *et al.* (em prep.) descreve a presença do caráter bicolor durante a fase de pré-antese ao realizar um corte longitudinal do botão floral destas espécies.

Ao longo do complexo histórico de *Pachira*, a coloração dos estames nunca foi enfatizada como possível sinapomorfia para delimitação de grupos, apesar de ser de grande importância taxonômica para distinção de algumas espécies. Dentre os estudos mais recentes, Yoshikawa *et al.* (em prep.) realizou um estudo filogenético amostrando pelo menos 80% do clado *Pachira* s.l.

Após a reconstrução filogenética, estudo taxonômico e reconstrução de caracteres ancestrais, foi concluído que a coloração dos estames pode ser utilizada para delimitação de clados em *Pachira* s.l. Com isso, foi proposto *P.* subg. *Bicolor*, composto por todas as espécies do antigo *Pachira* Amazônico (sensu CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2016) e caracterizado por estames bicolores (alvos e róseos).

De acordo com o mapeamento referente a coloração dos estames no presente estudo, a hipótese de Yoshikawa *et al*. (em prep.) em relação a possível sinapomorfia de *P.* subg. *Bicolor* foi corroborada (Fig. 22). Com isso, também é amostrado que estames monocolores se mantém nas espécies extra-amazônicas de *Pachira.*

Figura 22 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente a coloração dos estames. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda – Mapeamento referente a coloração dos estames. A seta preta indica do estado ancestral desse caráter: estames monocolores.
Fonte: do autor.

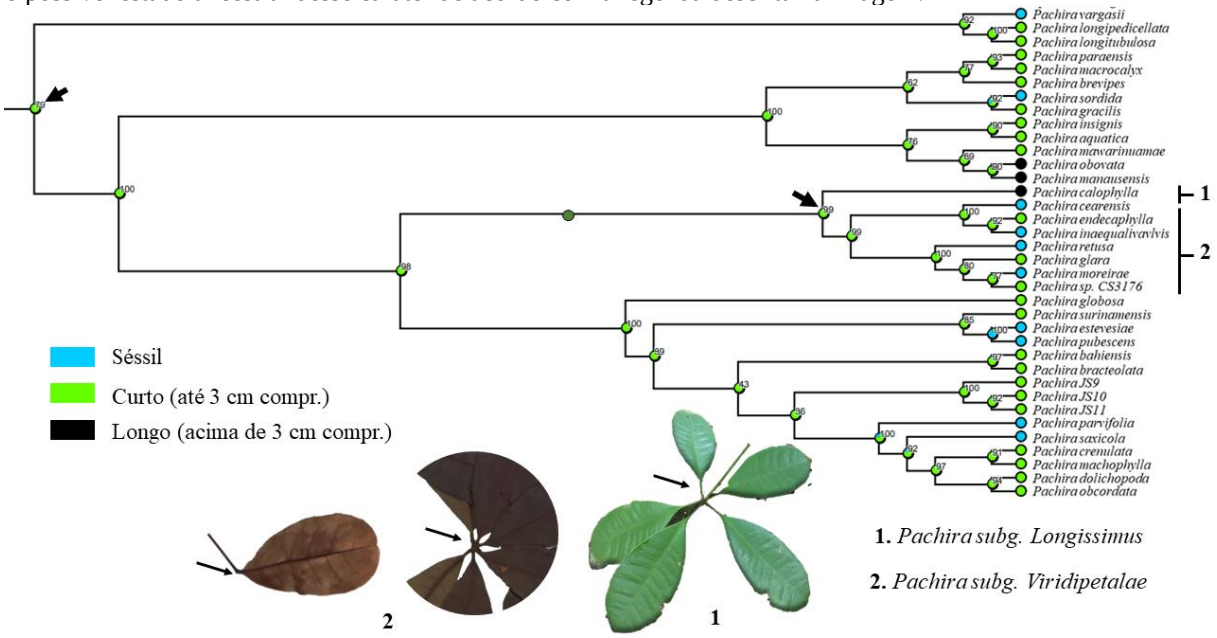
De acordo com a reconstrução filogenética, *P.* subg. *Longissimus* + *P.* subg. *Viridipetalae* é grupo-irmão de *Pachira* subg. *Eriotheca*, já *Pachira* subg. *Macrosiphon* é grupo-irmão de todas as outras espécies de *Pachira* s.l. Portanto, não seria possível determinar estames monocolores como uma sinapomorfia para estes clados.

Ainda, estames monocolores e alvos está presente em outros gêneros de Bombacoideae além de ser o possível estado ancestral para o grupo, portanto, um caráter plesiomórfico.

Durante o estudo taxonômico e consulta a monografias foi observado um padrão no tamanho do peciólulo e pedicelo de *P. calophylla*, indicando ser maior em relação as espécies de *P.* subg. *Viridipetalae* (longo-pecioluladas e longo-pediceladas *vs.* folíolos subsésseis a sésseis e curto-pediceladas). Para mensurar os tamanhos foram definidos os seguintes estados: 0 = indiferenciado, 1 = séssil, 2 = curto (até 3 cm compr.) e 3 = longo (acima de 3 cm compr.).

Dentre os táxons amostrados, o peciólulo curto é frequente e está presente ao longo de toda a evolução, inclusive no possível ancestral (Fig. 23). Em *P.* subg. *Longissimus* o estado de peciólulos longos parece ter surgido de forma independente. Em *P.* subg. *Viridipetalae*, há presença tanto de peciólulos curtos quanto sésseis.

Figura 23 - Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao tamanho do peciólulo. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



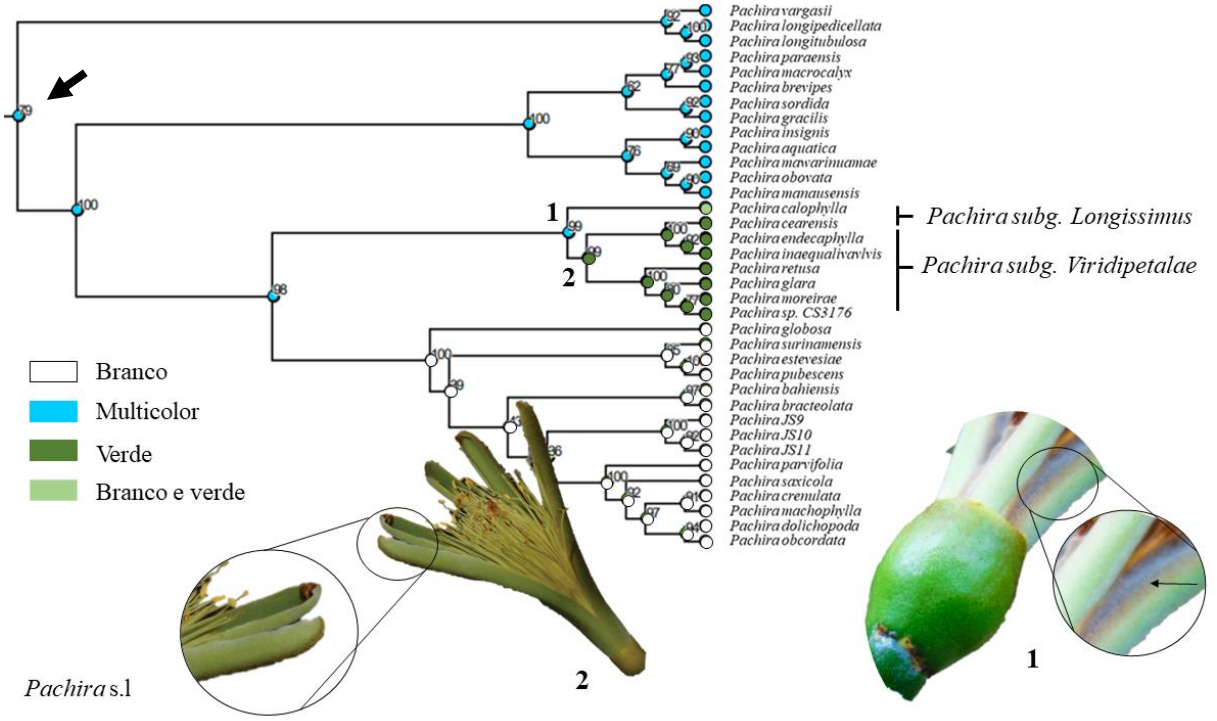
Legenda - Mapeamento referente ao tamanho de peciólulo em *Pachira*. A seta preta indica do estado ancestral desse caráter: peciólulos curtos de até 3 cm compr.
Fonte: do autor.

De acordo com Fischer *et al.* (1992), *P. calophylla* possui antese noturna sendo polinizada por morcegos e mariposas durante a noite e beija-flores durante o dia. Em flores que são polinizadas por estes agentes, é comum a ocorrência de pedicelos robustos, flores de cores claras e posicionadas no ápice dos ramos assim como em *P. calophylla*. A ocorrência dessa espécie ainda é pouco conhecida sendo restrita à beira de corpos d'agua e áreas de até 300 m de altitude em apenas três estados.

É possível sugerir que há um isolamento dessa espécie e evolução dessa linhagem de forma independente preservando aspectos ecológicos resultando em uma maior especificidade da síndrome floral. Além disso, Whitlock (1972) estima que a quiropterofilia seja ancestral em Bombacoideae.

Dentre os caracteres florais, a coloração de ambas as faces interna e externa das pétalas foi mapeada (Fig. 24). Foram delimitados quatro estados sendo: 0 = vermelho (grupo-externo), 1 = multicolor (cores variadas), 2 = branco, 3 = verde, 4 = verde externamente e branca internamente e 5 = branca internamente e verde externamente. O padrão de coloração das pétalas em *P. calophylla* consiste em duas cores sendo branca na face interna e verde claro na face externa, portanto, pode ser considerada uma autapomorfia para *P.* subg. *Longissimus.*

Figura 24 **-** Reconstrução de caracteres ancestrais referente a coloração das pétalas. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda - Mapeamento referente a coloração das pétalas em *Pachira*. A seta preta indica do estado ancestral desse caráter: pétalas multicoloridas. São indicados os subgêneros extra-amazônicos: 1) *P.* subg. *Longissimus* e 2) *P.* subg. *Viridipetalae.* É dada ênfase a parte interna das pétalas de *P. calophylla* (1) e de *P.* subg. *Viridipetalae* representado por *P. moreirae*.
Fonte: do autor. Figura 1: Ferreira, CDM. Fig. 2: Carvalho-Sobrinho (2014).

Em contrapartida, a coloração verde em ambas as faces das pétalas é restrita a *P.* subg. *Viridipetalae* composto por *P. cearensis*, *P. endecaphylla*, *P. inaequalivalvis*, *P. retusa* e *P. glabra*. Para todas as espécies foram realizadas consultas a herbários, material tipo e obras

importantes para o grupo. Portanto, pétalas com ambas as faces verdes é sugerida como possível sinapomorfia para *P.* subg. *Viridipetalae*.

Ao analisar a evolução desse caráter, nota-se que o estado "1 = multicolor" está presente em todos os eventos de cladogênese. Enquanto isso, pétalas monocolores verdes (*P.* subg. *Viridipetalae*) e brancas (*P.* subg. *Eriotheca*) surgiram de forma independente a partir da divergência entre ambos os subgêneros. Para *Pachira*, pétalas multicoloridas permaneceram dentre *P.* subg. *Bicolor* (antigo *Pachira* Amazônico), duas espécies de *P.* subg. *Macrosiphon*, e o caráter "branco e verde" em *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*). De acordo com o mapeamento, pétalas com ambas as faces brancas seria um estado ancestral para *Pachira*.

A espécie *P. calophylla* já foi tratada separadamente das outras espécies extra-amazônicas no tratamento taxonômico para *Bombax* L. feito por Robyns (1963). O autor aborda as espécies extra-amazônicas que atualmente estão circunscritas em *Pachira* e antigamente relacionadas ao gênero *Bombacopsis*, sendo composto por 2 subgêneros e 2 seções delimitadas de acordo com a morfologia floral e da parede externa do pólen. Em *Bombacopsis* sect. *Echinulatae* (sensu Robyns, 1963) eram tratadas as espécies *Bombacopsis retusa*, *Bombacopsis stenopetala* e *Bombacopsis glabra*. Em outra seção (*Bombacopsis* sect. *Bombacopsis*, foi circunscrita apenas *P. calophylla* e outras espécies amazônicas.

Ainda, em todas as reconstruções filogenéticas realizadas, *P. calophylla* emerge como grupo-irmão de todas as demais espécies de *P.* subg. *Viridipetalae* com suporte variando em BS = 97 – 100. Dentre outras características exclusivas de *P. calophylla* em relação as outras espécies estão: indumento lepidoto composto por escamas regulares nos folíolos, pecíolo, pedicelo e cálice, nervuras secundárias e terciárias pouco distinguíveis e proeminentes em ambas as faces, margem repanda, tubo estaminal curto (até 2,5 cm compr.), cápsulas obovoides (semelhante às de *P.* subg. *Eriotheca*), paina alva e sementes pirifomes com poucas estrias e pontuações.

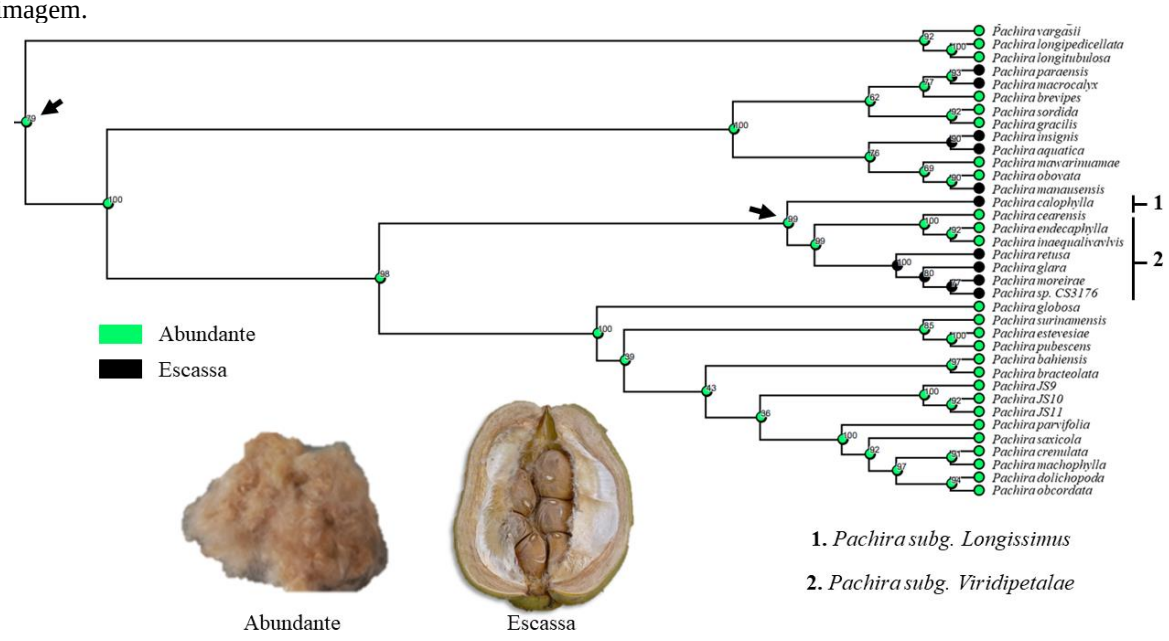
Em *P.* subg, *Viridipetalae* foi possível delimitar dois agrupamentos de espécies já discutidos anteriormente sendo um composto por *P. retusa*, *P. glabra*, *P. moreirae* e *Pachira* sp. CS3176 e outro composto por *P. endecaphylla*, *P. cearensis* e *P. inaequalivalvis*. A fim de amostrar um padrão de características já sugerido antes da reconstrução de caracteres ancestrais, foram mapeadas a abundância de paina (Fig. 25) e formato de sementes por serem características já enfatizadas em outros estudos e muito evidentes em todas as espécies.

Primeiramente, em *P. retusa*, *P. glabra* e *P. moreirae* a paina pode ser considerada escassa em comparação as outras espécies. Segundo o mapeamento houve uma redução desse

tecido para essa linhagem em questão. Além disso, são espécies de ambientes áridos que habitam áreas distantes de corpos d'agua, portanto, sugere-se que seja uma adaptação prevalecendo formas de dispersão destas sementes.

Logo, a escassez de paina e outros fatores influenciam na dispersão das sementes e distribuição atual dos espécimes, uma vez que é mais provável que a escassez de paina restrinja mais a área de dispersão fazendo com que os espécimes germinem mais próximos. Isso pode ser observado em *P. retusa*, que apresenta registros restritos a região oeste do estado da Bahia.

Figura 25 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente a abundância de paina presente no interior dos frutos. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda - Mapeamento referente a abundância de paina em *Pachira*. A seta preta indica do estado ancestral desse caráter: paina abundante.
Fonte: do autor.

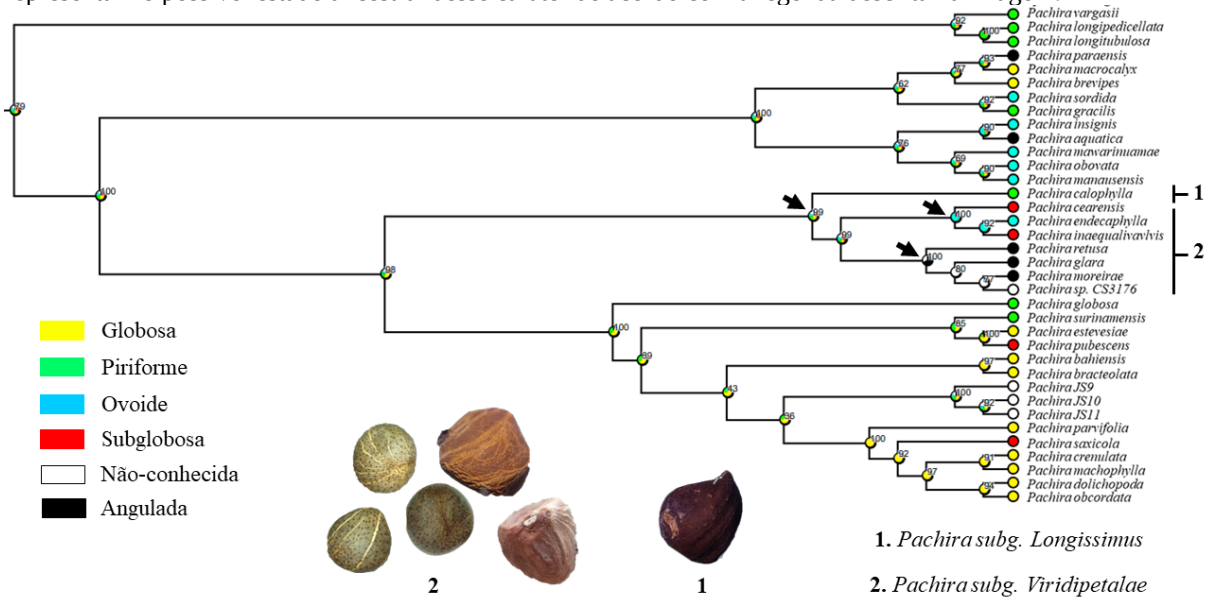
O formato das sementes foi mapeado (Fig. 26) e condiz com o tamanho delas, sendo: sementes grandes (2 – 2,5 cm compr.) e anguladas e sementes pequenas e globosas, ovadas a subglobosas. As espécies com paina escassa, apresentam sempre sementes grandes e anguladas (*P. glabra*, *P. retusa* e *P. moreirae*), com isso, são dois fatores associados a dispersão e possivelmente ao habitat e distribuição. Além dessas características, outras que não foram mapeadas também são comuns nessas espécies: tubo estaminal glabro, cápsulas ovoides ou globosas, frutos menores em relação as outras espécies, quantidade de estames e coloração de paina.

Entre as espécies *P. endecaphylla*, *P. cearensis* e *P. inaequalivalvis*, há paina abundante. Essa característica parece estar presente durante todos os eventos de cladogênese que levam a divergência das linhagens atuais. Todas as três espécies são de interior de mata e podem ser encontradas associadas a dunas e restingas.

O tecido lanoso (Kapok) encontrado no interior dos frutos tem como principal função a dispersão das sementes. Em Augspurger (1986), o tipo de endocarpo no contexto de dispersão é denominado "*Floater*" tendo o comportamento aerodinâmico definido em flutuações em direção a uma linha vertical (do topo da árvore para o chão). Além disso, auxilia no direcionamento pelo vento quando se encontra sobre a água.

Ao analisar o mapeamento de características relacionadas a dispersão das espécies como composição, tamanho e formato dos diásporos, pode-se sugerir que espécies com sementes grandes e paina escassa habitem áreas onde a área de dispersão seja menor, fazendo com que as sementes germinem mais próximas as árvores de origem, uma vez que um dos principais agentes dispersores pode não estar atuando sob essas plantas (corpos d'agua e vento). Ainda, isso é visto em espécies de ambientes áridos com morfologia semelhante e agrupadas em uma linhagem dentro de *P.* subg. *Viridipetalae*, portanto, são mais relacionadas filogeneticamente.

Figura 26 – Reconstrução de caracteres ancestrais referente ao formato das sementes. As cores nos nós representam o possível estado ancestral desse caráter de acordo com a legenda descrita na imagem.



Legenda – Mapeamento referente ao formato das sementes presentes em *Pachira*. A seta preta indica o estado ancestral desse caráter para os subgêneros propostos: sementes piriformes.
Fonte: do autor.

Em *P. calophylla*, a dispersão pode ocorrer com auxílio de água e vento ou com a ausência desses fatores, mesmo estando associada a corpos d'agua, uma vez que em campo foi observada a proximidade entre os espécimes. Provavelmente há a ocorrência de outras árvores da espécie em áreas mais distantes na mesma localidade (Estação Ecológica de Santa Lúcia – ES) que tenha dispersado para a área coletada, estendendo sua ocorrência através de rios.

A partir disso, estima-se que a história evolutiva de *Pachira* está fortemente associada a fatores de dispersão como abundância de paina e tamanho de sementes, portanto, é importante o conhecimento de dados ecológicos contemplando a evolução de caracteres com a históriad a vegetação natural. Ainda, a morfologia das flores é um catalizador na história evolutiva de *Pachira* uma vez que as variações morfológicas são muito relacionadas aos polinizadores levando a radiação das linhagens e espécies atuais.

4.2 ESTUDO TAXONÔMICO

4.2.1 Morfologia Geral Dos Subgêneros Extra-Amazônicos

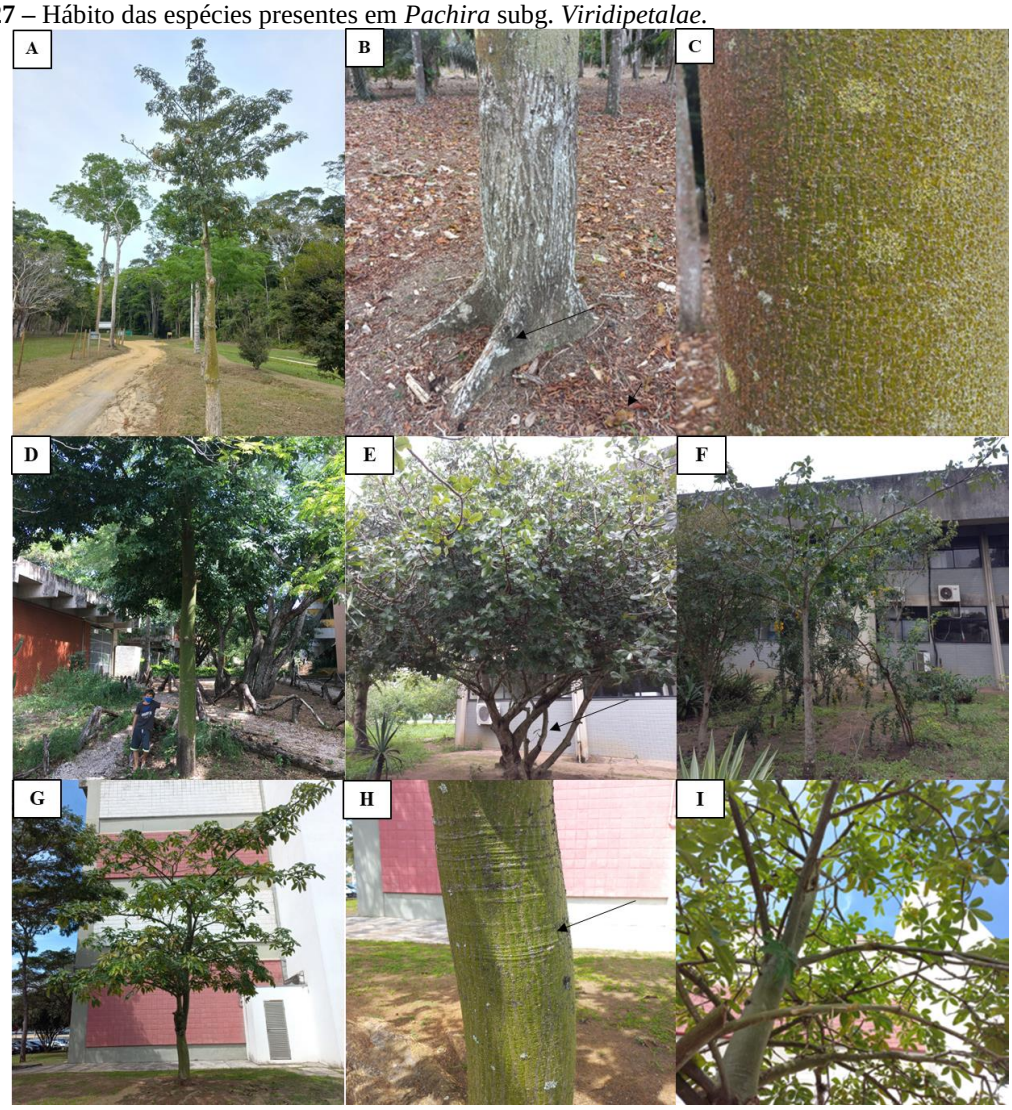
4.2.1.1 Hábito

Dentre as espécies dos subgêneros *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*, o hábito é predominantemente arbóreo, no entanto, apresenta muita variação em relação ao habitat, altura e aspecto de caule e copa.

As espécies de *P.* subg. *Viridipetalae* estão distribuídas em diferentes domínios fitogeográficos resultando em diferentes habitats e características morfológicas. Dentre as espécies de Mata Atlântica predominam árvores altas (10 - 25 m alt.), caule retilíneo, verde e com estrias finas, além de copa alta e rala, como ocorre em *P. endecaphylla* (Fig. 27: A-C), *P. cearensis* (Fig. 27: D) e *P. inaequalivalvis*. Algumas vezes possuem sapopemas (Fig. 27: B) e caule com exudação transparente (observado em campo em *P. endecaphylla*) (Fig. 27: C). Quanto ao habitat, *P. endecaphylla* ocorre no interior de florestas úmidas próximas de áreas litorâneas, assim como é descrito por Ducke (1959) para *P. cearensis*. Já *P. inaequalivalvis* é encontrada em meio a dunas arenosas.

As espécies presentes no Domínio Caatinga destacam-se por serem árvores ou arvoretas de pequeno porte (até 10 m alt.), caule retilíneo ou tortuoso, castanho e com estrias longitudinais profundas. Em *P. retusa* o caule é tortuoso e muito ramificado e frequentemente é citada a copa densa (Fig. 27: E), em contraste, *P. moreirae* apresenta o caule retilíneo e a copa mais rala (Fig. 27: F), ambas as espécies ocorrem em diferentes habitats da Caatinga (dunas arenosas vs. caatinga arbórea/arbustiva).

Figura 27 – Hábito das espécies presentes em *Pachira* subg. *Viridipetalae*.



Legenda – A – C. *P. endecaphylla*. A: hábito, B: porção basal do caule com ênfase nas sapopemas. C: exudação do caue. D: hábito de *P. cearensis*. E: hábito de P. retusa indicando caule ramificado e tortuoso, com estrias longitudinais castanhas e copa densa. F: hábito de individuo jovem de *P. moreirae*. G – I. P. glabra. G: hábito de *P. glabra*. H: caule liso e esverdeado com estrias finas e castanhas. I: copa rala. **Fonte:** A e D: Versiaeux. B, C, E, F, G, H, I: do autor.

Considerando todas as espécies estudadas, *Pachira glabra* (Fig. 27: G-I) é a mais cosmopolita podendo ser frequentemente encontrada em áreas antropizadas ou raramente em áreas de Mata Atlântica e de clima árido. Em relação ao hábito, apresenta variação entre 2 a 15 metros de altura já apresentando flores e frutos. O caule é diferente das demais, sendo retilíneo, liso e verde, assim como as espécies de Mata Atlântica, a copa é rala e muito ramificada.

Em *P.* subg. *Longissimus* a única espécie representante (*P. calophylla*) é comum de áreas de altitude (ca. 400 m alt.) próximas de corpos d'agua em florestas úmidas da costa atlântica, no entanto, os registros são restritos a unidades de conservação de três estados (ES, RJ e SP).

4.2.1.2 Folhas

As folhas das espécies pertencentes a *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* são sempre palmaticompostas, com folíolos articulados e venação broquidódroma (Fig 28: A). Geralmente, os pecíolos possuem o ápice e a base pulvinados e com coloração mais intensa, dois nectários lineares na parte inferior estendendo-se da base até o terço superior onde é menos visível (Fig. 28: B).

Em *P.* subg. *Viridipetalae* as folhas possuem entre 3 e 11 folíolos, o peciólulo séssil ou mais curto (até 0,8 cm compr.) o formato e tamanho dos folíolos é característico entre grupos de espécies de cada habitat, sendo elípticos e oblanceolados (Fig. 28: C-D) ou longo obovados (Fig. 28: E) (6-25 × 3,5-6 cm) dentre as espécies de Mata Atlântica e obovados para espécies de clima árido (3-12 × 2-3,5 cm) (Fig. 28: F). Além disso, as espécies que ocorrem na Caatinga apresentam a base do peciólulo mais entumecido em relação as demais (Fig. G). A base varia entre decorrente (Fig. 28: H) e atenuada não decorrente (Fig. 28: G).

