



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIO FILOGENÉTICO DE LA SECCIÓN *BARHAMIA* (KLOTZSCH)  
BAILL. DE GÉNERO *CROTON* (EUPHORBIACEAE)

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTORA EN CIENCIAS (BIOLOGÍA)**

P R E S E N T A

**M. en C. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO**

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN FRANCISCO EFRAÍN DE LUNA GARCÍA

MEXICO D. F.

NOVIEMBRE 2005



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	3
INTRODUCCIÓN .....	4
Los caracteres taxonómicos .....	5
La familia Euphorbiaceae.....	6
El género <i>Croton</i> .....	10
La sección <i>Barhamia</i> .....	15
El método filogenético .....	15
Objetivos generales .....	18
Método .....	19
Literatura citada .....	19
Apéndice 1.....	26
CAPITULO I. THE SECTIONS OF <i>CROTON</i> (EUPHORBIACEAE)	
Abstract.....	28
Introduction.....	29
Materials and methods.....	30
Selection of terminals.....	31
Character selection.....	31
Phylogenetic analysis.....	32
Results.....	32
Phylogenetic analysis.....	32
Discusión.....	33
Relationships among sections .....	33
Character evolution.....	38
Phytogeography.....	40
References.....	41
Appendix I. Included characters.....	44
Appendix II. Matriz.....	50
Appendix III. List of species included.....	54
CAPITULO II. TRICOMAS FOLIARES DE <i>CROTON</i> SECCIÓN <i>BARHAMIA</i> (EUPHORBIACEAE)	
Resumen.....	56
Abstract.....	56
Introducción.....	56
Material y Método .....	58
Resultados.....	59
Discusión y conclusiones.....	63
Literatura citada.....	65
Apéndice 1.....	68

CAPÍTULO III. ANALISIS FILOGENÉTICO DE LA SECCIÓN <i>BARHAMIA</i> (KLOTZSCH) BAILL. DEL GÉNERO <i>CROTON</i> (EUPHORBIACEAE)	
Introducción.....	70
Objetivo.....	72
Material y método.....	72
Especímenes.....	72
Obtención de caracteres.....	73
Construcción de unidades terminales.....	73
Análisis cladísticos.....	74
Caracteres analizados.....	74
Resultados.....	87
Discusión.....	89
Bibliografía citada.....	93
Apéndice I. Matriz de caracteres.....	96
Apéndice II. Especies incluidas.....	97
Apéndice 3. Ejemplares consultados.....	98
CAPÍTULO IV. <i>CROTON</i> SECCIÓN <i>BARHAMIA</i> (KLOTZSCH) BAILL. (EUPHORBIACEAE)	
Introducción.....	102
Descripción del género <i>Croton</i> .....	102
Descripción de la sección <i>Barhamia</i> .....	103
Clave de las especies incluidas en la sección <i>Barhamia</i> .....	104
Descripción de las especies.....	105
Bibliografía citada.....	124
Especie nueva de <i>Croton</i> (Euphorbiaceae) de Brasil	
Resumen.....	126
Abstract .....	126
Introducción.....	126
<i>Croton logibracteatus</i> .....	127
Discusión.....	128
Literatura citada.....	131

## RESUMEN

El género *Croton* es uno de los principales géneros dentro de las Euphorbiaceae s. s., importante por su diversidad y endemismo en zonas tropicales del mundo. Sin embargo, es considerado un género difícil y complejo, por lo que carece de estudios suficientes sobre su biología y filogenia. El trabajo de Webster es el más reciente respecto a la clasificación infragenérica del género, propone 40 secciones y admite que los límites seccionales no son claros.

En este trabajo se presenta el primer análisis filogenético de una sección del género *Croton*, usando datos morfológicos. El objetivo fue evaluar la hipótesis de monofilia de la sección *Barhamia*. Primero se exploraron las relaciones de esta sección con las 39 restantes mediante un análisis cladístico usando como grupos externos a los géneros *Mildbraedia* y *Paracroton*. Los resultados permitieron identificar como grupos hermanos de *Barhamia* a las secciones *Micranthis* y *Medea*, que forman un clado.

Posteriormente se hizo un análisis filogenético de 16 de las 18 especies que presumiblemente forman la sección *Barhamia* (grupo interno) y como grupos externos se incluyeron a las secciones *Micranthis*, *Medea* y otros grupos que botánicos anteriores habían considerado cercanos. Se integraron los datos en una matriz de 28 unidades terminales y 62 caracteres. Se exploraron caracteres morfológicos tradicionales para el género, así como de las nervaduras en hojas aclaradas y tricomas observados por medio del MEB. Los caracteres se obtuvieron de ejemplares de herbario, que se pidieron en préstamo a herbarios nacionales e internacionales.

Los resultados indican que la sección *Barhamia* incluye 11 especies distribuidas en México, Centro y Sudamérica; el resto de las especies analizadas tienen también la misma distribución. La sección incluye a *C. adenocalix*, *C. ameliae*, *C. decalobus*, *C. gackeanus*, *C. essequiboensis*, *C. glandulosepalus*, *C. leucadenius*, *C. hircinus*, *C. paucistamineus*, *C. rhexifolius* y *C. urticaefolius*. Tres de estas especies pertenecían a las secciones *Decalobium* y *Medea*. Adicionalmente, se detectaron dos especies nuevas, una de las cuales ya fue descrita como *Croton longibracteatus* (Martínez y de Luna, en prensa).

# **ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA SECCIÓN *BARHAMIA* DEL GÉNERO *CROTON* (EUPHORBIACEAE)**

## **INTRODUCCIÓN**

La sistemática es la ciencia que se encarga del estudio de la diversidad de los organismos y de las relaciones entre ellos (Simpson, 1961). Es considerada como una parte integradora de la biología, debido a que usa la información de muchas disciplinas para constituir una estructura donde puedan desarrollarse las clasificaciones (Jones, 1988).

El problema de la búsqueda de clasificaciones no artificiales es histórico. La explicación de la diversidad biológica se basa en el proceso evolutivo (Ridley, 1993). Buscar grupos naturales es buscar el patrón de la historia de la vida. La naturaleza es percibida como un arreglo jerárquico, caracterizada por grupos anidados dentro de grupos. Darwin estimó que el patrón de la diversidad orgánica debe ser arreglado de esta manera, ya que el proceso evolutivo produce grupos anidados, idea que siguen compartiendo muchos biólogos hasta nuestros días (Mayr y Bock, 2002).

Los sistemáticos construyen clasificaciones a partir de la interpretación que hacen de las similitudes que observan, lo que implica que puede existir más de un criterio de agrupamiento y varios métodos de análisis de los datos colectados. En la actualidad existen al menos tres enfoques diferentes (fenético, cladístico y evolutivo) que se diferencian por la concepción de los organismos en la naturaleza y el modo de cómo pueden ser conocidos, además de los criterios de agrupación (homologías, similitud total), el concepto de especie en el que se basan y los métodos que usan para analizar cladogramas.

Scott-Ram (1990) distingue dos posiciones entre los tres enfoques, define a evolucionistas y filogenéticos con una actitud teórica y a los fenéticos con una actitud descriptiva. Los primeros coinciden en que es posible descubrir la realidad subyacente en la naturaleza dando una explicación causal de la misma. Las hipótesis de relaciones debidas a ancestría común pueden ser expresadas en un

árbol filogenético, en el cual se encuentra implícito el tiempo. La reconstrucción de la historia es entonces posible, a partir de un tipo de similitudes especiales (homologías compartidas) las cuales reflejan las relaciones evolutivas de los organismos (Hull, 1970). A partir de esta filogenia inferida, se postula la construcción de una clasificación, la cual debe tener información teórica y proporciona alguna explicación acerca del proceso, también debe ser capaz de recuperar toda la información posible y de ser predictiva.

La sistemática filogenética busca que las clasificaciones sean el reflejo de las relaciones de los organismos y sostiene que están estrechamente relacionadas con la filogenia en una relación uno a uno, de tal manera que para cada clasificación debe existir una filogenia explícita. En este enfoque se ha tratado de evitar lo intuitivo y subjetivo, imponiendo algunos criterios metodológicos sólidos en la búsqueda de homologías y en la construcción de árboles, buscando métodos que permiten eliminar hipótesis de manera objetiva, como parsimonia y construyendo algoritmos que producen resultados eficientes y robustos.

### ***Los caracteres taxonómicos***

Los atributos de los organismos, tales como el color de las flores o la estructura del tallo, son los caracteres. Éstos tienen diferentes valores o estados y son la base empírica de la investigación filogenética (De Luna y Mishler, 1996), porque son los datos con los que se pueden reconstruir las relaciones de ancestría común entre los taxones (De Luna, 1995). La sistemática contemporánea acude a todas las fuentes de información disponibles, se exploran todos los niveles de organización de los organismos, desde caracteres morfológicos hasta moleculares. Los límites son los avances tecnológicos para obtener la información y la habilidad para analizarla.

Los sistemáticos aceptan que la diversidad biológica es resultado de la evolución y que es importante reconstruir la historia de los grupos, descubriendo la filogenia de los mismos (De Luna, 1995; Farris, 1983; Sober, 1988). En este enfoque se usan caracteres postulados como homólogos, es decir los que

presentan algún tipo de similitud debida al hecho de compartir un ancestro común. El concepto de homología es antiguo en biología y ha sido muy controvertido. Los filogeneticistas proponen varias soluciones al problema de identificación de homologías (Patterson, 1988; de Pinna, 1991; De Luna, 1995).

De manera general, los caracteres deben ser informativos, es decir, que exista mayor variación entre unidades terminales que entre individuos de la misma unidad terminal; deben ser independientes de otros caracteres tanto lógicamente como biológicamente (De Pinna, 1991; De Luna y Mishler, 1996); ser heredables y pasar el criterio de conjunción. De esta manera se establecen las homologías primarias (De Pinna, 1991). El método inferencial para evaluación de caracteres es la congruencia, la cual constituye la prueba relevante de homología.

Existen problemas que son inherentes a la naturaleza misma del carácter. Este es el caso de los caracteres llamados continuos, donde no existen los estados de carácter fácilmente distinguibles, aunque se han propuesto posibles soluciones para incluirlos en los análisis (Stevens, 1991; Rae, 1998; Wiens, 2001). Los caracteres polimórficos también han planteado problemas que se han discutido ampliamente y se han propuesto algunas salidas a los mismos (Nixon y Davis, 1991; Murphy y Doyle, 1998; Wiens, 1999; Kornet y Turner, 1999).

### ***La familia Euphorbiaceae***

La familia Euphorbiaceae es una de las mayores dentro de las angiospermas (Radcliffe-Smith, 1987; Govaerts et al. 2000). Comprende 317 géneros (Webster, 1994) y alrededor de 8100 especies (Mabberley, 1998). México tiene 50 géneros y 826 especies (Martínez *et al.*, 2002), siendo la sexta familia del país, después de Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Orchidaceae y Cactaceae (Rzedowski, 1991; Villaseñor, 2003).

En la mayoría de las clasificaciones del siglo pasado se circunscribía en el orden Euphorbiales, definido por Lindley (1836), el cual incluye cerca de 30 familias, algunas de las cuales, como Buxaceae, Callitrichaceae y Empetraceae, han sido ubicadas dentro de otros órdenes (Webster, 1987).

En el primer tratamiento de las Euphorbiaceae (Adanson, 1763) se



enumeraron 32 géneros, incluyendo dentro de la misma a los géneros *Buxus*, *Carica*, *Cissampelos*, *Clusia*, *Cupania* y *Hernandia*, todos ubicados actualmente dentro de otras familias. Este autor hizo una propuesta de división infrafamiliar en dos secciones, basándose en la connación de los estambres.

Antoine Laurent de Jussieu (1789) admite 86 géneros en Euphorbiaceae, en los que se incluyen tres géneros de Buxaceae y los géneros *Lacistema* y *Xylosma* (Flacourtiaceae), basándose en la morfología del estilo. Posteriormente, en 1824, divide a las Euphorbiaceae en seis secciones, basándose en caracteres como número de óvulos, inserción de los estambres, presencia de pétalos y tipo de inflorescencia, las cuales fueron reconocidas y nombradas después como tribus por Dumortier (1829) y Bartling (1830). De esta manera, la clasificación comprendía seis tribus: Acalypheae, Buxaeae, Euphorbieae, Hippomaneae, Phyllantheae y Ricineae; esta propuesta ha servido de base para las clasificaciones posteriores.

Pax (1890) divide a la familia en dos subfamilias: Phyllanthoideae y Crotonoideae, basándose en el número de óvulos por lóculo. Müller (1866) y Bentham (1880) no reconocen subfamilias, pero usan el mismo carácter para definir tribus.

Baillon (1858) intenta establecer grupos “naturales”, creando nuevos géneros y secciones; además redefine a la familia excluyendo a las Buxaceae. Klotzsch (1859, 1860) trata a las Euphorbiaceae como un orden, dividido en seis familias: Euphorbiaceae (*sensu stricto*), Peraceae, Acalyphaceae, Buxaceae, Phyllanthaceae y Antidesmaceae.

Grisebach (1859, 1860) discute los criterios anteriores de las clasificaciones infrafamiliares y propone una nueva, reteniendo a la tribu Buxaeae en la familia y colocando a todos los taxones uniovulados en la tribu Crotonaeae con siete subtribus: Acalypheae, Ditaxideae, Euphorbieae, Eucrotoneae, Hippomaneae, Jatrophaeae y Ricineae, incluyendo juntas a algunas que actualmente se consideran pertenecientes a diferentes subfamilias.

La clasificación de Müller (1865, 1866) reconoce dos series: Stenolobeae y Platyllobeae, definidas a partir de la forma del embrión, que aunque aceptada por

Bentham (1878) y Pax (1931), ha sido criticada por producir asociaciones de géneros que no se consideran naturales. Propone 10 tribus caracterizadas por el número de óvulos, la vernación del cáliz y la orientación de las anteras en el botón. Las subtribus se basan en la presencia de un involucro o de pétalos, la posición de la inserción de los estambres y los caracteres del disco.

Pax (1924) publica su clasificación considerando caracteres anatómicos, proponiendo dos subfamilias: Phyllanthoideae, que incluye a todos los taxones biovulados y Crotonoideae que presenta a los taxones uniovulados. La segunda subfamilia la divide en las supertribus Acalyphoideae e Hippomanoideae, definidas en función de la presencia de laticíferos articulados y no articulados. Su propuesta final de clasificación es publicada en 1931.

Hutchinson (1969) se enfoca al problema de la delimitación de la familia, concluyendo que se puede reconocer una serie de familias pequeñas relacionadas con las Euphorbiaceae: Androstachydaceae, Bischofiaceae, Hymenocardiaceae, Pandaceae, Peraceae, Picrodendraceae, Stilaginaceae y Uapacaceae; esta posición ha sido discutida por Airy Shaw (1965, 1966) y Webster (1967, 1975, 1994).

Webster (1975) propone cinco subfamilias, las cuales son retomadas en su clasificación de 1994 y por Radcliffe-Smith (2001): Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoidae, Crotonoidae y Euphorbioidae. Actualmente los análisis filogenéticos basados en secuencias de DNA (Soltis *et al.* 2000, Savolainen *et al.*, 2002) no apoyan la monofilia de la familia como tradicionalmente definida, y las especies de Euphorbiaceae *s. l.* se clasificaron en cuatro familias: Euphorbiaceae *s. s.*, Phyllanthaceae, Picrodendraceae y Putranjivaceae. La primera incluye a los grupos uniovulados, es decir a las subfamilias Acalyphoidae, Crotonoidae y Euphorbioidae, mientras que los grupos biovulados conforman dos familias donde los miembros de las Phyllanthoideae componen a las Phyllanthaceae y los de Oldfieldioideae a las Picrodendraceae. Un grupo de géneros, entre ellos *Drypetes* y *Putranjiva*, que producen metabolitos que contienen aceite de mostaza, constituyen Putranjivaceae (APGII, 2003).