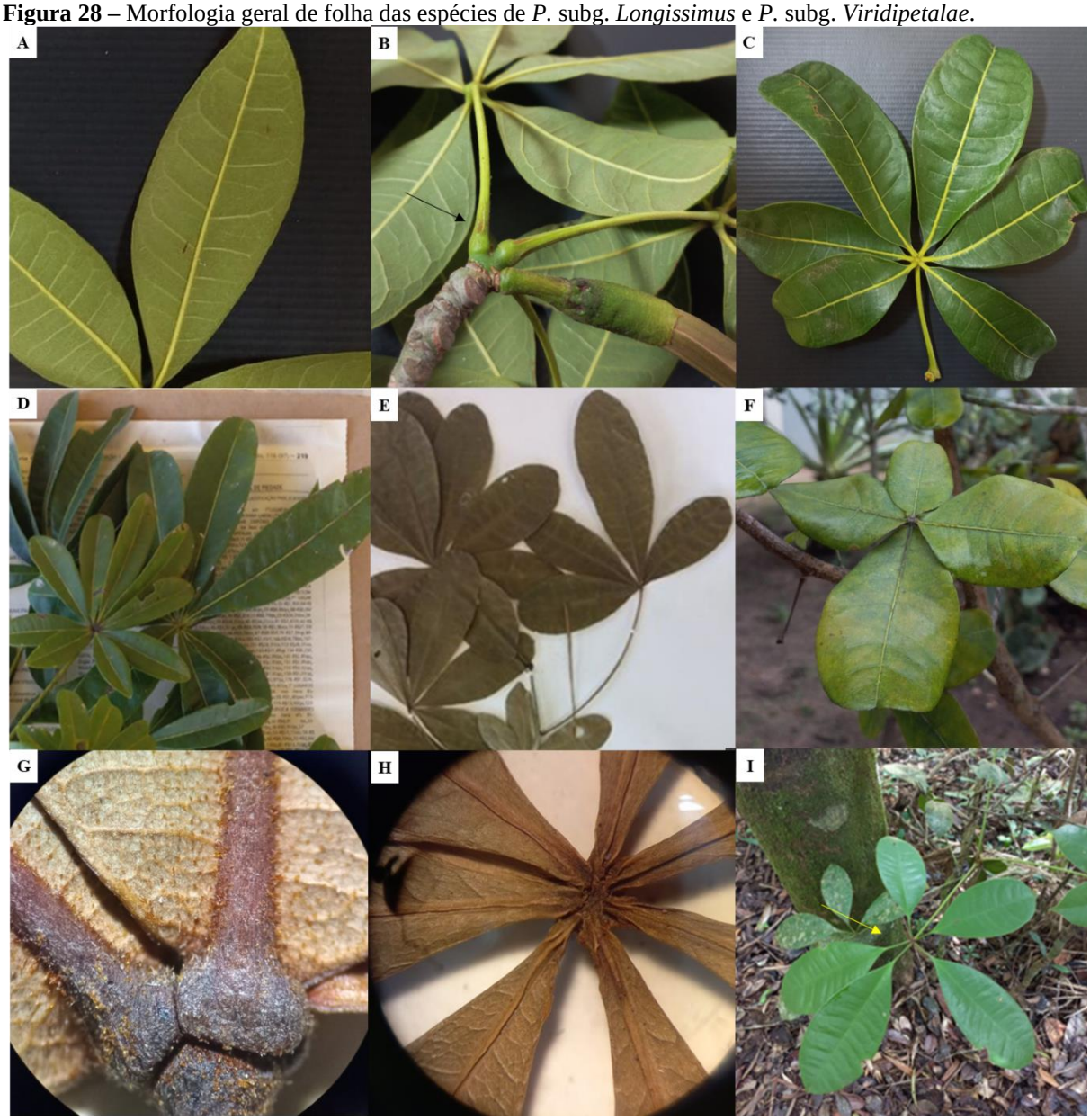
Em *P.* subg. *Longissimus* as folhas são longo pecioluladas (até 7 cm compr.), apresentam entre 5 e 8 folíolos, elípticos, ápice atenuado e base decorrente (Fig. 28: I).

Quando comparados, o ápice se mostra um caráter importante na diferenciação de espécies variando entre emarginado (*P. moreirae*), retuso (*P. retusa*), agudo (*P. glabra*), acuminado (*P. endecaphyhlla*), obtuso (*P. cearensis*) e arredondando (*P. inaequalivalvis*). A textura dos folíolos varia de papiráceos a coriáceos em espécies da Caatinga a cartáceos a membranáceos dentre as espécies que ocorrem na Mata Atlântica.

As nervuras principais costumam ser proeminentes na face abaxial em todas as espécies, ainda, possui um nectário linear no terço superior que pode ser visto como uma invaginação.

Dentre as espécies de *P.* subg. *Viridipetalae* a presença de tricomas estrelados dourados e hialinos é comum em *P. glabra* e *P. moreirae* (Fig. 29: A). Em *P. endecaphylla* a presença de escamas peltadas adpressas e castanhas com contorno irregular é rara e podem estar mais concentradas na nervura central dos folíolos (Fig. 29: B).

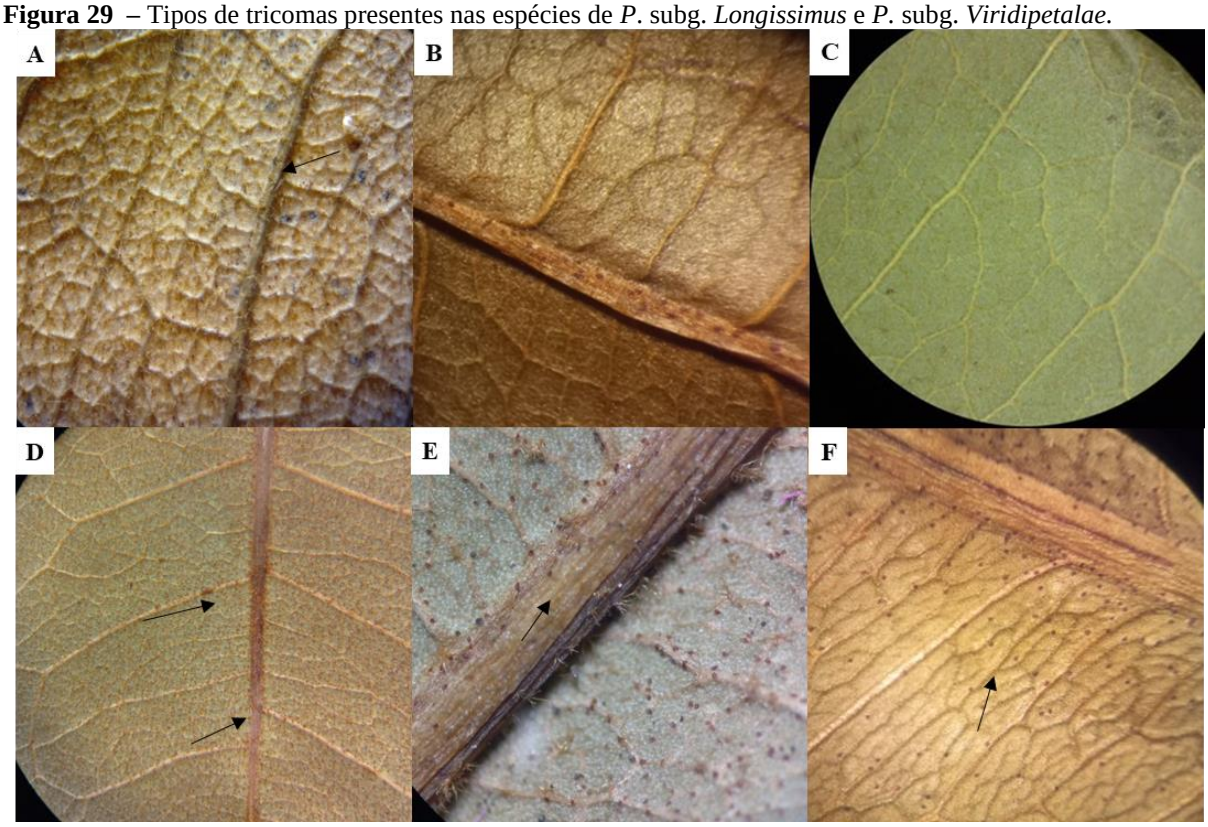
Figura 28 – Morfologia geral de folha das espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*.



Legenda. A – C. *Pachira glabra*. A: Face Abaxial do folíolo evidenciando nervuras broquidódromas; B: Ramo evidenciando o pecíolo com nectários lineares. C: Folha. D: Folíolos oblanceolados de *P. endecaphylla*. E: Folha de *P. inaequalivalvis* com folíolos sésseis. F: Folíolos obovados de *P. retusa*. G: Inserção dos folíolos de *P. retusa* evidenciando folíolos sésseis e base do peciólulo entumecido H: Base dos folíolos decorrente de *P. cearensis*. I: Folha de *P. calophylla* evidenciando os longos peciólulos (*P.* subg. *Longissimus*).
Fonte: do autor.

As demais espécies apresentam os folíolos glabros (*P. cearensis, P. inaequalivalvis* e *P. retusa*) (Fig. 29: C). Contudo, alguns materiais de *P. retusa* constaram indumento hialino e ferrugíneo (Fig. 29: D). De todas as espécies amostradas, *Pachira glabra* é a única que possui ambos os tipos de indumento (tricomas e escamas) (Fig. 29: E). Em contraste, *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*) apresenta um padrão mais distinto de indumento, sendo composto por escamas peltadas não-adpressas, castanhas e de contorno regular (Fig. 29: F).

Figura 29 – Tipos de tricomas presentes nas espécies de *P*. subg. *Longissimus* e *P*. subg. *Viridipetalae.*



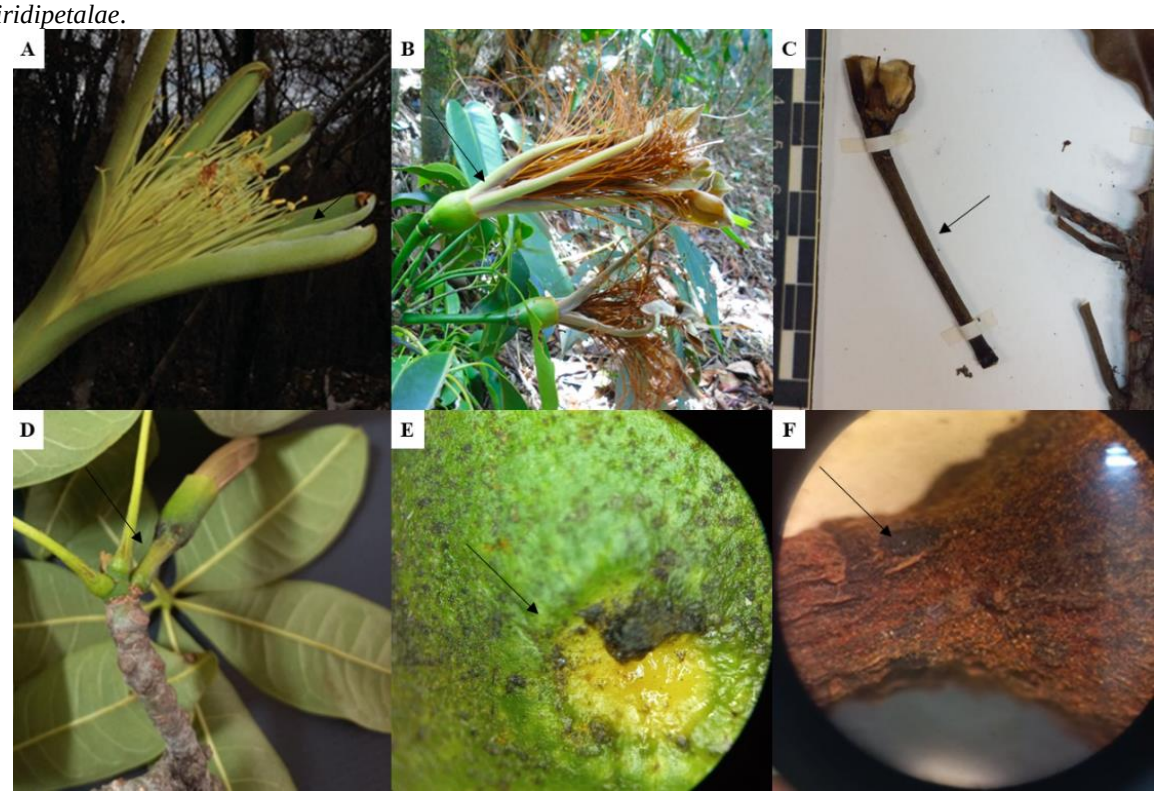
Legenda – A: Tricomas estrelados dourados a hialinos presentes na face abaxial dos folíolos de *P. moreirae*. B: Escamas peltadas adpressas castanhas com contorno irregular presentes na nervura central dos folíolos de *P. endecaphylla*. C: Face abaxial glabra dos folíolos de *P. inaequalivalvis*. D: Face abaxial de *P. retusa* apresentando indumento hialino presente em alguns exemplares consultados. E: Face abaxial dos folíolos de *P. glabra* evidenciando tricomas estrelados e escamas peltadas adpressas castanhas de contorno irregular. F: Face adaxial de *P. calophylla* com escamas peltadas não adpressas castanhas de contorno regular.
Fonte: do autor.

4.2.1.3 Flores

As flores de *Pachira* subg. *Longissimus* e *P*. subg. *Viridipetalae* são solitárias ou agrupadas em até quatro flores na axila dos ramos na região mais distal ou no ápice. São actinomorfas, diclamídeas e heteroclamídeas, dialipétalas e gamossépalas e monoclinas. São consideradas flores de grandes proporções medindo de 12 – 25 cm compr. A corola é sempre pentâmera, composta por pétalas lineares formando um tubo na base. A coloração da corola varia entre os subgêneros, sendo ambas as faces verdes em *P*. subg. *Viridipetalae,* e face interna branca e externa verde em *P*. subg. *Longissimus* (Fig. 30: A-B).

Geralmente o pedicelo é rugoso, normalmente com o mesmo indumento do cálice e pode variar entre longo-pediceladas (*P*. subg. *Longissimus)* chegando a 7 – 8 cm compr. e curto-pediceladas (ca. 1 – 4 cm compr.) nas demais espécies de *P*. subg. *Viridipetalae* (Fig. 30: C-D). O receptáculo de todas as espécies possui cinco nectários ovais a circulares, variando em tamanho e cor (avermelhados, amarelados ou alaranjados) (Fig. 30: E-F)

Figura 30 – Variedade de caracteres florais (pétala, pedicelo e nectários) entre *P*. subg. *Longissimus* e *P*. subg. *Viridipetalae*.



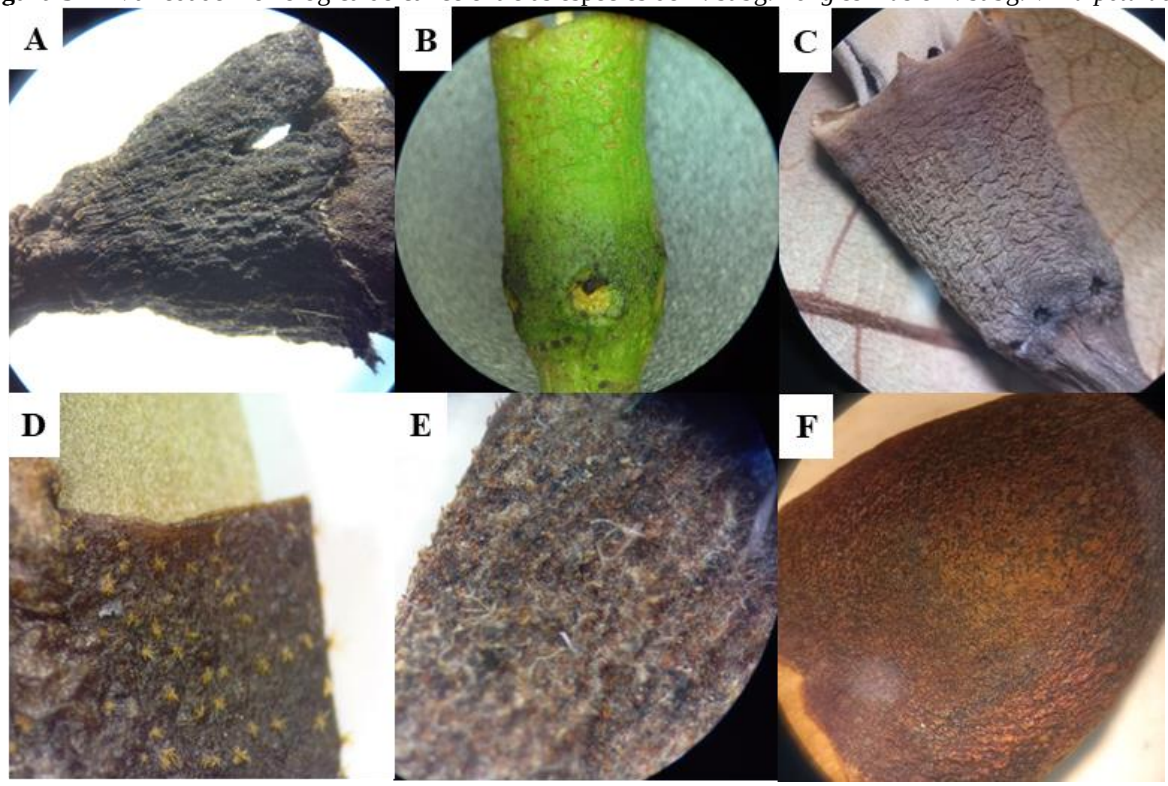
Legenda – A: Flor de *P. moreirae* (*P.* subg. *Viridipetalae)* com ambas as faces das pétalas esverdeadas. B: Flor de *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*) com parte interna das pétalas branca. C: Pedicelo longo de *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*). D: Ramo de P. glabra (*P.* subg. *Viridipetalae*) evidenciando pedicelo curto. E – F: Nectários circular e oval presente nas espécies de ambos os subgêneros.
Fonte: A: Marlon Machado (extraído e adaptado de Carvalho-Sobrinho et al. 2014). B: C.D.M. Ferreira (pers. com.). C – F: do autor.

4.2.1.3.1 Cálice

A morfologia do cálice se mostrou importante na distinção de espécies apesar de variar muito em materiais secos, havendo um alargamento do ápice. Contudo, foram definidos quatro formatos de cálice: campanulado (com abertura abrupta no ápice), tubuliforme (tubo com diâmetro constante da base até o ápice) e subtubuliforme (tubuliforme com leve alargamento no comprimento) (Fig. 31: A-C) (ROBYNS, 1963; GONÇALVES; LORENZI, 2011).

Dentre as espécies de *P*. subg. *Viridipetalae*, o indumento é diversificado podendo ser glabro (p.e. *P. retusa*) (Fig. 31: C), apresentar apenas um tipo, ou como *P. moreirae* que possui tricomas estrelados dourados (Fig. 31: A). Algumas espécies possuem mais de um tipo de indumento como *P. glabra* (tricomas estrelados e escamas) (Fig. 31: D), *P. endecaphylla* e *P. cearensis* (tricomas estrelados e glandulares) (Fig. 31: E). Em *P*. subg. *Longissimus* (*P. calophylla*) estão presentes apenas escamas peltadas castanhas (Fig. 31: F).

Figura 31 – Variedade morfológica do cálice entre as espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*.



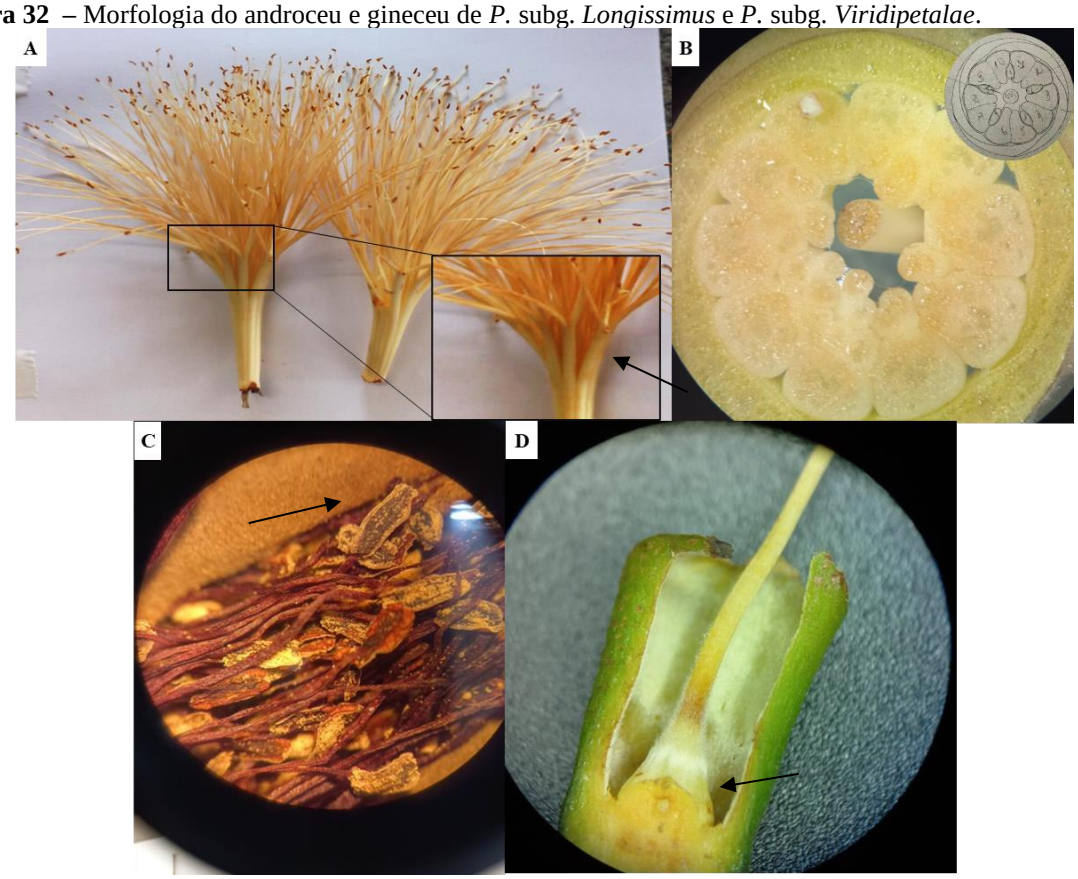
Legenda. A: Cálice campanulado de *Pachira moreirae* com indumento composto por tricomas estrelados diminutos. B: Cálice de *P. glabra* (material fresco). C: Cálice glabro de *P. retusa*. D: Indumento da face externa do cálice composto por tricomas estrelados e raras escamas peltadas. E: Indumento do cálice de *Pachira endecaphylla* composto por tricomas estrelados e glandulares. F: Cálice cupuliforme de *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*) com indumento composto por escamas peltadas.
Fonte: do autor.

4.2.1.3.2 Androceu e Gineceu

Em todas as espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* o androceu é monadelfo formando um tubo estaminal composto por uma porção inferior fundida que envolve o gineceu tratado como “tubo estaminal”, logo acima, as falanges onde há uma bifurcação passando aos filetes tratados com “parte livre dos estames” (Fig. 32: A). Ao realizar um corte transversal próximo a separação das falanges, é possível observar a organização em formato de dois anéis (Fig. 32: B). As anteras são oblongas e dorsifixas (Fig. 32: C).

Quanto ao gineceu, não há muita variação entre as espécies. Todas apresentam o ovário súpero, ovoide a piramidal e 5-locular (Fig. 32: D). O estilete é sempre indumentado até a porção mediana composto por tricomas estrelados alvos e um pouco maior em relação aos estames.

Figura 32 – Morfologia do androceu e gineceu de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*.



Legenda. A – D. *Pachira glabra*. A: Tubo estaminal constrito em falanges evidenciando partes livres dos estames. B: Corte transversal do tubo estaminal próximo a parte livre dos estames evidenciando as divisões das falanges. C: Anteras de *Pachira cearensis*. D: Corte longitudinal do cálice e ovário. E: Porção superior do tubo estaminal de *Pachira* e tricomas estrelados.
Fonte: do autor.

A variação se encontra principalmente no tamanho do tubo e proporção entre essas três partes, presença e organização do indumento e número de estames que são contabilizados a partir da parte livre dos estames.

Em *P.* subg. *Longissimus*, *P. calophylla* possui o tubo estaminal curto (até 2,5 cm compr.), apresenta apenas a porção apical com raros tricomas estrelados e ca. 350 estames. Em *P.* subg. *Viridipetalae* os tubos estaminais são maiores variando entre 5 e 9 cm compr., além disso, pode haver tubos glabros (p.e. *P. retusa*, *P. glabra* e *P. moreirae*) ou indumentados (p.e. *P. endecaphylla*, *P. cearensis* e *P. inaequalivalvis*).

A diferenciação de espécies a partir de características do tubo estaminal foi muito utilizada em trabalhos anteriores onde se considerava união e nível de inserção dos estames, assim como o formato do tubo que varia entre *Pachira* e o antigo gênero *Eriotheca*. Entre os dois subgêneros amostrados, a principal característica é o tubo concrescido em falanges e completamente alvo a amarelado, uma vez que nos demais subgêneros de *Pachira* são descritas

espécies que não possuem falanges ou que o tubo é composto por falanges, porém que apresentam a parte livre dos estames bicolores (*P.* subg. *Bicolor*).

4.2.1.3.3 Pólen

O pólen de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* foi de grande importância para discussão do grupo, uma vez que, a primeira descrição desse caráter foi abordada por Robyns (1963) onde ele separa as espécies em seções considerando características polínicas para cada grupo.

Quase todas as espécies de *P.* subg. *Viridipetalae* foram abrigadas em *Bombacopsis* sect. *Echinulatae* (*P. retusa*, *P. endecaphylla* e *P. glabra*) juntamente com outras quatro espécies amazônicas (*P. paraenses*, *P. tocantina*, *P. speciosa* e *P. rurrenabaqueana*), por apresentarem pólen equinado (presença de projeções espinhosas na parede de até 1µm compr.). Em contraste, *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*) foi alocada em *Bombacopsis* sect. *Bombacopsis* devido ao pólen não equinado (ausência de projeções espinhosas).

Segundo Saba *et al*. (2020), ao realizar um estudo de microscopia de varredura com algumas espécies de Bombacoideae utilizando uma espécie de *Pachira* Extra-Amazônico (*Pachira retusa*), foi verificado que em nenhuma espécie de *Pachira* apresenta padrão de ornamentação rugosa de exina como descrito por Robyns (1963).

Além disso, o estudo não corrobora com o padrão colpado devido a presença de endoaberturas longas sendo de difícil visualização, assim como a presença de calotas equatoriais espinhosas que não foram observadas no estudo, com exceção de *P. tocantina* que possui projeções muito pequenas que podem não ser consideradas processos espinhosos (CARRERA *et al.*, 1995) apesar de ser citado em outras obras como projeções úteis para diferenciar espécies (ROBYNS, 1963; NILSSON; ROBYNS, 1986).

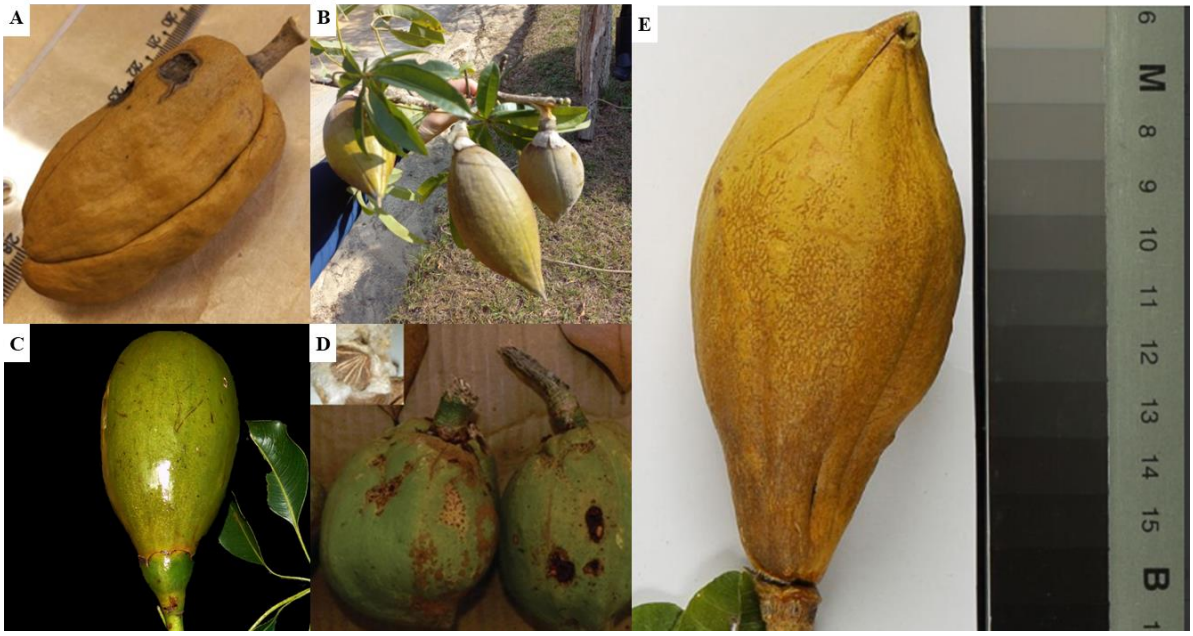
Com isso, a Saba *et al.* (2020) corrobora com um estudo posterior de Robyns e Nilson (1986) caracterizando-os como pólen 3(-4) colporado, raramente porado, reticulado e microreticulado a raramente tectado-perfurado. A diferenciação de espécies pode ser baseada no diâmetro das calotas equatoriais e grossura da sexina. Contudo, é destacada a grande heterogeneidade de morfotipos de pólen em Bombacoideae (SABA *et al.*, 2020).

4.2.1.3.4 Fruto

Os frutos de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* são cápsulas loculicidas, 5-locular. Dentre as espécies estudadas, os formatos descritos para *P.* subg. *Viridipetalae* são

globosos, ovados, elipsoide e fusiforme (Fig. 33: A-E). Em *P.* subg. *Longissimus* os frutos são obovados e com face externa lustrosa. Quando seco, as valvas se soltam e se tornam revolutas, enfatizando o formato do ápice que pode ser apiculado, arredondado, ainda, pode apresentar um vestígio do estilete no ápice da cápsula.

Figura 33 – Morfologia dos frutos presentes em *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae*.