Actualmente la familia Euphorbiaceae *s. l.* es considerada polifilética

(Chase et al., 1993), sus especies se han segregado en cinco familias: Putranjivaceae, Phyllanthaceae, Picrodendraceae, Euphorbiaceae s. s. y Pandaceae (tribu Galearieae de la subfamilia Acalyphoideae), las tres primera con dos óvulos por lóculo y las dos últimas con un óvulo por lóculo (Wurdak, 2004). Todas estas familias se ubican dentro de las Eudicotiledoneas, en un clado altamente heterogéneo denominado Rosidae I, dentro del orden Malpighiales, formando un subclado con Celastrales y Oxalidales. El orden Malpighiales es un clado fuertemente apoyado, en donde se encuentra las Euphorbiaceae s.s. junto con otras 27 familias (Soltis et al. 2000). Sin embargo, Euphorbiaceae no presenta asociaciones altamente apoyadas con otras familias de Malpighiales (Savolainen et al., 2000; Soltis et al., 2003; Davis y Chase, 2004).

Como puede observarse han existido una serie de discusiones en cuanto a su delimitación y a las familias con las que se encuentran relacionadas. En síntesis, aunque se han propuesto muchas clasificaciones para las Euphorbiaceae, quienes han contribuido significativamente a su entendimiento han sido A. de Jussieu (1824), quien describió varios géneros, y Johannes Müller (Müeller-Argoviensis) (1866), quien hizo la primera clasificación detallada incluyendo subfamilias, tribus y subtribus. Trabajos posteriores (Bentham, 1878; Pax y Hoffman, 1924, 1931; Webster, 1975, 1994; Radcliffe-Smith, 2001; APGII, 2003) han propuesto diferentes clasificaciones que retoman, de manera general, muchas de las ideas de Jussieu y Müller.

Webster (1994) y Radcliffe-Smith (2001) concuerdan en muchos aspectos; sin embargo, todavía discuten el número de tribus, subtribus, géneros y especies que deben incluirse dentro de las subfamilias (ahora familias), dando idea de que las relaciones dentro de los grupos todavía necesitan trabajo y los estudios filogenéticos podrían apoyar algunas hipótesis o refutarlas.

Las Euphorbiaceae son importantes desde el punto de vista económico, porque muchas de sus especies se usan como plantas ornamentales, fuentes de caucho, precursores químicos, lubricantes y compuestos medicinales (Rizk, 1987). Se han extraído diferentes compuestos químicos de miembros de la familia: alcaloides, glicósidos cianogénicos, terpenos, glucosinalatos, lípidos y taninos

(Seigler, 1994). Algunos de éstos, sobre todo alcaloides y terpenos, se han hipotetizado como útiles dentro de la sistemática, para el reconocimiento de algunos grupos (Rizk, 1987; Seigler, 1994).

Es una familia de gran interés taxonómico también, ya que es altamente diversa morfológicamente y químicamente, lo que la hace potencialmente importante desde el punto de vista farmacológico. Por otro lado, está ampliamente distribuida en los trópicos de la tierra, incluyendo zonas áridas, donde adoptan estrategias parecidas a las de las Cactaceae, como se observa en muchas euforbias africanas.

### **El género *Croton***

El género *Croton* ha sido circunscrito consistentemente dentro de Euphorbiaceae s. s. y es considerado como uno de sus géneros más diversos, junto con *Euphorbia* y *Phyllanthus*. Pertenece a la subfamilia Crotonoideae, la cual tiene 2400 especies distribuidas en 67 géneros y 12 tribus (Webster, 1994), donde casi la mitad de las especies pertenecen a este género, seguido por los géneros *Jatropha* y *Manihot*. La subfamilia se ha reconocido por la arquitectura de la exina del polen, el cual generalmente es inaperturado (Nowicke, 1994). Se incluye dentro de la tribu Crotoneae (Webster, 1994), junto con los géneros *Mildbraedia* (africano), *Fahrenheitia* (asiático) y *Moacroton* (cubano). Se distingue principalmente por los filamentos inflexos en el botón, además de tener laticíferos no articulados con látex claro, rojo o amarillo, indumento de tricomas estrellados o lepidotos, flores pistiladas generalmente con los pétalos reducidos o ausentes, excepto en la sección *Eluteria* que los presenta bien desarrollados y las semillas con carúncula.

Pax y Hoffman (1931) estimaron 600 especies; y Croizat (1940) 1000, 650 de las cuales se encuentran en América, 65 en África, 110 en Madagascar, 65 en la India y sur de Asia y 30 en Malasia, Australia y Oceanía. Webster (1994) calcula alrededor de 800 especies, Mabberley (1998) anota 750 y Govaerts *et al.* (2000) 1253. Es común encontrar especies que se encuentran distribuidas ampliamente como *C. glandulosus* L. y *C. punctatus* L., siendo más frecuente encontrarlas con

distribución más o menos restringida, como *C. malvaviscifolius* Lundell de la península de Yucatán o *C. adpersus* Benth del occidente y centro de México.

Las clasificaciones infragenéricas principales son las propuestas por Müller (1866), quien divide al género en 10 secciones, basándose principalmente en la presencia o ausencia de pétalos en las flores estaminadas y pistiladas, número de sépalos, características de las inflorescencias, grado de bifurcación de los estilos y tricomas del receptáculo. Pax y Hoffman (1931) retoman esta posición y sólo cambian los niveles de las categorías (apéndice 1). Webster (1994) critica el uso de caracteres de la flor en la delimitación de las secciones; piensa que la clasificación de Müller (1866) es artificial y discute la conveniencia de tomar en cuenta caracteres como los tipos de tricomas y glándulas, los cuales muestran una gran diversidad (Webster *et al.*, 1996). Construye su clasificación seccional tomando en cuenta las diferencias en el tipo de tricoma, la filotaxia, las glándulas de las hojas, las estípulas, las bracteolas, la presencia o no de címulas bisexuales, el número y tamaño de los sépalos de ambas flores, la ramificación de los estilos y el grado de reducción de los pétalos en las flores pistiladas. Originalmente Webster (1975), acepta la circunscripción clásica del género, que considera a *Eremocarpus* y *Crotonopsis* como géneros diferentes. En 1992 los incluye como secciones de *Croton* porque considera que no tienen suficientes diferencias. Al género *Julocroton* lo incluye como una sección de *Croton* en 1967.

Las especies del género *Croton* pueden ser hierbas, arbustos, árboles y lianas. La mayoría son arbustos; los árboles son menos frecuentes y se desarrollan en zonas relativamente conservadas. Las hierbas anuales son pocas y los sufrútices y las hierbas perennes son un poco más comunes que las anteriores. Las trepadoras son escasas, sólo se conocen *Croton adscendens* y *C. pullei* de la selva del Amazonas con esta forma de vida (Secco y Rosa, 1992).

El indumento varía ampliamente de especie a especie y en las diferentes estructuras de una misma planta. La mayoría de las especies presentan pelos estrellados, dentro de los cuales existe gran variedad de número y tamaño de radios; otras presentan tricomas con todos los radios adpresos y unidos en diferentes grados formando una escama, como *Croton schiedeanus*. Unos y otros

pueden tener el radio central alargado (porrecto), como *C. hirtus*; otros más pierden todos los radios laterales en la madurez, dejando sólo el radio central y dando la impresión de ser un pelo simple, como sucede en *C. lobatus*. No es raro que los pelos del haz y del envés de las hojas sean diferentes entre sí, tanto en número de radios como en la densidad con que se presentan.

Las hojas presentan una gran variación en forma, tamaño y textura, en las bases, márgenes y ápices. Generalmente son simples, enteras, simétricas, alternas y pecioladas. La presencia de glándulas (estipitadas o no), de diferentes formas y tamaños en el margen (más común en hojas dentadas o crenadas) y en la unión con el pecíolo, ya sean adaxiales, marginales o abaxiales, son importantes para separar especies. Menos frecuentemente pueden encontrarse glándulas en la lámina de la hoja, que se observan a simple vista, como en el caso de *Croton smithianus*.

Las estípulas son estructuras sumamente variables dentro del género, tanto en la forma como en la persistencia de las mismas. Algunas especies se han diferenciado, fundamentalmente, con base en este carácter, como *Croton axillaris* que presenta estípulas lineares y *C. alamosanus* que presenta estípulas foliáceas en la base, aunque el resto de la morfología es muy similar y a simple vista parecen iguales. Las estípulas pueden ser enteras o dentadas y tener glándulas o no.

Las inflorescencias son generalmente racimos bisexuales, terminales, ocasionalmente axilares (sección *Eluteria*), con címulas usualmente unisexuales en cada nudo, las pistiladas en los nudos proximales y las estaminadas en los nudos distales. En ocasiones, las címulas pueden ser bisexuales (secciones *Corylocroton*, *Cyclostigma*). Algunas especies monoicas pueden presentar inflorescencias unisexuales como respuesta a las condiciones ambientales como sucede en *Croton suberosus* (Domínguez y Bullock, 1989) induciendo a pensar que se trata de una especie dioica.

Las brácteas se pueden distinguir en pocas especies, sin embargo, las bractéolas son típicas en el género y pueden ser unifloras o multifloras,

dependiendo de la especie. Difieren en forma y tamaño, en grado de pelosidad y en la presencia de glándulas en la base o en el margen.

Las flores estaminadas son blancas o blanquecinas, rara vez de otro color; corta o largamente pediceladas. Presentan generalmente cinco sépalos y cinco pétalos, ocasionalmente éstos últimos ausentes (sección *Drepadenium*). El número de estambres va desde 6 hasta 150, los filamentos pueden ser pubescentes o no. Las anteras son generalmente elipsoides y de dehiscencia longitudinal. Algunas especies presentan el conectivo y los filamentos con gran cantidad de pequeñas glándulas esféricas. El receptáculo es peloso, sólo glabro en la sección *Astraea*.

El polen es de tipo crotonoide, característico de la subfamilia Crotonoideae, con una sexina formada por excrecencias arregladas regularmente, triangulares o más o menos circulares en sección cruzada, no aperturado y esferoidal (Nowicke, 1994).

Las flores pistiladas presentan un perianto que varía en cuanto al número, simetría y desarrollo de sus partes; Müller (1865) usó estos caracteres como base de su clasificación infragenérica. Los sépalos comúnmente son cinco, sin embargo en algunas especies pueden ser cuatro o hasta 10; pueden ser imbricados, o valvados, estos últimos pueden ser reduplicados o no. Algunas veces presentan glándulas en toda la superficie abaxial o en el margen. Los sépalos pueden ser iguales, subiguales o marcadamente desiguales entre sí (sección *Julocroton*). Los pétalos pueden estar bien desarrollados (sección *Eluteria*), mientras que en otros grupos están completamente ausentes. Los estilos son generalmente tres, ocasionalmente uno (sección *Eremocarpus*), alargados y bifurcados, en ocasiones cada rama del estilo se bifurca más veces, dando lugar a nueve, doce o más estigmas; los estigmas son generalmente filiformes o lineados.

El fruto es generalmente una cápsula dehiscente, rara vez indehiscente (sección *Eremocarpus*), con seis líneas de dehiscencia, que al abrirse presenta una columela más o menos persistente. La forma puede ser perfectamente esférica o rolliza y aplanada en los extremos; en ocasiones presenta tres lóbulos

bien definidos; el tamaño varía ampliamente. La calidad y cantidad de indumento del fruto es variable; existen cápsulas glabras (*Croton campechianus*), lepidotas (*C. arboreus*) o pelosas (*C. francoanus*). La persistencia del cáliz en el fruto también es variable.

La semilla es generalmente escaraboidea, de diferente tamaño, color, textura y ornamentación. Tiene una carúncula conspicua, que varía en forma y color.

En América se encuentran 33 de 40 secciones (Webster, 1993). Cuatro especies se encuentran ampliamente distribuidas desde el sur de Estados Unidos hasta Brasil, *Croton argenteus* L., *C. lobatus* L., *C. hirtus* L'Her y *C. glandulosus* L., de las secciones *Julocroton*, *Astraea* y *Geiseleria*. Todas son hierbas que prefieren suelos arenosos y generalmente altitudes menores de 1000 m.

El género *Croton* está distribuido en las zonas tropicales y subtropicales del mundo. Está representado en México por 25 secciones y 126 especies, lo que representa el 62.5 % y 10.3 % respectivamente del número total mundial. La sección más diversa en la República Mexicana es *Velamea* con 38 especies, seguida de *Eluteria* (10), *Cascarilla* (10) y *Adenophyllum* (9). Se encuentran en todos los diferentes tipos de vegetación del país, aunque prefieren el bosque tropical caducifolio (65 especies), el bosque tropical subcaducifolio (40) y el matorral xerófilo (34), poniendo de manifiesto su afinidad tropical. En México el endemismo es alto (51.58 %). Comparte el mayor número de especies con Centroamérica y el sur de Estados Unidos. Los estados más ricos en especies son Veracruz (44), Oaxaca (40), Chiapas (36) y Jalisco (32). Predominan los arbustos (69.8 %), seguidos de las hierbas (18.2 %) y los árboles (11.9 %).

La variabilidad del género hace difícil establecer límites precisos en las clasificaciones infragenéricas e identificar especies, lo que se refleja en la última propuesta formal (Webster, 1993) y hace necesario explorar grupos y caracteres buscando entenderlos y construir una clasificación confiable y predictiva.



### **La sección *Barhamia***

La sección *Barhamia* fue propuesta por Klotzsch (1853) y retomada por Baillon (1858) y Webster (1993); sin embargo no es considerada como tal en las clasificaciones de Müller (1865, 1866) y Pax y Hoffman (1931) (apéndice 1).

Es una sección americana de 18 especies, que se distribuyen de México a Brasil, presentan características interesantes como hojas dentadas, estípulas lobadas, a veces glandulares, de 5 a 16 estambres y flores pistiladas con los sépalos glandulares, además de estilos divididos varias veces. Estos atributos son compartidos con otras secciones lo que hace difícil la delimitación de las secciones del género, sin poder establecer límites claros, de tal manera que muchas especies tienen características compartidas entre dos o más secciones.

He trabajado a la familia Euphorbiaceae y en particular al género *Croton* desde hace más de una década, desde el punto de vista florístico y taxonómico, intentando entender las relaciones entre los grupos y entre las especies. Por esta razón en este trabajo se exploran, primero, las relaciones de las secciones buscando detectar los grupos hermanos de *Barhamia*, que es una sección interesante por sus características morfológicas y que por el número de especies es un grupo manejable para comenzar a explorar las relaciones de las secciones dentro de *Croton*. Se busca establecer si dicha sección es un grupo monofilético y qué especies quedan contenidas en este taxón. Se plantea una estrategia a largo plazo a partir del análisis preliminar del género donde se analicen sucesivamente cada una de las secciones propuestas, incluyendo progresivamente un mayor número de especies, hasta entender al género desde dentro y proponer una clasificación confiable.

### **El método filogenético**

Una meta importante en el quehacer taxonómico es entender la historia de los grupos de organismos, lo que implica establecer las relaciones filogenéticas entre ellos y a partir de las mismas, producir clasificaciones, además de hacer estudios biogeográficos. La producción de hipótesis filogenéticas y la elección de las mejores se vuelve entonces prioritario. En este sentido han existido avances

importantes en todos los pasos involucrados en esta tarea, desde la selección y análisis de caracteres hasta la obtención y selección de topologías óptimas y la producción de clasificaciones confiables.

El primer paso dentro de un análisis filogenético es la selección del grupo de estudio, el cual se presume monofilético (Stevens, 1991). En este muestreo del grupo a estudiar, no existen métodos ontológica y epistemológicamente robustos para llevar a cabo la selección y generalmente se hace dependiendo de los problemas que plantean los diferentes taxones, de los objetivos planteados y el interés y conocimiento que se tenga de un grupo determinado.

Una vez establecido el grupo, se inicia el análisis de los caracteres y la elaboración de una matriz de datos. Esta etapa es considerada como la más importante dentro de este tipo de estudios, ya que en este momento se establecen los estados de carácter (Bower y Schwaroch, 1996) y las hipótesis de homología primaria (De Pinna, 1991).

La búsqueda de árboles filogenéticos, tratando de encontrar el que explique mejor la distribución de los caracteres, maximizando su capacidad explicativa, con el menor número de hipótesis *ad hoc* (Farris, 1983), es el paso siguiente. En esta etapa es necesario escoger un modelo de cambio entre estados para elegir una hipótesis en el universo de hipótesis alternativas. Los modelos pueden ser probabilísticos o de parsimonia (de Luna et al., 2005). En este trabajo se escogió el método de parsimonia a nivel inferencial, donde se elige la explicación más sencilla (Sober, 1988), a través de algoritmos de parsimonia, por medio de los cuales se encuentran los árboles más cortos (Kitching *et al.*, 1998; Wiley *et al.*, 1991). En esta fase se cuenta con el auxilio de equipos y programas de cómputo, existiendo varios tipos de búsqueda (exhaustivo, *Branch and Bound* y heurístico), cuya aplicación y límites depende principalmente del número de unidades terminales, aunque se han ideado diversas estrategias de búsqueda para matrices grandes (Soltis y Soltis, 1996; Goloboff, 1999; Nixon, 1999).

Un factor implícito en la filogenia de los organismos es el tiempo y por tanto, es importante describir la secuencia de cambios, sobre todo cuando se analiza la evolución de los mismos. Esto lleva a la necesidad de incluir hipótesis de polaridad

para establecer la dirección temporal de la transformación de caracteres. Tal polarización determina la relación de apomorfia y plesiomorfía entre los estados, de tal manera que el concepto de polaridad depende del concepto de homología transformacional. Existe una conexión lógica entre orientar árboles y polarizar caracteres, ya que un árbol orientado tiene dimensión temporal relativa y las ramas del mismo la adquieren al mismo tiempo, es decir los caracteres se polarizan (Keller, 1998).

Generalmente no se obtiene sólo un árbol más parsimonioso dentro de los análisis. En este caso el procedimiento más común es tratar de reconocer los clados que permanecen en todos los árboles elaborando consensos, ya sean estrictos o de mayoría, que muestran los grupos que se conservan en todos o más del 50 % de los mismos (Kitching *et al.*, 1998).

Una vez obtenidos los grupos monofiléticos se puede evaluar la confiabilidad de las hipótesis obtenidas. Si los datos son buenos portadores de información histórica (señal filogenético) es posible obtener la mejor hipótesis que explique las relaciones de los grupos, concluyendo que la matriz no es producto del azar (Kitching *et al.*, 1998). El contenido de esta “señal” se puede medir analizando la forma de la curva de distribución de los árboles (“Skewness test” [g1], Huelsenbeck, 1991) o comparando la probabilidad de permutación de la cola (“Permutation Test Probability” [PTP], Faith y Cranston, 1991), entre otros métodos. Otro tipo de evaluaciones que suelen hacerse, son las que miden el número de pasos para colapsar una rama, como el “valor de Bremer” (Bremer, 1988) y las que miden la robustez de los clados como *Bootstrap* (remuestreo con remplazo) (Felsenstein, 1985) o *Jackknife* (remuestreo sin remplazo) (Farris *et al.*, 1996). Diversos índices describen la manera como los datos se ajustan al cladograma obtenido, midiendo la proporción homología-homoplasia, entre ellos se encuentran los índices de consistencia y retención (Kitching *et al.*, 1998).

Además de los métodos de parsimonia para obtener y seleccionar topologías, se tienen el método de máxima verosimilitud que busca el árbol que maximice la probabilidad de observar los datos y el de probabilidad bayesiana que busca el árbol que maximice la probabilidad de observar el árbol (y modelo) dados

los datos. Se ha considerado que tienen un punto de vista filosófico diferente (Sidall y Kluge, 1997), con un enfoque de “verificabilidad”, a diferencia de los de parsimonia que se construyen bajo un enfoque de “falsabilidad” (de Luna *et al.*, 2005).

Las clasificaciones son representaciones de la diversidad biológica y en el transcurso de la historia de la ciencia han cambiado de acuerdo con las diferentes filosofías del momento (Kraus, 2004). Clasificar consiste en agrupar a los organismos en especies y éstas en otros grupos cada vez más inclusivos (de Luna *et al.*, 2005). Se puede clasificar sobre diferentes principios (Mayr y Bock, 2002); el criterio de agrupación es la descendencia común, es decir tener el mismo linaje, para saber esto, es importante entender la historia de los grupos y la manera como se relacionan entre sí, construyendo filogenias (de Luna *et al.*, 2005), a partir de las cuales se edifican las clasificaciones (Kraus, 2004). La elaboración de clasificaciones es la última etapa de los análisis filogenéticos y un proceso ampliamente discutido, sobre todo desde el punto de vista epistemológico (Mayr y Bock, 2002; Härlin, 2003; Keller *et al.*, 2003; Kraus, 2004).

### **OBJETIVOS GENERALES**

- 1) Elaborar un análisis filogenético de las 40 secciones del género *Croton*. Este análisis podrá determinar las relaciones de *Barhamia*. De este modo se seleccionarán grupos externos potenciales para el análisis sobre I) el apoyo de *Barhamia* como grupo monofilético y II) las relaciones entre especies dentro de la sección.
- 2) Realizar un análisis filogenético, usando caracteres morfológicos. Reconocer la estructura de grupos monofiléticos y decidir cuantas especies tiene la sección *Barhamia* del género *Croton*. Esto permitirá reconocer un grupo monofilético al que pueda aplicarse el nombre de “sección *Barhamia*” y responder a la pregunta ¿Cuántas especies existen que puedan ser incluidas en la sección *Barhamia*?
- 3) Hacer un tratamiento taxonómico para las especies de la sección *Barhamia*, basado en las agrupaciones detectadas en el análisis.

## MÉTODO

Se obtuvieron 1130 ejemplares de las especies disponibles de la sección *Barhamia* y de las otras secciones incluidas en herbarios nacionales (MEXU, FCME, CHAPA, XAL y CICY), de Sudamérica, de los Estados Unidos de América (R, RB, UB, SP, MO, F, MICH, NY, CAS) y de Europa (P, G), de estos últimos se solicitaron los tipos, obteniéndose al menos fotografías. Se obtuvieron 250 muestras en préstamo y se revisaron alrededor de 880 especímenes de los herbarios nacionales. Se definieron y analizaron los caracteres morfológicos tanto vegetativos como florales usados dentro del género, con los cuales se construyó una matriz de datos. Con estos datos se hizo un análisis filogenético preliminar donde las unidades terminales fueron las secciones del género, con objeto de definir los grupos cercanos a la sección *Barhamia*. Se usó PAUP 4b10. Se evaluó el apoyo de los clados y se discutieron las relaciones que se obtuvieron.

Para el análisis de la sección *Barhamia* se exploraron caracteres morfológicos vegetativos para lo cual se aclararon hojas (Dilcher, 1974), para analizar patrones de venación y se usó el microscopio electrónico de barrido para obtener información sobre las características de la superficie de la hoja, como glándulas, tricomas y ceras. Se analizó cada uno de los caracteres, se codificaron los estados de carácter y se construyó una matriz de datos de las especies incluidas dentro de la sección. Se llevaron a cabo los análisis y se obtuvieron los árboles más cortos, se evaluó el apoyo de los clados y se analizaron los resultados. Por último, se formularon las descripciones de las especies que pertenecen a la sección y se construyó una clave para identificarlas.

## LITERATURA CITADA

- Adanson, M. 1763. *Familles des Plantes*. Paris. 1165 p.
- Airy-Shaw, H. K. 1965. Notes on Malaysian and other Asiatic Euphorbiaceae. *Kew Bulletin* 19: 299-328.
- Airy-Shaw, H. K. 1966. Notes on Malaysian and other Asiatic Euphorbiaceae. *Kew Bulletin* 20: 25-49.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). 2003. An update of the Angiosperm

- Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-346.
- Baillon, H. 1858. *Etude générale du Groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson, Paris. 684 pp.
- Bartling, F. G. 1830. *Ordines Naturales Plantarum Eorumque Characteres et Affinitates Adjecta Generum Enumeratione*. Dietrich. 498 pp.
- Bentham, G. 1878. Notes on Euphorbiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 17: 185-267.
- Bentham, G. 1880. *Euphorbiaceae*. En: G. Bentham y J. D. Hooker (eds.), *Genera Plantarum*. Vol. 3, London. 459 pp.
- Bower, A. V. Z. y V. Schwaroch, 1996. Three steps of homology assessment. *Cladistics* 12: 265-272.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10:295-304.
- Chase, M. W. 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcl*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 528-580.
- Croizat, L. 1940. Thirty-five new species of American *Croton*. *Journal of the Arnold Arboretum* 21: 78-107.
- Davis, C. C., M. W. Chase. 2004. Elatinaceae are sister to Malpighiaceae; Pteridaceae belong to Saxifragales. *American Journal of Botany* 91: 262-273.
- De Jussieu, A. 1824. *De Euphorbiacearum Generibus Medicisque Earumdem Viribus Tentamen*, Paris. 1-118.
- De Jussieu, A. L. 1789. *Genera Plantarum Secundum Ordines Naturales Disposita*, Paris. 489 pp.
- De Luna, E. 1995. Bases filosóficas de los análisis cladísticos para la investigación taxonómica. *Acta Botánica Mexicana* 33: 63-79.
- De Luna, E. y B. D. Mishler. 1996. El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 131-146.
- De Luna, E., J. A. Guerrero y T. Chew-Taracena. 2005. Sistemática Biológica: avances y direcciones futuras en la teoría y los métodos de la reconstrucción

- filogenético. *Hidrobiológica* 15: 1-19.
- De Pinna, 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- Domínguez, C. A. y S. H. Bullock. 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Rev. Biol. Trop.* 37:1-10.
- Dumortier, B. C. J. 1829. *Analyse des Familles des Plantes*. Tournai: Casterman.
- Faith, D. P. y P. S. Cranston. 1991. Could a cladogram this short have arisen by chance alone? On permutation tests for cladistic structure. *Cladistics* 7: 1-28.
- Farris, J. S. 1983. *The logical basis of phylogenetic analysis*. En: Platnick, N. I. y V. A. Funk (eds.) *Advances in cladistics*. Vol. 2. Columbia University Press, New York. 218 pp.
- Farris, J. S., V. A. Albert, M. Källersjö, D. Lipscomb y A. G. Kluge. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighborjoining. *Cladistics* 12:99-124.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Goloboff, P. 1999. Analysing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. *Cladistics* 15: 415-428.
- Govaerts, R., D. Frodin y A. Radcliffe-Smith. 2000. *World checklist and bibliography of Euphorbiaceae*. Kew, Inglaterra. 2: 417-536.
- Grisebach, A. 1859. Euphorbiaceae. En *Flora of the British West Indian Islands* 31-54. London.
- Grisebach, A. 1860. Erläuterungen ausgewählter Pflanzen des Tropischen Amerikas. *Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen* 9: 3-58.
- Härlin, M. 2003. On the relationship between content, ancestor, and ancestry in phylogenetic nomenclature. *Cladistics* 19: 144-147.
- Huelsenbeck, J. P. 1991. Tree-length skewness: an indicator of phylogenetic information. *Systematic Zoology* 40: 257-270.
- Hull, D. L. 1970. Contemporary systematic philosophies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 19-54
- Jones, D. L. 1988. *Sistemática Vegetal*. McGraw Hill, México. 536 pp.

- Keller, R. A. 1998. *Bases metodológicas del uso de grupo externo en los análisis cladísticos*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 80 pp.
- Keller, R. A., R. N. Boyd et Q. D. Wheeler. 2003. The illogical basis of pylogenetic nomenclature. *The Botanical Review* 69: 93-110.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humpries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics*. Oxford University Press, Oxford. 228 pp.
- Kornet, D. y H. Turner. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 48: 365-379.
- Kraus, O. 2004. Phylogeny, classification and nomenclature: a reply to F. Pleijel and G. W. Rouse. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 159-161.
- Mabberley, D. J. 1998. *The Plant-Book*. Cambridge, University Press. 858 pp.
- Mayr, E. y V. Bock. 2002. Classifications and other ordering systems. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 40: 169-194.
- Martínez, M., J. Jiménez, R. Cruz, E. Juárez, R. García, A. Cervantes y R. Mejía. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Botánica* 73: 155-283.
- Müller, J. 1966. *Croton*: En: Candolle, A. P. (ed.), *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetalis*, Paris.15: 511-708.
- Murphy, R. y K. D. Doyle. 1998. Phylophenetics frequencies and polymorphyc characters in genealogical estimation. *Systematic Biology* 47: 737-755.
- Nixon, K. y J. Davis. 1991. Polymorphic taxa, missing values and cladistic analysis. *Cladistics*. 7 233–241.
- Nixon, K. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. *Cladistics* 15: 407-414.
- Nowicke, J. 1994. A palynological study of Crotonoideae (Euphorbiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 245-269.
- Patterson, C. 1988. Homology in classical and molecular biology. *Molecular Biology and Evolution* 5: 603-625.



- Pax, F. 1890. Euphorbiaceae. En: Engler, A. (ed.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Erste Auflage*, Leipzig 3: 1-119.
- Pax, F. y K. Hoffman, 1924. *Joannesieae*. En: Die Phylogenie der Euphorbiaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 59: 129-182.
- Pax, F. y K. Hoffman, 1931. *Crotoneae*. En: Engler A. y K. Plantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage*, Leipzig. Pp. 83-88.
- Pax, F. y K. Hoffman, 1931. *Croton, Julocroton, Crotonopsis, Eremocarpus*. En A. Engler (ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien, 2. Aufl.*, 19c: 83-88.
- Radcliffe-Smith, A. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. Royal Botanic Gardens, Kew. England. 455 pp.
- Rae, T. C. 1998. The logical basis for the use of continuous characters in phylogenetic systematics. *Cladistics* 14: 221-228.
- Ridley, M. 1993. *Evolution*. Blackwell Science, Oxford. 670 pp.
- Rizsk, A. M. 1987. The chemical constituents and economic plants of the Euphorbiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 293-326.
- Rzedowski, J. 1991. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación análitica preliminar. *Acta Botánica Mexicana*. 15: 47-64.
- Savolainen, V., M. F. Fay, D. C. Albach, A. Backlund, M. van der Bank, K. M. Cameron, S. A. Johnson, M. D. Lledó, J.-C. Pintaud, M. Powell, M. C. Sheahan, D. E. Soltis, P. S. Soltis, P. Weston, W. M. Whitten, K. J. Wurdack y M. W. Chase. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on *rbcl* gene sequences. *Kew Bulletin* 55: 257-309.
- Savolainen, W. H. Hahn, S. B. Hoot, M. F. Fay, M. Axtell, S. M. Swensen, L. M. Prince, W. J. Kress, K. C. Nixon y J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcl*, and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.
- Scott-Ram, N. R. 1990. *Transformed cladistics, taxonomy and evolution*. Cambridge University Press, New York. 238 pp.
- Secco, R. y N. A. Rosa. 1992. *Croton ascendens* (Euphorbiaceae), a new liana from Eastern Amazonas. *Novon* 2: 252-254.

- Seigler, D. 1994. Phytochemistry and systematics of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 380-401.
- Siddall, M. E. y A. G. Kluge. 1997. Probabilism and phylogenetic inference. *Cladistics* 13: 313-336.
- Simpson, G. G. 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press, New York. 247 pp.
- Sober, E. 1988. *Reconstructing The Past: Parsimony, Evolution, and Inference*. MIT Press, Cambridge, Massachusetts. 265 pp.
- Soltis, D. y P. Soltis. 1996. Phylogenetic analysis of large molecular data sets. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 59: 99-113.
- Soltis, D. E., A. E. Senter, M. Zanis, S. Kim, J. D. Thompson, P. S. Soltis, L. P. Ronse De Craene, P. K. Endress y J. S. Farris. 2003. Gunnerales are sister to other core eudicots: implications for the evolution of pentamery. *American Journal of Botany* 90: 461-470.
- Soltis, D. E., P. S. Soltis, M. W. Chase, M. E. Mort, D. C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W. Hahn, S. Hoot, M. Fay, M. Axtell, S. Swensen, K. Nixon, y J. S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from a combined data set of 18S rDNA, *rbcL* and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-361.
- Stevens, P. F. 1991. Character States, Morphological Variation, and Phylogenetic Analysis: a review. *Systematic Botany* 16: 553-583.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.
- Webster, G. L. 1967. The genera of Euphorbiaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 48: 303-430.
- Webster, G. L. 1975. Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. *Taxon* 24:593-601.
- Webster, G. L. 1987. The saga of the spurges: a review of classification and relationships in the Euphorbiales. *The Linnean Society of London* 3-46. London.
- Webster, G. L. 1992. Realignments in American *Croton* (Euphorbiaceae). *Novon* 2: 269-273.
- Webster, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton*

- (Euphorbiaceae). *Taxon* 42: 793-823.
- Webster, G. L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 33-144.
- Webster, G. L., M. J. del-Arco-Aguilar, B. A. Smith. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 41-57.
- Wiens, J. 1999. Polymorphisms in systematics and comparative biology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 327-362.
- Wiens, J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology* 46: 332-345.
- Wiley, E. O., D. S. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk, 1991. *The complete cladistics*. Special Publication 19. Museum of Natural History, University of Kansas, Lawrence. 158 pp.
- Wurdack, K. J., P. Hoffmann, R. Samuel, A. de Bruijn, M. Van Der Bank y M. W. Chase. 2004. Molecular phylogenetic analysis of Phyllanthaceae (Phyllanthoideae pro parte, Euphorbiaceae sensu lato) using plastid *rbcL* DNA sequences. *American Journal of Botany* 91:1882-1900.