Legenda - A: Fruto oval herborizado de *Pachira glabra*. B: Fruto elipsoide fresco de *P. endecaphylla*. D: Frutos obovoide de *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*). D: Fruto globoso fresco de *Pachira moreirae*. E: Fruto fusiforme herborizado de *P. inaequalivalvis*.
Fonte – A, B e E: do autor. C: C.D.M. Ferreira (pers. com.). D: Marlon Machado extraído e adaptado de Carvalho-Sobrinho *et al*. (2014).

A face externa do fruto é rígida podendo variar quanto a textura, indumento e cor. A parte interna é composta por uma columela onde as sementes são fixadas até um certo momento e um tecido lanoso alvo, dourado, denominado paina, que faz referência ao nome do clado Kapok = paina. Em *P.* subg. *Longissimus*, a paina é escassa. Em *P.* subg. *Viridipetalae*, algumas espécies também apresentam paina escassa como *P. glabra* e *P retusa* ou muito abundante como em *P. cearensis*, *P. endecaphylla* e *P. inaequalivalvis.*

4.2.1.3.5 Semente

As sementes em *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* são todas estriadas assim como é descrito por Duarte *et al.* (2011) como sinapomorfia para o clado *Pachira* s.l. variando quanto seu tamanho, formato, cor, número de estrias e frequência de escamas tratadas como pontuações. O número de sementes também varia conforme o tamanho do fruto e tamanho das

sementes, no entanto, nem todos os materiais possuem todas as sementes disponíveis para um melhor embasamento da quantidade em cada espécie.

Em *P.* subg. *Viridipetalae* há dois padrões de sementes, sendo: anguladas e grandes (até 2 cm compr.), possuem muitas estrias grossas (ca. 8 estrias de 0,1 cm larg.), às vezes sulcadas, com poucas pontuações. Esse padrão é presente nas espécies *P. glabra*, *P. retusa* e *P. moreirae.* Essa morfologia se mostra comum entre as espécies de ambientes mais secos e de mata aberta (Fig. 34: C-E).

Figura 34 – Variação morfológica das sementes em *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae.*



Legenda. A: *Pachira inaequalivalvis*. B: *Pachira endecaphylla*. C: *Pachira cearensis*. D: *Pachira glabra*. E: *Pachira retusa*. F: *Pachira moreirae*. G: *Pachira calophylla*.
Fonte – A – E: do autor. F: Marlon Machado extraído e adaptado de Carvalho-Sobrinho *et al*. (2014). G: do autor.

Outro padrão é de sementes pequenas (até 1 cm compr.), subglobosas a piriformes, acinzentadas, poucas estrias, finas e esbranquiçadas ou pouco visíveis, além de um volume maior de pontuações. Essas características são encontradas dentre as espécies de florestas úmidas como *P. cearensis*, *P. endecaphylla* e *P. inaequalivavlis* (Fig. 34: A-C).

Em *P.* subg. *Longissimus* as sementes são médias (até 1,5 cm compr.), castanhas e piriformes com poucas estrias e pontuações pouco visíveis (Fig. 34: G).

4.2.2 Tratamento Taxonômico

O tratamento taxonômico teve ênfase nas espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* totalizando em sete espécies distribuídas na Mata Atlântica e Caatinga, abrangendo as regiões nordeste e sudeste do Brasil.

São apresentadas as descrições de cada subgênero e suas respectivas espécies, chave de identificação, descrições acompanhadas de imagens, informações adicionais (habitat, fenologia, mapas de distribuição e categoria de ameaça) e materiais selecionados.

I *Pachira* Aubl.**,** Hist. Pl. Guiane 2:725-726, pl. 291-292 (1775).

Tipo: *Pachira aquatica* Aubl., Histoire des Plantes de la Guiane Françoise 2: 726-727, pl. 291-292. 1775. French Guiana: ad ripas fluviorum, in locis aquâ marinâ submersis...j'ai trouvé cet arbre sur les bords de la riviere a'Aroura & d'Orapu, *Aublet s.n.* BM.

Bombacopsis Pittier, Contributions from the United States International Herbarium 18(4): 162. 1916.
Pochota Ram. Goyena, Flora Nicaraguense 1: 198. 1909.
Rhodognanphalopsis A. Robyns, Bulletin du Jardin Botanique de l'État à Bruxelles 33: 272. 1963.

Arvoretas á árvores, perenifólias e caducifólias. Caule retilíneo, com casca cinza ou esverdeada quando jovens e castanhos estriados quando maduros. **Ramos** lisos, com braquiblastos, cicatrizes de pecíolo concentradas ao longo dos ramos ou apenas no ápice, podem ser estriados ou não. **Estípulas** cimbiformes, castanhas a ferrugíneas, glabras, glabrescentes a pubescentes compostas por tricomas glandulares, estrelados ou simples alvacentos a amarelados, além de escamas adpressas castanhas. **Folhas** digitadas, 3 - 11 folíoladas. **Pecíolo** delgado a robusto, ápice e base nigrescentes e pulvinados, castanho escuro a claro, às vezes esverdeado, 2 - nectários lineares paralelos na parte inferior estendendo-se da base a metade ou ao ápice do pecíolo, indumento pubescente composto por tricomas estrelados, lepidoto apresentando escamas peltadas ou glabros. **Peciólulo** séssil, subsséssil a longo-peciolulados, base pulvinada. **Folíolos** elípticos, obovados ou oblanceolados, ápice agudo, obtuso, emarginado, retuso, acuminado e mucronado, base atenuada decorrente e cuneada, margem inteira, plana, as vezes revoluta ou repanda, cartáceas, papiráceas ou coriáceas, sempre discolores, nervura central proeminentes em ambas as faces ou em apenas uma delas, nervuras secundárias proeminentes ou impressas pouco visíveis, presença de um nectário linear na nervura central da face abaxial dos folíolos. **Indumento** pubescente composto por tricomas estrelados alvos ou dourados (castanhos quando seco), lepidoto composto por escamas peltadas castanhas ou ferrugíneas,

sendo adpressas de contorno regular ou irregular, ou glabro. **Face adaxial** verde prateada ou castanha, brilhante, nervura central e secundárias proeminentes. **Face abaxial** verde ou castanha opaca, nervura central e secundárias proeminentes ou impressas. **Flores** 12 – 25 cm compr., axilares, podem ou não ser solitárias. **Pedicelo** longo ou curto, rugoso, com tricomas estrelados, escamas peltadas ou glabro. **Receptáculo** com 5 - nectários ovais ou circulares, rosados, amarelados a alaranjados quando fresco e castanhos quando secos. **Cálice** campanulado a subtubuliforme, mais largo no ápice quando seco, pubescente composto por tricomas estrelados, glandulares, escamas peltadas castanhas ou glabro. **Pétalas** lineares, torcidas, sem formação de tubo, verde externamente e mais claras internamente, ambas as faces velutinas compostas por tricomas estrelados alvos. **Tubo estaminal** pubescente composto por tricomas estrelados alvos a amarelados ou glabros, ápice e base achatados ou não. **Estames** ca. 150 - 350, presença de 10 - 15 falanges bifurcadas organizadas em formato de anel divergindo em 15 unidades de filetes livres. **Estilete** pubescente composto por tricomas estrelados alvos até a porção mediana. **Botões florais** oblongos, ápice acuminado ou obtuso, verdes externamente. **Cápsulas** ovadas ou elipsoides, verde quando frescas e imaturas, podem ser castanhas quando secas, ápice arredondado ou acuminado a apiculado, face externa lisa e brilhante, indumento composto por tricomas glandulares, estrelados, escamas peltadas ou glabras. **Paina** esbranquiçada, parda ou dourada, abundante ou escassa. **Sementes** subglobosas, anguladas ou piriformes, castanho claras ou escuras, acinzentadas, com hilo esbranquiçado. **Estrias** finas a grossas, sulcadas ou não, geralmente mais claras em relação a semente.

Chave para as espécies de *Pachira* subg. *Longissimus* e *Pachira* subg. *Viridipetalae*

1. Folíolos longo-peciolulados (acima de 3 cm compr.); pétalas brancas internamente e verdes externamente.....***Pachira*** subgênero ***Longissimus* (*P. calophylla*)**

1'. Folíolos curto-peciolulados (até 0,8 cm compr.) a sésseis; ambas as faces das pétalas verde.....***Pachira*** subgênero ***Viridipetalae***

2. Tubo estaminal pubescente, sementes pequenas (até 1 cm compr.), piriformes, ovadas, globosas ou subglobosas.....**3**

3. Folíolos membranáceos; ápice das valvas da cápsula desiguais.....***Pachira inaequalivalvis***

3'. Folíolos papiráceos, cartáceos, coriáceos; ápice das valvas da cápsula iguais entre si.....**4**

4. Folhas com 7 - 11 folíolos obovados, ápice obtuso, raras escamas peltadas adpressas de contorno irregular na nervura central em ambas as faces do folíolo; cálice tubuliforme a subtubuliforme..... ***Pachira endecaphylla***

4'. Folhas com 5 – 7, folíolos oblanceolados, ápice acuminado, glabros; cálice campanulado..... ***Pachira cearensis***

2' Tubo estaminal glabro, sementes grandes (1,5 - 2 cm compr.), anguladas.....**5**

5. Folíolos elípticos com ápice agudo, base atenuada e decorrente, papiráceos a cartáceos.....***Pachira glabra***

5'. Folíolos obovados com ápice retuso ou emarginado, peciólulo séssil e base cuneada, folíolos coriáceos.....**6**

6. Folíolos, pedicelo e cálice glabros..... ***Pachira retusa***

6'. Folíolos, pedicelo e cálice pubescentes composto por tricomas estrelados dourados.....***Pachira moreirae***

Pachira *subg.* ***Longissimus*** *possui apenas uma espécie restrita ao Brasil ocorrendo em regiões de Mata Atlântica. É frequentemente encontrada em áreas montanhosas (ca. 300 m altitude), geralmente ao longo de cursos d'agua nos estados do Rio de Janeiro, São Paulo e Espírito Santo. Os principais registros estão localizados no Pico da Tijuca (RJ) e no município de Iguape (SP). O nome do subgênero "Longissimus" faz referência aos longos peciólulos e pedicelos presentes na espécie.*

I.I *Pachira calophylla* (K. Schum.) Fern. Alonso, Anales Jard. Bot. Madrid 56:(2) 309 (1998).

Tipo: BRASIL. Rio de Janeiro: s. d. (f., fl.), *L. Riedel s.n.* (lectótipo designado por Carvalho-Sobrinho*; Yoshikawa; Dorr,* 2021: LE barcode 00003676 [imagem digital!] e LE barcode 00003677 [imagem digital!].

Bombax calophyllum K. Schum., Fl. Bras. (Martius) 12(3): 227 (1886).
Bombax stenopodum Ulbr., Notizbl. Königl. Bot. Gart. Berlin 6: 158 (1914).
Bombacopsis calophylla (K. Schum.) A. Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 33: 201 (1963).

Nome popular: Castanheira
Mapa de distribuição: Fig. 36.

Árvores, 2 - 18m alt, perenifólia. **Lenticelas** ca. 0,3 cm ferrugíneas. **Ramos** castanhos escuros ou casca acinzentada, pode ou não apresentar cicatrizes de pecíolo verticiladas e dispersas ao longo dos ramos proximais, indumento lepidoto composto por escamas peltadas circulares não adpressas, castanhas de contorno regular. **Estípulas** 0,5 - 1,2 × 0,3 - 0,9 cm compr., deltoides, ferrugíneas, glabrescentes. **Folhas** digitadas, 5 - 7 folioladas. **Pecíolo** 4,5 - 9,7 × 0,2 - 0,3 cm, castanho escuro, nigrescentes e pulvinados na base e ápice, parte inferior com 2 nectários lineares partindo da base a metade do terço superior do pecíolo, indumento semelhante aos ramos. **Peciólulos** 1,5 - 3,2 × 0,2 cm compr., mais delgados em relação ao pecíolo, base nigrescente e pulvinado, ápice decorrente em relação a base do folíolo. **Folíolos** 5,5 - 17 × 3 – 7 cm, obovados a elípticos, ápice acuminado (0,7 - 1,5 cm compr.), base atenuada-decorrente, margem inteira repanda, discolores, cartáceos a coriáceos, 7 – 20 pares de nervuras secundárias proeminentes em ambas as faces. **Indumento** lepidoto compostos por escamas peltadas não adpressas, castanhas com contorno regular. **Face adaxial** castanha brilhante (quando seco), nervura central castanha proeminente, escamas peltadas não adpressas castanhas com contorno regular concentradas na nervura central e esparsas na face do folíolo. **Face abaxial** verde claro opaca, e castanha opaca quando seca, nervura central proeminente, nervuras secundárias pouco visíveis, escamas peltadas adpressas, castanhas de contorno regular, abundantes em toda a face do folíolo, 1 - nectário linear no terço apical da nervura central. **Flores** ca. 13 cm compr. **Pedicelo** 2,5 - 6 (-8,5) × 0,4 - 0,5 cm. **Receptáculo** mais claro em relação ao cálice, com 5 nectários circulares ou elípticos (ca. 0,3 cm) castanhos quando secos e róseos quando frescos. **Cálice** 1,3 - 2,5 × 1 - 1,8 cm, cupuliforme a campanulado (ápice mais largo quando seco), truncado a 5 - apiculado, verde amarelado quando fresco, face externa com indumento lepidoto

composto por escamas peltadas circulares não adpressas de coloração castanha com contorno regular, predominantes na base e ápice, tomentoso internamente. **Pétalas** 10 - 12 × 1,5 cm, verde-claras externamente e alvas internamente, indumento tomentoso composto por tricomas estrelados. **Tubo estaminal** 1 - 1,5 - 2 × 0,4 cm, glabro da base a porção mediana, ápice glabrescente composto por tricomas estrelados amarelados, concentrados no ápice do tubo. **Estames** ca. 350, partes livres 4 - 6,5 cm compr., falanges 1 – 2 cm compr., glabras, anteras 2 × 1 cm. Ovário 0,7 × 0,3 cm, oblongo. **Botão floral** oblongo, ápice acuminado, verde escuro. **Cápsula** 8,5 - 13,5 × 5,5 cm (até 6 cm quando imaturo), obovoides, ápice arredondado a acuminado, face externa ferrugínea a castanha (verde quando imaturos), lisa e brilhante. **Valvas** 1,7 × 3,5 cm, fortemente revolutas e oblongas quando secas. **Paina** esbranquiçada, pouco abundante. **Sementes** 1 - 1,5 × 1 cm compr., piriformes a turbinadas, castanhas, lisas e brilhantes, pontuações castanhas pouco visíveis e escassas. **Estrias** 3 - 4, ca. 0,1 cm larg., pouco proeminentes, mais clara em relação a semente.

Comentários taxonômicos: *Pachira calophylla* é reconhecida por apresentar folíolos longo-peciolulados, ápice acuminado, margem repanda, indumento dos ramos, folíolos e cálice lepidoto composto unicamente por escamas peltadas não adpressas, castanhas de contorno regular, pedicelo longo (ca. 6 cm compr.), pétalas alvas internamente, tubo estaminal curto (até 2,5 cm compr.), cápsulas obovoides, brilhantes com paina alva e escassa, sementes piriformes a turbinadas, castanhas com estiras e pontuações pouco visíveis.

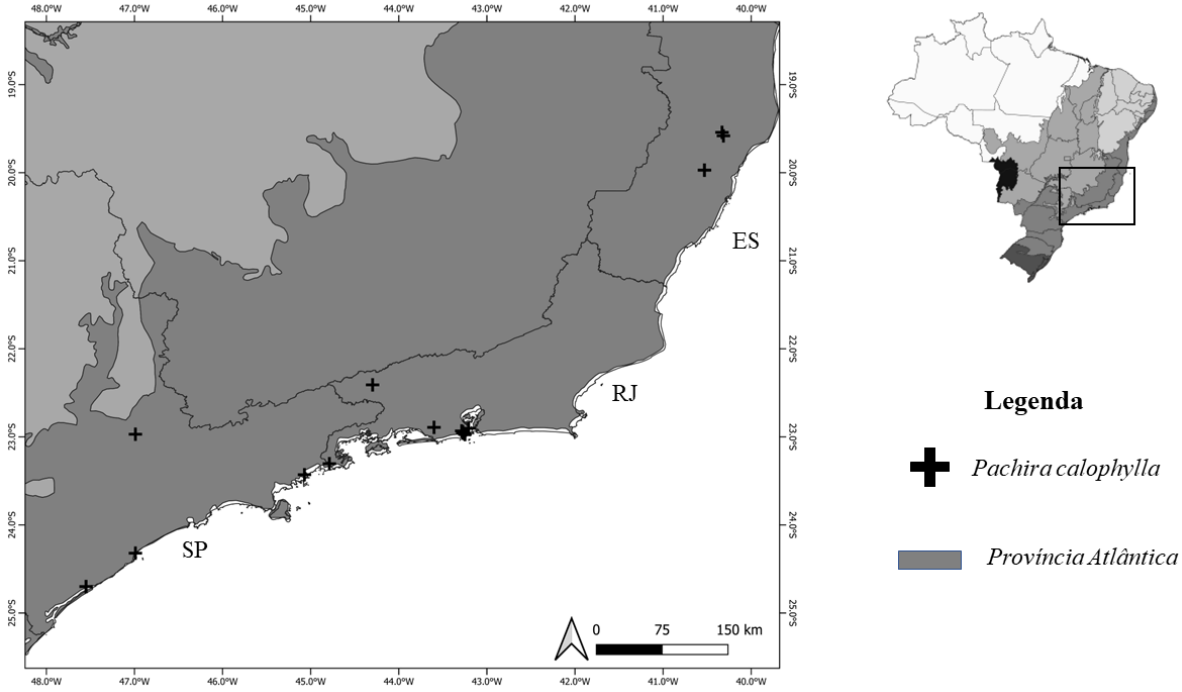
Figura 35 – Morfologia de *P. calophylla* representada por materiais frescos e herborizados.



Legenda – Morfologia de *Pachira calophylla*. A – B: Indivíduo jovem coletado no estado do Espírito Santo, Brasil. C – D: Indumento lepidoto composto por escamas peltadas não adpressas de contorno regular na face abaxial (C) e adaxial (D) dos folíolos. E: Indumento do pecíolo composto por escamas peltadas não adpressas de contorno regular. F: Flores passadas. G: Cálice evidenciando nectários circulares do receptáculo e parte interna e externa das pétalas. H: Face externa do cálice (material herborizado). I: Tubo estaminal, falanges, parte livre dos estames e pétalas (material herborizado). J: Tubo estaminal evidenciando ápice indumentado (material herborizado). K: Fruto aberto e cálice persistente (material herborizado). L: Ramo com folíolos e fruto. M: Fruto fresco aberto. N: Semente. Fonte - A, B, C, D, E, H, I, J, K, N: do autor. F, G, L, M: Ferreira, C.D.M.

Distribuição e habitat: *Pachira calophylla* ocorre na Mata Atlântica (florestas úmidas, ombrófila, pluvial) nos estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro e São Paulo. É comum em áreas de altitude, topos de morro em solos arenoargilosos e afloramentos rochosos. Coletada em mata de encosta na beira da cachoeira ao longo da trilha em direção ao túmulo de Augusto Ruschi (Estação Biológica Santa Lúcia, Espírito Santo, Brasil).

Figura 36 – Distribuição geográfica de *P. calophylla* no Brasil.



Fonte: do autor (2023).

Ecologia: Polinização por morcegos (quiropterofilia) predominantemente no início da noite (FISCHER *et al*., 1992).

Fenologia: Floração assíncrona (FISCHER *et al*., 1992), entre os meses de outubro e abril, antese noturna, frutos em fevereiro e abril, podendo ser encontrados no mês de setembro.

Avaliação preliminar do status de conservação: *Pachira calophylla* é endêmica da Mata Atlântica. As populações relativamente pequenas com base nos registros conhecidos, além de serem fragmentadas em três estados (ES, RJ e SP). Apesar de estarem localizadas em áreas protegidas, o tipo de habitat é muito específico (mata de encosta ao longo de corpos d'agua) e

sua dispersão parece abranger pequenas distâncias a partir de diásporos grandes, portanto, é estimado que as populações se mantenham fragmentadas e isoladas. Ao realizar a coleta em uma dessas reservas, não foram observados indivíduos maduros. Foi estimado que *Pachira calophylla* enquadra-se na categoria de ameaça "Em Perigo (EN)" de acordo com o critério B (AOO = 56 km2): B2a,b(ii, iii, v) (IUCN, 2022).

Materiais selecionados: ESPÍRITO SANTO, Santa Teresa, 09/III/1993, *L.D. Thomaz 761* (MBML, UEC); **Santa Teresa**, 05/V/1993, L.D. Thomaz 783 (MBML); Santa Teresa, Nova Lombardia, 29/IV/2003, *R.R. Vervolet et al. 2330* (MBML); **RIO DE JANEIRO**, 01/02/1898, *E.H.G. Ule 4631* (F); **Rio de Janeiro**, 1867, *A. Glaziou 2935* (BR, C); **Rio de Janeiro**, s.d., *L. Riedel s.n.* (LE); **Rio de Janeiro**, s.d., *L. Riedel s.n.* (LE); **Rio de Janeiro**, Tijuca, 02/II/2017, *Carlos D.M. Ferreira 413* (RB); **Rio de Janeiro**, Tijuca, 02/II/2017, *Carlos D.M. Ferreira 414* (RB); **Rio de Janeiro**, Morro Queimado, 12/VII/2016, *Carlos D.M. Ferreira* 289 (RB); **Rio de Janeiro**, Parque Nacional da Floresta da Tijuca, 25/III/2017, *Carlos D.M. Ferreira* 444 (RB); Rio de Janeiro, Horto Florestal, 29/VII/1930, *J.G. Kuhlmann s.n.* (RB); Rio de Janeiro, Morro do Excelsior, 10/II/1938, *J.G. Kuhlmann* 1370 (RB); **SÃO PAULO**, Valinhos, 06/X/1983, *Gandolfi, S. 15640* (UEC); **Iguape**, Estação Ecológica Estadual Jureia – Itatins, 17/III/1988, *Jimenez, F.A. & Fischer, E.A.* 20077 (UEC); **Iguape**, Estação Ecológica Estadual Jureia – Itatins, 12/I/1995, *Godoy, J. et al. 8* (SP); **Iguape**, Estação Ecológica Estadual Jureia – Itatins, 05/I/1989, *Fischer, E.A. & Jimenez, F.A. 21045* (UEC); **Iguape**, Estação Ecológica Estadual Jureia – Itatins, 08/XII/1992, *L.D. Thomaz 1315* (MBML).

II *Pachira subgênero Viridipetalae J.S. Siqueira & M.C. Duarte*

Tipo: *Pachira glabra* Pasq.

Pachira* subg. *Viridipetalae *é composto por sete espécies ocorrendo na Mata Atlântica em áreas de floresta, restinga e dunas arenosas abrangendo as regiões nordeste e sudeste do Brasil. Em áreas de clima árido, são restritas ao nordeste do país, onde estão associadas a dunas arenosas a ca. 600 m de altitude. Na caatinga podem habitar areas de até 600 m de altitude. Além disso, algumas espécies são frequentemente cultivadas em áreas urbanas. O nome do subgênero faz referência a coloração verde presente em ambas as faces das pétalas.*

Arvoretas a árvores 2 – 3 m alt., às vezes com sapopemas. **Ramos** com lenticelas castanhas, esbranquiçadas, alaranjadas ou pretas. Folhas 3 – 11 folioladas. Folíolos sésseis ou pecíolo com 0,8 cm compr., elípticos, obovados ou oblanceolados, membranáceos, cartáceos, papiráceos ou coriáceos, glabros, lepidotos (composto por escamas peltadas castanhas adpressas com contorno irregular), pubescente (composto por tricomas estrelados), ou ambos os tipos de indumentos presentes. Base pode ou não ser decorrente, margem inteira, ápice obtuso, arredondado, acuminado, mucronado e emarginado ou agudo, um nectário linear no terço superior da nervura central da face abaxial. Flores 12 – 25 cm compr.; pedicelo cilíndrico, pubescente, lepidoto ou glabro; botões florais lineares, fusiformes, ápice arredondado, acuminado ou apiculado; receptáculo com cinco nectários elípticos ou circulares amarelados a alaranjados; cálice campanulado ou subtubuliforme, ápice truncado a 5-apiculado ou 5-lobado, glabro, lepidoto, pubescente ou ambos os tipos de indumento; pétalas lineares, verdes ou esverdeadas em ambas as faces, pubescentes externamente e velutinas internamente; estames 115-250; tubo estaminal cilíndrico, às vezes compresso no ápice ou na base, pubescente ou glabro, divergindo em 15 falanges, às vezes glabrescentes; parte livre dos estames inteiramente alvas a cremes, geralmente glabras; estilete alvo, normalmente pubescente da base até a porção mediana. Frutos oblongos, globosos ou ovados, ápice emarginado, acuminado, apiculado, às vezes parte do estigma pode estar presente, **paina** escassa ou abundante, parda, dourada ou esbranquiçada. Sementes ovadas, subglobosas ou anguladas, acinzentadas ou castanho-pálidas, estrias 2-20, mais claras em relação as sementes, pontuações castanhas presentes, pouco ou muito abundantes.

II.I *Pachira cearensis* (Ducke) Carv.-Sobr. & Dorr**,** J. Bot. Res. Inst. Texas 14(2): 279 (2020).

Tipo: BRASIL. Ceará: Serra de Maranguape, 5/III/1955, *A. Ducke 2443*. RB 100376 (lectótipo designado por Carvalho-Sobrinho & Dorr, J.L., 2020: RB barcode 534487!; isolectótipo: MG barcode 24502 [imagem digital!], K, RB barcode 534498, US barcode 01226599 [imagem digital!], R!.

Bombax cearense Ducke, Anais Acad. Brasil. Ci. 31: 301 (1959).

Nome popular: Embiratanha.
Mapa de distribuição: Fig. 38.

Árvores 4 – 10m alt. **Caule** retilíneo com estrias longitudinais. **Ramos** delgados, esverdeados a acinzentados, pode estar descascado com camada inferior mais clara com escamas peltadas adpressas castanhas na parte sem casca. **Estípulas** cimbiformes, castanhas, glabrescentes composto por indumento escamoso esbranquiçado. **Folhas** digitadas, 5 - 7 folioladas. **Pecíolo** 5 - 13 × 2,5 - 3,8 cm compr., delgado, castanho claro, pouco nigrescente e pulvinado na base e ápice, parte inferior com 2 nectários lineares partindo da base a metade do terço superior do pecíolo, glabro. **Peciólulo** séssil. **Folíolos** 9,5-10,2 × 3,5 cm, obovados, ápice obtuso mucronado (mucron ca. 0,1 cm) a arredondado, base atenuada, margem inteira pouco revoluta e às vezes repanda, discolores, cartáceos a coriáceos, nervura central proeminente em ambas as faces (ferrugínea quando seca), nervuras secundárias ca. 10 - 14 de cada lado. **Indumento** glabro. **Face adaxial** verde prateada e brilhante quando seca, glabra. **Face abaxial** verde prateada opaca, nervuras ferrugíneas proeminentes, nervuras proeminentes da mesma cor que a face, glabra. **Flores** 16 – 20 cm compr., 2 - flores. **Pedicelo** 0,9 - 1,2 × 0,5 cm, rugoso, ferrugíneo, glabro. **Receptáculo** 0,4 cm compr., com 5 nectários ovados quando maduro (circular e diminuto quando na pré-antese), castanhos quando secos. **Cálice** 1,1 - 1,5 × 1,2 - 1,5 cm, campanulado, ápice 5 - apiculado, face externa ferrugínea, indumento composto por tricomas estrelados 3 - 4 radiados, alvos a hialinos, tricomas glandulares predominantes por toda a face externa. **Pétalas** 17 - 20 × 1 cm, lineares, indumento velutino composto por tricomas estrelados, ambas as faces verdes. **Tubo estaminal** 5,6 - 9 × 0,6 cm, tomentoso na porção mediana, sendo 0,5 cm compr., da porção basal glabra e porção apical com tricomas estrelados organizados em linhas longitudinais. **Estames** ca. 150, falanges 2 cm compr., partes livres dos estames 8 cm compr., esbranquiçados (alaranjados quando seco), anteras oblongas. **Estilete** pubescente na base composto por tricomas estrelados alvos. **Botão floral** 8,5 - 10,5 cm compr., fusiforme, ápice agudo. **Cápsula** 9 × 3,8 cm, longo obovoides, ápice apiculado, face externa lisa e brilhante, castanha (verde quando jovem e fresco), lisa. **Paina** dourada abundante. **Sementes** 1,3 × 1,5 cm, ovadas a subglobosas, acinzentadas, com pontuações castanhas concentradas na lateral próxima ao hilo (testa). **Estrias** 5 - 8 (- 3 visíveis por toda a extensão da semente), estendendo-se da testa onde são acastanhadas até próximo ao hilo com coloração esbranquiçada, finas e pouco proeminentes.

Comentários taxonômicos: *Pachira cearensis* assemelha-se a *Pachira endecaphylla* devido ao indumento pubescente do cálice composto por tricomas glandulares e estrelados, tubo estaminal grande (aproximadamente de 6 – 9 cm compr.) e indumentado na porção mediana,

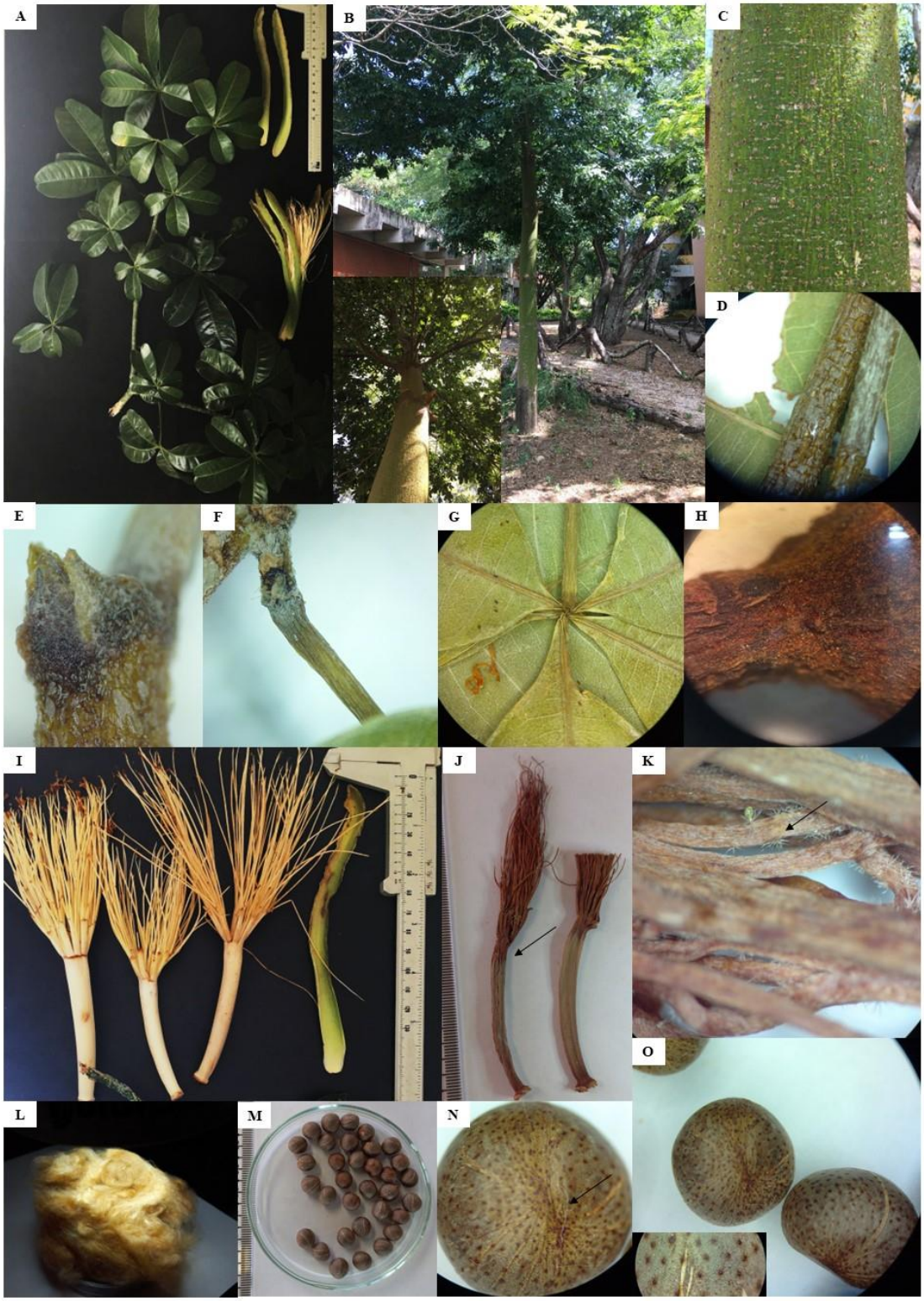
número de estames (ca. 150), paina abundante de cor parda a dourada, sementes acinzentadas com escamas finas e esbranquiçadas. Ambas ocorrem em áreas de Mata Atlântica.

No entanto, diferenciam-se pelo formato dos folíolos (obovados com ápice obtuso *vs.* oblanceolados com ápice acuminado), número de folíolos (5 – 7 *vs.* 7 – 11), indumento dos ramos e folíolos (glabros *vs.* raras escamas peltadas adpressas castanhas de contorno irregular), formato e tamanho do cálice (campanulado *vs.* longo campanulado a subtubuliforme), cápsulas longo-obovoides (*vs.* cápsulas elipsoides), quantidade de estrias das sementes (5 – 8 *vs.* 2 – 3) e menores proporções de tamanho em relação aos folíolos, pecíolos, peciólulos, pedicelo e falanges em *P. cearensis*.

Além disso, *P. cearensis* têm distribuição restrita em matas úmidas do nordeste do Brasil, enquanto, *P. endecaphylla* abrange toda a costa atlântica do país.

Durante o estudo taxonômico, foram encontrados muitos materiais do estado do Ceará identificados como *P. endecaphylla* sendo compreensível devido as características semelhantes de ambas as espécies, porém, se adequam melhor na delimitação de *P. cearensis* adotada neste estudo e na descrição da espécie (Ducke, 1959). Em Robyns (1963), o autor considerou uma possível ocorrência de *P. endecaphylla* no estado do Ceará se referindo às descrições do holótipo de *Bombax cearense* anteriormente descrito e determinado por Ducke (1959), sendo este o motivo de Robyns (1963) ter sinonimizado *Bombax cearense* em *Bombacopsis stenopetala.* Durante a consulta aos herbários foram indicados pela autora dois isolectótipos anteriormente não adicionados as coleções dos herbários IAN e R.

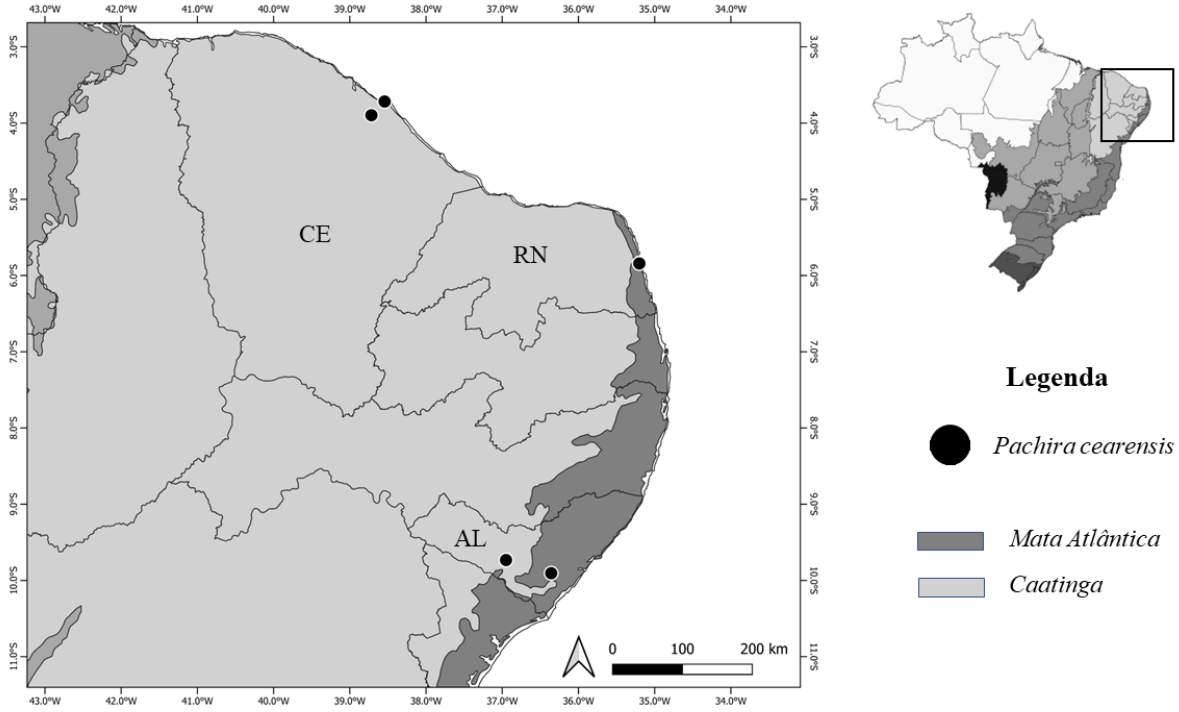
Figura 37 - Morfologia de *P. cearensis* representada por materiais frescos e herborizados.



Legenda: A-O: *Pachira cearensis.* A: Ramo, flor e pétalas. B: Hábito. C: Caule esverdeado com lenticelas. D: Ramo com cerosidade (material herborizado). E: Estípula deltoide composta por tricomas glandulares (material herborizado). F: Base do pecíolo não pulvinada (material herborizado). G: Inserção dos folíolos sésseis. H: Porção apical do pedicelo, receptáculo glanduloso e porção basal do cálice com tricomas glandulares (material herborizado). I: Tubo estaminal monocolor alvo a amarelado e face interna da pétala. J: Tubo estaminal herborizado (*Moura, E.O. 306*) evidenciando ápice do tubo pouco indumentado. K: Falanges e porção livre dos estames com tricomas estrelados. L: Paina parda. M: Sementes. N: Ponto de origem das estrias da semente. O: Sementes evidenciando estrias e pontoações castanhas. **Fonte –** A – C: **L. Versiaeux**. D – G: do autor.

Distribuição e habitat: Ocorre naturalmente na Mata Atlântica (floresta estacional semidecídua). Pode ser encontrada cultivada em áreas antropizadas nos estados da Bahia e Rio Grande do Norte.

Figura 38 – Distribuição geográfica de *P. cearensis* no Brasil.



Fonte: do autor (2023).

Fenologia: Frutos em dezembro.

Avaliação preliminar do status de conservação: *Pachira cearensis* é pouco amostrada e dentre os registros conhecidos, são identificadas três localidades extremamente fragmentadas fora de área de proteção, sendo que uma delas é composta por apenas um indivíduo adulto cultivado. Segundo uma avaliação preliminar, *Pachira cearensis* se enquadra na categoria "Em Perigo (EN)" de acordo com o critério B (AOO = 24 km2): B2a,b(ii, iii, iv, v).

Materiais selecionados: ALAGOAS, Traipu, Serra-da-Mão, 12.VIII.2010, *A. Costa 423* (MAC). **Teotônio Vilela**, 26.VII.2009, *R.P. Lyra-Lemos 12310* (MAC). **CEARÁ**, Fortaleza, Dunas da Praia do Futuro, 04/II/2006, *Castro, A.S.F. 1685* (EAC); **Maranguape**, 5/III/1955, *A. Ducke* 2443 (US). **RIO GRANDE DO NORTE**, Natal, 28/XII/2015, *A.A. Roque 1710* (RB);

Parque Estadual Dunas de Natal, 31/XII/2016, *A.A. Roque 1883* (RB); **Campus central da UFRN**, 31/III/2015, *E.O. Moura 306* (RB).

II.II Pachira endecaphylla (Vell.) Carv.-Sobr**.,** Taxon 62(4): 816 (2013).

Tipo: BRASIL. Espírito Santo: Santa Leopoldina, Morro Agudo, propr. Dona Maria, 20°05'51"S, 40°25'44"W, 28.I.2008 (f., fl.), *V. Demuner et al. 4907* (epítipo designado por Carvalho-Sobrinho; Yoshikawa; Dorr, 2021: HUEFS barcode 166715!, isoepítipo: MBML barcode 32889 [imagem digital!], HVASF n.v.).

Bombax endecaphyllum Vell., Fl. Flumin. 288 (1829).
Bombacopsis stenopetala (Casar.) A. Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 33: 221 (1963).
Bombax cearense Ducke, Anais Acad. Brasil. Ci. 31: 301 (1959).
Pachira elegans Hooibr. ex Planch., Hort. Donat. 23 (1858).
Pachira stenopetala Casar., Nov. Stirp. Bras. 21.
Pseudobombax endecaphyllum (Vell.) A. Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 33: 60 (1963).

Nome popular: Castanheira
Mapa de distribuição: Fig. 40.

Árvores 7 - 25m alt. Caule retilíneo com casca áspera e esverdeada, com estrias longitudinais, pode apresentar sapopemas, copa rala, ramos altos. **Ramos** castanho claro, pode ou não ser descascado, lenticelas esbranquiçadas ou alaranjadas elípticas ou circulares e cicatrizes de pecíolo agrupadas no ápice dos ramos, glabros ou glabrescentes composto por escamas peltadas adpressas castanhas elípticas. **Estípula** 0,5 - 1,3 × 0,4 cm, cimbiformes, ferrugíneas. **Folhas digitadas**, 7 - 11 folioladas. **Pecíolo** delgado e longo (6-) 8 - 20 × 0,1 - 0,2 cm, castanho claro, nigrescentes e pouco pulvinados na base e ápice, parte inferior com 2 nectários lineares partindo da base a metade do terço superior ou ápice do pecíolo, glabros a glabrescentes composto por escamas peltadas adpressas castanhas de contorno irregular. **Peciólulo** séssil ou subséssil. **Folíolos** (4-) 6 - 25 × 1,5 – 6 cm, oblanceolados, ápice acuminado mucronado (múcron ca. 1,2 cm compr.), base aguda a atenuada, decorrente, margem inteira, plana, discolores, cartáceas, nervuras secundárias 12 - 16 de cada lado. **Indumento** lepidoto composto por raras escamas peltadas adpressas castanhas de contorno irregular concentradas apenas na nervura central, face do folíolo pode apresentar o mesmo indumento ou glabra. **Face adaxial** verde escura (quando seca pode ficar verde prateada a castanha brilhante), nervura central proeminente (castanha quando seca) e secundárias impressas. **Face abaxial** verde claro, nervura central e secundárias

proeminentes (castanhas quando seca), escamas peltadas não adpressas castanhas de contorno irregular apenas na nervura central. **Flores** 17 – 25 cm compr. **Pedicelo** 1 - 3 × 0,4 – 1 cm, indumento pubescente composto por tricomas estrelados e tricomas glandulares. **Receptáculo** com nectários. **Cálice** 1,5 - 2,5 × 1 - 1,7 cm, subtubuliforme (quando seco o ápice pode ficar mais largo), truncado a 5 - apiculado, ápice mais claro em relação a base, indumento semelhante ao pedicelo. **Pétalas** 18 - 23 × 0,7 – 1 cm, verde claro em ambas as faces com estrias claras e escuras. **Tubo estaminal** 6 - 9 cm compr., pubescente composto por tricomas estrelados alvos apenas na porção mediana, parte distal com tricomas organizados em fileiras seguido pelo ápice do tubo (ca. 2 cm compr.) glabro. **Estames** ca. 150, 10 falanges com 15 unidades de estame, 1 - 2,8 cm compr., glabras, parte livre dos estames 6 – 10 cm compr., alvos e glabros. **Estilete** 12 – 15 cm compr., indumento pubescente composto por tricomas estrelados da porção basal até a mediana. **Botão floral** 18,5 cm compr., fusiforme. **Cápsula** 14 cm compr., elipsoide, ápice acuminado, verdes quando frescas (castanho claro quando seca), face externa lisa, indumento lepidoto composto por escamas peltadas castanhas e glabrescente composto por tricomas estrelados e glandulares predominantes quando imaturos. **Valvas** revolutas quando maduras e secas. **Paina** parda a dourada, abundante. **Sementes** ca. 17, 1 – 1,3 × 0,7 – 1 cm., piriformes, globosas ou subglobosas, acinzentadas, com pontuações castanhas. **Estrias** 2 - 3, finas e esbranquiçadas.

Figura 39 - Morfologia de *P. endecaphylla* representada por materiais frescos e herborizados.



Legenda – Morfologia de *Pachira endecaphylla*. A: Hábito. B: Casca do caule esverdeada. C: Sapopemas. D: Ramo estéril. E: Lenticelas dos ramos. F: Escamas peltadas na nervura central da face adaxial do folíolo (material herborizado). G: Indumento do cálice composto por tricomas glandulares e estrelados (material herborizado). H: Tubo estaminal indumentado, falanges e parte livre dos estames (material herborizado). I: Ramo com frutos. J: Paina. K: Pontuações e estrias presentes nas sementes. L – N: Variação no formato e tamanho das sementes de um único fruto (M: elipsoide. N: piriforme. O: globoso a subgloboso). **Fonte –** do autor.

Comentários taxonômicos: *Pachira endecaphylla* pode ser distinguida das demais espécies por apresentar folhas 7 – 11 folioladas, folíolos oblanceolados com ápice acuminado, escamas peltadas de contorno irregular, quando presentes apenas na nervura central dos folíolos e pecíolos, flores grandes (até 25 cm compr.), frutos elipsoides com paina abundante e sementes

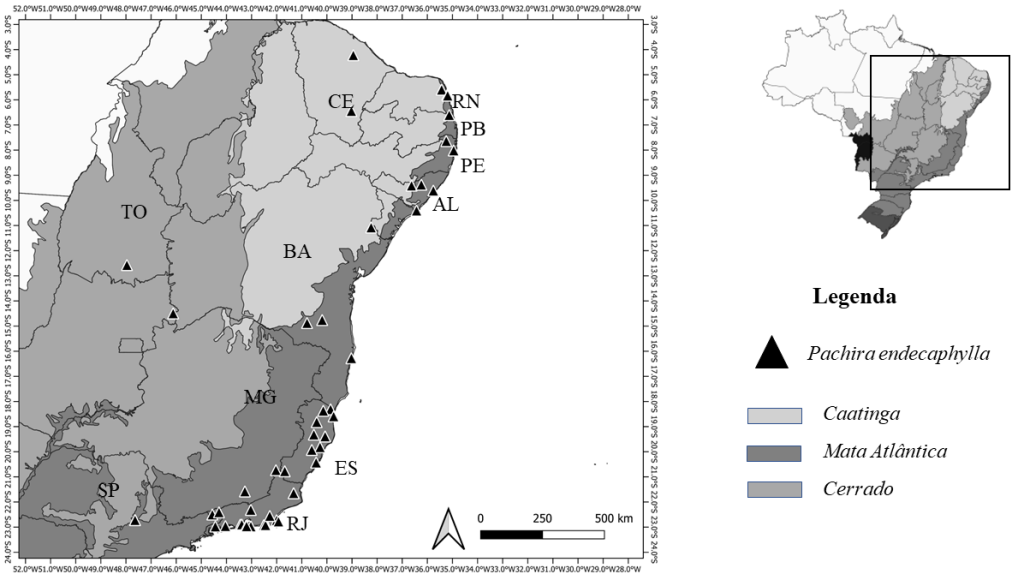
com poucas estrias (até 3 estrias). Demais comentários comparando-a com sua semelhante são descritos em *P. cearensis*.

Após Robyns (1963) sinonimizar *Bombax endecaphyllum* Vell. em *Pseudobombax endecaphyllum* (Vell.) A. Robyns, Carvalho-Sobrinho *et al*. (2013) verificaram que os folíolos eram articulados, e presença de acúleos nos ramos (não havia exemplares *in situ* para confirmação, apenas a ilustração) na descrição de *Pseudobombax endecaphyllum* não correspondem à descrição de *Pseudobombax*, confirmando a ausência de acúleos no gênero, fato que colaborou para a separação de *Bombax endecaphyllum* de *Pseudobombax* (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2013; CARVALHO-SOBRINHO; YOSHIKAWA; DORR, 2021).

No mesmo estudo, ao analisar espécimes tipo de *Bombax endecaphyllum* e *Pachira stenopetala* Casar., Carvalho-Sobrinho *et al*., (2013) chegaram à conclusão de que ambos são a mesma espécie devido aos ramos inermes (que foi posteriormente confirmado), folhas compostas palmadas com até 11 folíolos articulados, frutos deiscentes e sementes estriadas, sendo características comuns no clado Kapok e *Pachira* s.l respectivamente, sendo efetuada a combinação para *Pachira endecaphylla* (Vell.) Carv.-Sobr. (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2013; CARVALHO-SOBRINHO; YOSHIKAWA; DORR, 2021).

Distribuição e habitat: Endêmica do Brasil, ocorre na Mata Atlântica, frequentemente em interior de floresta estacional e restingas litorâneas.

Figura 40 – Distribuição geográfica de *P. endecaphylla* no Brasil.



Fonte: do autor (2023).

Fenologia: Apresenta folhas durante todo o ano (perenifólia). Botões florais em janeiro. Flores de agosto a junho. Coletada com frutos em setembro. Estéril em julho.

Avaliação preliminar do status de conservação: *Pachira endecaphylla* se enquadra na categoria "Quase Ameaçada (NT)" de acordo com o critério: B2b(iii, v). A área de ocupação se aplica a categoria "EN", porém atende apenas a uma condição apresentando populações fragmentadas em mais de dez localidades, contudo, muitas não são encontradas em áreas protegidas com isso, é estimado um futuro declínio das populações.

Materiais selecionados: ESPÍRITO SANTO, Marilândia, 27/IX/2006, *Magnago, L.F.S. 1413* (HUEFS); Santa Leopoldina, 28/I/2008, *Demuner, V. 4907* (HUEFS); **Linhares**, Reserva da Vale, 11/VII/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3130* (HUEFS); Marilândia, 14/VII/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3145* (HUEFS); Água Branca, 15/VII/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3170* (HUEFS). **RIO DE JANEIRO**, Itatiaia, 17/XII/1966, *Andrade, S. 926* (HUEFS); Rio das Ostras, estrada para Búzios, 04/VIII/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3196* (HUEFS); Saquarema, 08/VI/1978, *G. Martinelli 4506* (SP). **BAHIA**, Boa Nova, 15/II/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 2918* (HUEFS); Vitória da Conquista, Campus da UESB, 19/III/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3006* (HUEFS); **Povoado do Carrapato**, Coração de Maria, 23/XI/2019, *Anunciação, E.S. 120* (HUEFS); **Povoado do Carrapato**, Coração de Maria, 21/VII/2021, *Anunciação, E.S. 355* (HUEFS); **SÃO PAULO**, Piracicaba, 16/I/1984, *Zandoval, José Anibal 50* (ESA); Parque ESALQ/USP, 07/I/1993, Ettori, Jr. Odarcy 1403 (ESA).

II.III *Pachira glabra* Pasq**.** in Rendic. Acc. Nap. vii. (1868) 18.

Tipo: ALGERIA. Jardin du Hammma, près d'Algers, 1879 (f., fl.), *Ch Rivière s.n.* (neótipo designado por Carvalho-Sobrinho; Yoshikawa; Dorr, 2021: P barcode 0228630 n.v; isoneótipos: P barcode 02286301 [imagem digital!]; P barcode 02286302 [imagem digital!]).

Bombacopsis glabra (Pasq.) Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 33: 207 (1963).
Bombax glabrum (Pasq.) A Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 30: 474 (1960).
Pochota glabra (Pasq.) Bullock, Kew Bulletin 20(3): 528 (1966).
Bombax anisophyllum Buxb., Oesterr. Bot. Z. 73: 121 (1924).
Pachira oleagina Decne. Ann. Gén. Hort. 23: 49 (1880).
Bombax oleaginum (Decne.) A. Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 29: 26 (1959).

Nome popular: Castanheira
Mapa de distribuição: Fig. 42.

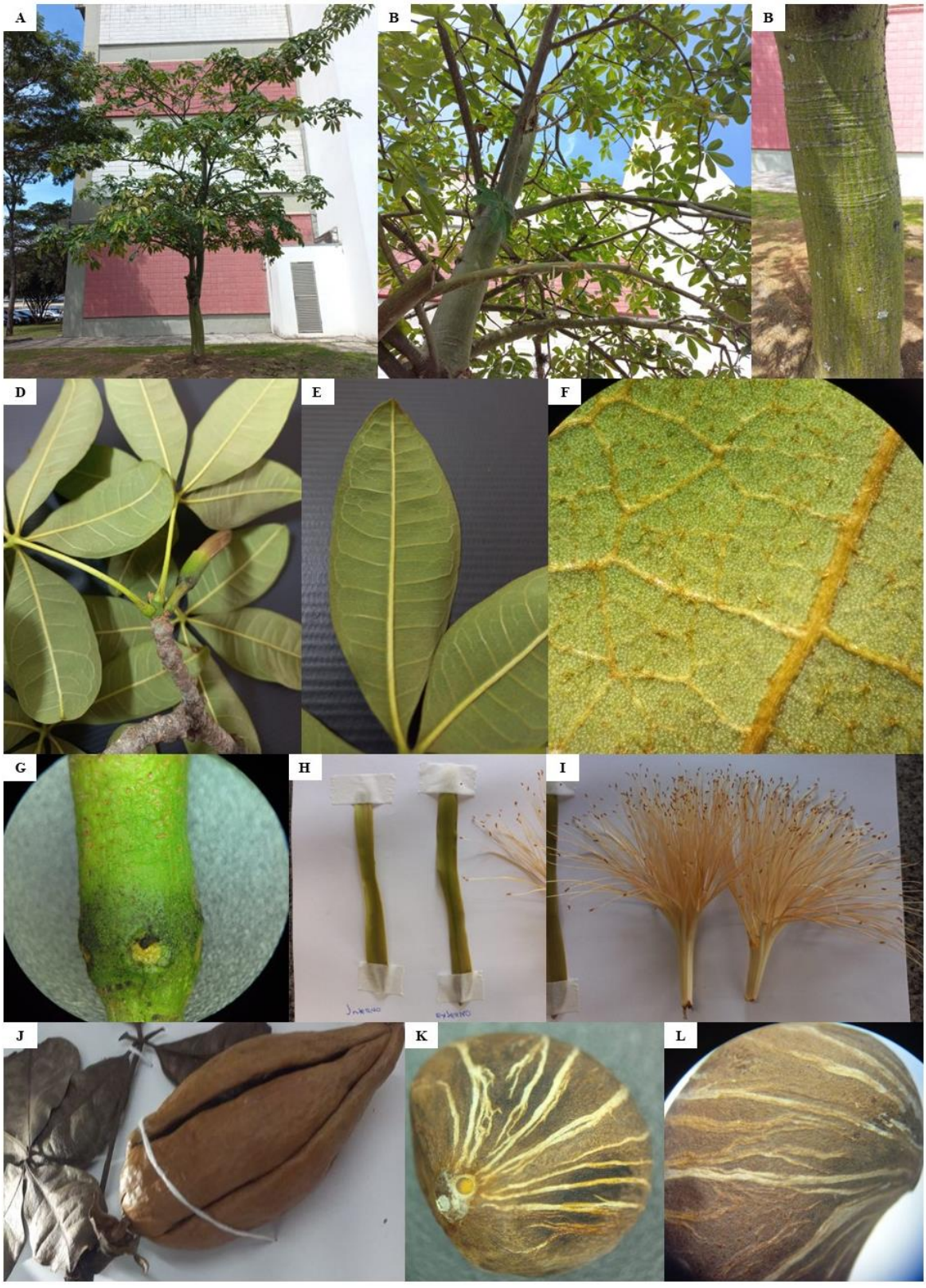
Árvores 2 – 15 m alt. **Caule** com casca verde e lisa, com lenticelas. **Ramos** castanhos, pode ou não apresentar cicatrizes de pecíolo verticiladas na porção proximal ao ápice, lisos ou enrugados com estrias castanho claro quando secos na porção distal (mais jovens), indumento pubescente composto por tricomas estrelados dourados. **Estípulas** 0,2 – 1 cm compr., cimbiformes, ápice agudo, indumento pubescente composto por tricomas simples e estrelados dourados a alvos. **Folhas** digitadas, 5 - 7 folioladas. **Pecíolo** (2 -) 4 - 22 × 0,2 - 0,5 cm, verde (castanho quando seco), nigrescentes e pulvinados na base e ápice, parte inferior com 2 nectários lineares no terço inferior, indumento pubescente composto por tricomas estrelados diminutos (castanho quando seco). **Peciólulo** 0,3 – 0,8 cm compr. **Folíolos** 4 - 26,5 (-27,5) × 3 – 11 cm, elípticos, ápice agudo a arredondado mucronado (mucron até 0,3 cm compr.), base atenuada a aguda decorrente, margem inteira, discolores, papiráceos, nervuras secundárias (7 -) - 10 - 14 de cada lado, retas. **Indumento** pubescente composto por tricomas estrelados dourados e diminutos predominante na nervura central e secundárias em ambas as faces (castanho a ferrugíneo quando seco), escamas peltadas adpressas douradas com contorno irregular. **Face adaxial** verde escura, brilhante, nervura central canaliculada, verde claro (castanha quando seco), glabrescente a pubescente composto por tricomas estrelados dourados a castanhos esparsos. **Face abaxial** verde clara, nervura central e secundárias proeminentes, indumento pubescente e lepidoto composto por tricomas estrelados dourados e escamas douradas. **Flores** solitárias ou cimas de até 7 flores, 11 – 21 cm compr. **Pedicelo** 1 - 4,5 × 0,2 - 0,6 cm, enrugado, indumento pubescente composto por tricomas estrelados dourados maiores em relação aos dos folíolos. **Receptáculo** com 5 nectários circulares a elípticos 0,3 - 0,5 cm compr., amarelados, castanho quando secos. **Cálice** 1 - 2,7 × 0,9 - 1,5 cm (0,9 - 1,1 × 0,5 - 1cm em botões jovens), subtubuliforme (ápice mais largo quando seco ca. 0,2 cm a mais), 5 - lobado apiculado a arredondado quando jovens, verde claro, indumento pubescente composto por tricomas estrelados dourados e diminutos (menores em relação ao que compõe os folíolos) predominante na base e ápice. **Pétalas** 13 - 21 × 0,6 – 1 cm, ambas as faces verde-claro. **Tubo estaminal** 3 - 7 × 0,3 - 0,5 cm, glabro. **Estames** ca. 250, parte livre 5,7 - 9,5 cm compr., 5 falanges mais externas e 10 internas, ca. 1,5 - 2,5 cm, alvos quando fresco e rubro quando seco. **Estilete** 13 – 15 cm compr., porção basal pubescente composta por tricomas estrelados alvos. **Botão floral** 6

- 17 × 1,5 cm, fusiforme, ápice agudo (apiculado quando jovem), verde claro. **Cápsulas** 7 - 11,5 × 4 – 6 cm, elipsoide, ápice obtuso a emarginado, pode apresentar parte do estigma, castanhas, (verde quando imaturas) face externa lisa, lepidota e pubescente composta por escamas peltadas adpressas e tricomas estrelados ferrugíneos (castanhos quando seco). Valvas 10 × 2,5 - 5,5 cm. **Paina** parda, escassa. **Sementes** 1,3 - 2 × 1 – 2 cm, anguladas, castanho claro. **Estrias** 8 - 20, proeminentes, ca. 0,1 cm larg., às vezes sulcada, esbranquiçadas, geralmente mais clara em relação a semente.

Comentários taxonômicos: *Pachira glabra* assemelha-se a *P. moreirae* por apresentar folhas com até 7 folíolos, presença de tricomas estrelados em ambas as faces dos folíolos e cálice, tubo estaminal glabro, 250 estames, cápsulas pequenas (até 12 com compr.), sementes grandes (até 2,5 cm compr.), anguladas, castanhas pálidas e estrias grossas.

No entanto, *Pachira glabra* pode ser diferenciada pelo caule com casca lisa e verde (*vs.* castanha, áspera e com estrias longitudinais), folíolos elípticos (*vs.* obovados) com ápice agudo e indumento composto por tricomas e escamas peltadas (*vs.* ápice truncado e indumento composto apenas por tricomas estrelados), flores maiores (até 21 cm compr. *vs.* até 12 cm compr.), cálice subtubuliforme (*vs.* campanulado), tubo estaminal maior (até 9 cm compr. *vs.* até 3,6 cm compr.), ápice do botão floral agudo (*vs.* arredondado) e cápsulas ovoides (*vs.* globosas).*Pachira glabra* é amplamente cultivada em praticamente todas as regiões do Brasil, no entanto, seu espécime tipo tem origem na África, além disso, Robyns (1963) cita que a distribuição natural da espécie é inconsistente uma vez que, é descrito nas etiquetas dos materiais consultados apenas “espécime cultivado”. Ainda, dentre as espécies de *Bombacopsis* tratadas em Robyns (1963), apenas *Bo. glabra* (*P. glabra*) possui registros na África.