APÉNDICE 1. PRINCIPALES CLASIFICACIONES INFRAGENÉRICAS DE *CROTON*

Baillon (1858)	Müll. Arg (1866)	Pax (1931)	Webster (1993)
Género <i>Croton</i>	Género LVII. <i>Croton</i>	Género <i>Croton</i>	Género <i>Croton</i>
Sección A. <i>Eucroton</i> Baill.	Sección I. <i>Eluteria</i> (L.) Griseb.	Subgénero I. <i>Eluteria</i> (L.) Griseb.	Sección <i>Cleodora</i> (Klotzsch) Baill.
Sección B. <i>Micranthis</i> Baill.	Sección II. <i>Decapetalon</i> Müll. Arg.	Subgénero II. <i>Eucroton</i> (Baill.) Müll. Arg.	Sección <i>Cyclostigma</i> Griseb.
Sección C. <i>Furcaria</i> Boivin	Sección III. <i>Decalobium</i> Müll. Arg.	Sección 1 <i>Eutropia</i> Müll. Arg.	Subsección <i>Cyclostigma</i> (Griseb.) Müll. Arg.
Sección D. <i>Gymnocroton</i> Baill.	Sección IV. <i>Eucroton</i> (Baill.) Müll. Arg.	Subsección 1 <i>Eutropia genuina</i> Pax	Subsección <i>Sampatik</i> G. L. Webster
Sección E. <i>Eutropia</i> Klotzsch	Ser. I. Subsección I. <i>Cyclostigma</i> Müll. Arg.	Subsección 2. <i>Cyclostigma</i> Müll. Arg.	Subsección <i>Palanostigma</i> Mart. ex. Baill
Sección F. <i>Geiseleria</i> Klotzsch	Ser. II. Subsección <i>Lasiogyne</i> Müll. Arg.	Sección II. <i>Lasiogyne</i> (Klotzsch) Baill.	Sección <i>Klotzschiphytum</i> (Baill.) Baill.
Sección G. <i>Tigium</i> Klotzsch	Ser. III. Subsección III. <i>Eutropia</i> Müll. Arg.	Subsección 1. <i>Argyrogossum</i> Baill.	Sección <i>Eutropia</i> (Klotzsch) Baill.
Sección H. <i>Arichnia</i> Baill.	Serie IV. subsección <i>Podostachys</i> Müll. Arg.	Subsección 2. <i>Gonocladium</i> Baill.	Sección <i>Luntia</i> (Raf.) G. L. Webster.
Sección I. <i>Astraeopsis</i> Baill.	Sección V. <i>Astraea</i> (Klotzsch) Baill.	Sección III. <i>Cleodora</i> (Klotzsch) Baill.	Subsección <i>Cuneati</i> G. L. Webster
Sección J. <i>Astraea</i> Klotzsch	Sección VI <i>Quadrilobus</i>	Subsección 1. <i>Argyrocroton</i> Müll. Arg.	Subsección <i>Matourenses</i> G. L. Webster.
Sección K. <i>Podostachys</i> Klotzsch	Sección VII. <i>Decarinium</i>	Subsección 2. <i>Medea</i> (Klotzsch) Baill.	Sección <i>Eluteria</i> (L.) Griseb.
Sección L. <i>Ocalia</i> Klotzsch	Sección VIII. <i>Heptallon</i> Müll. Arg.	Sección IV. <i>Podostachys</i> (Klotzsch) Baill	Sección <i>Croton</i>
Sección M. <i>Barhamia</i> Klotzsch	Sección IX. <i>Angelandra</i> Müll. Arg.	Subgénero III. <i>Decarinium</i> (Raf.) Müll. Arg.	Sección <i>Ocalia</i> (Klotzsch) Baill.
Sección N. <i>Timandra</i> Klotzsch	Sección X. <i>Drepadenium</i>	Sección I. <i>Lampocroton</i> Müll. Arg.	Sección <i>Corylocroton</i> G. L. Webster
Sección O. <i>Medea</i> Klotzsch	Género LVIII. <i>Julocroton</i> Mart.	Sección II. <i>Geiseleria</i> (Klotzsch) Baill.	Sección <i>Anadenocroton</i> G. L. Webster.
Sección P. <i>Cleodora</i> Klotzsch	Género LIX. <i>Crotonopsis</i> L.	Subgénero IV. <i>Heptallon</i> (Raf.) Müll. Arg.	Sección <i>Tigium</i> (Klotzsch) Baill.
Sección Q. <i>Codonocalyx</i> Klotzsch	Género LX <i>Eremocarpus</i> Benth.	Subgénero V. <i>Decalobium</i> Müll. Arg.	Sección <i>Quadrilobus</i> Müll. Arg.
Sección R. <i>Crotonanthus</i> Klotzsch		Subgénero VI. <i>Angelandra</i> (Endl.) Müll. Arg.	Sección <i>Cascarilla</i> Griseb.
Sección S. <i>Lasiogyne</i> Klotzsch		Subgénero VII. <i>Decapetalon</i> Müll. Arg.	Sección <i>Velamea</i> Baill.
Género <i>Hendecandra</i> Eschsch.		Subgénero VIII <i>Quadrilobus</i> Müll. Arg.	Sección <i>Andrichnia</i> Baill
		Subgénero IX. <i>Astraea</i> (Klotzsch) Baill.	Sección <i>Anisophyllum</i> Baill
		Subgénero <i>Heterocroton</i> (Moore) Pax	Sección <i>Furcaria</i> Boivin ex Baill.
		Subgénero XI. <i>Drepadenium</i> (Raf.) Müll. Arg.	Sección <i>Monguia</i> Baill.
		Género <i>Julocroton</i> Mart.	Sección <i>Decapetalon</i> Müll.

			Arg.
		Sección I. <i>Oligonichia</i> Didrichs.	Sección <i>Podostachys</i> (Klotzsch) Baill.
		Sección II. <i>Eremadenia</i> Didrichs.	Sección <i>Octolobium</i> Chodat y Hassl.
		Género <i>Crotonopsis</i> L.	Sección <i>Geiseleria</i> (Klotzsch) Baill.
		Género <i>Eremocarpus</i> Benth.	Sección <i>Pilinophyton</i> (Klotzsch) A. Gray.
			Sección <i>Eremocarpus</i> (Benth.) G. L. Webster.
			Sección <i>Gynamblosis</i> (Torr.) A. Gray.
			Sección <i>Crotonopsis</i> (Michx.) G. L. Webster.
			Sección <i>Argyrocroton</i> (Müll. Arg.) G. L. Webster.
			Sección <i>Lamprocroton</i> (Müll. Arg.) Pax.
			Sección <i>Julocroton</i> (Mart.) G. L. Webster.
			Sección <i>Adenophyllum</i> Griseb.
			Sección <i>Barhamia</i> (Klotzsch) Baill.
			Sección <i>Decalobium</i> Müll. Arg.
			Sección <i>Micranthis</i> Baill.
			Sección <i>Medea</i> (Klotzsch) Baill.
			Sección <i>Lasiogyne</i> (Klotzsch) Baill.
			Sección <i>Argyroglossum</i> Baill.
			Sección <i>Astraeosis</i> Baill.
			Sección <i>Codonocalyx</i> (Klotzsch) Baill.
			Sección <i>Astraea</i> (Klotzsch) Baill.
			Sección <i>Drepadenium</i> (Raf.) Müll. Arg.

## CAPÍTULO I. THE SECTIONS OF *CROTON* (EUPHORBIACEAE)

### **Abstract**

With over 1200 species, *Croton* is one of the largest genera of the Euphorbiaceae, a family with distribution in all the tropics of the world. Here we present a phylogenetic analysis of 45 exemplar taxa representing the 40 sections of *Croton* with *Mildbraedia* and *Paracroton* included as outgroups. Our main goal was to identify outgroups for the section *Barhamia*. Most of the 47 morphological characters (39 informative) used in the analysis are coded as binary. Multistate characters in the matrix are treated as unordered. The number of equally parsimonious trees found is very large (approx. 113,157; length =188, ci=0.609, ri=0.596). Although *Croton* is recovered as a monophyletic group, the strict consensus has a low resolution. None of the few clades resolved are strongly supported according to Bootstrap and Jackknife analyses. This is the first available hypothesis of phylogenetic relationships among the 40 putative sections of genus *Croton*. In future analyses it will be possible to approach the problem of relationships within section *Barhamia* in contrast to the two sections identified here as potential outgroups: *Micranthis* and *Medea*.

## INTRODUCTION

The family Euphorbiaceae (order Malpighiales) is one of the largest families of angiosperms, with ca. 8100 species (Mabberley, 1998). This is an important family, not only for its size, but also for its chemical diversity, and also because many of the species have economic importance (Webster, 1967). The species in Euphorbiaceae are distributed mainly in tropical and subtropical regions (Webster, 1994). Despite its importance, it is only recently that phylogenetic studies of the genera are being undertaken. *Croton* is a large, diverse, pantropical genus with about 1223 species (Govaerts *et al.*, 2000). The genus is characterized by indument of mostly stellate or lepidote trichomes, stamens inflexed in bud, and carunculate seeds. It belongs to the subfamily Crotonoidae, tribe Crotonae (Webster, 1994), but its classification has been hindered by a misunderstanding of taxonomic characters which would help determine relationships. Webster (1994) placed *Croton* in the tribe Crotoneae together with the African genus *Mildbraedia* (4 species), the tropical Asian *Paracroton* (4 species), and the Cuban genus *Maocroton* (6 species). This tribe belongs in the subfamily Crotonoideae, which includes 13 tribes, 73 genera and ca. 2400 species.

Since the genus was defined by Linnaeus (1753), different infrageneric classifications were proposed by Baillon (1958), Müller (1865, 1866), and Pax and Hoffman (1931). Recently, Webster (1993) classified most of the species of *Croton* in 40 sections. This history of the classification of the genus reflects different emphases in morphological characters. Some authors have considered reproductive characters as more important (Baillon, 1858, Müller, 1865, Pax, 1931), while others have emphasized the value of the vegetative characters (Ferguson, 1901; Croizat, 1940, 1944; Leandri, 1969, 1971, 1972). Webster (1993) gave a major weight to vegetative characters such as indumentum types, presence of glands in leaves and stipules, number and symmetry of perianth, type of cymules present in the inflorescence, and the level of division of style. This is precisely the type of taxonomic problem to explore by means of the formal methods of phylogenetic reconstruction.

Besides problems in the interpretation of characters, the large number of

species in combination with the great morphological variability complicates the taxonomic and phylogenetic study of *Croton*. For example, many species are still not assigned to a section, and previously recognized genera such as *Julocroton*, *Eremocarpus* and *Crotonopsis* were considered as sections of *Croton* (Webster, 1992). Current grouping of species into sections and other taxonomic rearrangements have remained without phylogenetic study. Consequently, a backbone structure of the main monophyletic groups within *Croton* is not available. Phylogenetic work on *Croton* was undertaken first analyzing the usefulness of available morphological characters to determine phylogenetic relationships. Variation of many of the previously proposed characters as of potential importance within the genus has not been explored even superficially. Here we report on our results of character variation among sections.

With the final aim of a phylogenetic analysis of *Barhamia*, one of the 40 sections of *Croton*, to evaluate if the section is a monophyletic group, and to investigate how many species should be included, it was also necessary to search for outgroups among all sections. As a first step we designed this phylogenetic analysis to sample the 40 sections of *Croton*. Such prospecting of the relationships among the 40 sections of the genus would allow the selection of outgroups for further analysis of *Barhamia* species. The goal of this work is therefore to examine of the variation of potentially useful characters to investigate the phylogenetic relationships among the sections of *Croton* and to identify which section is sister to *Barhamia*.

## **Materials and methods**

Phylogenetic studies are divided into at least two different phases, both conceptually connected. The first includes character analysis, which consists of the collection of observations on the variation of characters among taxonomic units. Observations are coded in characters and discrete states for evaluation as hypothesis of taxic and transformational homology (de Pinna, 1991). The second phase incorporates procedures for the search of optimal cladograms. The use of optimality criteria such as parsimony selects the best hypothesis of phylogenetic relationships given the data at hand. Other experimental routines are often applied



to detect stability and robustness, particularly of hypotheses about characters and monophyletic groups.

#### *Selection of terminals*

*Croton* is a large genus (about 1223 species), which presents a lot of difficulties in its phylogenetic study, because of the extensive number of sampling units that should be simultaneously included. The present analysis evaluated variation in 40 exemplar species as units that represent each of the sections. The exemplars were selected guided by the study of Webster (1993). Most of the 40 sections are considered as single sampling units, except sections *Cyclostigma* and *Luntia*, which were represented with three and two exemplar species respectively, one from each subsection. Thus, a total of 45 taxa represent the basis of this phylogenetic study (Appendix III). In consequence, this cladistic analysis aims to present a summary of phylogenetic relationships among the 40 sections of *Croton*, as a guide for future investigation in the genus. In subsequent analysis one could expand sampling of exemplars and approach in detail the problem of the monophyly of each section.

#### *Character selection*

Hypothesis on characters and states (Appendix I) were obtained from specimens and other sources including the descriptions for species and sections in the classification of Webster (1993). Specimens from representative species of each section were examined in collections from MEXU, MO, G, DAV, US and FCME (appendix III). Observations were complemented with inspection of drawings of species to obtain information of some character states when herbarium specimens of selected taxa were unavailable to us (e.g. *Decapetalon* and *Andrichnia* from Madagascar). Several characters were examined but eliminated due to extreme polymorphism within sections. For each exemplar species we scored 47 morphological characters.

### *Phylogenetic analysis*

The matrix consisted of 45 taxa and 47 characters (Appendix II), including autapomorphies and polymorphisms; the matrix was built with MacClade 8.0 (Maddison and Maddison, 1999). All characters were considered unordered and were assigned equal weights. Phylogenetic analyses were performed with PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). We implemented a two step heuristic search in order to avoid being trapped in the first replicate. In the first phase, the heuristic search consisted of 5000 replicates, keeping 5 trees in each one. This resulted in 965 trees, which were later used as initial trees. The second phase included a full TBR swapping collecting the most parsimonious trees. A strict consensus was calculated to show unambiguous monophyletic groups. The consensus topology was rooted with genera *Mildbraedia* and *Paracroton*. Clade support was evaluated with 100 Bootstrap replicates, using TBR swapping, holding 10 trees at each step and saving no more than 10 trees per iteration and Jackknife analysis with the same conditions, executed with PAUP 4.0b10.

## **Results**

### *Phylogenetic analysis*

Phylogenetic analysis of congruence of 47 characters among 45 terminals resulted in 113,157 trees (length=188, C.I. = 0.609; RI = 0.596). One of these trees (Fig. 1) was used for map characters. The strict consensus of all trees is shown in Fig. 2 and the majority consensus in Fig. 3. Bootstrap and Jackknife values for different clades in the strict consensus cladogram are mostly low (Fig. 2).

The strict consensus recovers a large group (clade A, Fig. 2) with all exemplars of the 40 sections of genus *Croton*, although most basal nodes are ambiguous in the trees. Only eight clades are currently resolved, each grouping two or three sections. Clade B (Fig. 2) includes the three subsections of *Cyclostigma*: *Cyclostigma*, *Sampatik* and *Palanostigma*. Clade C is formed by subsections of *Luntia*: *Cuneati* and *Matourenses* (clade C, Fig. 2). Clade D is formed by *Eluteria* and *Argyrocroton*, clade E by *Velamea* and *Julocroton*, clade F by *Octolobium* and *Pilinophyton*, clade G by *Geiseleria*, *Adenophyllum* and *Astraea*, clade H by

*Eremocarpus* and *Crotonopsis* and clade I by *Barhamia*, *Micranthis* and *Medea*.

In the majority tree (Fig. 3) there is indication of the existence of additional groups that shows variation between clades not shared. Clade B includes *Corylocroton*, *Decapetalon*, *Lampocroton*, *Quadrilobus*, *Cascarilla*, *Velamea* and *Julocroton* (Fig. 3). Another group include *Andrichnia*, *Anisophyllum*, *Furcaria*, and *Monguia* (clade C), all from the Paleotropics, mainly Madagascar. These taxa share leaves with opposite phyllotaxy and subterminal inflorescences. Two more groups recovered are *Eremocarpus*, *Crotonopsis*, *Drepadenium* and *Gynamblosis* (clade D) and *Adenophyllum*, *Barhamia*, *Micranthis*, *Medea*, *Astraeopsis*, *Decalobium* and *Codonocalix* (clade E).

## Discussion

The goal of this work was not to propose a classification of the infrageneric groups in *Croton*, but to establish a basic scheme of relationships among the 40 sections defined by Webster (1993). Our analyses of the morphological data set show limited phylogenetic resolution. However, the phylogenetic hypothesis presented here can function as a starting point for further analysis within sections, increasing the number of sampled species. In this regard, our first prospection of phylogenetic relationships among sections is a preliminary guide for the selection of outgroups for intensive studies within section *Barhamia* and other sections.

### *Relationships among sections.*

*Croton* is a large genus and has a lot of variation in morphological characters. This is why previous workers classified species into 40 recognizable sections. However, our survey of morphological variation based on extensive review of specimens over the last 10 years (Martínez and Cruz, 2000; Martínez *et al.*, 2002) revealed very few informative character states for resolving relationships among sections. The number of informative characters is reduced for the number of terminals units, as it has been the case in many other morphological phylogenetic

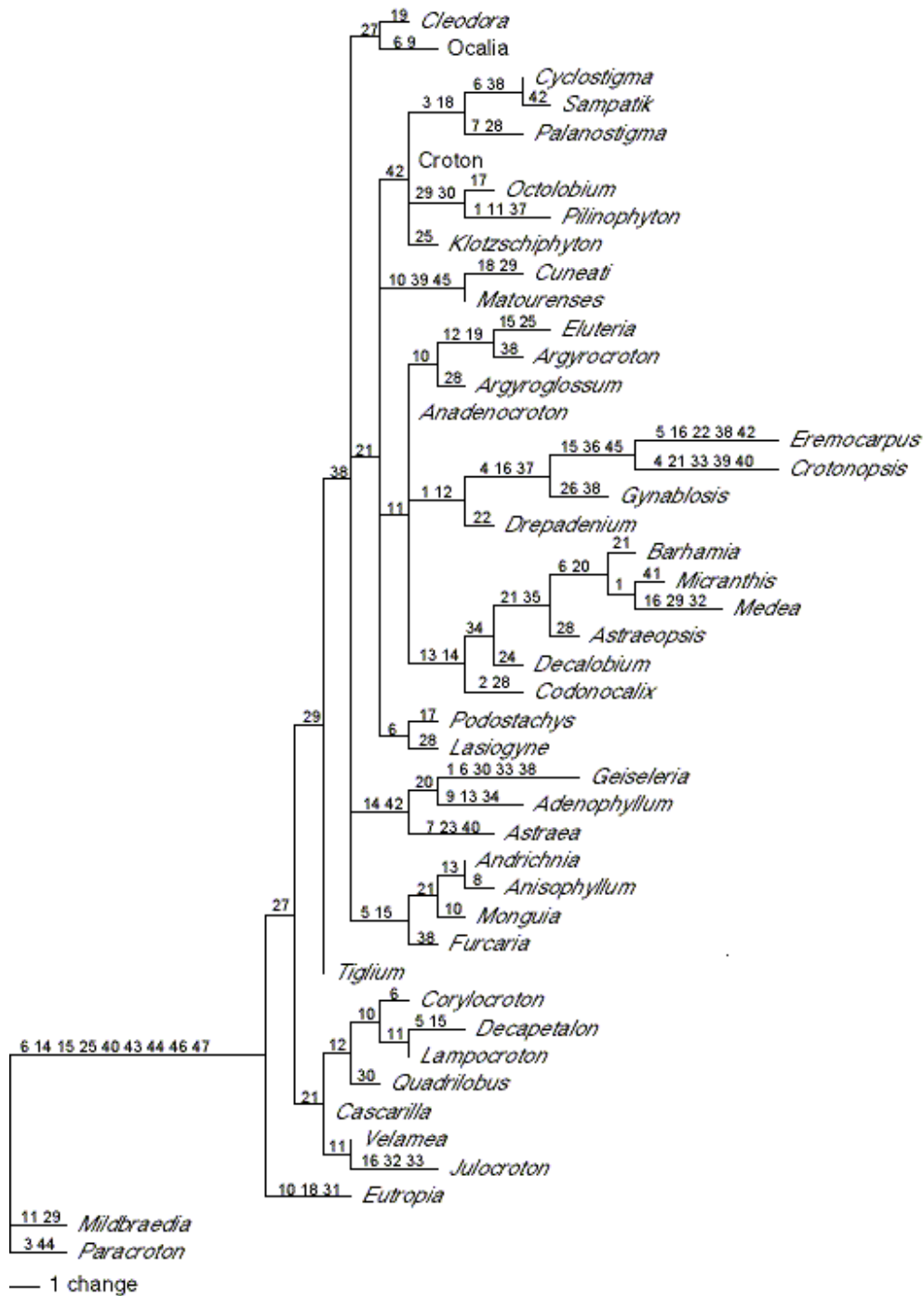


Figure 1. One of the 113,157 trees (length=188, C.I. = 0.609; RI = 0.596), found from parsimony search showing character state changes along branches.

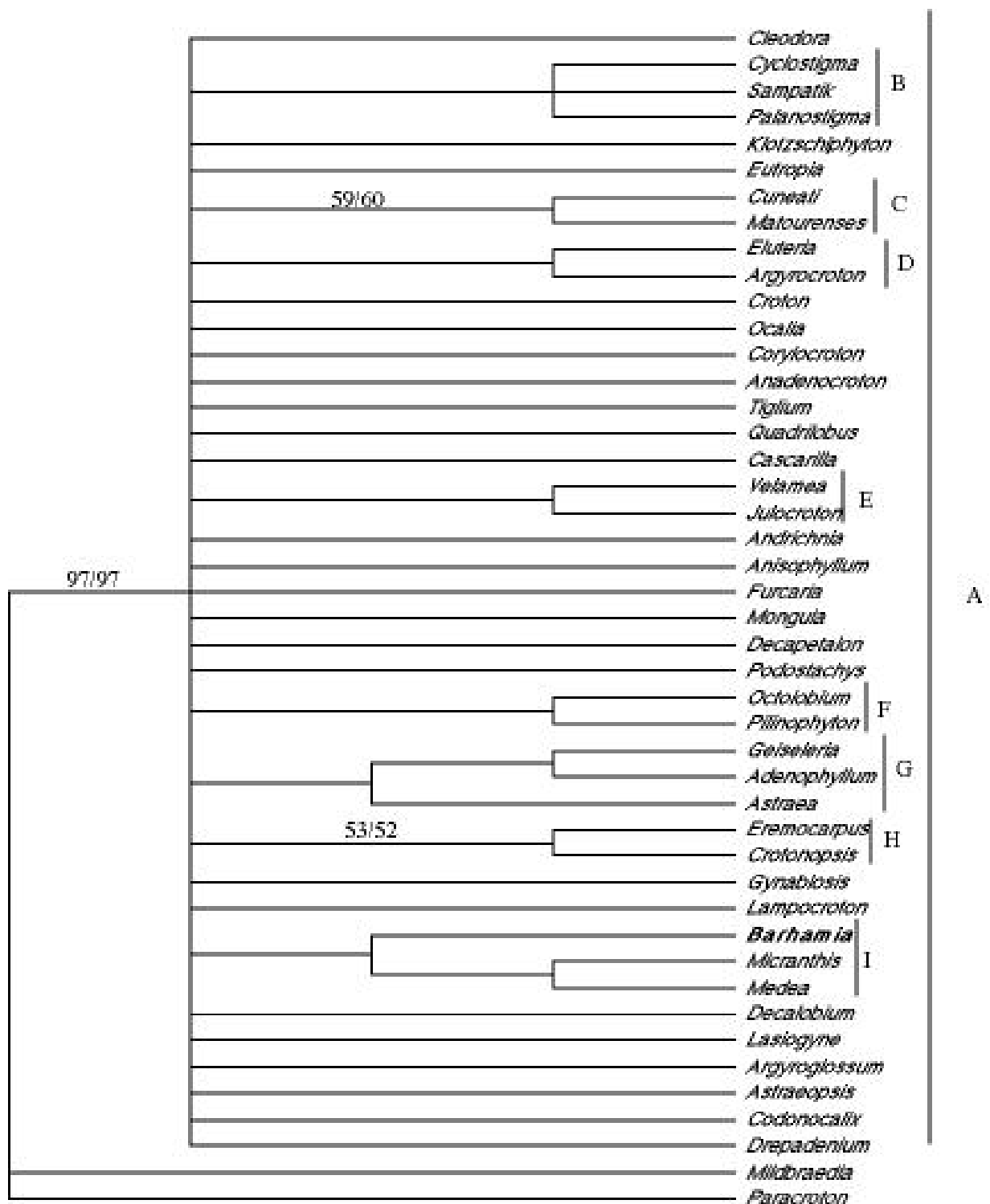


Figure 2. Strict consensus tree of 113,157 trees (length=188, C.I. = 0.609; RI = 0.596), found from parsimony search. Labeled clades correspond to uncontroversial monophyletic groups. Bootstrap/Jackknife values higher than 50% are indicated above the branches.

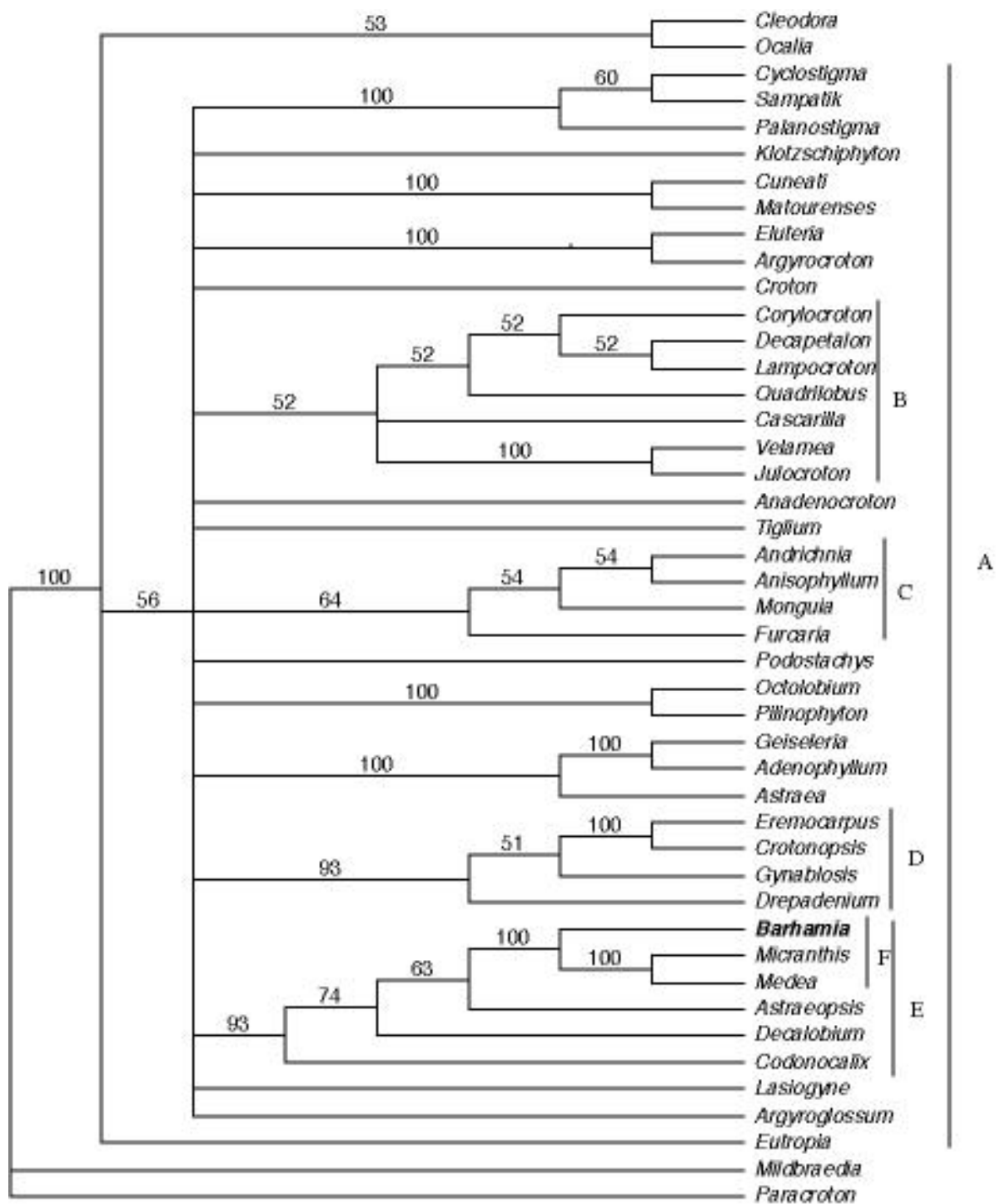


Figure 3. Majority (50%) tree of 113,157 trees (length= 188, C.I. = 0.609; RI = 0.596), from parsimony search.

studies (Neyland *et al.*, 1995). In our analysis we used 47 morphological characters, of which, eight are not informative, mainly because they are autapomorphic, nevertheless it gives an idea about the length terminals branches. Besides, many characters were polymorphic within sections.

With this broad sampling of exemplar species across the genus, our morphological data recovers *Croton* as monophyletic (Clade A, fig 2). Characters that support this genus are presence of a reflexed filament (character 46), inflorescence erect, not scapose (44), free filaments (43), basifixed anthers (47) and ellipsoid seeds, non globose (40). These characters separate *Croton* from the external groups *Mildbraedia* and *Paracroton* (Fig. 2). Within *Croton*, Radcliffe-Smith and Govaerts (2001) recognized three subgenera: *Crotonopsis*, *Eremocarpus* and *Julocroton*. However, in our analysis, there is no resolution at this level to suggest the relationships among the three putative subgenera, except the indication that sections *Crotonopsis* and *Eremocarpus* are sister groups (clade H). These two groups recognized here as sections are herbs, characterized by ovary locules reduced to one. Furthermore, Webster (1992) postulated that sections *Crotonopsis* and *Eremocarpus* were related to sections *Gynamblosis* and *Pilinophyton*, both mainly distributed in the Nearctic region. Such relationships were not detected in our analyses, although *Gynamblosis* shares the dicotomic stem (character 4), the inflorescence (16) and plant phenology (37). Moreover, the affinity of *Pilinophyton* seems to be with *Octolobium* as suggested by our results (clade F, fig. 2).

Other clades provide some insight into relationships among sections within *Croton*. For example, sections *Cyclostigma* (clade B) and *Luntia* (Clade C) are both supported as monophyletic. The former includes three subsections as groups of species that share red sap (character 3) and bisexual proximal cymules (18). This last character is homoplastic and it is present in *Luntia*, *Eutropia* and *Corylocroton*. The two subsections of *Luntia* are recovered as sister groups (clade C), that share the lepidote indumentum (character 10) and the form of the fruit (45).