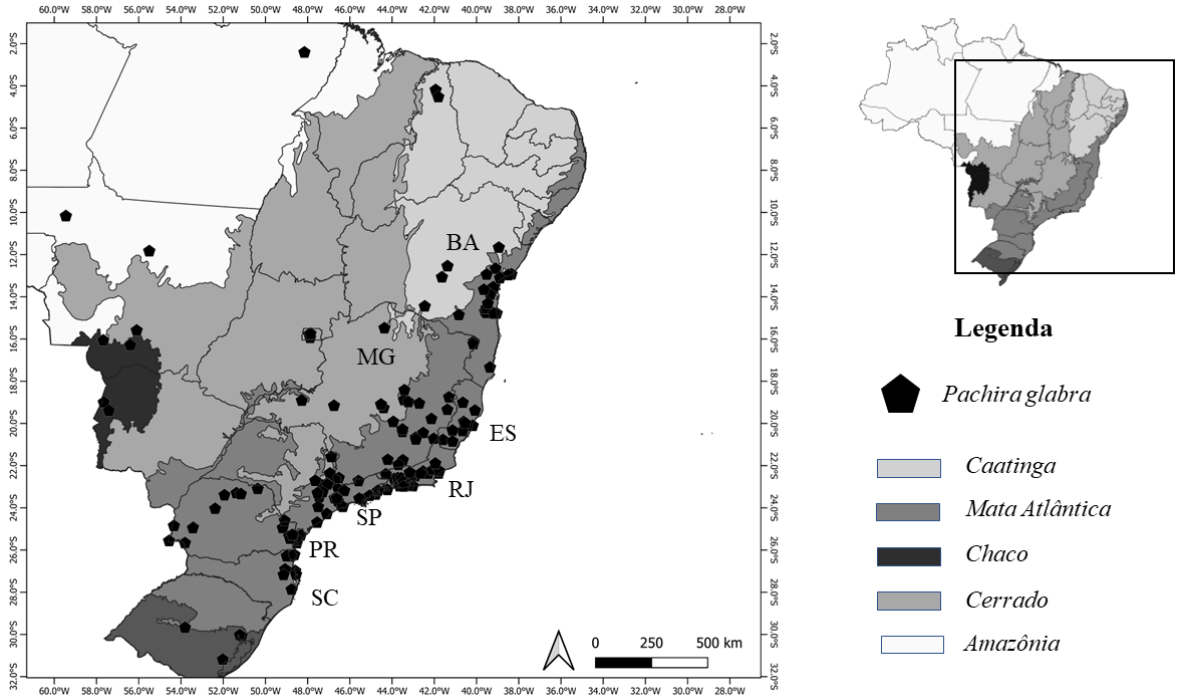
Figura 41 - Morfologia de *P. glabra* representada por materiais frescos e herborizados.



Legenda – Morfologia de *P. glabra*. A - B: Hábito. C: Caule com casca verde e lisa. D: Ramo com botão floral evidenciando dois nectários lineares nos pecíolos e um dos cinco nectários circulares presente no receptáculo. E: Face abaxial do folíolo. F: Indumento pubescente composto por tricomas estrelados dourados e escamas peltadas adpressas douradas de contorno irregular. G: Cálice com nectário circular amarelado. H: Face abaxial e adaxial das pétalas. I: Tubo estaminal monocolor alvo. J: Cápsula loculicida (material herborizado). K – L: Semente evidenciando estrias proeminentes mais claras em relação a semente (material herborizado). **Fonte –** do autor.

Distribuição e habitat: A espécie é comumente cultivada em áreas antropizadas sendo muito utilizada como ornamental o que a torna amplamente distribuída pelos países da América. Considerando a ampla distribuição de *P. glabra* e seu histórico em ornamentação em diversas partes entre as américas e a África (origem do espécime tipo), é esperado uma maior plasticidade e polimorfismo entre as populações, no entanto, é necessário reconhecer quando estes espécimes mais derivados em relação ao tipo inicialmente determinado por Robyns (1963) podem deixar de estar relacionados com o tipo nomenclatural.

Figura 42 – Distribuição geográfica de *P. glabra* no Brasil.



Fonte: do autor (2023).

Ecologia: Flores aromáticas. Frutos consumidos por pássaros.

Fenologia: Material coletado com flores em janeiro. Apresenta folhas durante todo o ano, flores e frutos frequentes entre os meses de setembro e maio. Pode ser estéril ou apenas com frutos de junho a julho.

Avaliação preliminar do status de conservação: *Pachira glabra* pode ser enquadrada na categoria "Não Aplicável (NA)" uma vez que não se sabe sua distribuição natural por ser

amplamente cultivada. A espécie não se aplica aos requisitos de avaliação de espécies introduzidas descrito pela IUCN (2022).

Materiais selecionados: SÃO PAULO, Tapiraí, 15/IV/2014, *Colleta, G.D. et al. 1416* (ESA); **Piracicaba**, 09/VIII/1991, *Ivanauskas, Natália M. 79* (ESA); **Parque da ESALQ/USP**, 13/X/1989, *Kampf, Eliana 137* (ESA); **Iguape**, 11/VII/1985, *Catharino, E.L.M. & Jaramillo, C.B.J. 572* (ESA); **Monte Mor**, 31/VIII/1998, J.P. Souza 2742 (ESA); **Ubatuba**, 01/XII/1993, *K.D. Barreto et al. 1680* (ESA). **PARANÁ**, Morretes, 09/III/2000, *A.A. Carpanezzi 212* (ESA); **São Paulo**, 12/III/2004, *M.C. Duarte 11 & G.L. Esteves* (SP); Jardim Botânico de São Paulo, 03/II/1966, *Jayr C. Camargo 9* (SP); **Ubatuba**, Núcleo Picinguaba, 06/XII/2004, *M.C. Duarte 70 et al.* (SP); **Núcleo Picinguaba**, 06/XII/2004, *M.C. Duarte 72 et al.* (SP); **Cubatão**, 11/XI/2000, *P. Fiaschi 475 et al.* (SP); **Butantan**, 28/XII/1917, *F.C. Hoehne s.n.* (SP); **São José do Rio Preto**, 12/I/2011, *V.M. Gonçalvez & A.V. Coaglio 109* (SP); **Jardim Botânico de São Paulo**, s.d., *F.C. Hoehne s.n.* (SP); **Ubatuba**, Núcleo Picinguaba, 06/XII/2004, *M.C. Duarte 71 et al.* (SP); **Instituo de Botânica**, 22/X/2004, *M.C. Duarte 61, et al.* (SP); **Ubatuba**, Núcleo Picinguaba, 06/XII/2004, *M.C. Duarte 69 et al.* (SP); **São Paulo**, 04/VII/1928, *J. Samapaio s.n.* (SP); **Ubatuba**, Trilha do Camburi, 14/IV/1994, *A. Furlan 1395 et al.* (SP).

II.IV *Pachira inaequalivalvis* V.N.Yoshik. & M.C. Duarte, Rodriguésia 74 (e00952022): 3 (2023).

Tipo: BRASIL. Rio Grande do Norte: Natal, Parque da Cidade Dom Nivaldo Monte, Restinga. 05º50’57’’S, 35º13’46’’W, alt. 68 m, 30.IV.2016, A.A. Roque 1791. Holótipo: UFRN021000!.

Mapa de distribuição: Fig. 44.

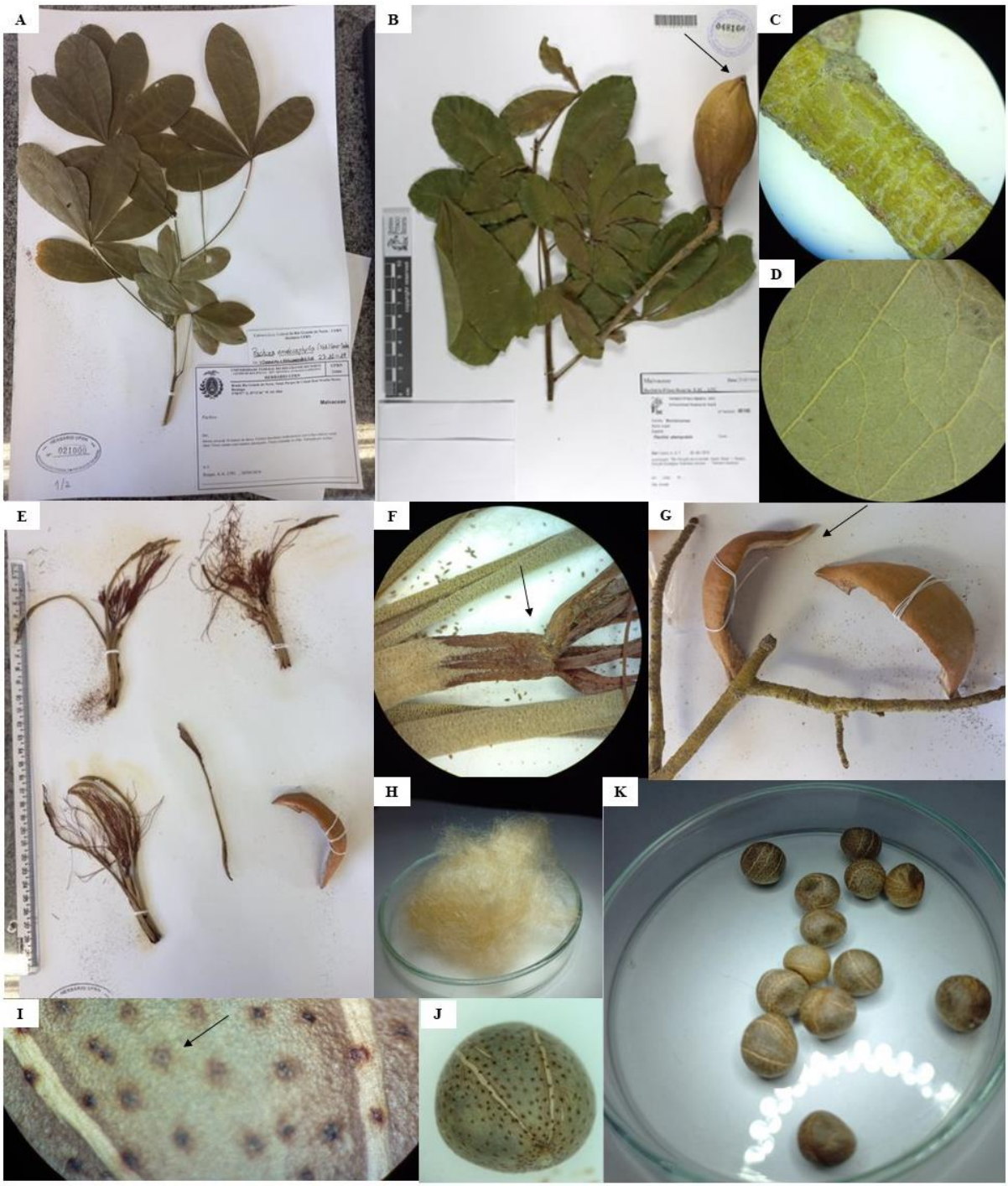
Árvores 7 – 10 m alt. **Caule** esverdeado, estrias ausentes. **Ramos** 0,3 - 0,8 cm diam., lisos e glabros, com cerosidadade, esverdeado a acinzentado, pode apresentar lenticelas elípticas alaranjadas ou esbranquiçadas, quando jovens podem ser mais delgados, castanho claro e enrugado. **Estípulas** 0,1 - 0,2 cm compr., deltoide, decíduas. Folhas compostas, digitadas 7 - 9 folioladas. **Pecíolo** 9 – 14 cm compr., verde (castanho claro quando seco), nigrescentes e na base e ápice, não pulvinado, parte inferior com 2 nectários lineares, glabros. **Peciólulo** séssil. **Folíolos** 6 - 17,5 × 2,5 – 5 cm, oblanceolados a estreito-obovados, ápice arredondado a obtuso, mucronado, base aguda, não decorrente e não canaliculada, margem inteira levemente sinuada,

discolores, membranáceos, nervuras secundárias 9 - 13 de cada lado. **Indumento** em geral glabro. **Face adaxial** verde escuro, opaca, nervura central proeminente, castanha ou verde claro quando seco, nervuras secundárias impressas, pouco visíveis. **Face abaxial** verde claro, opaca, nervura central e secundárias proeminentes, verde claro. **Flores** solitárias 12 – 15 cm compr. **Pedicelo** não visto. **Receptáculo** com 5 nectários. **Cálice** não visto. **Pétalas** 14 × 0,5 cm compr., discolores, ambas as faces pubescentes, externamente verde claro composto por tricomas estrelados e internamente verde escuro, quando seco de verde a castanho. **Tubo estaminal** 5,7 - 6 × 0,4 cm, constrito no ápice, alaranjado, indumento pubescente composto por tricomas estrelados, porção basal e apical ca. 0,5 – 1 cm compr., glabro ou com poucos tricomas estrelados. **Estames** ca. 115, falanges 1 - 1,2 cm compr., glabrescentes compostas por tricomas estrelados (tricomas organizados em linhas longitudinais), parte livre dos estames 5,5 cm compr., glabra, anteras 0,2 - 0,3 cm compr., lineares a oblongas. **Estilete** 14 – 16 cm compr. **Botões florais** não vistos. **Cápsula** fusiforme, 9 × 4,5 cm, castanha clara quando seca, ápice das valvas da cápsula desiguais, lisa, opaca. **Paina** abundante, parda, brilhante. **Sementes** ca. 17 por fruto, 0,7 - 1 × 0,7 – 1 cm, globosas a subglobosas, acinzentadas com pontuações castanhas a nigrescentes de contorno regular ou irregular por toda a semente concentradas no ápice e base. **Estrias** 1 - 4 partindo do hilo e 5 - 10 na base onde se concentram, finas (< 0,1 cm larg.), esbranquiçadas, as vezes sulcadas.

Comentários taxonômicos: Até a descrição e validação de *Pachira inaequalivalvis* feita por Yoshikawa e Duarte (2023), a espécie era tratada como *P. endecaphylla* por serem semelhantes em relação ao aspecto das folhas com muitos folíolos (em média 9 folíolos), cápsulas elipsoides, castanho claras e face externa lisa, paina abundante e dourada e sementes pequenas, acinzentadas com poucas estrias e muitas pontuações castanhas.

No entanto, foram observadas algumas características que podem ajudar a diferenciar *P. inaequalivalvis* de *P. endecaphylla* e portanto, permitindo a descrição dessa espécie pelas autoras supracitadas sendo: folhas com 7 – 9 folíolos (vs. 7 – 11), folíolos obovados com ápice cuneado e textura membranácea (vs. folíolos oblanceolados, ápice acuminado de textura cartácea), face adaxial brilhante com nervuras secundárias impressas (vs. opaca e nervuras proeminentes), tamanhos das flores (até 15 cm compr. vs. até 25 cm compr.), tamanho do tubo estaminal (6 cm compr. vs. até 9 cm compr.), 115 estames (vs. 150), cápsulas menores com valvas desiguais (9 cm compr. vs. até 14 cm compr.), sementes com muitas estrias concentradas próximo ao hilo (*vs.* poucas estrias).

Figura 43 - Morfologia de *P. inaequalivalvis* representada por materiais herborizados.

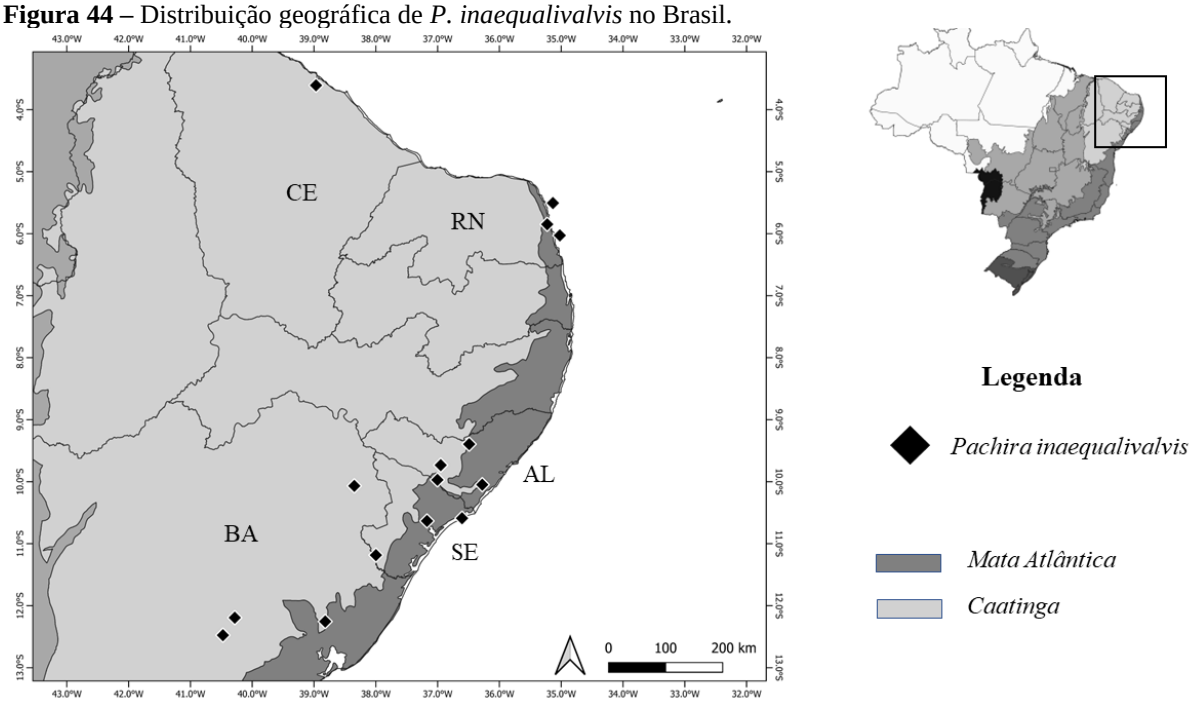


Legenda. A-K: *Pachira inaequalivalvis*. A: Ramo herborizado evidenciando folhas (Roque A. 1791). B: Ramo com folhas e fruto herborizado (Castro A.S.F. 1685). C: Cerosidade presente nos ramos. D: Face abaxial glabra. E: Material herborizado com tubo estaminal, pétalas e valva da cápsula (Roque A. 1970). F: Porção apical do tubo apresentando constrição e pouco indumento (Roque A. 1970). G: Valvas com ápice desigual. H: Paina dourada. I: Pontuações castanhas da semente. J: Semente apresentando pontuações e estrias (material herborizado). K: Sementes de um único fruto de formatos variados. **Fonte –** do autor.

Distribuição e habitat: *Pachira inaequalivalvis* é endêmica do nordeste do Brasil, ocorre na Mata Atlântica principalmente em áreas de restinga e substrato arenoso. Atualmente são

conhecidas oito áreas com registros levantados a partir dos materiais herborizados abrangendo os estados do Alagoas, Bahia, Ceará e Rio Grande do Norte.

Figura 44 – Distribuição geográfica de *P. inaequalivalvis* no Brasil.



Fonte: do autor (2023).

Fenologia: Flores nos meses de março e abril, frutos entre os meses de março, agosto e dezembro.

Avaliação preliminar do status de conservação: *Pachira inaequalivalvis* é endêmica do nordeste do Brasil. A espécie foi recentemente descrita e poucos dos registros conhecidos foram atualizados devido a disponibilidade apenas por acervo virtual. As subpopulações são fragmentadas tendo poucos representantes, apesar disso, a maioria dos espécimes estão localizados em reservas, estações ecológicas ou serras. O habitat é característico de áreas com dunas arenosas restringindo mais ainda sua dispersão. *Pachira inaequalivalvis* se enquadrada na categoria “Vulnerável (VU)” de acordo com o critério B (AOO = 60 km2): B2a,b(iii, iv).

Materiais selecionados: ALAGOAS, Traipu, 22/II//2009, R.P. *Lyra-Lemos et al. 11914* (MAC); **Teotônio Vilela**, 25/V/2009, *R.P. Lyra-Lemos et al. 12239* (MAC); **Murici**, 14/XI/2010, *Chagas-Mota 9456* (MAC); **Coruripe**, 21/X/2004, M.A.B.L. *Machado 499* (MAC); **Fazenda Capiatã**, 20/I/2011, *Chagas-Mota 10019* (MAC). **BAHIA**, **Jeremoabo**,

27/VI/2004, Carvalho-Sobrinho, J.G. 255 (HUEFS); **Bom Jardim**, Rui Barbosa, 27/VII/2004, Queiroz, L.P. 9291 (HUEFS). **CEARÁ**, **Pecém**, 29/VIII/2010, Castro, A.S.F. 2393 (EAC). **RIO GRANDE DO NORTE**, **Natal**, Parque da Cidade Dom Nivaldo Monte, 28/XII/2015, A. A. Roque 1710 (UFRN); **Natal**, Parque da Cidade Dom Nivaldo Monte, 30/IV/2016, A. A. Roque 1791 (UFRN); **Mata Estrela**, Baía Formosa, 09/III/2012, São-Mateus, W.M.B. 95 (UFRN).

II.V Pachira moreirae Carv.-Sobr. & W.S. Alverson, Syst. Bot. 39(1): 261 (2014).

Tipo: BRASIL. Bahia: Anagé, ca. 5km na estrada para barragem, 14º38'15.1"S, 41º10`16.5"W, 402 m, 12/III/2011. *J.G. de Carvalho-Sobrinho & M. Machado 2963* (holótipo designado por Carvalho-Sobrinho *et al.*, 2014: HUEFS barcode HUEFS000241694!.

Nome popular: Castanheira
Mapa de distribuição: Figura 47.

Árvore 4 - 10m alt., decíduas durante a floração. **Caule** com estrias esverdeadas. **Ramos** glabros, porção distal com algumas lenticelas circulares esbranquiçadas. **Folhas** digitadas (5-) 6 - 7 folíoladas. **Pecíolo** 3,5 - 12,5 × 0,3 cm, verde (castanho quando seco), nigrescentes e pulvinados na base e ápice, parte inferior com 2 nectários lineares partindo da base a metade do terço superior do pecíolo, glabros. **Peciólulo** séssil a 0,3 cm compr., pulvinado e castanho. **Folíolos** 5 - 12,5 × 3,5 – 8 cm, obovados a obcordados, ápice mucronado truncado a emarginado, base cuneada a atenuada, margem inteira, discolores, cartáceas ou papiráceas, nervuras secundárias 8 - 12 de cada lado. **Indumento** pubescente composto por tricomas estrelados alvos em ambas as faces, predominante na nervura central. **Face adaxial** verde escuro, brilhante (castanho claro ou verde escuro quando seco), nervura central pouco proeminente, canaliculada, da mesma cor que o folíolo, nervuras secundárias impressas pouco visíveis. **Face abaxial** verde claro, opaca (castanha clara a verde claro quando seco), nervura central e secundárias proeminentes e mais escuras em relação a face do folíolo. **Flores** ca. 12cm compr. Pedicelo 0,5 - 1 × 0,2 - 0,3 cm, cilíndrico, indumento pubescente composto por tricomas estrelados amarelados. **Receptáculo** com nectários amarelados a alaranjados. **Cálice** (1-) 1,2 × 1,9 cm, campanulado, 5 - lobado, ápice dos lobos agudo, amarelado na base e verde no ápice, indumento pubescente composto por tricomas estrelados amarelados predominantes na base do cálice. **Pétalas** ca. 12 cm compr. **Tubo estaminal** 2,5 - 3,6 × 0,3 cm, glabro. **Estames** ca. 250,

parte livre 4,5 - 5,5 cm compr., falanges 0,8 - 1,4cm compr., alvos a amarelados e castanho a rubro quando secos, anteras amareladas. **Estilete** ca. 9,8 cm compr., poção basal velutina composta por tricomas estrelados. **Botão floral** 4 - 6,5 × 1 cm, oblongo, ápice arredondado (mesmo quando jovem), verde. **Cápsula** 8 - 12 × 8 – 13 cm, globosa, apiculada, face externa glabra. **Paina** parda. **Sementes** 2 - 2,4 cm, anguladas. **Estrias** mais claras em relação a semente, pálidas.

Comentários taxonômicos: *Pachira moreirae* assemelha-se a *P. retusa* por apresentar folíolos obovados, peciólulo séssil, ramos, pecíolo e tubo estaminal glabro, cápsulas globosas e apiculadas, paina parda e escassa, além de sementes anguladas. No entanto, diferenciam-se por *P. moreirae* apresentar folíolos 5 – 7 folíolos (vs. 3 – 5 folíolos), cálice e ambas as faces dos folíolos pubescentes compostos por tricomas estrelados (vs. glabro), ápice truncado a emarginado (vs. retuso), flores e pétalas menores (12 cm compr. *vs.* 13 cm compr.), além de ser caducifólia (*vs.* perenifólia).

Dentre todos os materiais consultados virtualmente e presencialmente, foi encontrado e indicado o holótipo de *P. moreirae* em meio a coleção da HUEFS anteriormente determinado por Carvalho-Sobrinho *et al.* (2014). Recentemente, foi indicado um material (J.G. Kuhlmann, 6623, RB 62940) pelo mesmo autor que descreveu a espécie, contudo, a coleta é antiga (1943) e está localizada no estado de Minas Gerais.

Figura 45 - Morfologia de *P. moreirae* representada por materiais frescos e herborizados.



Legenda – Morfologia de *P. moreirae*. A – B: Hábito. C: Ramos. D: Indumento pubescente composto por tricomas estrelados na face abaxial (material herborizado). E: Indumento pubescente composto por tricomas estrelados na face adaxial (material herborizado). F: Flor aberta evidenciando cálice campanulado, pétalas verdes em ambas as faces e estames alvos monocolores. G: Botão floral oblongo com ápice arredondado (material herborizado). I: Indumento da face externa do cálice composto por tricomas estrelados (material herborizado). J: Tubo estaminal (material herborizado). K: Cápsula loculicida globoso. L: Semente e paina. **Fonte –** A, B, C, D, E, H, I, J: do autor. F, K, L: Marlon Macedo (extraído e adaptado de Carvalho-Sobrinho *et al.* 2014).

Distribuição e habitat: Endêmica do estado da Bahia, ocorre em áreas de caatinga arbustiva. Os registros para *P. moreirae* ainda são escassos, sendo conhecido apenas a localidade do espécime-tipo (Anagé - BA), além disso, outros espécimes se encontram cultivados no campus da UEFS em Feira de Santana – BA.

Ecologia: Presença de formigas nos ramos predominando na região dos nectários peciolares onde há secreção transparente.

Fenologia: Coletado material estéril entre os meses de maio e junho. Apresenta frutos entre maio e julho, botões florais e ausência de folhas em outubro e apenas folhas em março.

Avaliação preliminar do status de conservação: Desde a data de sua descrição, o único registro conhecido de *P. moreirae* corresponde a localidade tipo tendo apenas um espécime reconhecido. Recentemente, Carvalho-Sobrinho reconheceu uma outra coleta realizada no estado de Minas Gerais e esse dado foi incluso na análise do presente estudo. Contudo, o espécime tipo, com registro mais recente está localizado em beira de estrada no estado da Bahia, portanto, trata-se de uma área sujeita a ameaças comuns como supressão da vegetação local. Segundo a análise do status de conservação, *P. moreirae* é considerada "Criticamente Ameaçada (CR)" de acordo com o critério B (AOO = 220 km2): B1ab(i, iii, iv, v).

Materiais selecionados: BAHIA, Anagé, 13/III/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 2963* (HUEFS); **Anagé**, 20/V/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3091* (HUEFS); **Anagé**, 16/VII/2011, *Carvalho-Sobrinho, J.G.de 3180* (HUEFS); **Anagé**, III/2015, *Cardoso, D. 3256* (HUEFS).

II.*VI Pachira retusa* (Mart. & Zucc.) Fern.Alonso, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 27(102): 37 (2003).

Tipo: BRASIL. Minas Gerais, deserto Serro Frio: 1817-20 (fl.), *Martius s.n.* (lectótipo designado por Carvalho-Sobrinho; Yoshikawa; Dorr, 2021: M barcode 0211681 [imagem digital!]; isolectótipo: M barcode 0211682 [imagem digital!].

Bombax retusum Mart., Flora 8: 28. 1825.
Bombacopsis retusa (Mart.) A. Robyns, Bull. Jard. Bot. État Bruxelles 33: 205 (1963).

Nome popular: Castanheira
Mapa de distribuição: Fig. 47.

Arvoretas ou árvores 1,5 – 10 m alt., largo copada. Caule tortuoso, com casca áspera e estrias longitudinais, podem estar parcialmente cobertas por areia. **Lenticelas** ca. 0,1 cm circulares com contorno irregular, alaranjadas ou castanhas. **Ramos** ca. 1 cm larg., lisos e acinzentados, pode ou não apresentar cicatrizes de pecíolo verticiladas dispersas ao longo dos ramos proximais, glabros. **Estípula** 0,1 - 0,3 cm, estreito triangular a cimbiformes. **Folhas** digitadas, 3 – 4 (-5) folíoladas. **Pecíolos** 1 - 5,5 × 0,1 - 0,2 cm, curtos e delgados, castanho escuro, ápice e base nigrescentes e pulvinados, glabros. **Folíolos** sésseis, 3 - 10,5 × 2 - 5,5 cm, obovados, ápice retuso a emarginado, base cuneada, margem inteira revoluta, discolores, coriáceos, nervura central mais fina a partir da metade do folíolo, 5 - 10 nervuras secundárias de cada lado. **Indumento** lepidoto composto por raras escamas peltadas adpressas ferrugíneas com contorno irregular apenas na face abaxial, indumento escamoso ferrugíneo ou glabro. **Face adaxial** castanha brilhante (quando seco), nervura central canaliculada castanha, nervuras secundárias impressas da mesma cor que o folíolo. **Face abaxial** castanha ou verde claro opaca (quando seco), nervura central e secundárias proeminentes e castanhas mais visíveis em relação a adaxial, indumento lepidoto composto por escamas peltadas adpressas ferrugíneas com contorno irregular. **Flores** 10,5 – 13 cm compr. **Pedicelo** 0,5 - 2,1 × 0,1 - 0,5 cm (pode ser mais espesso durante a frutescência), esverdeado, glabro. **Receptáculo** com nectários 0,1 - 0,4 × 0,2 cm compr., elípticos a circulares, amarelados a alaranjados quando fresco, esverdeado. **Cálice** 1 - 2 × 0,7 - 1,3 cm, campanulado, 5 - lobado apiculado, ápice amarelado a verde claro, base verde escuro, glabro a glabrescente composto por escamas peltadas adpressas castanhas de contorno irregular. **Pétalas** 9 - 17,5 × 0,4 - 0,9 cm, verde claro externamente. **Tubo estaminal** 3,5 - 7 × 0,2 - 0,5 cm, glabro. **Estames** ca. 250, partes livres 4,5 – 7 cm compr., falanges 1 – 2 cm compr., alvos a amarelados quando fresco e quando seco, alaranjados, anteras oblongas amareladas a alaranjadas. **Estilete** 11 cm compr., porção basal pubescente composto com tricomas estrelados. **Botão floral** 5 - 6 × 1 cm compr., oblongo, ápice agudo, base esbranquiçada, inflado na parte superior quando jovem, ápice acuminado e castanho. **Cápsulas** 9 - 10 × 3,5 – 4 cm, castanho claro (ca. 4 - 4,5 × 4 cm e verde quando imaturo), elipsoide a turbinado, ápice agudo a acuminado, parte do estigma proeminente no ápice (0,8 cm), castanho claro, face externa lepidota composta por escamas castanhas não adpressas. **Paina** esbranquiçada, pouco abundante. **Sementes** 1,3 - 2 × 1,7 – 2 cm, anguladas, ferrugíneas a

castanhas, pontuações predominantes opostas ao hilo. **Estrias** da mesma cor ou mais claras em relação a semente.