Our main conclusion regard the relationships of section *Barhamia*. Our results revealed a clade that includes *Barhamia*, *Micranthis* and *Medea* (clade I). This

group shares dentate margin of the leaf (6) and glands on the bractlets (20). These character states are also present in *Geiseleria* and *Adenophyllum*, but are interpreted here as homoplastic similarities at that level. Both sections are grouped with *Astraea* (clade G). These relationships were not suspected, but are not in conflict with the concept of *Astraea* as a natural group with 10 species (*sensu* Webster 1993) sharing lobate leaf lamina (7), glabrous receptacle (23) and tetragonal seed (40). This is a group restricted to South America, except for *Croton lobatus*, which has a natural distribution in North and South America.

The opposite phyllotaxy (character 5) and pseudoterminal inflorescences (15) have been proposed by Webster (1993) as shared characters by *Andrichnia*, *Anisophyllum*, *Decapetalon* and *Monguia* (from Madagascar) and *Furcaria* (from Asia). He interpreted such similarities as basis for grouping the sections together. Contrary to expected, this interpretation was not supported by the current analysis and these five sections did not form a monophyletic group.

#### *Character evolution*

In general, there are few synapomorphies that characterize the main detected clades. Previous speculations on the importance of characters to reveal relationships among sections considered “reproductive” characters for a classification of 10 sections (Müller, 1865, 1866). Webster (1993) added more characters for defining the sections, including “vegetative” characteristics, some of them presenting high variability, such as the leaf indumentum (10) and number of style divisions (38). Our analysis reveals two patterns in “reproductive” characters. Some characters are widely distributed among sections, for example, the number of sepals (character 21), and number of petals (30) in flower of both sexes. In contrast, other character states are restricted as autapomorphies for sections that are uninformative at this level. Examples of these are: development of petal in pistillate (25) and staminate (22) flowers, and receptacle pubescence (23). As for the vegetative characters, these are widely variable among sections. An analysis of the retention index values for reproductive and vegetative characters leads to the conclusion that both character systems are equally useful. The average for the



retention index is 0.392 for vegetative characters and 0.4552 for reproductive characters. This difference suggests that vegetative characters are more plastic and change more times than reproductive characters do along the phylogeny. This is consistent with the traditional use in defining sections of characters such as the margin of the leaf, the position of the inflorescences and the presence of petals in staminate and pistillate flowers.

Certain combinations of character states make possible to suggest inferences about the evolution of reproductive organs in *Croton*. For example, the position and shape of the inflorescences (characters 15 and 16) might be related with reproductive strategies, for example, long and exposed inflorescences might be associated with generalist pollinators, whereas short and compact inflorescences might be correlated with specific pollinators. The sequence of character change inferred starts from an ancestral terminal inflorescence (15), followed by the pseudoterminal type, and finally the axillary type appearing as in *Eluteria*, an American group. This transformation series suggests a tendency from exposed to compact inflorescences, which might suggest the specialization of pollinators, although this topic has not been studied for the genus.

Several characters seem to vary in a way that it will be important to examine them for further analyses of relationships among species of Sect. *Barhamia*. For example, the staminate flowers have been considered as uniform within *Croton* (Croizat, 1942) so these were considered of little use for defining groups to this level. However, these characters should be used in future analyses of relationships among species of Sect. *Barhamia*. Also, dispersal mechanisms are unknown in the genus. It has not been studied if the presence of dry fruits in the genus is related with animal dispersal. Nevertheless, the caruncle of the seeds is usually associated with dispersion by ants. This may be the only mechanism of seed dispersal in the genus. Another set of potential characters within *Croton* are the extrafloral nectaries (character 11) which are widely present in several species in the genus (Domínguez and Bullock, 1989). *Croton* is visited by various types of insects and it is believed that nectaries may function as defense against predators. Anatomical study of nectaries and field observations for this topic become

necessary.

### *Phytogeography*

The distribution of the genus denotes a concentration of diversity of sections in America and a large proportion of endemism. Only four sections (*Cyclostigma*, *Argyrocroton*, *Cascarilla* and *Tiglium*) have a wide distribution in the tropics. Most of the sections (28) are endemic to America. Other sections are restricted to Madagascar (4) and Asia (1). Our results do not provide resolution to infer the history of distribution patterns in *Croton*. Leandri (1971) speculated that the ancestral species of the genus were very likely distributed in Madagascar. He even postulated that such taxa were trees with the following characteristics: triplinervous leaves (42), alternate phyllotaxy (5), stellate indumentum (10), terminal inflorescences (15) and pistillate flowers with petals (25). This analysis does not provide enough resolution to test such idea about the basal groups of *Croton*. Neither is there a clade that includes the sections from Madagascar.

In conclusion, the current low resolution of the phylogeny, indicate that section delimitations within *Croton* need to be reconsidered. The majority of character states are widely distributed among species of different sections. The decision of grouping species into sections based in just one character poses serious problems when considering if the groups are monophyletic. Although previous infrageneric classifications have been useful in ordering species into groups, the possibility that these will survive in future classifications is low. Further investigation testing the monophyly of the sections will require using more species as terminals. These analyses will lead to new alignments of sections and a better understanding of putative polymorphisms detected in our current analysis. Despite the limits of sampling few representatives per Sections within *Croton* and the small collection of characters available for study, the present analysis supports the conclusion that *Barhamia* is related to a clade that includes *Micranthis* and *Medea* (clade I, fig.2). Species in this group of three sections share glands in the pistillate sepals and in the stipules. These sections also share multifid styles. Subsequent analysis will examine if these relationships persist. The question remains whether if

section *Barhamia* is a monophyletic group.

## References

- Baillon, H. 1858. *Etude Générale du Groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson, Paris. 684 pp.
- Croizat, L. 1940. Thirty-five new species of American *Croton*. *J. Arnold Arbor.* 21, 78-107.
- Croizat, L. 1944. Additions to the genus *Croton* in South America. *Darwiniana* 6, 442-468.
- de Pinna, M. C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7, 367-394.
- Esau, K. Anatomy of seed plants. John Wiley & Sons, USA. 550 pp.
- Domínguez, C. A. and Bullock S. H. 1989. On the role of floral nectars in *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Oikos* 56, 109-114.
- Ferguson, A. M. 1901. Crotons of the United States. *Annual Rep. Missouri Bot. Gard.* 12, 33-73.
- Govaerts, R., Frodin, D. and Radcliffe-Smith, A. 2000. *World checklist and bibliography of Euphorbiaceae*. 2, 417-536. Kew, Inglaterra.
- Kitching, I. J. 1992. *The determination of character polarity*. In: Forey, P. L., Humpries, C. J., Kitching, I. L., Scotland, R. W., Siebert, D. J. and Williams, D. M. (Eds.) *Cladistics. A practical course in Systematics*. Clarendon Press, Oxford. Pp. 22-43.
- Leandri, J. 1969. Sur quelques espèces malgaches de *Croton* (Euphorbiacées). *Adansonia*, ser. 2, 4, 496-500.
- Leandri, J. 1971. Evolution morphologique récente des *Croton* malgaches. *Adansonia*, ser. 2, 11, 41-46.
- Leandri, J. 1972. Contribution a l'étude des *Croton* malgaches a grandes feuilles argentées. *Adansonia*, ser. 2, 12, 403-408.
- Mabberley D. J. 1998. *The Plant-Book*. Cambridge, University Press.

- Maddison, W. and Maddison, D. 1999. *MacClade*. Versión 3.08a. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Martínez, M. and R. Cruz. 2000. Especie nueva del género *Croton* (Euphorbiaceae) del estado de Oaxaca, México. *Anales, Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica* 71, 25-28.
- Martínez, M., J. Jiménez, R. Cruz, E. Juárez, R. García, A. Cervantes and R. Mejía. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales, Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica* 73, 155-283.
- McVaugh, R. 1961. Euphorbiaceae novae novo-galicianae. *Brittonia* 13, 145-205.
- Müller, J. 1865. Euphorbiaceae. Vorläufige Mittheilungen aus dem für De Candolle's Prodomus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* 43, 1-224.
- Müller, J. 1866. *Croton*. In: Candolle, A. P. de (Ed.), *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, 15 (2). Paris, Strasbourg and London. pp.
- Neyland, R., Urbatsch, L. and Pridgeon, A. 1995. A phylogenetic analysis of subtribe Pleurothallidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 117, 13-28.
- Pax, F. and Hoffman, K. 1931. *Croton, Julocroton, Crotonopsis, Eremocarpus*. In: A. Engler (Ed.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2. Aufl., 19c, 83-88.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. *Phylogenetic Analysis using Parsimony (\*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Webster, G. L. 1967. The genera of Euphorbiaceae in the south-eastern United States. *J. Arnold Arbor.* 48, 303-430.
- Webster, G. L. 1992. Realignments in American *Croton* (Euphorbiaceae). *Novon* 2, 269-273.
- Webster, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42, 793-823.
- Webster, G. L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of

Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81, 33-144.

Webster, G. L., del-Arco-Aguilar, M. J. and Smith, B. A. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121, 41-57.

## **APPENDIX I**

### **Included characters**

1. Type of stems: 0 = woody, 1 = herbaceous. Secondary growth occurs chiefly in the main stem, branches and roots, but limited in leaves, then is common to speak of woody stems, presents in arborescent plants. In ephemeral herbs the cambium is totally nonfunctional or absent and have herbaceous stems. Some woody plants show "anomalous" secondary growth and are generally lianas with woody stems (Esau, 1977). *Croton ascendens* and *C. pullei* that are lianas are taken as woody.

2. Sex distribution: 0 = monoecious, 1 = dioecious. Although the majority of the species are monoecious, some present both sexes in different individuals. A few species have unisexual inflorescences non being dioecious.

3. Color sap after oxidation: 0 = transparent 1 = redish. Most species of *Croton* produce transparent exudate but after oxidation the color changes, generally to yellow or red. The stems in *Cyclostigma* exudate red sap, common name of species of this section is "sangre de drago", in reference to sap color.

4. Stems branching type: 0 = anisotomous, 1 = dichotomous. Few are the sections that present a dichotomous shoot although studies about the branching patterns of the species of the genus except by some observations recorded by Leandri (1971).

5. Phyllotaxy: 0 = opposite, 1 = alternate 2 = fasciculate. Phyllotaxy in the majority of the sections is alternate. Some sections present opposite leaves, a common characteristic in Madagascar genera (*Monguia*, *Furcaria*, *Anisophyllum*, *Andrichnia* and *Decapetalon*), but is relatively scarce in genera from other regions of the world.

6. Leaf margin: 0 = entire, 1= dentate. Margin of the leaves varies from entire to dentate, sometimes presenting a doubly dentate margin. In some cases, the denticulate margin is due to the presence of small spherical glands as in species of *Cascarilla*, we coded this section as entire leaf margin.

7. Leaf lamina: 0 = entire, 1 = lobed. Leaves with lobes are restricted to some few sections. *Astraea* and *Palanostigma* present this characteristic.

8. Glands on the leaf lamina: 0 = absent, 1 = present. A great variety of glands exist in the genus, different in form and position, conspicuous glands on the lamina are present in sections *Anisophyllum* and *Palanostigma* and were coded as present. Embedded glands, visible with scanning electronic microscopy in other sections, such as *Micranthis*, *Medea* and *Barhamia* were coded as present.

9. Glands on leaf margins: 0 = absent, 1 = present. Many species present glands in the margin of the leaves; most are inconspicuous glands, mainly on the teeth. Conspicuous glands are present in sections *Ocalia* and *Adenophyllum*, in the former glands are generally infundibuliform.

10. Indumentum: 0 = stellate, 1 = lepidote. The two general types of indumentum found in the genus are stellate and lepidote. Most species have an indumentum of stellate hairs with a number of distinct rays on upper and lower surfaces. McVaugh (1961) reported all lateral rays are webbed to produce scale-like structures with various degrees of webbing of rays as lepidote. Webster (1993), Webster and De Arco (1996) and McVaugh (1961) affirm that variation in subtypes of trichomes could serve to establish species differences.

11. Glands on the leaf base: 0 = present, 1 = none. Many leaves present glands in the junction between the petiole and the lamina. The glands vary in form and size from infundibuliform to patelliform glands.

12. Stipules: 0 = present, 1 = none. In the genus the presence of stipules is common, however in some sections these are totally reduced, as in *Eluteria*.

13. Margin of the stipules: 0 = dentate, 1 = entire. The majority of the stipules have an entire margin but in some sections margin is dentate, lobed or lacinate as *Adenophyllum* and *Decalobium*.

14. Glands in the stipules: 0 = absent, 1 = present. The stipules have glands in the margin or in the base as in sections *Geiseleria* y *Barhamia*. The majority of the sections do not present glandular stipules.

15. Inflorescence development: 0 = terminal, 1 = axillary, 2 = pseudoterminal. The inflorescences are present at the end of a principal stem being product of an apical meristem. Rarely inflorescences are found in the axils of the leaves. In the pseudoterminal position the inflorescences are distal but the meristem is subapical.

The pseudoterminal position is common in species of Madagascar, in sections *Andrichnia*, *Anisophyllum*, *Furcaria*, *Monguia* and *Decapetalon*.

16. Form of the inflorescences: 0 = spreading and extended, 1 = dense and short. The inflorescences are spreading and long. In some sections, such as *Crotonopsis*, cymules with undeveloped internodes, make up forms of inflorescences very short, almost globular.

17. Sterile zone in the inflorescence: 0 = absent, 1 = present. Sections *Podostachys* and *Octolobium* present a sterile zone between the pistillate flowers and the staminate, where only there is some bracteoles development. This character needs more study, it is important to know if in the sterile space exist floral buds and in the case they exist, explain the mechanisms why they do not develop.

18. Proximal cymules bisexual: 0 = present, 1 = absent. The inflorescences consist of unisexual flowers subtended by bracteoles. The number of flowers in each node varies from one to many. Generally the node present flowers of one sex, with the pistillate flowers in the proximal nodes and the staminate flowers in the distal ones. In some groups pistillate and staminate flowers are mixed in one cymule in each node, subtended by a bracteole. Bisexual cymules are on the proximal nodes, rarely along all the inflorescence as in some species of section *Cyclostigma*.

19. Bracteoles: 0 = caducous, 1 = persistent. Although it is not common, in some sections the bracteoles fall with age, while in others they persist until fructification.

20. Glands in the bracteoles: 0 = absent, 1 = present. The bracteoles can present glands different in form and size, however this condition not is generalized in the genus.

21. Aestivation of sepals in staminate flowers: 0 = valvate, 1 = imbricate. In the bud valvate aestivation consists of sepals uniting along the margin, in imbricate aestivation margins are superimposed. The imbricate aestivation is the most common state in the genus.

22. Petals in staminate flowers: 0 = present, 1 = absent. Presence of petals in staminate flowers is common, only sections *Drepadenium* and *Eremocarpus* lack petals.



23. Receptacle in staminate flowers: 0 = hairy, 1 = glabrous. The trichomes on the receptacle extend to the base of the filaments; this is common in the genus. Only section *Astraea* present a glabrous staminate receptacle.

24. Epicalyx on pistillate flower: 0 = absent, 1 = present. An epicalyx on the pistillate flowers is observed only in section *Decalobium*. This structure is not clearly differentiated on the calyx and can be missinterpreted as ten sepals.

25. Petals in pistillate flowers: 0 = absent, 1 = present. Few sections in the genus have petals on pistillate flowers. In the majority of the sections the petals are absent or extremely reduced, therefore not easy to recognize. Sections *Eluteria* and *Klotzschiphytum* present developed petals in pistillate flowers.

26. Pedicel form of pistillate flowers: 0 = erect 1 = reflexed. Pedicels of the pistillate flowers are generally erect. Only section *Gynamblosis* has reflexed pedicels usually long.

27. Aestivation of sepals in pistillate flowers: 0 = imbricate, 1 = valvate. Aestivation in the pistillate flowers of genus is generally valvate; in occasions some sections present sepals somewhat imbricate as *Cleodora* and *Eutropia*.

28. Reduplication on sepals in pistillate flowers: 0 = not reduplicated, 1 = reduplicated, 2 = inaplicable. Reduplication is limited to some sections in the genus. It occurs in the sepals with valvate aestivation, as a projection in the base and recognizable even in the bud.