Comentários taxonômicos: *Pachira retusa* assemelha-se a *P. moreirae* por apresentar folíolos obovados, tubo estaminal glabro, 250 estames, cápsulas globosas e sementes grandes e anguladas (também presente em *P. glabra*). No entanto, *Pachira retusa* é distinguida das demais espécies por ramos lisos e acinzentados, pecíolos delgados e curtos, folíolos menores (até 10,5 cm compr.), glabros ou com escamas ferrugíneas, às vezes também presente no cálice, em sua maioria, glabros, folíolos coriáceos e obovados, fortemente discolores e pétalas estreitas. Ainda, seu habitat é restrito a vegetação de caatinga em grandes altitudes ca. 600 m alt. em áreas de dunas arenosas.

Em alguns materiais consultados, foram observados tricomas ou escamas ferrugíneas e hialinas na face abaxial e no cálice. Esse caráter não é mutuamente presente em ambas as partes da planta em um único espécime, ou seja, um indivíduo pode apresentar folíolos indumentados e cálice glabro.

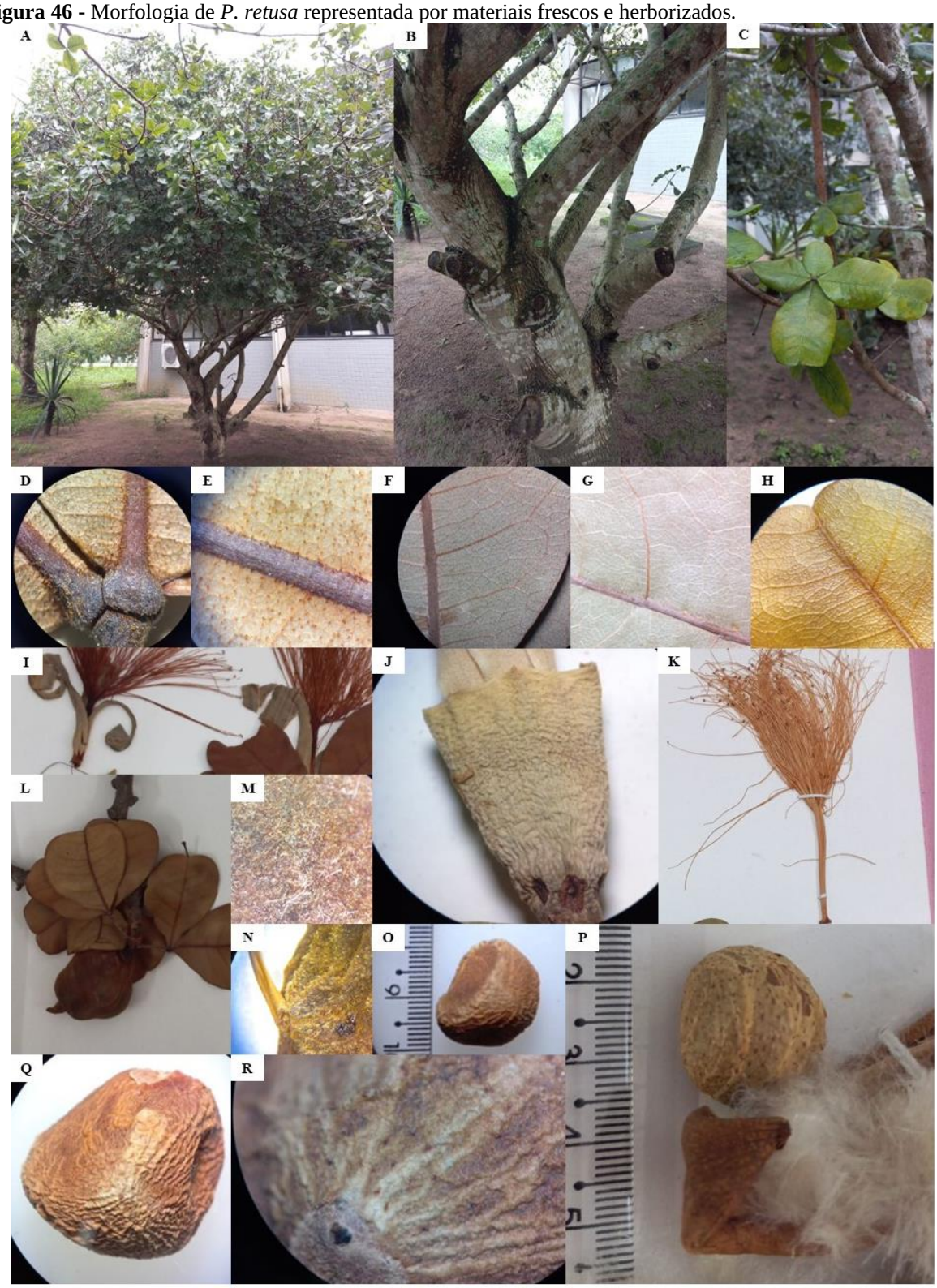
Distribuição e habitat: Ocorre em áreas de caatinga arbustiva - arbórea, pode ser encontrada próxima de afloramentos rochosos, campos rupestres, e principalmente em dunas arenosas com caule parcialmente coberto de areia. Em sua maioria, os registros são da Chapada Diamantina em área de dunas no município do Morro do Chapéu e beiras de estrada. Ocorre naturalmente apenas na Bahia de onde é endêmica.

Ecologia: Antese noturna e odorífera.

Fenologia: Coletada estéril entre os meses de maio e junho. Frutos em agosto, botões, flores e frutos entre os meses de setembro e abril. Frequentemente fértil.

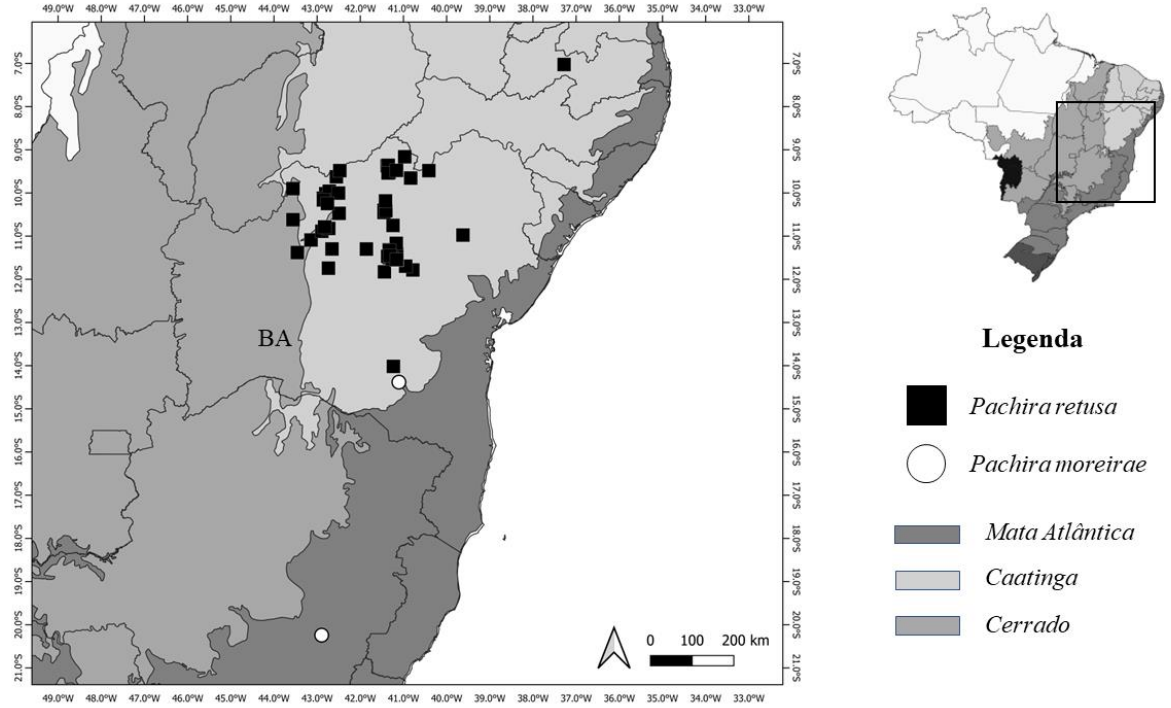
Avaliação preliminar do status de conservação: *Pachira retusa* se enquadra na categoria "Menos Preocupante (LC)" de acordo com os critérios: B2b(ii) por ser distribuída em área de Caatinga sobre substrato arenoso em diversos municípios da Bahia. Apesar de sua distribuição isolada, são reconhecidos muitos registros de indivíduos maduros com potencial de gerar descendentes viáveis. É possível que a população se mantenha isolada na área atual ou se estenda para habitats semelhantes.

Figura 46 - Morfologia de *P. retusa* representada por materiais frescos e herborizados.



Legenda – Morfologia de *P. retusa*. A: Hábito. B: Caule decumbente castanho com estrias longitudinais. C: Ramo estéril. D: Inserção dos folíolos (material herborizado). E – G: Variedade de indumento na face abaxial de diferentes materiais herborizados. H: Face adaxial do folíolo. I: Faces das pétalas. J: Cálice e nectários circulares do receptáculo. K: Tubo estaminal, falanges e parte livre dos estames. L: Ramo com fruto globoso (material herborizado). M: Indumento da face externa do fruto jovem. N: Parte do estilete presente no ápice do fruto. O: Semente. P: Semente evidenciando estrias proeminentes e pontuações castanhas e paina esbranquiçada. Q: Semente. R: Pontuações castanhas da semente. **Fonte –** do autor.

Figura 47 – Distribuição geográfica de *P. moreirae* e *P. retusa* no Brasil.



Fonte: do autor (2023).

Materiais selecionados: BAHIA, Morro do Chapéu, 21/IV/2001, *E. Melo et al. 3427* (SP); **Parque Estadual Morro do Chapéu**, 09/I/2013, *G.C.T. Ceccantini et al. 3886.* **Xique-Xique**, 14/VI/1994, *L.P. Queiroz & N.S. Nascimento 3896* (SP); s.m., Brejo do Zacarias, 9/XII/2005, *Conceição et al. 1520* (SP); Vale do Rio São Francisco, 14.IV.1994, *L.P. Queiroz & N.S. Nascimento 3896* (SP); Ibiraba, 15/X/2000, *L.P. Queiroz et al.* 6448 (SP). **Queimadas**, s.d., *Aline Freire-Fierro et al. 1881* (SPF); **Ibiraba**, 04/X/1987, *Miguel Trefaut U. Rodrigues s.n.* (SPF); **Dunas Arenosas à margem do Rio São Francisco**, IX/1988, *Pedro Rocha 15* (SPF).

4.2.2.1 Espécimes não-identificados

Durante as viagens a campo, foram coletados espécimes que ainda não foram identificados devido à falta de características reprodutivas. As coletas constam com ramos estéreis apresentando apenas folhas, além disso, uma das coletas possui fotografias do hábito e registro recente de ocorrência.

I. *Pachira* sp. 1

Os espécimes coletados são referentes a um material não identificado consultado anteriormente por V.N. Yoshikawa no herbário HUEFS. A exsicata não apresenta detalhes de

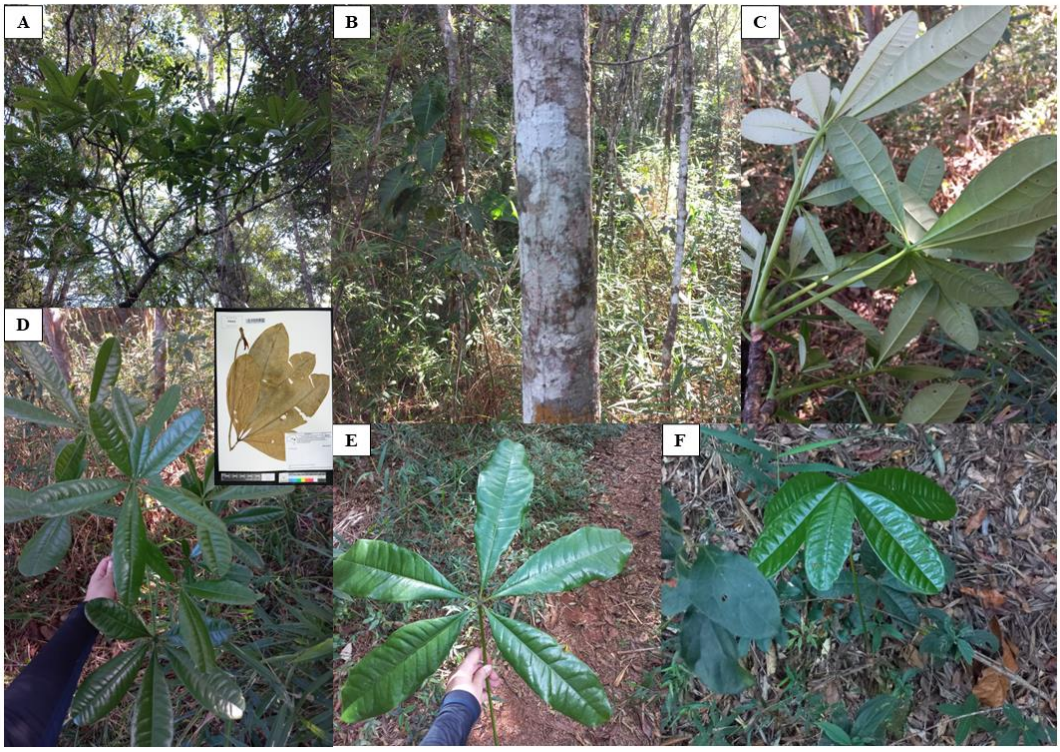
flores ou frutos, apenas a localidade. A coleta foi realizada a fim de obter amostra fresca para verificar seu posicionamento filogenético; e realizar o estudo morfológico, no entanto, no período de coleta o espécime se encontrou estéril.

Morfologia geral: Árvore com ca. 2,5 m alt., caule é retilíneo. Folhas compostas e digitadas com 5 a 6 folíolos cartáceos, obovados, ápice mucronado, base aguda, indumento lepidoto composto por escamas peltadas adpressas douradas de contorno regular em ambas as faces. Face adaxial brilhante e verde escura. Face abaxial opaca verde clara com nervuras proeminentes.

Habitat: Foi coletada em área de Floresta Estacional, solo rochoso.

Posicionamento filogenético: Na filogenia do presente estudo, foram sequenciados três espécimes que aparentemente são a mesma espécie. Os três táxons estão representados como Pachira_JS9, Pachira_JS10 e Pachira_JS11, sendo agrupados em um pequeno clado em *P.* subg. *Eriotheca.*

Figura 48 – Espécimes coletados na Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça no estado de Minas Gerais.



Legenda. A – D: *Pachira* sp. JS11. A – Hábito, B – Caule, C – Ramos e face abaxial das folhas, D – Ramos, e a figura menor no canto superior direito apresenta a exsicata do herbário HUEFS (*Cardoso 3464*). E – Folha de *Pachira* sp. JS9. F – Indivíduo jovem de *Pachira* sp. JS10.

Materiais examinados: MINAS GERAIS, Reserva Particular do Patrimônio Natural Santuário do Caraça, III.2023, *J.S. Siqueira 9, 10, 11* (HUMC).

II. *Pachira* sp. 2

Os espécimes são referentes a uma coleta realizada por V.N. Yoshikawa em 2018. Também não foram encontradas flores ou frutos em campo ou em materiais de herbários.

Morfologia geral: Árvore, caule retilíneo, casca lisa e castanha. Folhas compostas digitadas, 6 – 7 folíoladas, folíolos sésseis, obovados, ápice agudo, base cuneada, margem levemente repanda. Face adaxial brilhante verde escura. Face abaxial opaca, verde claro, nervuras proeminentes.

Habitat: Foi coletada em área de Floresta Semidecídua próxima a Gruta do Lago Azul, Bonito, no estado do Mato Grosso do Sul.

Posicionamento filogenético: Na filogenia, está identificada como Pachira_Y114, emergiu como uma linhagem próxima de *P.* subg. *Millea* sendo grupo-irmão de *P.* subg. *Macrosiphon.*

Figura 49 – Espécime não identificado coletado em Bonito, no estado do Mato Grosso do Sul.



Materiais examinados: MATO GROSSO DO SUL, Bonito, 2018, *Yoshikawa 114* (HUMC).

4.3 ESTUDO BIOGEOGRÁFICO

4.3.1 Áreas de endemismo e biorregiões

4.3.1.1 Análise de Endemismo – NDM

No total, foram feitas oito rodadas de análise de endemismo a partir do NDM utilizando diferentes tamanhos de grade e *score* ≥ 1 e ≥ 2 (sendo que 2 é a configuração padrão) para as áreas que poderiam ser identificadas.

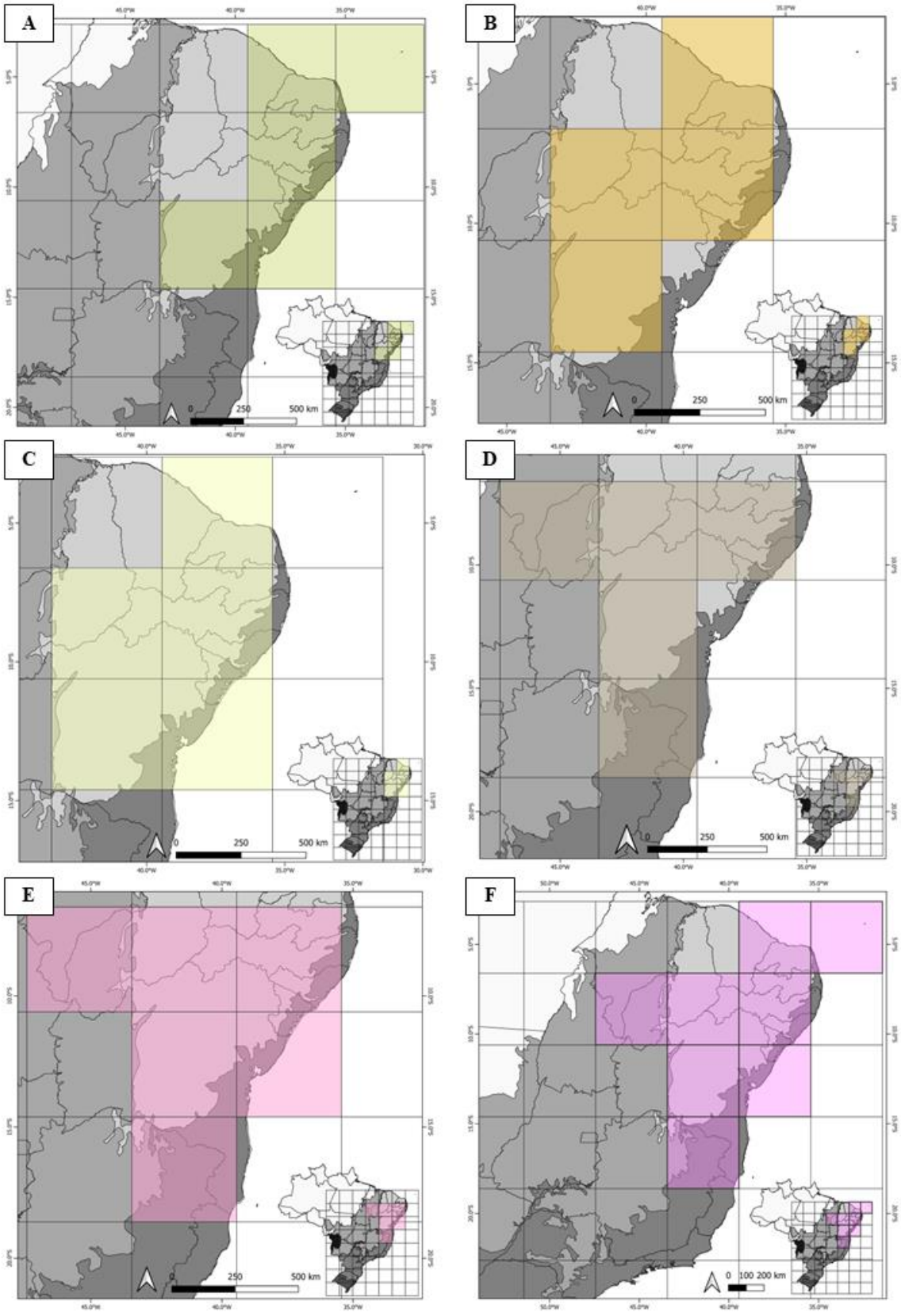
Dentre essas análises, foi identificada apenas uma área de endemismo a partir da grade com quadrículas de 3º e doze áreas para quadrículas de 4º, para ambas foi definindo o *score* mínimo ≥ 1. A análise de consenso foi feita apenas para as áreas geradas por quadrículas de 4º totalizando em uma área na qual o score máximo chegou ao valor de 2. Em contrapartida, a partir das grades compostas por quadrículas de 1º e 2º não foram identificadas áreas de endemismo com *score* mínimo de 1 ou 2.

Ainda, a espécie *P. glabra* foi retirada das análises uma vez que é amplamente cultivada e presente em praticamente todas as quadrículas. Com isso, ao verificar o score das espécies, *P. glabra* esteve sempre presente com baixo *score*. Isso é justificado pela premissa da análise feita pelo programa, onde o score diminui para espécies que estão presentes em várias quadrículas da área estudada.

A área delimitada pela análise utilizando quadrículas de 3º corresponde a área de extensão das espécies presentes na região nordeste do Brasil (p.e. *P. inaequalivalvis* e *P. cearensis*). Apesar disso, as espécies indicadas pelo programa como contribuintes do *score* da área foram *P. calophylla* (0.750000) e *P. endecaphylla* (0.687500). No total foram indicadas seis quadrículas com valor de consenso = 1.43750 – 1.68750. Dentre as duas espécies, apenas *P. endecaphylla* ocorre na área delimitada, sendo mais frequente em florestas úmidas de áreas costeiras. As áreas encontradas abrangem dois domínios: Caatinga e Mata Atlântica (FIASCHI; PIRANI, 2009).

Para as análises com quadrículas de 4º foram encontradas 12 áreas de endemismo com *score* variando entre 1.250000 e 1.866667, compostas por duas a seis quadrículas. Dentre as 12 áreas geradas foram selecionadas aquelas com maior score (≥ 1.5) restando cinco áreas (Fig. 50).

Figura 50 – Áreas de endemismo representadas por quadrículas gerada pelo NDM a partir da grade de 4º.



Legenda - Áreas de endemismo indicadas pelo NDM utilizando o score ≥ 1. A-E: áreas individuais. F: área de consenso.

Primeiramente, as áreas 1 (score = 1.700000, Fig. 50: A) e 2 (score = 1.687500, Fig. 50: B) são compostas por quatro e cinco quadrículas, respectivamente. Foram indicadas duas espécies para a área 1 (*P. calophylla* e *P. endecaphylla*) e três espécies para a área 2 (*P. calophylla, P. endecaphylla e P. moreirae*). As mesmas espécies foram indicadas na área 3 composta por cinco quadrículas sendo um dos scores mais altos (1.842857). Assim como nas áreas indicadas pela grade de 3º, as áreas 1, 2 e 3 não constam registros de *P. calophylla*. Em contrapartida, *P. endecaphylla* é a mais abundante e foi a que mais contribuiu para o score de ambas as áreas.

As áreas 4 (Fig. 50: D) e 5 (Fig. 50: E) destacaram-se por apresentar valores de score mais altos de 1.818182 e 1.866667 respectivamente, ainda foram apresentados resultados relativamente mais coerentes, ou seja, todas as espécies indicadas apresentaram registros para as quadrículas delimitadas. Ambas as áreas apresentam de 5 a 6 quadrículas, sendo indicadas três espécies: *P. endecaphylla, P. inaequalivalvis* e *P. moreirae* das quais a última obteve o maior score (0.80000).

A análise de consenso (Fig. 50: F) foi gerada com todas as 12 áreas inclusas resultando em uma única delimitação composta por oito quadrículas com *score* máximo igual a 2. Esse resultado era esperado, uma vez que, todas as áreas geradas foram combinadas nas mesmas quadrículas devido a distribuição sobreposta da maioria das espécies. Segundo Szumik e Goloboff (2004), o consenso de maioria de 50% junto com a opção *"against any of the other areas in consensus"* preserva as demais áreas encontradas em uma única. Devido ao maior valor de endemicidade, a área de consenso será utilizada para a discussão mais detalhada.

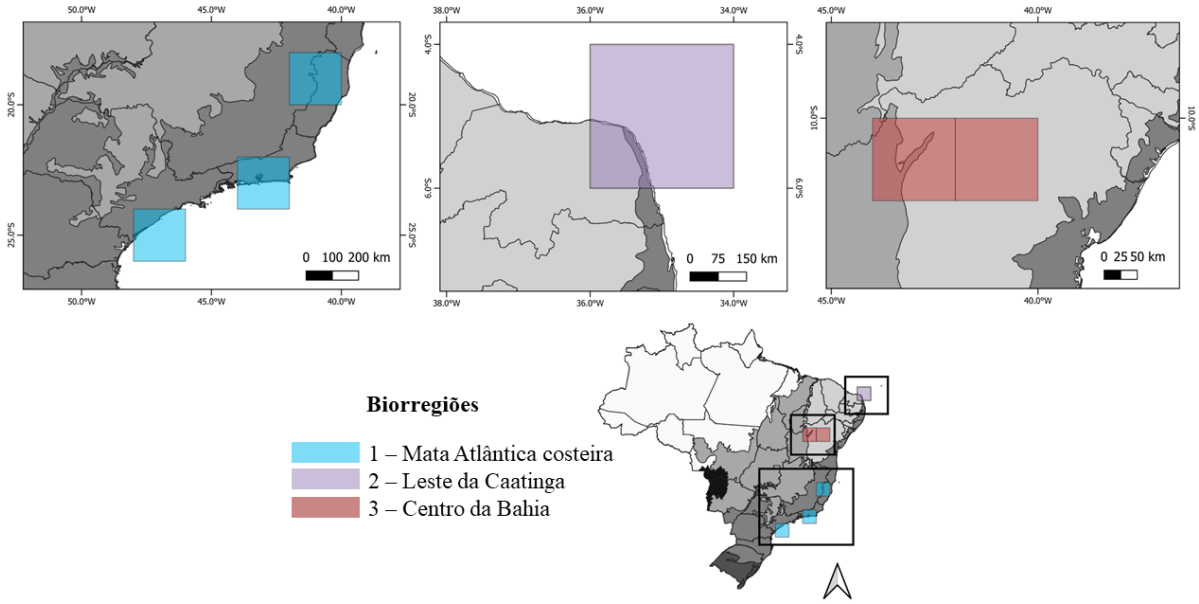
Segundo a delimitação por domínios e biomas brasileiros, apenas três são representados pela área de consenso: Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica (FIASCHI; PIRANI, 2009; IBGE, 2012). As espécies indicadas ocorrem em uma grande diversidade de habitats podendo ser amplamente distribuídas ao longo da Mata Atlântica (*P. endecaphylla, P. calophylla* e *P. inaequalivalvis*) e restritas a solos arenosos de florestas tropicais secas da Caatinga (*P. moreirae*).

4.3.1.2 Análise de Biorregiões – Infomap Bioregions

A análise de Network-clustering realizada a partir do Infomap Bioregions identificou três biorregiões (Fig. 51) com o valor de *cluster cost* em 0.8 e tamanho máximo de quadrículas em 2º. As principais biorregiões identificadas são: 1) áreas disjuntas na porção sul da Mata Atlântica entre os estados de São Paulo e Espírito Santo. 2) zona de transição entre Caatinga,

duas fisionomias de Mata Atlântica (Restinga e Floresta Semidecídua); 3) centro da Bahia composta por Caatinga, Cerrado, Florestas Secas e Campos Rupestres de Montanhas e Savanas.

Figura 51 – Biorregiões identificadas pelo Infomap Bioregions.



Fonte: do autor.

As espécies mais indicativas foram *P. calophylla* para a biorregião do sul da Mata Atlântica; *P. inaequalivalvis* e *P. cearensis* para a região de Caatinga e Restinga; e *P. retusa* para a região composta apenas por Cerrado e Caatinga, uma vez que apenas ela ocorre nessa área.

Tabela 17 – Biorregiões identificadas a partir da análise de Network-clustering no Infomap Bioregions.

Biorregião	Número de registros	Número de espécies	Espécies mais comuns (score)	Espécies mais indicativas (score)
1 – Mata Atlântica Costeira	76	2	*P. endecaphylla* (30)	1.15
			P. calophylla (26)	2.40
2 – Leste da Caatinga	10	3	*P. cearensis* (3)	6.92
			P. endecaphylla (4)	1.15
			P. inaequalivalvis (3)	3.89
3 – Centro da Bahia	60	1	*P. retusa* (60)	1.00

Dentre as espécies mais comuns, *P. endecaphylla* foi a única espécie presente em duas biorregiões (Mata Atlântica costeira e Leste da Caatinga) devido a sua ampla distribuição ao longo da Mata Atlântica, ou seja, na porção sul e norte do domínio. Além disso, é visível que a espécie suporta uma maior variedade de habitat dentro de florestas tropicais úmidas. Isso está de acordo com a indicação de *P. endecaphylla* nas análises de no NDM, onde a espécie contribuiu para o *score* de pelo menos quatro áreas que se concentram na região nordeste do país. O *score* elevado em ambas as análises se deve também pela abundância de registros.

Os frutos de *P. endecaphylla* são os principais contribuintes para a sua distribuição sendo preenchidos por paina abundante e sementes pequenas. Esse padrão de diásporo promove uma dispersão mais efetiva por longas distâncias em ambientes úmidos onde cursos d'agua e vento podem atuar nesse processo.

Dentre as espécies mais representativas, *P. calophylla* se destaca na biorregião Mata Atlântica costeira em todas as suas áreas disjuntas localizada na região sul da Mata Atlântica. A espécie é comum em áreas de floresta atlântica densa associada a corpos d'agua e espécimes de *Pachira macrophylla* (pers. obs.), além disso, seus registros são restritos a áreas de ca. 400 m alt. em unidades de conservação de três estados (ES, RJ e SP). Apesar de ter sido indicada juntamente com *P. endecaphylla,* provavelmente por ocorrerem no mesmo domínio, ambas as espécies possuem habitats diferentes, o que demonstra a distribuição ampla de *P. endecaphylla* e o possível isolamento de *P. calophylla*.

Ainda, dentre as espécies dos subgêneros extra-amazônicos, *P. calophylla* (*P.* subg. *Longissimus*) é a única que ocorre naturalmente e exclusivamente na região sul da Mata Atlântica na ecorregião Florestas Costeiras da Serra do Mar delimitada por Olson et al. (2001). Entre as mais diversas fisionomias da floresta atlântica, as cadeias de montanhas como a Serra do Mar são ricas em espécies e possuem altos índices de endemismo, estendem-se desde o estado de Santa Catarina até o centro do Espírito Santo (Prance, 1982). Isso se deve a variedade de solos, clima e vegetação ao longo do gradiente latitudinal adquiridos ao longo do processo de diversificação e eventos geológicos (PRANCE, 1982; STATTERSFIELD *et al.*, 1998; RULL, 2005; CARNAVAL *et al.*, 2009).

Neste estudo, *P. calophylla* foi classificada como parte de um subgênero distinto das demais espécies extra-amazônicas de *Pachira* considerando o suporte de análises taxonômicas e filogenéticas. Em comparação as outras espécies de Mata Atlântica, *P. calophylla* possui frutos com paina escassa, portanto, a dispersão a longa distância pode não ser considerável para essa espécie. Assim, os frutos tendem a cair e germinarem próximos a árvore-mãe ou serem

dispersos por outros agentes, como animais. Com isso, é possível estimar que seu caráter endêmico a uma área, seja ligado a padrões de dispersão mais restritos.

Uma das áreas disjuntas da biorregião Mata Atlântica costeira abrange as ecorregiões de florestas costeiras e do interior da Bahia. Essa área abrange do sul da Bahia até o Espírito Santo com enclaves no estado de Minas Gerais, associados a florestas do interior da Bahia (OLSON *et al.,* 2001). A partir de análises de endemismo utilizando registros de pássaros, a região costeira da Bahia foi reconhecida como uma área de endemismo, assim como para plantas lenhosas (PRANCE *et al.,* 1982; SILVA *et al.,* 2004).

A segunda área identificada como uma biorregião (Leste da Caatinga) abriga dois domínios com altos índices de endemismo (Caatinga e Mata Atlântica). Ainda, a zona de transição entre esses domínios é denominada "Agreste". As espécies *P. inaequalivalvis* e *P. cearensis* (*P.* subg. *Viridipetalae*) foram as mais representativas. Ambas as espécies são carentes de informação em relação ao seu habitat e possíveis ocorrências, uma vez que, *P. cearensis* possui poucas coletas e as que são conhecidas, não detalham muito o ambiente em que foram coletadas.

Segundo Moro *et al.* (2006), áreas de Agreste são definidas como um ecótono, abriga vegetações de florestas decíduas e semidecíduas, o clima é intermediário entre os domínios adjacentes, possuindo mais chuvas em relação ao clima semiárido da Caatinga. Os ecótonos ou zonas de transição são regiões entre duas áreas biogeográficas de diferentes fisionomias, resultando em uma área intermediária podendo haver mistura dos diferentes componentes bióticos (CLEMENTS, 1905; ODUM, 1971; MORRONE *et al*., 2004).

Ao estimar riqueza e endemismo para espécies de pássaros da Caatinga, Lima *et al.* (2021) relatam que a área de ecótono na região leste referente ao Agreste entre Caatinga e Mata Atlântica apresenta similaridade entre ambos os domínios, além de uma espécie endêmica dessa área de transição. Até o momento, *P. inaequalivalvis* é definida como uma espécie endêmica do Nordeste sendo associada a solos arenosos (YOSHIKAWA *et al*., 2023).

De acordo com os registros de *P. inaequalivalvis*, a espécie ocorre em áreas de restinga em solos arenosos, com muita salinidade e pobres em nutrientes localizadas na região costeira da floresta atlântica (LACERDA *et al.* 1993; SCARANO, 2002; ARAUJO; PEREIRA, 2009; YOSHIKAWA *et al*., 2023). A espécie possui a distribuição sobreposta a *P. endecaphylla* e *P. cearensis* e corrobora com a indicação e contribuição do score de *P. inaequalivalvis* para a área de endemismo identificada pelo NDM (Fig. 50: 5).

Para *P. cearensis* é descrita a vegetação densa em interior de florestas na Serra do Maranguape e Dunas da Praia do Futuro no estado do Ceará. Baseando-se na descrição da localidade tipo, *P. cearensis* ocorre em possíveis áreas de refúgio caracterizadas por florestas ombrófilas e semidecíduas localizadas nos pontos mais altos de montanhas de serras do Ceará. As partes mais baixas dessas montanhas são compostas por vegetação decídua típica de Caatinga e clima semiárido (MORO *et al.* 2015a).

Montade (2014) e Diogo (2021) citam as florestas ombrófilas da Serra do Maranguape como habitats que respondem bem a mudanças climáticas abruptas mantendo uma vegetação bastante diversa. De acordo com os registros mais recentes, *P. cearensis* também é encontrada em restinga sobre solos arenosos no estado do Ceará.

A comunidade vegetal das restingas é muito diversa e abriga espécies herbáceas, arbustivas e arbóreas. Segundo Scarano (2002), são poucas as espécies consideradas endêmicas de restingas, uma vez que é considerado um habitat relativamente recente que surgiu ao longo de regressões marítimas no Pleistoceno. Além disso, são áreas de refúgio para espécies que ocorrem nos domínios adjacentes como a Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado e Amazônia (SCARANO, 2009).

Ambas as espécies (*P. cearensis* e *P. inaequalivalvis*) apresentam o padrão de diásporo semelhante, pois seus frutos são preenchidos por paina abundante e sementes pequenas. Além da distribuição sobreposta dessas duas espécies, a área de ocorrência abrange os registros de *P. endecaphylla*, no entanto, essa se estende até o sul da Mata Atlântica. Em *P.* subg. *Viridipetalae*, *P. endecaphylla*, *P. cearensis* e *P. inaequalivalvis* são semelhantes morfologicamente, além disso, na filogenia de marcadores nucleares e combinados as espécies emergiram na mesma linhagem em *P.* subg. *Viridipetalae*.

A ocorrência de quatro espécies ao longo da Mata Atlântica, das quais, duas apresentam distribuição restrita a região Norte e uma restrita a região Sul, sugere que diferentes histórias evolutivas levaram a esse padrão de distribuição. Oliveira-Filho e Fontes (2000) apontam diferenças florísticas entre a região sul e norte da Mata Atlântica em consequência do regime de chuvas.

Com isso, algumas hipóteses de possíveis eventos após a separação das duas principais florestas úmidas da América do Sul são descritas, como corredores de florestas interligando florestas úmidas (Floresta Atlântica – Amazônia e Floresta Atlântica - Andes) por diferentes rotas e em diferentes períodos ao longo do tempo mediado por flutuações climáticas (FIASCHI; PIRANI, 2009; COSTA; LEITE, 2013; LEDO; COLLI, 2017). Ainda, isso explicaria a

diferente composição de biotas entre a porção Sul e Norte da Mata Atlântica (CHENG *et al.* 2003; FIASCHI; PIRANI, 2009; PERES *et al.*, 2020).

Dentre as espécies reconhecidas na Caatinga, *P. retusa* foi indicada para uma biorregião na área central do estado da Bahia abrangendo os domínios Caatinga, Cerrado e áreas de enclaves de campos rupestres e savanas. Em contrapartida, de acordo com as análises NDM, *P. moreirae* foi a única espécie de Caatinga indicada para uma área de endemismo juntamente com *P. inaequalivalvis* e *P. endecaphylla* que ocorrem na Mata Atlântica.

As espécies distribuídas na Caatinga (*P. retusa* e *P. moreirae*) apresentam um padrão morfológico dos diásporos, sendo compostos por frutos preenchidos com pouca paina e sementes grandes e anguladas. Assim como nas espécies do clado de Mata Atlântica, *P. retusa* e *P. moreirae* são filogeneticamente próximas formando um clado monofilético.

Apesar de ambas as espécies ocorrerem no mesmo domínio, *P. retusa* é restrita a áreas de solos arenosos na área central da Bahia, além disso, os registros são densos na região do Parque Estadual do Morro do Chapéu - BA. Enquanto isso, *P. moreirae* possui apenas um registro correspondendo a localidade tipo na região Sul da Bahia tendo a vegetação característica de caatinga arbórea.

Dentre as sete espécies atualmente descritas, *P. retusa* e *P. moreirae* são citadas como endêmicas da Caatinga brasileira habitando áreas de dunas arenosas e solos argilosos da Caatinga arbórea/arbustiva no estado da Bahia (CARVALHO-SOBRINHO *et al*., 2014; FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2022).

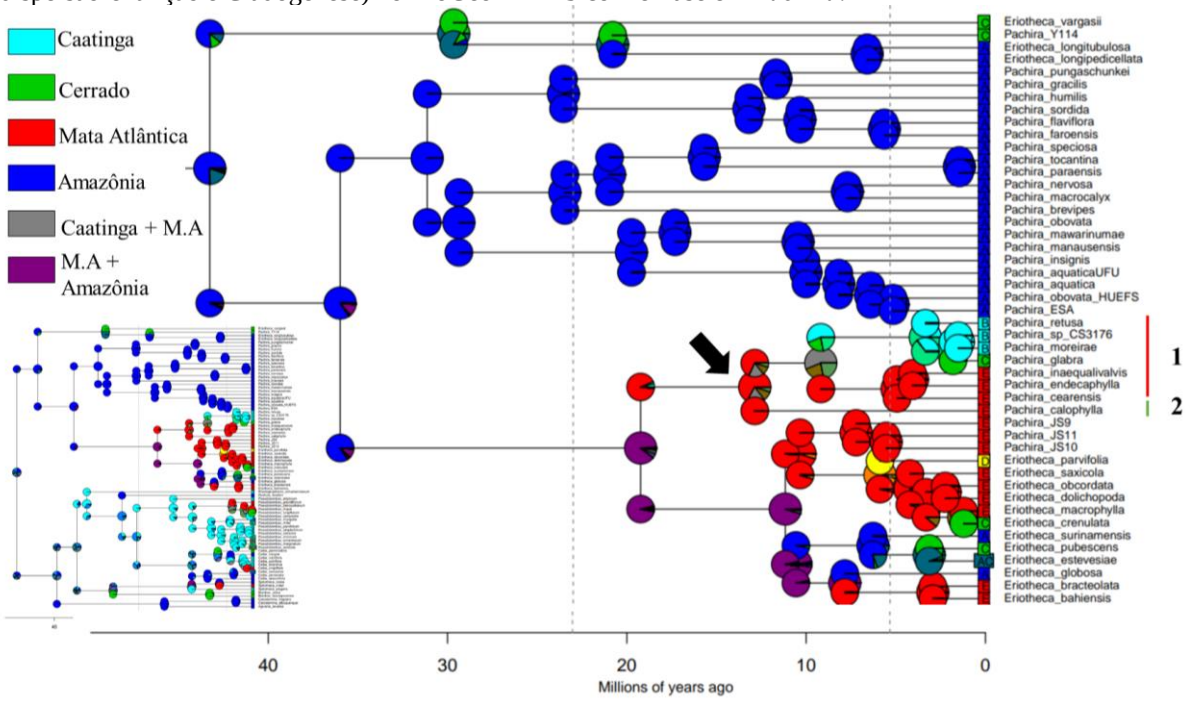
A mais recente checklist de espécies (p.e. BFG [2015]) realizou todo o levantamento de espécies de plantas considerando os enclaves de outros biomas como parte da Caatinga seguindo a delimitação do IBGE (2012). Contudo, dessa forma, uma espécie pode ser indicada como endêmica para mais de um bioma mesmo não pertencendo. A fim de revisar e atualizar os dados de diversidade e endemismo, Fernandes *et al.* (2020) utilizaram a delimitação de Caatinga desconsiderando os enclaves dos demais biomas, resultando em 3.347 espécies distribuídas em 962 gêneros e 153 famílias, dessas, 526 espécies e 29 gêneros são endêmicos da Caatinga. Em contraste, segundo BFG (2015) foram estimadas 4.657 espécies das quais 913 foram descritas como endêmicas.

4.3.2 Reconstrução de áreas ancestrais

De acordo com a análise de reconstrução de áreas ancestrais (DEC) e as idades fornecidas pela árvore datada, *Pachira* teve origem em florestas tropicais úmidas, mais especificamente na Amazônia a 35.96 M.a. no final do Eoceno e início do Oligoceno (Fig. 52).

Nesse período, as florestas tropicais úmidas (Amazônia e Mata Atlântica) eram conectadas formando uma única floresta que ocupava toda o território da América do Sul. Contudo, se dava início a constantes ciclos globais de resfriamento e aquecimento levando a expansão da diagonal seca (que atualmente compreende na Caatinga, Cerrado e Chaco) composta por matas secas, abertas, com clima semiárido levando a separação da Amazônia com a Mata Atlântica (PRADO; GIBBS, 2003). A idade das linhagens de Mata Atlântica coincide com a formação da diagonal seca entre a Amazônia e a Mata Atlântica.

Figura 52 – Áreas encontradas na análise de reconstrução de áreas ancestrais utilizando o algoritmo DEC (dispersão-extinção e Cladogênese) no BioGeoBEARS com ênfase em *Pachira*.



Legenda – A figura ampliada apresenta a transição de áreas ancestrais ao longo do tempo para *Pachira.* A marcações ao lado dos terminais da filogenia correspondem a: 1: *P.* subg. *Viridipetalae* e 2: *P.* subg. *Longissimus.* A seta preta indica o ancestral comum dos subgêneros citados.

O ancestral comum de *Pachira* teve sua diversificação há 33,78 Ma. divergindo em dois principais clados: *P.* subg. *Bicolor* e *P.* subg. *Eriotheca* + *P.* subg. *Longissimus* + *P.* subg. *Viridipetalae*. O centro de origem ainda se mantém em florestas úmidas, uma vez que, era o único tipo de vegetação presente. Nesse período, no início do Oligoceno, há a separação de

linhagens amazônicas (*P.* subg. *Bicolor*) e linhagens distribuídas na Mata Atlântica e florestas de matas secas (Caatinga e Cerrado) das quais ambos os ancestrais são de origem amazônica.

O ancestral de *P.* subg. *Eriotheca* + *P.* subg. *Longissimus* + *P.* subg. *Viridipetalae* teve origem na Amazônia há 33,78 Ma., tendo sua diversificação por dispersão para a Mata Atlântica há 19,3 Ma., durante o Mioceno.

Segundo Antonelli *et al.* (2018), a biota ancestral da Amazônia contribuiu para a diversidade atual de diversas regiões Neotropicais, sendo o principal centro de origem. Ainda, historicamente, é possível encontrar conexões passadas entre grupos taxonômicos de diferentes áreas com a Amazônia.

A partir do ancestral comum dos subgêneros extra-amazônicos, há 19,3 Ma., emergiram duas linhagens: *P.* subg. *Eriotheca* (ancestral na Amazônia e Mata Atlântica) e *P.* subg. *Longissimus* + *P.* subg. *Viridipetalae* (ancestral apenas de Mata Atlântica). A linhagem que abriga *P.* subg. *Eriotheca* tem como área ancestral as duas florestas tropicais úmidas (Amazônia e Mata Atlântica) havendo a separação de duas linhagens por aloperipatria há 11,18 Ma. cujo um ancestral foi indicado de Mata Atlântica e outro de ambas as florestas (Mata Atlântica e Amazônia).

Ainda, a partir de florestas úmidas, houve a dispersão de linhagens de espécies de matas secas entre 4,75 e 5,97 Ma. por trocas de biomas (*biome shiftings*). A linhagem cujo ancestral era presente apenas em Mata Atlântica teve sua diversificação a partir de eventos de dispersão, dando origem a espécies de diferentes partes da Mata Atlântica e em matas secas entre 9,81 e 1,22 Ma.

A diversificação do clado que abriga *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* (grupo-irmão de *P.* subg. *Eriotheca*) ocorreu há 12,9 Ma., no Mioceno, cujo ancestral era presente apenas em Mata Atlântica após a separação da linhagem de *P.* subg. *Eriotheca*. Houve a possível dispersão da linhagem de *P.* subg. *Longissimus* + *P.* subg. *Viridipetalae* entre 19,3 e 12,9 Ma. em diferentes partes da Mata Atlântica.

A linhagem de *P.* subg. *Longssimus* que abriga *P. calophylla* passou por uma anagênese, portanto, um evento de dispersão na Mata Atlântica há 12,9 Ma. onde ela é encontrada atualmente, no entanto, apenas na região sul. É sugerido que a especiação de *P. calophylla* tenha ocorrido unicamente em florestas úmidas. Após a separação da Amazônia e Mata Atlântica o início do Mioceno foi um período mais estável havendo diminuição de taxas de diversificação. É possível estimar que ao longo do tempo, o ancestral de *P. calophylla* tenha sido isolado ao longo de regressões marítimas, flutuações climáticas e atividades geológicas do meio ao fim do

Mioceno até o Pleistoceno que levaram a formação da Serra do Mar isolando a linhagem e levando a sua especiação (FIASCHI; PIRANI, 2009; CHENG *et al*., 2013; BATALHA-FILHO *et al.*, 2013). Isso corrobora com a hipótese de refúgio comentada por Prance (1982) onde destaca que a Serra do Mar é uma das áreas de refúgio do Pleistoceno.

Segundo Safford (1999), as flutuações climáticas durante o Plioceno e Pleistoceno contribuíram para a formação de habitats montanhosos como a Serra do Mar que atualmente é reconhecida como um dos principais centros de endemismo da Mata Atlântica.

P. subg. *Viridipetalae* tem o ancestral comum datando de 12,9 Ma., originário da Mata Atlântica. A diversificação de *P.* subg. *Viridipetalae* se deu a partir da dispersão da Mata Atlântica para áreas de matas secas e úmidas a 9,2 Ma. onde emergiram duas linhagens por alopatria. É importante destacar que em *P.* subg. *Viridipetalae*, as espécies são separadas em dois clados, sendo um composto por espécies de Mata Atlântica e outro por espécies de Caatinga.

Segundo Antonelli *et al*. (2018), a dispersão entre áreas de biomas diferentes é comum, uma vez que, são registradas variações de clima no leste da Amazônia resultando em secas mais intensas em contato com áreas de matas secas, portanto, levando a uma possível pré-adaptação a dispersão. Na maioria das linhagens em *Pachira* há a dispersão das linhagens de florestas úmidas em direção a florestas secas como a Caatinga e Cerrado, portanto, o presente estudo corrobora com o padrão de dispersão de linhagens relatado por Zizka *et al*. (2020).

A primeira linhagem tem como ancestral, áreas de matas secas abrigando espécies atualmente distribuídas na Caatinga e possivelmente no Cerrado. A diversificação ocorreu de forma *in situ* entre 3,35 e 0,88 Ma., entre o Plioceno e o Pleistoceno sendo que, *P. retusa* foi a primeira a divergir do ancestral de *P. moreirae* e *Pachira* CS3176. Destaca-se que as três espécies ocorrem em diferentes fitofisionomias sendo *P. moreirae* em vegetação de caatinga arbórea e arbustiva no sul da Bahia, *P. retusa* em solos arenosos no centro da Bahia e *Pachira* CS3176 tem um único registro sobre afloramentos rochosos no leste de Minas Gerais.

Segundo Queiroz *et al.* (2017), a diversificação entre as espécies de Caatinga ocorreu de forma *in situ* entre o Mioceno e Plioceno. Ainda, estes autores afirmam que as demais espécies endêmicas mais recentes do Pleistoceno emergiram de linhagens mais antigas da Caatinga. A datação do clado que comporta as espécies da Caatinga foi realizada na filogenia de Carvalho-Sobrinho *et al.* (2016) e citada em Queiroz *et al.* (2017) onde relatam a diversificação do clado entre o Plioceno e o Pleistoceno, datando de 5.4 a 2.5 Ma.

A segunda linhagem é composta por espécies distribuídas na Mata Atlântica cujo ancestral já era encontrado apenas na Mata Atlântica e provavelmente passou por processo de dispersão ao longo dessa floresta, além disso, sua diversificação ocorreu entre 4,94 e 3,32 Ma., no Plioceno. A primeira espécie a divergir é *P. cearensis*, há 4,94 Ma., distinguindo-se da linhagem que abriga *P. endecaphylla* e *P. inaequalivalvis* que se diversificou há 3,32 Ma.

Entre as três espécies, *P. endecaphylla* é amplamente distribuída ao longo da Mata Atlântica, com isso, é possível sugerir que *P. endecaphylla* pode ter surgido de linhagens provindas da Floresta Amazônica havendo a especiação após a separação das duas florestas úmidas. Ao longo das reconexões entre a Floresta Atlântica e Amazônica pode ter ocorrido a dispersão de linhagens amazônicas em direção ao norte da Mata Atlântica por corredores de florestas, onde o ancestral de *P. inaequalivalvis* pode ter passado de Amazônia, Floresta Atlântica por meio de cursos de rios e depois se estabilizou em áreas de restingas (SCARANO 2002; OLIVEIRA-FILHO; RATTER, 1995).

Assim como as demais espécies de Mata Atlântica que tem origem amazônica por meio de corredores da região norte do Brasil, é possível que o ancestral de *P. cearensis* tenha sido isolado em enclaves de topo de montanhas com florestas úmidas em meio a biomas secos durante os eventos do surgimento de matas secas e montanhas sendo um exemplo da hipótese de refúgio (PRANCE, 1982; HAFFER, 1969).

O Plioceno é marcado por intensas flutuações climáticas levando ao surgimento de novos habitats. Além disso, a formação de corredores de florestas que conectavam o leste da Amazônia com o oeste da Mata Atlântica a partir da costa ou do centro da Caatinga foi uma das rotas que levou a diversificação da biota da Mata Atlântica (COSTA; LEITE, 2003; FIASCHI; PIRANI, 2009; BATALHA-FILHO *et al*., 2013; LEDO; COLLI, 2017; FINE; LOHMMAN, 2018). A Mata Atlântica pode ser dividida em dois blocos, sendo a porção norte (Rio Grande do Norte ao Norte do Espírito Santo) e a porção sul (Espírito Santo ao sul de Santa Catarina). A partir disso, são apontadas diferenças florísticas e climáticas entre as duas regiões.

Com isso, é visto que a linhagem referente a *P.* subg. *Viridipetalae* é geograficamente estruturada sendo composta por clados que correspondem a dois domínios distintos (Caatinga e Mata Atlântica). Ainda, a diversificação de espécies de matas secas foi mais recente em relação as de matas úmidas. Isso contrasta com o estudo de Pezzini *et al.* (2021) que ao investigar a história evolutiva de *Ceiba* com múltiplos acessos, onde foi concluído que espécies de florestas úmidas são mais recentes em relação as de matas secas, sendo sugerido a dispersão a longa distância entre áreas disjuntas de áreas de matas secas.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Todas as etapas desse estudo foram concluídas com êxito atingindo os objetivos propostos anteriormente. Foram obtidas sequências inéditas dos marcadores nucleares ITS e ETS e plastidial *trnS-trnG* para três espécies de *Pachira*: *Pachira calophylla, Pachira cearensis* e *Pachira inaequalivalvis*. Além disso, um espécime coletado no estado de Minas Gerais foi adicionado nas análises (Pachira_CS3176).

A partir das coletas, o tratamento taxonômico foi enriquecido, uma vez que, cinco das seis espécies estudadas foram coletadas, além de espécimes ainda não identificados que foram incluídos na filogenia: Pachira_JS9, Pachira_JS10, Pachira_JS11 (Santuário do Caraça - Minas Gerais), Pachira_CS3176 (São João do Manteninha – Minas Gerais) e Pachira_Y114 (Bonito – Mato Grosso do Sul). Dessas acredita-se que os espécimes coletados na Reserva Santuário do Caraça podem ser a mesma espécie devido ao monofiletismo dos três acessos utilizados e das semelhanças morfológicas e ecológicas, no entanto, ainda não foram obtidos materiais férteis para um melhor estudo. O espécime Pachira_Y114 também emergiu como um clado separado em *Pachira*, porém, também não foram encontrados indivíduos férteis durando a coleta realizada por Yoshikawa (2018). Para esses táxons foram feitos comentários breves na seção de tratamento taxonômico.

Com isso, a amostragem de *Pachira* para uma filogenia teve um aumento significativo uma vez que foram incluídas todas as espécies (7 spp.) do antigo clado *Pachira* Extra-Amazônico (sensu Carvalho-Sobrinho *et al.* 2016). A reconstrução filogenética corrobora que os gêneros que compõem *Pachira* s.l. (*Pachira* e *Eriotheca*) não são monofiléticos, portanto, corroborando com a hipótese 1. Com isso, o presente estudo seguiu o trabalho de Yoshikawa (2023) onde foi proposto a sinonimização de *Eriotheca* em *Pachira*.

A partir disso, foram delimitados dois novos subgêneros: *P.* subg. *Viridipetalae* abrigando 6 espécies distribuídas na Mata Atlântica e Caatinga; e *P.* subg. *Longissimus* como um subgênero monoespecífico ocorrendo isolado na Serra do Mar. A proposta foi elaborada apresentando diagnose e comentários. Com essa nova delimitação, *Pachira* é um gênero monofilético composto por sete subgêneros, dos quais, cinco foram tratados em Yoshikawa (2023) sendo: *P.* subg. *Bicolor*, *P.* subg. *Macrosiphon*, *P.* subg. *Millea*, *P.* subg. *Tartagalia* e *P.* subg. *Eriotheca.*

Com a reconstrução de caracteres ancestrais, foi definido que características morfológicas do tubo estaminal, pétalas, sementes e peciólulo são importantes para delimitação dos clados. Foram definidas características como possíveis sinapomorfias para distinguir os

dois subgêneros aqui propostos: pétalas com ambas as faces verdes, para *P.* subg. *Viridipetalae* (*viridi* = verde, *petalae* = pétala); e de peciólulos longos para *P.* subg. *Longissimus* (*longissimus* = padrão alongado).

Foram elaboradas chaves de identificação incluindo os dois subgêneros aqui propostos e suas respectivas espécies. As descrições foram elaboradas e contribuíram para a caracterização dos subgêneros, delimitação das espécies e clados inclusos em *P.* subg. *Viridipetalae*. De acordo com a avaliação do grau de ameaça, foram definidas três espécies como "Em Perigo – EN" (*P. calophylla, P. endecaphylla* e *P. cearensis*), uma em "Vulnerável – VU", *P. inaequalivalvis,* uma em "Criticamente ameaçada – CR" e *P. moreirae* e *P. retusa* em "Menos preocupante – LC".

De acordo com o estudo biogeográfico, *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae* são distribuídos no Brasil ao longo da Mata Atlântica e em pontos da Caatinga. As análises de endemismo foram realizadas com ajustes dos parâmetros, sendo identificada uma grande área de consenso com quadrículas de 4º que abrange três domínios: Caatinga, Mata Atlântica e Cerrado. A identificação de biorregiões forneceu informações de possíveis áreas de endemismo ao longo da Mata Atlântica correspondendo principalmente a Serra do Mar e áreas de Mata Atlântica, restingas e agreste na região Nordeste do Brasil.

Com os dados filogenéticos, morfológicos e biogeográficos, foi possível caracterizar dois clados em *P.* subg. *Viridipetalae,* pois cada um possui padrão de morfologia único, sendo comentado na seção do Estudo Filogenético e Otimização de caracteres.

A reconstrução de áreas ancestrais indicou a origem de *Pachira* a partir de matas úmidas sendo posteriormente dispersada para matas secas. O ancestral comum de ambos os subgêneros (*P.* subg. *Viridipetalae* e *P.* subg. *Longissimus*) teve sua diversificação há 12,9 Ma. no Mioceno dando origem aos clados de Caatinga e Mata Atlântica. Dentre as espécies de *P.* subg. *Longissimus* e *P.* subg. *Viridipetalae,* foi evidenciado que os clados de matas secas são mais recentes em relação aos de matas úmidas.

Por fim, neste estudo foi proposto uma nova delimitação de dois subgêneros em *Pachira*, tendo 100% das espécies sequenciadas. Foram sugeridas possíveis sinapomorfias para a caracterização dos subgêneros bem como características não-sinapomórficas para diferenciá-los. A reconstrução de áreas ancestrais mostra que a história evolutiva de *Pachira* é uma boa opção para investigar a diversificação neotropical a partir de corredores de florestas, colaborando com dados moleculares e geográficos. Apesar de não terem sido estimadas áreas de endemismo com resultados robustos, a identificação de biorregiões dá suporte e pode

contribuir para a iniciativa de implementação de medidas para proteção das espécies ameaçadas de extinção. A partir disso, é incentivado o estudo dessas espécies tendo maior conhecimento da abrangência de seu território.

Em relação as espécies ainda não identificadas, é esperado que haja o acompanhamento das fases de desenvolvimento das mesmas com o objetivo de coletar ramos férteis para estudos morfológicos.