29. Pedicels of pistillate flowers: 0 = present, 1 = absent or very short. The pistillate flowers can develop a pedicel longer than the flower, however it is more common that pedicels are shorter than flowers or the flowers are sessile.

30. Number of sepals in pistillate flowers: 0 = five, 1 = four, 2 = six. The usual condition in the genus is that pistillate flowers present five sepals, however some sections present six.

31. Connation of pistillate sepals: 0 = connate at least a third of the length, 1 = very shortly connate, 2 = free. Connation of pistillate sepals is variable and only section *Eutropia* presents completely free sepals. The usual condition in the genus is short connation in the base, generally less than a third of the sepal length.

32. Margin of sepals in pistillate flowers: 0 = entire, 1 = toothed, 2 = laciniate.

Margin of sepals in pistillate flowers is generally entire, occasionally it can appear denticulate for the presence of glands on the tooth. Few sections have the margin divided more or less deeply, making up segments as in the case of the species of section *Julocroton*.

33. Length of sepals in pistillate flowers: 0 = similar, 1 = dissimilar. The pistillate sepals are generally of same length, but in some species they differ in size, although in occasions also differ lightly in the form, these cases are presented in section *Geiseleria*.

34. Glands of the margin of sepals in pistillate flowers: 0 = absent, 1 = present. The margin of the pistillate sepals can be glandular or not, this last condition is the more common in the genus. When developed glands occasionally extend on the abaxial face of the sepals.

35. Gland type on the margin of sepals in pistillate flowers: 0 = sessile, 1 = stipitate, – inaplicable. Glands can be sessile or pedicelate as in the case of section *Adenophyllum*.

36. Ovary locule number: 0 = trilocular, 1 = unilocular. Originally one characteristics of the genus were the presence of a trilocular ovary, when Webster (1993) proposed genus *Eremocarpus* and *Crotonopsis* as sections within *Croton*, the states for this characteristic are enlarged, including unilocular ovary in the genus. Generally the presence of a trilocular ovary is associated with three styles.

37. Life cycle: 0 = perennial, 1 = annual. Perennial plants can be trees, shrubs or herbs and occur more frequently. The annual herbs are present in sections *Pilinophytum*, *Eremocarpus* y *Crotonopsis*.

38. Styles: 0 = multifid, 1 = bifid, 2 = entire. Each one of three styles can be bifid forming six branches. In other sections multifid styles are bifurcate a many times making up 12, 18, 24 or more terminal branches.

39. Fruit: 0 = dehiscent, 1 = indehiscent. Generally the fruit in the genus has septicial dehiscence. Indehiscent fruits are present only section *Crotonopsis*.

40. Seed shape: 0 = ellipsoidal, 1 = tetragonal, 2 = subglobose. The seeds with ellipsoidal form are common in the genus. Few sections have tetragonal seeds, as in section *Astraea*.

41. Leaf size: 0 = longer than 1 cm, 1 = shorter than 1 cm. In the genus the presence of small leaves is not common. In most cases the species present leaves longer than 1 cm; only section *Micranthis* has leaves of one centimeter or less.

42. Venation: 0 = palmate, 1 = pinnate. Palmate venation is configured when three or more primary veins originate at the same point, while in pinnate venation there is one primary vein, and secondary veins originate in this main vein; both types of venation are widely distributed in the genus and are easy to recognize in dry leaf samples.

43. Connation of filaments: 0 = absent, 1 = present. The filaments in section *Croton* are free, they are connate in sections *Mildbraedia* and *Paracroton*.

44. Inflorescence type: 0 = scapose, 1 = pendulous, 2 = erect, not scapose. The inflorescence in section *Croton* is generally erect. Sections *Mildbraedia* and *Paracroton* have pendulous and scapose inflorescences.

45. Fruit shape: 0 = spherical, 1 = botuliform. Is common that the capsules are spherical, however in occasion they are plump and round at the apex, taking the condition of botuliform.

46. Filament: 0 = inflexed, 1 = erect. The filament in genus *Croton* is considered a diagnostic character and is inflexed in the bud; appears erect in *Mildbraedia* and *Paracroton*.

47. Anther: 0 = basifixed, 1 = dorsifixed. The basifixed anther is the character state common in all sections of *Croton*, but is dorsifixed in *Mildbraedia* and *Paracroton*.

### **Excluded characters**

1. Style number: 0 = 1, 1 = 3. In the genus the number of styles is three, however *Eremocarpus* and *Crotonopsis*, the style number is one. This characteristic was not included because it appears to be correlated with locule number. This correspondence between locule number and styles number is common in Angiosperms.

APPENDIX II

Table 1. Character states found for the 45 species. The species numbers in the first row correspond with those given in Appendix III, the character numbers given in the first column correspond with those given in the list of characters. Missing data are indicated as "?", and inaplicable data are incated as "—" polymorphic data are separated by a ",".

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0,	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
2	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	0	0	1	0	1	0,	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	?	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0,	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
12	0	0,	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	?	?	0	0	0	0,	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	0	0,	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
14	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
15	0	0,	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	0	0,	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	0,	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0,	0	0	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,	0	1	0	2	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
21	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
26	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
27	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	1	1	?	?	2	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
28	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0,	1	1	?	?	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

29	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0,	1	1	?	?	2	1	0	1	1	0	1	0	0	0
30	0	0,	0	0	1	0	0	0	0	1	0,	0,	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
31	0	0,	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
32	0,	0	0	0	1	0,	0	0	0	0	1	0	0,	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
33	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
34	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
35	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0
36	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0
37	1	0	0	0	1	0,	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0
38	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0,	0,	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
39	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
40	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
41	0,	1	0	0	1	0	0	0	0	0,	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
42	0,	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0
43	1	0,	0	0	1	0	0	0	0	0,	1	1	?	?	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0
44	0	0	0	0	1	1	0,	?	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0
45	0	0,	1	0	1	1	0	?	0	0,	0	0	1	1	0,	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0

Table 1. Continued.

	2 5	2 6	2 7	2 8	2 9	3 0	3 1	3 2	3 3	3 4	3 5	3 6	3 7	3 8	3 9	4 0	4 1	4 2	4 3	4 4	4 5	4 6	4 7
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0
3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
4	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
5	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0,	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
6	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
7	0	0	1	0,	1	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0
8	0	0	1	0,	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	0
9	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
10	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
12	0	0	1	0	0,	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
13	0	0	1	0	0,	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
14	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
15	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
16	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
17	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
18	0,	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0,	0	0	0	1	0	2	0	0	0
19	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
20	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	?	0	2	0	0	0
21	0,	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
22	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
23	0	0	1	0	0,	0	0	0,	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
24	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	?	0	0	0,	0	0	0	0	0	2	0	0	0
25	0	0	1	0	0,	2	0	0	1	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0
26	0	0	1	0	1	2	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
27	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	1	1	2	0	0	0	0	0	2	1	0	0
28	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0,	1	0	0	0	?	0	2	0	0	0

29	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	?	1	1	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0
30	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
31	0	0	1	0	1	0	0	0	0,	0	?	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0
32	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	?	0	0	0,	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
33	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0
34	0	0	1	0	0,	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
35	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
36	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0
37	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
38	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
39	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0,	0	2	0	0	0
40	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
41	0	0	1	1	0	0	0	0,	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0
42	0	0	1	0	0	0	0	0,	0	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0
43	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	
44	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	0	2	0	0,	1	0	0	1	1	
45	1	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	1	0	2	0	1	1	1	0	1	1	

### APPENDIX III

List of the exemplar species included in cladistic analysis of the 40 sections of the genus *Croton*.

Section number	Group represented	Exemplar species
1.	Secc. <i>Cleodora</i>	<i>Croton hoffmani</i> Müll. Arg. (MEXU)
2.	Secc. <i>Cyclostigma</i> Subsecc. <i>Cyclostigma</i>	<i>Croton draco</i> Schltl., <i>C. xalapensis</i> Kunth, <i>C. pungens</i> Jacq. (MEXU)
3.	Secc. <i>Cyclostigma</i> Subsecc. <i>Sampatik</i>	<i>Croton sampatik</i> Müll. Arg. (Müll. Arg., 1866)
4.	Secc. <i>Cyclostigma</i> Subsecc. <i>Palanostigma</i>	<i>Croton smithianus</i> Croizat, <i>C. speciosus</i> Müll. Arg. (MO)
5.	Secc. <i>Klotzschiphytum</i>	<i>Croton mauritanus</i> Lam, <i>C. boutonianus</i> , Müll. Arg. (Müll. Arg., 1866)
6.	Secc. <i>Eutropia</i>	<i>Croton brasiliensis</i> Müll. Arg. (Müll. Arg., 1866)
7.	Secc. <i>Luntia</i> Subsecc. <i>Cuneati</i>	<i>Croton pachypodos</i> G. L. Webster (MEXU)
8.	Secc. <i>Luntia</i> Subsecc. <i>Matourenses</i>	<i>Croton lanjouwensis</i> Jabl. (MO)
9.	Secc. <i>Eluteria</i>	<i>Croton arboreus</i> Millsp. <i>C. schiedeanus</i> Schltl., <i>C. niveus</i> Jacq. (MEXU)
10.	Secc. <i>Croton</i>	<i>Croton aromaticus</i> L. (Müll. Arg., 1866)
11.	Secc. <i>Ocalia</i>	<i>Croton brevipes</i> Pax (MO), <i>C. betulinus</i> Vahl (MEXU)
12.	Secc. <i>Corylocroton</i>	<i>Croton oerstedianus</i> Müll. Arg. (G)
13.	Secc. <i>Anadenocroton</i>	<i>Croton alamosanus</i> Rose, <i>C. axillaris</i> Müll. Arg., <i>C. sutup</i> Lundell (MEXU)
14.	Secc. <i>Tigium</i>	<i>Croton nubigenus</i> G. L. Webster (MEXU)
15.	Secc. <i>Quadrilobus</i>	<i>Croton sapiifolius</i> Müll. Arg. (Müll. Arg., 1866)
16.	Secc. <i>Cascarilla</i>	<i>Croton itzaeus</i> Lundell, <i>C. malvaviscifolius</i> Millsp., <i>C. repens</i> Schltl., (MEXU)
17.	Secc. <i>Velamea</i>	<i>Croton cortesianus</i> Kunth, <i>C. fragilis</i> Kunth, <i>C. morifolius</i> Willd. (FCME)
18.	Secc. <i>Andrichnia</i>	<i>Croton bracteatus</i> Lam., <i>C. nudatus</i> Baill. (Müll. Arg., 1866)
19.	Secc. <i>Anisophyllum</i>	<i>Croton adenophorus</i> Baill. (Müll. Arg., 1866)
20.	Secc. <i>Furcaria</i>	<i>Croton boivianus</i> Baill. (Müll. Arg., 1866)
21.	Secc. <i>Monguia</i>	<i>Croton argyrodaphne</i> Baill. (Müll. Arg., 1866)
22.	Secc. <i>Decapetalon</i>	<i>Croton lepidotus</i> A. DC. (Müll. Arg., 1866)



23.	Secc. <i>Podostachys</i>	<i>Croton liebmanii</i> Müll. Arg. (MEXU)
24.	Secc. <i>Octolobium</i>	<i>Croton aberrans</i> Müll. Arg. (FCME)
25.	Secc. <i>Geiseleria</i>	<i>Croton glandulosus</i> L., <i>C. hirtus</i> L'Her, <i>C. trinitatis</i> Millsp. (MEXU, FCME)
26.	Secc. <i>Pilinophytum</i>	<i>Croton capitatus</i> Michx. (MEXU)
27.	Secc. <i>Eremocarpus</i>	<i>Croton setigerus</i> Hook.
28.	Secc. <i>Gynamblosis</i>	<i>Croton monanthogynus</i> Michx., <i>C. pedicellatus</i> Kunth (MEXU)
29.	Secc. <i>Crotonopsis</i>	<i>Croton michauxii</i> G. L. Webster = <i>Crotonopsis linearis</i> Michx. (MEXU)
30.	Secc. <i>Argyrocroton</i>	<i>Croton argyranthemus</i> Michx. (MEXU)
31.	Secc. <i>Lamprocroton</i>	<i>Croton hypoelucus</i> Schtdl. (MEXU)
32.	Secc. <i>Julocroton</i>	<i>Croton argenteus</i> L. (MEXU)
33.	Secc. <i>Adenophyllum</i>	<i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ort., <i>C. humilis</i> L. (MEXU, FCME)
34.	Secc. <i>Barhamia</i>	<i>Croton ameliae</i> Lundell, <i>C. glandulosepalus</i> , Millsp. (MEXU) <i>C. betulaster</i> Müll. Arg., <i>C. hircinus</i> Vent. (DAV)
35.	Secc. <i>Decalobium</i>	<i>Croton decalobus</i> Müll. Arg. (MEXU)
36.	Secc. <i>Micranthis</i>	<i>Croton nummulariifolius</i> A. Rich. (US)
37.	Secc. <i>Medea</i>	<i>Croton leucadenius</i> Baill. (US)
38.	Secc. <i>Lasiogyne</i>	<i>Croton tabascensis</i> Lundell. (MEXU)
39.	Secc. <i>Argyroglossum</i>	<i>Croton yucatanensis</i> Lundell (MEXU)
40.	Secc. <i>Astraeopsis</i>	<i>Croton lucidus</i> L. (MEXU)
41.	Secc. <i>Codonocalyx</i>	<i>Croton gnaphalii</i> Baill. (Müll. Arg., 1866)
42.	Secc. <i>Astraea</i>	<i>Croton lobatus</i> L. (FCME)
43.	Secc. <i>Drepadenium</i>	<i>Croton punctatus</i> Jacq. (MEXU)
44.	Gen. <i>Mildbraedia</i>	<i>Mildbraedia</i>
45.	Gen. <i>Paracroton</i>	<i>Paracroton</i>

**CAPÍTULO II**  
**TRICOMAS FOLIARES DE *CROTON* SECCIÓN *BARHAMIA***  
**(EUPHORBIACEAE)**

**RESUMEN**

Se hizo un análisis morfológico con microscopía electrónica de barrido de los tricomas presentes en las hojas de 17 de las 18 especies de la sección *Barhamia* del género *Croton*. Se observaron tricomas estrellado-rotados, estrellado-lepidotos, multirradiados y dendríticos, así como glándulas epidérmicas embebidas. Las variaciones morfológicas de los tricomas no permiten caracterizar a la sección de manera inequívoca, porque no son exclusivas de la misma, pero se considera que el tipo de tricoma puede ayudar a diferenciar a las especies.

Palabras clave: *Barhamia*, *Croton*, Euphorbiaceae, morfología, tricomas.

**ABSTRACT**

Trichomes on both leaf surfaces of 17 species of section *Barhamia* of genus *Croton* were studied using scanning electron microscopy. Stellate-rotate, lepidostellate, multirradiate and dendritic trichomes, as well as embedded epidermal glands were observed. Based on the morphological variations observed in the section, *Barhamia* cannot be characterized by features of the trichomes, although at the species level, trichomes serve as useful distinguishing features.

Key words: *Barhamia*, *Croton*, Euphorbiaceae, morphology, trichomes.

**INTRODUCCION**

Los tricomas son estructuras importantes dentro de las angiospermas; se presentan frecuentemente y son relativamente fáciles de observar; varían en forma, tamaño, distribución y persistencia en las diferentes partes de una planta (Theobald *et al.*, 1979). Se ha postulado que sirven para proteger a las plantas de factores ambientales, como la radiación solar o el viento,

así como de herbívoros que pueden ser dañados físicamente por los tricomas o envenenados por los compuestos químicos que producen (Duke, 1994). El tipo de tricoma puede delimitar especies, géneros y aun familias; sin embargo, en ocasiones, la densidad y los patrones de distribución responden a las condiciones del ambiente o a la edad de la planta, por lo que, en algunos casos, su valor taxonómico es discutible (Metcalf y Chalk, 1950). En este trabajo se examina en detalle la variación morfológica de los tricomas de 17 especies de la sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. del género *Croton* con el propósito de obtener caracteres morfológicos útiles para distinguirla.