REFERÊNCIAS

ALVERSON, W. S.; DUARTE, M. C. Hello again *Pochota*, farewell *Bombacopsis* (Malvaceae). **Novon**, [*s. l.*] v. 24, n. 2, p. 115-119, 2015.

ALVERSON, W. S.; WHITLOCK, B. A.; NYFFELER, R.; BAYER, C. e BAUM, D. A. Phylogeny of the core Malvales: evidence from ndhF sequence data. **Amer. J. Bot.**, [*s. l.*] v. 86, n. 10, p. 1474-1486, 1999.

ALVERSON, W.S. New species and combinations of *Catostemma* and *Pachira* (Bombacaceae) from the Venezuelan Guayana. **Novon**, [*s. l.*] n. 4, p. 3-8, 1994.

ANTONELLI, A.; ZIZKA, A.; CARVALHO, F.A.; SCHRAN, R.; BACON, C.D.; SILVESTRO, D.; CONDAMINE, F.L. Amazonia is the primary source of Neotropical biodiversity. **PNAS**, Estados Unidos, v. 115, n. 23, p. 6034-6039, 2018.

ARIATI, S. R.; MURPHY, D. J. UDOVICIC, F.; LADIGES, P. Y. Molecular phylogeny of three groups of acacias (*Acacia* subgenus *Phyllodineae*) in arid Australia based on the internal and external transcribed spacer regions of nrDNA. **Syst. Biodivers**., Cambridge, v. 4, n. 4, p. 417-426, 2006.

AUBLET, J. B. C. F. **Histoire des Plantes de la Guiane Françoise**. Londres-Paris: Pierre-François Didot, v. 4, 1775.

AUSPURGER, C.K. Morphology and Dispersal Potential of Wind-Dipersed Diaspores of Neotropical Trees. **Amer. J. Bot.**, [*s. l.*] v. 73, n. 3, p. 353-363, 1986.

BAILEY, C. D.; CARR, T. G.; HARRIS, S. A.; HUGHES, C. E. Characterization of angiosperm nrDNA polymorphism, paralogy, and pseudogenes. **Mol. Phylogenet. Evol.**, [*s. l.*] v. 29, n. 3, p. 435-455, 2003.

BALDWIN, B. G.; MARKOS, S. Phylogenetic utility of the external transcribed spacer (ETS) of 18S-26S rDNA: congruence of ETS and ITS trees of *Calycadenia* (Compositae). **Mol. Phylogenet. Evol.**, [*s. l.*] v. 10, n. 3, p. 449-463, 1998.

BALTHAZAR, M.; ALVERSON, W.S.; SCHONENBERGER, J.; BAUM, D.A. Floral Development and Androecium Structure in Malvoideae (Malvaceae s.l.). **Int. J. Plant Sci.**, Chicago, v. 165, n. 4, p. 445-473, 2004.

BALTHAZAR, M.; SCHONENBERGER, J.; ALVERSON, W.S.; TANKA, H.; BAYER, C.; BAUM, D.A. Structure and Evolution of the androecium in the Malvatheca clade (Malvaceae s.l.) and implications for Malvaceae and Malvales. **Plant Syst. Evol.**, Austria, v. 260, n. 2/4, p. 171-197, 2006.

BATALHA-FILHO, H.; FJELDSÅ, J.; FABRE, P.H.; MIYAKI, C.Y. Connections between the Atlantic and the Amazonian forest avifaunas represent distinct historical events. **J Ornithol**, [*s. l.*] v. 154, p. 41–50, 2013.

BAUM, D.A.; SMITH, S.D.; YEN, A.; ALVERSON, W.S. e NYFFELER, R. Phylogenetic relationships of Malvatheca (Bombacoideae and Malvoideae; Malvaceae sensu lato) as inferred from Plastid DNA sequences. **Amer. J. Bot.** [*s. l.*] v. 91, n. 11, p. 1863-1871, 2004.

BAYER, C.; KUBITZKI, K. Malvaceae. *In:* KUBITZKI, K. **The families and genera of vascular plants.** 5. ed. Berlin: Springer Verlag, 2003. p. 225-311.

BOROWIEC, M.L. AMAS: a fast tool for alignment manipulation and computing of summary statistics. **PeerJ**, [*s. l.*] v. 4: e1660. 2016.

BOUCKAERT, R., *et al.* BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. **PLoS Comput. Biol.**, Estados Unidos, v. 15, n. 4, e1006650. 2019.

BOVINI, M. G.; ESTEVES, G.; DUARTE, M. C.; TAKEUCHI, C.; KUNTZ J. **Malvaceae**. *In:* Lista de espécies da Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2015. Disponível em: https://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB156. Acesso em: 20 abr. 2022.

CAPELLA-GUTIÉRREZ, S., SILLA-MARTINEZ, J. M.; GABALDON, T. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. **Bioinformatics**, Oxford, v. 25, 2009.

CARDOSO, D.; CARVALHO-SOBRINHO, J.G.; ZARTMAN, C.E.; KOMURA, D.L.; QUEIROZ, L.P. Unexplored amazonian diversity: rare and phylogenetic enigmatic tree especies are newly collected. **Neodiversity**, [*s. l.*] v. 8, p. 55-73, 2015.

CARNAVAL, A.C.; HICKERSON. M.J.; HADDAD. C.F.B.; RODRIGUES, M.T.; MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science,** [*s. l.*] v. 323, p. 785–789, 2009.

CARVALHO-SOBRINHO, J. G., ALVERSON, W. S., ALCANTARA, S. QUEIROZ, L. P., MOTA, A. C. & BAUM, D. A. Revisiting the phylogeny of Bombacoideae (Malvaceae): Novel relationships, morphologically cohesive clades, and a new tribal classification based on mutilocus phylogeny analyses. **Mol. Phylogenet. Evol.**, [*s. l.*] v. 101, p. 56-74, 2016.

CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; ALVERSON, W. S.; MOTA, A. C.; MACHADO, M. C. & BAUM, D. A. A new Deciduous Species of *Pachira* (Malvaceae: Bombacoideae) from Seasonally Dry Tropical Forest in Northeastern Brazil. **Syst. Bot.** [*s. l.*] v. 39, n. 1, p. 260-267, 2014.

CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; DORR, l. J. Notes on Brazilian *Pachira* (Malvaceae: Bombacoideae): A new combination and lectotypification of three basionyms. **J. Bot. Res. Inst. Texas**, Texas, v. 14, n. 2, p. 279 – 280, 2020.

CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; QUEIROZ, L. P.; DORR, L. J. Does Pseudobombax have prickles? Assessing the enigmatic species *Pseudobombax endecaphyllum* (Malvaceae: Bombacoideae). **TAXON**, [*s. l.*] v. 62, n. 4, p. 814 – 818, 2013.

CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; YOSHIKAWA, V. N.; DORR, L. J. Notes on Brazilian *Pachira* (Malvaceae, Bombacoideae) II: Additional typifications and new synonymies. **Phytokeys**, [*s. l.*] v. 186, p. 53-72, 2021.

CHENG H, SINHA A, CRUZ FW, WANG X, EDWARDS RL, D'HORTA FM, RIBAS CC, VUILLE M, STOTT LD, AULER AS. Climate change patterns in Amazonia and biodiversity. **Nat Commun,** [*s. l.*] v. 4, n. 1, p. 1411–1416, 2013.

CLEMENTS, F.E. **Research methods in ecology**. Lincoln, NE: University Publishing Company, 1905.

COLLI-SILVA, M.; PIRANI, J. R. Estimating bioregions and undercolleted áreas in South America by revisiting Byttnerioideae, Helicteroideae and Sterculioideae (Malvaceae) occurrence data. **Flora**, [*s. l.*] v. 271, 2020.

COLLI-SILVA, M.; PIRANI, J.R.; ZIZKA, A. Disjunct plant species in South American seasonally dry tropical forests responded differently to past climatic fluctuations. **Frontiers of Biogeography**, [*s. l.*] v. 13, n. 1, 2021.

COSTA, L.P.; LEITE, Y.L.R. Historical fragmentation shaping vertebrate diversification in the Atlantic forest biodiversity hotspot. *In:* PATTERSON, B.D.; COSTA, L.P. (eds). **Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals.** Chicago: University Press, 2013, p. 283–306.

CRACRAFT J. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: areas of endemism. **Ornithol. Monogr**., [*s. l.*] v. 36, p. 49–84. 1985.

CRAN. **R-Project.** 2020. Disponível em:< https://cran.r-project.org/bin/windows/base/>. Acesso em: 12 mai. 2022.

CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. vol. 34, New York: Columbia University Press, 1981.

DIOGO, I.J.S.; SANTOS, K.; COSTA, I.R.; SANTOS, F.A.M. Effects of topography and climate on Neotropical mountain forests structure in the semiarid region. **App. Veg. Sci.**, v. 24, e12527, 2021.

DUARTE, L. Sobre uma flor de Bombacaceae da Bacia Terciária de Fonseca, MG. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, [*s. l.*] v. 46, 1974.

DUARTE, M.C. **Diversidade de Bombacaceae Kunth no estado de São Paulo**. 2006. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Meio Ambiente) – Instituo de Botânica da Secretaria de Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, 2006.

DUARTE, M. C. **Análise filogenética de *Eriotheca* Schott & Endl. e gêneros afins (Bombacoideae, Malvaceae) e estudo taxonômico de *Eriotheca* no Brasil**. 2010. Tese **(**Doutorado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente) - Instituto de Botânica da Secretaria de Meio Ambiente do Estado de São Paulo, São Paulo, 2010.

DUARTE, M. C. ESTEVES, G. L.; SALATINO, M. L.F. WALSH, K. C. & BAUM, D. A. Phylogenetic Analysis of *Eriotheca* and Related Genera (Bombacoideae, Malvaceae). **Syst. Bot.**, [*s. l.*] v. 36, n. 6, p. 690-701, 2011.

DUARTE, M.C. ***Aguiaria***. In: Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2015. Disponível em: http://servicos.jbrj.gov.br/flora/search/Aguiaria_excelsa Acesso em: 20 abr. 2022.

DUCKE, A. *Aguiaria*: Novo gênero de Bombacáceas, a árvore maior do Alto Rio Negro. **Ann. Acad. Brasil. Sci.**, [*s. l.*] v. 7, p. 329–332, 1935.

DUCKE, A. Estudos botânicos no Ceará. **Anais Acad. Brasil. Ci**, [*s. l.*] v. 31, p. 211–308, 1959.

EDGAR, R. C. MUSCLE: multiple alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic Acids Res.**, Oxford, v. 32, n. 5, 2004.

EDLER, D.; GUEDES, T.; ZIZKA, A.; ROSCALL, M.; ANTONELLI, A. Infomap Bioregions: interactive mapping of biogeographical regions from species distributions. **Syst. Biol**., Oxford, v. 66, n. 2, p. 197-204, 2017.

FERNANDES, M.F.; CARDOSO, D.; QUEIROZ, L.P. An update plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. **Journal of Arid Environments**, [*s. l.*] v. 174, 2020.

FERNÁNDEZ-ALONSO, J. L. Bombacaceae Neotropicae Novae Vel Minus Cognitae VI. Novedades em los gêneros *Cavanillesia*, *Eriotheca*, *Matisi*a y *Pachira*. **Rev. Acad. Colomb. Cienc.**, Colombia, v. 27, n. 102, p. 25-37, 2003.

FERNÁNDEZ-ALONSO, J. L. Novedades taxonômicas, nomenclaturales y corológicas em el género *Pachira* Aubl. (Bombacaceae). **Anales Jard. Bot. Madrid**, Madrid, v. 56, n. 2, p. 305-314, 1998.

FERRO, I.; MORRONE, J.J. Biogeographical transitions zones: a Search for conceptual synthesis. **Biol. J. Linn. Society**, [*s. l.*] v. 113, p. 1-12, 2014.

FIASCHI, P.; PIRANI, J.R. Review of plant biogeographic studies in Brazil. **J. Syst. Evol.**, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, v. 47, n. 5, p. 477 – 496, 2009.

FINE, P.V.; LOHMANN, L.G. Importance of dispersal in the assembly of the Neotropical biota. **PNAS commentary**, [*s. l.*] v. 115, n. 23, 2018.

FISCHER, E.A.; JIMENEZ, F.A.; SAZIMA, M. Polinização por morcegos em duas espécies de Bombacaceae na Estação Ecológica de Juréia, São Paulo. **Rev. Brasil. Bot.**, [*s. l.*] v. 15, n. 1, p. 67 – 72, 1992.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: http://floradobrasil.jbrj.gov.br/. Acesso em: 24 jan. 2022.

GENOMA USP. **Sequenciamento de DNA (Sanger)**. Centro de Estudos do Genoma Humano e Células-Tronco. 2023. Disponível em: https://genoma.ib.usp.br/sequenciamento-de-dna-sanger/75. Acesso em: 17 jul. 2023.

GOLOBOFF, P. NDM and VNDM: Programs for the identification of areas of endemism, version 1.6, **Program and documentation**. Disponível em: www.zmuc.dk/public/phylogeny. 2002. Acesso em: 10 jul. 2022.

GONÇALVES, E. G.; LORENZI, H. **Morfologia vegetal**: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares. 2. ed. São Paulo: Instituto Plantarum LTDA, 2011.

HAFFER, J. Speciation in Amazonian forest birds. **Science**, [*s. l.*] v. 165, n. 3889, p. 131–137, 1969.

HAMILTON, M. B. Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. **Mol. Ecol.**, [*s. l.*] v. 8, p. 521–523, 1999.

HEIDRUN, J.; BALTHAZAR, M.; BAUM, D.A.; SEMIR, J.; BAYER, C. Structure, development, and Evolution of the androecium in Adansonieae (core Bombacoideae, Malvaceae s.l.). **Plant Syst. Evol.**, Austria, v. 275, p. 69-91, 2008.

HO, S.Y.W.; PHILLIPS, M.J.; DRUMMOND, A.J.; COOPER, A. Accuracy of rate Estimation Using Relaxed-Clock Models with a Critical Focus on Early Metazoan Radiantion. **Mol. Biol. Evol**., [*s. l.*] v. 22, n. 5, p. 1355-1363, 2005.

HUELSENBECK, J. P.; RONQUIST, F.; NIELSEN, R. e BOLLBACK, J. P. Bayesian inference of phylogeny and its impact on evolutionary biology. **Science**, [*s. l.*] v. 294, 2001.

IBGE. **Biomas e Sistemas Marinhos Costeiros do Brasil 1:250.000**. Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2012. Disponível em: https://www.ibge.gov.br/geociencias/informacoes ambientais/15842-biomas.html?=&t=downloads Acesso em: 13 mar. 2023.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Sistemática Vegetal, Um Enfoque Filogenético**. 3. ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

JUDD, W.S.; MANCHESTER, S.R. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological, anatomical, palynological, and chemical characters. **Brittonia**, [*s. l.*] v. 49, p. 384–405, 1997.

LARSSON, A. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large data sets. **Bioinformatics**, [*s. l.*] v. 30, n. 22, 2014.

LEDO, R.; COLLI, G.R. The historical connections between the Amazon and the Atlantic forest revisited. **J. Biogeography**, [*s. l.*] v. 44, n. 11, p. 2551–2563, 2017.

LIMA, R.D. Birds of the Caatinga revisited: The problem of enclaves within, but noto f, the Caatinga. **Journal of Arid Evironments**, [*s. l.*] v. 191, 104537, 2021.

LOCCUS. **Disruptor de células e tecidos – L – BEADER 6.** 2022. Disponível em: https://www.loccus.com.br/disruptor-l-beader-6/ Acesso em: 18 abr. 2022.

MADDISON, W.P.; MADDISON, D.R. **Mesquite:** a modular system for evolutionary analysis. Version 2.72. 2009. Disponível em: http://mesquiteproject.org. Acesso em: 20 ago. 2022.

MATZKE, N. **BioGeoBEARS:** BioGeography with Bayesian (and Likelihood) Evolutionary Analysis in R scripts. Berkley: University of California, 2013. Disponível em: https://github.com/nmatzke/BioGeoBEARS. Acesso em: 10 ago. 2022.

MONTADE, V.; LEDRU, M.P.; BURTE, J.; MARTINS, E.S.P.R.; VEROLA, C.F.; COSTA, I.R.; SILVA, F.H.M. Stability of a Neotropical microrefugium during climatic intability. **J. Biogeography**, [*s. l.*] v. 41, n. 6, p. 1215-1226, 2014.

MORELLATO, L.P.C.; HADDAD, C.F.B. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, [*s. l.*] v. 32, p. 786–792, 2000.

MORO, M.F.; LUGHADHA, E.N.; ARAÚJO, F.S.; MARTINS, F.R. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid. **Bot. Rev.**, [*s. l.*] v. 82, p. 91–148, 2016.

MORO, M.F.; MACEDO, M.B.; MOURA-FÉ, M.M.; CASTRO, A.S.F.; COSTA, R.C. Vegetação, unidades fito ecológicas e diversidade paisagística do estado do Ceará. **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 66, p. 717–743, 2015a.

MORO, M.F.; SILVA, I.A.; ARAÚJO, F.S.; NIC LUGHADHA, E.; MEAGHER, T.R.; MARTINS, F.R. The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. **PLoS One**, [*s. l.*] v. 10, p. 119–166, 2015b.

MORRONE, J.J. La Zona de Transición Sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. **Acta Entomológica Chilena**, Chile, v. 28, p. 41–50, 2004.

MORRONE, J.J. **Neotropical biogeography Regionalization and evolution**. Vol. 1, Nova York: CRC Press, 2017.

MORRONE, J.J.; ESCALANTE, T.; RODRÍGUEZ-TAPIA, G.; CARMONA, A.; ARANA, M.; MERCADO-GÓMEZ, J.D. Biogeographic regionalization of the Neotropical region: New map and shapefile. **An. Acad. Bras. Ci.**, Rio de Janeiro, v. 94, n. 1, 2022.

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

NILSSON, S.; A. ROBYNS. Bombacaceae Kunth. **World Pollen and Spore Flora**, [*s. l.*] v. 14, p. 1 – 59, 1986.

NYFFELER, R.; BAYER, C.; ALVERSON, W.S.; YEN, A.; WHITLOCK, B.A.; CHASE, M.W. e BAUM, D.A. Phylogenetic analyses of the Malvadendrina clade (Malvaceae *s.l.*) based on plastid DNA sequences. **Organisms, Diversity & Evolution**, [*s. l.*] v. 5, p. 109-123, 2005.

ODUM, E.P. **Fundamentals of ecology**. Philadelphia: WB Saunders, 1971.

OKONECHNIKOV, K.; GOLOSOVA, O.; FURSOV, M.; UGENE TEAM. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. **Bioinformatics**, [*s. l.*] v. 15;18, n. 8, p. 1166 – 7, 2012.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; FONTES, M.A. Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate. **Biotropica**, [*s. l.*] v. 32, n. 4b , p. 793-810, 2000.

OLIVEIRA-FILHO, A.T.; RATTER, J.A. A study of the origin of central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. **Edinb. J. Bot.**, Scotland, v. 52, p. 141–194, 1995.

OLSON, D.M.; DINERSTEIN, E.; WIKRAMANAYAKE, E.D.; BURGESS, N.D.; POWELL, G.V.N.; UNDERWOOD, E.C.; D'AMICO, J.A.; ITOUA, I.; STRAND, H.E.; MORRISON, J.C. *et al.* Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. **Bioscience**, [*s. l.*] v. 51, p. 933–938, 2001.

PELSER, P.B.; KENNEDY, A.; TEPE, E.J.; SHIDLER, J.B.; NORDESTAM, B.; KADEREIT, J.W.; WATSON, L.E. Patterns and causes of incongruence between plastid and nuclear Senecioneae (Asteraceae) phylogenies. **Amer. J. Bot.**, [*s. l.*] v. 97, n. 5, p. 856 – 873, 2010.

PENNINGTON, R. T., PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **J. Biogeography**, [*s. l.*] v. 27, p. 261–273, 2000.

PENNINGTON, R.T.; LAVIN, M.; OLIVEIRA-FILHO, A. Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, [*s. l.*] v. 40, p. 437–57, 2009.

PERES, E.A.; PINTO-DA-ROCHA, R.; LOHMANN, L.G.; MICHELANGELI, F.A.; MIYAKI, C.Y.; CARNAVAL, A.C. Patterns of Species and Lineage Diversity in the Atlantic Rainforest of Brazil. *In:* RULL, V.; CARNAVAL, A.C. (eds.). **Neotropical Diversification and Processes.** Springer, 2020.

PEZZINI, F. F.; DEXTER, K. G.; CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; KIDNER, C. A.; NICHOLIS, J. A.; QUEIROZ, L. P.; PENNINGTON, R. T. Phylogeny, and biogeography of Ceiba Mill. (Malvaceae, Bombacoideae). **Frontiers of Biogeography**, [*s. l.*] v. 13, n. 2, e49226. 2021.

PITTIER, H. F. Contributions from the United States National Herbarium. **Systematics investigations of tropical American plants.** Washington, v. 18, n. 4, p. 162, 1916.

PRADO, D.E. Seasonal dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. **Edinb. J. Bot**., Scotland, v. 57, n. 3, p. 437-461, 2000.

PRADO, D.E.; GIBBS, P.E. Patterns of Species Distribution in the Dry Seasonal Forests of South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Missouri, v. 80, n. 4, p. 902-927, 1993.

PRANCE, G. T. **Biological diversification in the tropics**. Columbia University Press: New York. 1982.

PRATES I.; RIVERA D.; RODRIGUES M.T.; CARNAVAL A.C. A mid-Pleistocene rainforest corridor enabled synchronous invasions of the Atlantic Forest by Amazonian anole lizards. **Mol. Ecol.,** [*s. l.*] v. 25, p. 5174–5186, 2016.

QGIS.ORG. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Versão 3.10, 2019. Disponível em: http://qgis.org. Acesso em 16 nov. 2022.

QIAGEN. **DNeasy Plant Pro Kit Handbook**. 2019.
Disponível em: https://www.qiagen.com/us/resources/resourcedetail?id=7f236f8b-84ba-4926-a7d8-813c91ab4a30&lang=en. Acesso em: 15 jan. 2022.

QUEIROZ, L.P. The Brazilian Caatinga: phytogeographical patterns inferred from distribution data of the Leguminosae. *In:* PENNINGTON, R.T.; LEWIS, G.P.; RATTER, J.A. (eds). **Neotropical savannas and seasonally dry forests**: **plant diversity, biogeography, and conservation.** London: CRC Press, 2006. p. 121-158.

QUEIROZ, L.P.; CARDOSO, D.; FERNANDES, M.F.F.; MORO, M.F. Diversity and Evolution of Flowering Plants of the Caatinga Domain. *In:* SILVA, J.M.C.; LEAL, I.R.; TABARELLI, M (eds). **Caatinga**: **The largest tropical dry region in South America.** *[S.l.]*: Springer, 2017.

RAMBAUT, A. **FigTre,** v.1.4.4. 2018 Disponível em:
https://github.com/rambaut/figtree/releases. Acesso em: 03 jul. 2023.

RAO V. C. Floral anatomy of some Málvales and its bearing on the affinities of families included in the order. **J. Ind. Bot. Soc**., [*s. l.*] v. 31, p. 171-203, 1952.

REE, R.H.; MOORE, B.R.; WEBB, C.O.; DONOGHUE, M.J. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. **Evolution**, v. 59, n. 11, p. 2299 – 2311, 2005.

RIZZINI, C. T. **Tratado de Fitogeografia do Brasil.** São Paulo: Huitec LTDA, 1979.

ROBYNS, A. Essai de Monographie du genre *Bombax* L. *s.l.* (Bombacaceae). **Bull. Jard. Bot. Etat**. France, v. 33. n. 1. p. 1-311, 1963.

ROHWEDER O. Das Androecium der Malvales und der ‘‘Konservatismus’’ des Leitgewebes. **Bot. Jahrb. Syst**., [*s. l.*] v. 92, p. 155–167, 1972.

RONQUIST, F. Ancestral Areas and Parsimony. **Syst. Biol.**, [*s. l.*] v. 43, n. 2, p. 267 – 274, 1994.

SABA, M.D.; ESTEVES, G.L.; SANTOS, V.J.; SANTOS, F.A.R. Morphological characterization of pollen grains of Brazilian species of Bombacoideae (Malvaceae s.l). **Acta Botanica Brasilica**, Brasil, v. 34, n. 1, p. 94 – 106, 2020.

SAFFORD, H.D. Brazilian Páramos I. Na introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. **J. Biogeography**, [*s. l.*] v. 26, p. 693-712, 1999.

SCARANO, F.R. Structure, function and floristic relathionships of plants communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, [*s. l.*] v. 90, p. 517-524, 2002.

SCHOTT, H.W.; ENDLICHER, S. **Meletemata botanica**. p. 35, 1832. Disponível em: https://www.biodiversitylibrary.org/item/89412#page/6/mode/1up. Acesso em: 15 nov. 2023.

SCHUMANN, K. Bombacaceae. *In:* C.F.P. MARTIUS; A.G. EICHLER; I. URBAN. **Flora Brasiliensis,** [*s. l.*] v. 12. Lipsiae: Monachii, 1886.

SILVA, J.M.C.; SOUSA, M.C; CASTELLETTI, C.H.M. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic forest, South America. **Glob. Ecol. Biogeogr.**, [*s. l.*] v. 13, p. 85–92, 2004.

SOUZA, V. C.; LORENZI, L. **Botânica Sistemática. Guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3ª ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, 2012.

SPLINK. **Dados e Ferramentas.** 2022. Disponível em: http://www.splink.org.br/. Acesso em: 29 mar. 2022.

STANDLEY. *Millea*. **Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser**., [*s. l.*] v. 17, p. 199, 1937.

STATTERSFIELD, A.J.; CROSBY, M.J.; LONG, A.J.; WEGE, D.C. Endemic bird areas of the world: priorities for biodiversity conservation. **BirdLife International**, Cambridge, n. 7, 1998.

SUN, Y.; SKINNER, D. Z.; LIANG, G. H. e HULBERT, S. H. Phylogenetic analysis of Sorghum and related taxa using internal transcribed spacer ribosomal DNA. **Monogr. Theor. Appl. Genet.**, [*s. l.*] v. 89, 1994.

SZUMIK, C.A.; GOLOBOFF, P.A. Areas of Endemism: An Impoved Optimality Criterion. **Syst. Biol.**, [*s. l.*] v. 53, n. 6, p. 968-977, 2004.

TAMURA, K.; NEI, M.. Estimation of the number of the nucleotide substitutions in the control region of mitochondrial DNA in humans and chimpanzés. **Mol. Biol. Evol.**, [*s. l.*] v. 10, p. 512-526, 1993.

TRIFINOPOULOS, J.; NGYUEN, L. T.; von HAESELER, A.; MINH B. Q. IQTREE web server: fast and accurate phylogenetic trees under maximum likelihood. **Nucleic Acids Research**, [*s. l.*] v. 44, n. 1, 2016.

TROPICOS.ORG. ***Pachira***. Missouri Botanical Garden. Versão 3.4.2. Disponível em: https://tropicos.org/home. Acesso em: 10 fev. 2022.

VELOSO, H.P.; RANGEL-FILHO, A.L.R.; LIMA, J.C.A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal.** Rio de Janeiro: Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, 1991.

VILHENA, D.A.; ANTONELLI, A. A new approach for identifying and delimiting biogeographical regions. **Nature communications**, [*s. l.*] vol. 6, p. 6848, 2015.

WARMING E. **A handbook of systematic botany**. 2d ed. London: Swan Sonnenschein, 1904.

WHITE, T. J.; BRUNS, T.; LEE, S.; TAYLOR, J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogentics. *In:* Innis, M.; Gelfand, D.; Snisnsky, J. T. e White T. (eds), **PCR Protocols: A Guide to methods and Applications.** San Diego: Academic Press, 1990, p. 315-322.

WHITLOCK, B.A.; BAYER, C.; BAUM, D.A. Phylogenetic relationships, and floral evolution of the Byttnerioideae (‘‘Sterculiaceae’’ or Malvaceae s.l.) based on sequences of the chloroplast gene ndhF. **Syst. Bot**., [*s. l.*] v. 26, p. 420–437, 2001.

WIENS, J.J. Missing data and the design of phylogenetic analyses. **Journal of Biomedical Informatics**, [*s. l.*] v. 39, p. 34 – 42, 2006.

WIENS, J.J. Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. **Syst. Biol.,** [*s. l.*] v. 52, n. 4, p. 528 – 538, 2003.

WIENS, J.J.; MORRIL, M.C. Missing data in phylogenetic analysis: reconciling results from simulations and empirical data. **Syst. Biol.**, [*s. l.*] v. 60, n. 5, p. 719 – 731, 2011.

YOSHIKAWA, V. N. 2019. **Estudo taxonômico e biogeográfico de Bombacoideae Burnett (Malvaceae) no Cerrado brasileiro.** 2019. Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) - Universidade de Mogi das Cruzes, Mogi das Cruzes, 2019.

YOSHIKAWA, V.N. Filogenia e biogeografia histórica do clado *Pachira* sensu lato (Bombacoideae, Malvaceae) com uma nova classificação infragenérica baseada em dados de DNA ribossomal e de cloroplasto. *In:* YOSHIKAWA, V.N. **Sistemática do clado *Pachira* Amazônico (Bombacoideae, Malvaceae) com ênfase nas espécies brasileiras.** 2023. Tese (Doutorado em Biotecnologia) - Universidade de Mogi das Cruzes, Mogi das Cruzes, 2023.

YOSHIKAWA, V.N.; ALVERSON, W.S.; DUARTE, M.C. Two new species of *Pachira* (Bombacoideae, Malvaceae) and typification of *Pachira patinoi.* **Rodriguésia**, Rio de Janeiro, v. 74, p. e00952022, 2023.

YOSHIKAWA, V.N.; SIQUEIRA, J.S; HILSDORF, A.W.S.; MORAIS, L.R.; PEZZINI, F.F.; DUARTE, M.C. Phylogeny and historic biogeography of the *Pachira* sensu lato clade (Bombacoideae, Malvaceae) with new infreageneric classification based on ribosomal and chloroplast DNA sequences. **TAXON**, in prep.

ZIZKA, A.; CARVALHO-SOBRINHO, J. G.; PENNINGTON, R. T.; QUEIROZ, L. P.; ALCANTARA, S.; BAUM. D. A.; BACON, C. D.; ANTONELLI, A. Transitions between biomes are common and directional in Bombacoideae (Malvaceae). **J. Biogeography**, [*s. l.*] v. 00, p. 01-12, 2020.