El género *Croton* es uno de los mayores de la familia Euphorbiaceae. Radcliffe-Smith (2001) considera que está conformado por 800 especies, mientras que Webster (1994) señala 1000 y Govaerts *et al.* (2000), 1223. Los miembros de este género pueden ser árboles, arbustos, subarbustos o hierbas y están distribuidos ampliamente en las regiones tropicales el mundo (Webster, 1994). Este género ha sido estudiado desde el punto de vista fitoquímico, por la presencia de compuestos carcinogénicos en algunas de sus estructuras (Farnsworth *et al.*, 1969; Moulis *et al.*, 1992; Siems *et al.*, 1992; Amaral y Barnes, 1998; Luna *et al.*, 1999; Fekam *et al.*, 2002); no obstante, los estudios palinológicos (por ejemplo Punt, 1962; Nowicke, 1994), anatómicos (por ejemplo Rudall, 1989 y 1994 y Freitas *et al.*, 2001), citológicos, ecológicos (por ejemplo Domínguez y Bullock, 1989), etc. son relativamente escasos y pocas especies se han estudiado desde otro punto de vista diferente al florístico.

Las especies del género *Croton* generalmente presentan tricomas estrellados, definidos como estructuras con más de cinco radios que forman un fascículo. Cuando los radios están en un solo plano, los tricomas reciben el nombre de rotados, cuando se encuentran sobrepuestos en varios planos, sin que el eje donde se insertan se alargue se llaman multiangulados, si tienen un radio central erecto son conocidos como porrectos y pueden además ser sésiles o estipitados; si los radios se insertan a diferentes niveles sobre un eje alargado, el tricoma es definido como dendrítico (Theobald *et al.*, 1979). Los tricomas lepidotos se presentan con menos frecuencia dentro del género, se caracterizan por

presentar un anillo basal conspicuo, donde todos los radios se concentran en un mismo plano y se encuentran unidos en diferentes grados formando una escama. Ocasionalmente se pueden encontrar tricomas simples, que probablemente se originan por supresión del anillo basal de radios (McVaugh, 1961). Entre los tricomas simples y los lepidotos se encuentran formas intermedias diferentes, aunque de manera general se han definido como tricomas estrellados y lepidotos, sin mayores precisiones (Webster *et al.*, 1996).

El primer estudio formal de los tricomas en el género *Croton* fue hecho por Froembling (1896), quien propuso la existencia de cinco tipos básicos: lepidoto, estrellado, fasciculado o rosulado, fasciculado-estipitado y dendrítico. Posteriormente, Webster *et al.* (1996) trataron de establecer las relaciones filogenéticas entre las secciones propuestas por el mismo Webster (1993) y caracterizarlas por los tricomas presentes en cada una de ellas, reconociendo siete tipos básicos: estrellado, fasciculado, multirradiado y rosulado, dendrítico, lepidoto, papilado y glandular, con varias formas intermedias.

La sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. es una sección completamente americana con alrededor de 18 especies, con caracteres muy variables, desde *C. betulaster* Baill. y *C. glutinosus* Müll. Arg., con hojas casi glabras y víscidas, que tienen un aspecto brillante, hasta *C. rhexifolius* Baill. con indumento abundante. Las principales características de la sección son: arbustos con hojas generalmente dentadas, sin glándulas conspicuas en el ápice del pecíolo, estípulas glandulares, lobadas o ligeramente disectadas; estambres (5-)8-12, sépalos de las flores pistiladas glandulares marginal y/o abaxialmente y estilos multífidos (Webster, 1993). En esta sección Webster *et al.* (1996) observaron tricomas estrellado-rotados y porrectos en el haz, con 6-15 radios y tricomas estrellado-rotados con el mismo número de radios en el envés.

## MATERIAL Y MÉTODO

Se analizaron los tricomas del haz y el envés de las hojas de 17 especies de la sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. del género *Croton*, que se encuentran enlistadas en el cuadro 1. Los ejemplares de *C. muscicapa* se consideraron como

dos especies, una de las cuales conservó el mismo nombre, mientras que la otra se encuentra en proceso de descripción y fue denominada *C. longibracteatus* sp. nov. Se tomaron muestras del haz y el envés de las hojas de material herborizado de ejemplares de las colecciones de los herbarios CICY, CIQRO, D, F, MEXU, LL, NY, P, R, RB, SPF, UB, US y XAL.

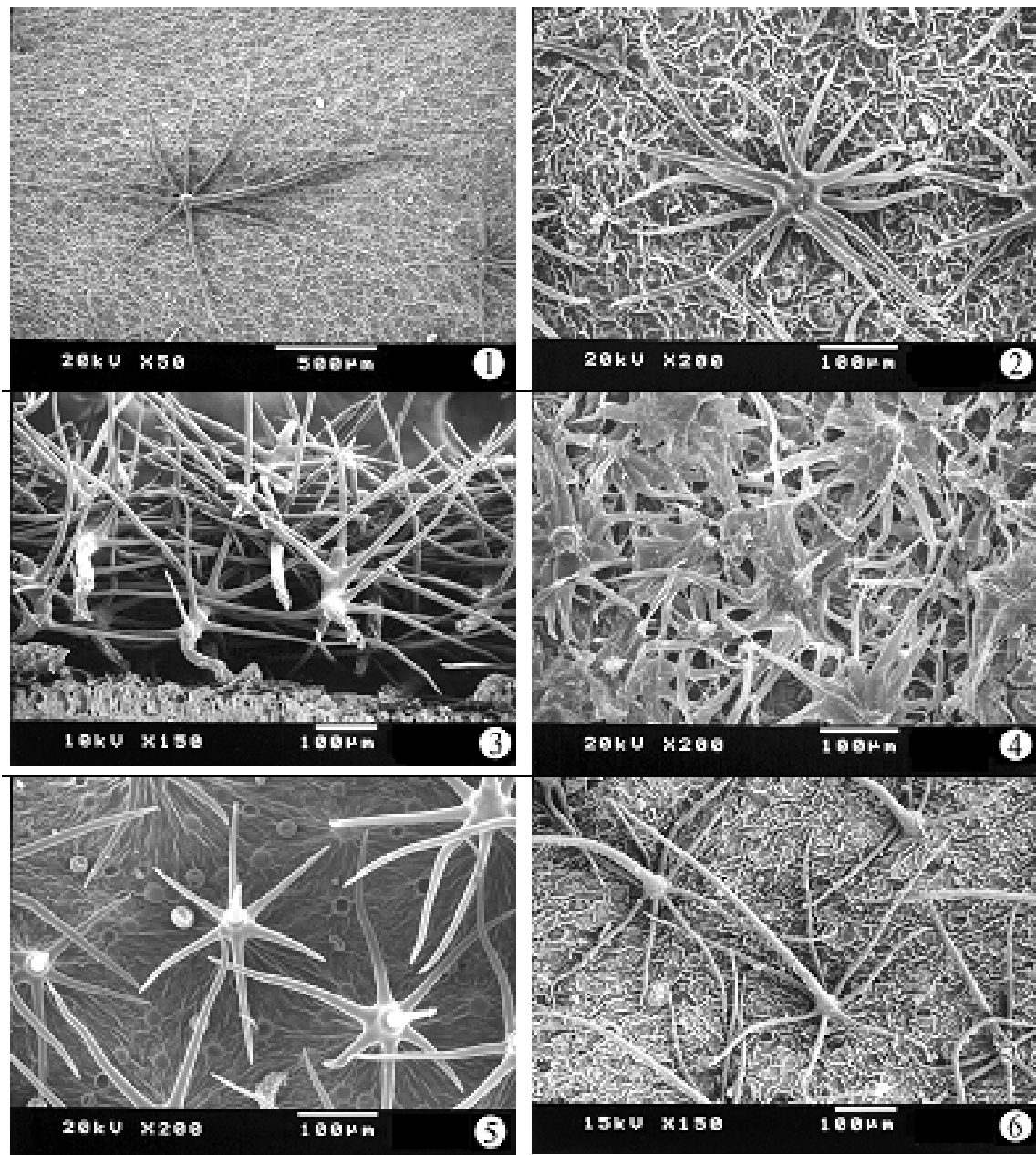
Las muestras se montaron sobre cinta conductiva de carbón de doble cara en portamuestras de aluminio. Posteriormente se cubrieron con una capa fina de oro en una ionizadora Denton Vacuum Desk II. Las observaciones y toma de fotografías se realizaron en un microscopio electrónico de barrido Jeol JSM-5310LV.

## RESULTADOS

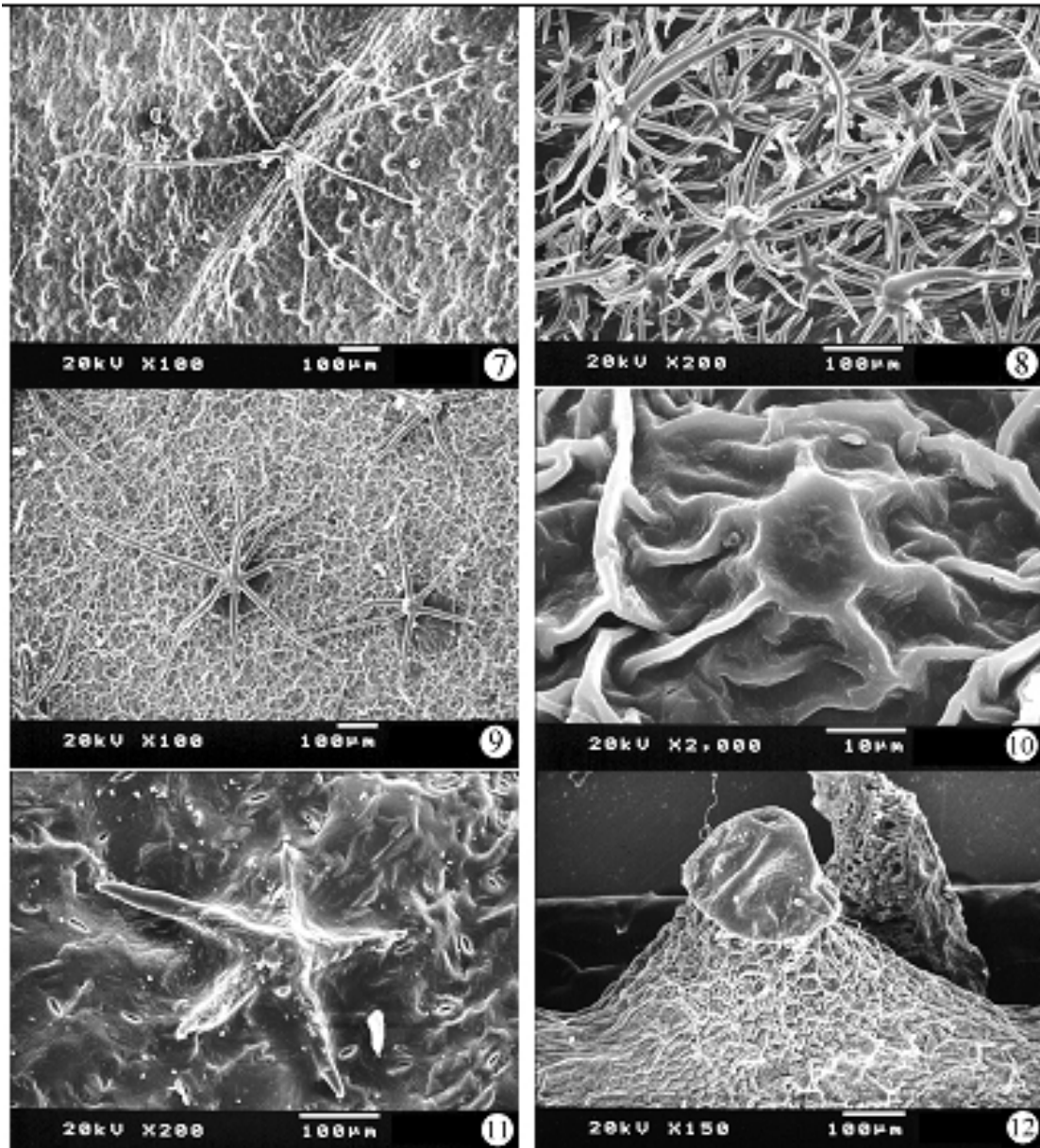
En las hojas de las especies de *Barhamia* (Klotzsch) Baill. (Cuadros 1 y 2), se encuentran tricomas rotados (Fig. 1), multirradiados (Fig. 2) y ocasionalmente dendríticos como en el envés de *Croton urticifolius* Lam. (Fig. 3). También se observan tricomas estrellado-lepidotos, con los radios unidos desde el centro en un 15-30 % de su longitud, en el envés de *C. ameliae* Lundell (Fig. 4). El número de radios varía de 5 a 21 (Cuadros 1 y 2), siendo los tricomas multirradiados los que presentan un mayor número de éstos. Una característica de todos los tricomas de las especies observadas es la presencia de un radio central erecto, es decir son porrectos; este radio puede ser más corto (Fig. 5), más largo (Fig. 6) o relativamente igual al resto de los radios (Fig. 7). En ocasiones esta característica puede presentarse mezclada, como sucede en *C. agoensis* Baill. y *C. urticifolius* Lam., en donde se observan tricomas con un radio central corto y tricomas con el radio central largo (Fig. 8). *Croton essequiiboensis* Klotzsch y *C. adenocalix* Baill. se caracterizan por la presencia de una célula basal, aplanada y de mayor tamaño (Fig. 9).

Cuadro 1. Características de los tricomas que se presentan en el haz y envés de la hoja de las especies del género *Croton*, sección *Barhamia*.

Especie	Tipo	No. de radios	Radio central erecto	Radio central erecto respecto al resto de los radios	Glándulas del margen	Glándulas epidérmicas embebidas
<i>C. adenocalix</i>	rotado	8	presente	menor	presente	presente
<i>C. agoensis</i>	multirradiado	16-17	presente	variable	presente	presente
<i>C. ameliae</i>	estrellado adpreso	8, 10	presente	menor	ausente	presente
<i>C. betulaster</i>	rotado	5	ausente		presente	presente
<i>C. decalobus</i>	rotado	7	presente	menor	ausente	presente
<i>C. essequiboensis</i>	rotado	8, 10	presente	igual	presente	presente
<i>C. garckeanus</i>	rotado	9, 10	presente	igual	ausente	
<i>C. glandulosepalus</i>	rotado	11	presente	menor	ausente	presente
<i>C. glandulosodentatus</i>	multirradiado	17	presente	igual	presente	presente
<i>C. glutinosus</i>	ausente	0	ausente		presente	presente
<i>C. hircinus</i>	rotado	9	presente	mayor	presente	presente
<i>C. muscicapa</i>	rotado	6	presente	menor	presente	presente
<i>C. sp. nov.</i>	rotado	7-8	presente	menor	presente	presente
<i>C. ovalifolius</i>	rotado	7	presente	mayor	presente	presente
<i>C. paucistamineus</i>	rotado	8	presente	igual	ausente	presente
<i>C. rhexifolius</i>	rotado	9	presente	igual	presente	presente
<i>C. urticifolius</i>	rotado, multirradiado endrítico	10, 21	presente	variable	presente	presente



Figs. 1-6. 1. Tricoma estrellado-rotado sobre el haz de *Croton ovalifolius*. 2. Tricoma multirradiado sobre el envés de *C. glandulosodentatus*. 3. Tricomas dendríticos y estipitados en el envés de *C. urticifolius*. 4. Tricomas adpreso-estrellados sobre el envés de *C. ameliae*. 5. Tricomas estrellado-rotados en el envés de *C. decalobus* con radio erectos pequeños. 6. Tricomas estrellado-rotados del haz de *C. rhexifolius* con el radio erecto más largo.



Figs. 7-12. 7. Tricoma estrellado-rotado en el haz de *Croton muscicapa* con el radio erecto relativamente igual al resto de los radios. 8. Tricomas multirradiados en el haz de *C. agoensis* con radios erectos, pequeños y largos mezclados. 9. Tricomas estrellado-rotados en el haz de *C. adenocalix* con una célula aplanada y grande en la base. 10. Glándula epidérmica embebida en el haz de *C. glandulosepalus*. 11. Superficie adaxial de la hoja de *C. betulaster* con secreción de glándulas cubriendo totalmente la lámina. 12. Glándula marginal sobre el diente en *C. muscicapa*.



Todas las especies examinadas presentan glándulas epidérmicas embebidas sobre la lámina foliar, tanto en el haz como en el envés (Fig. 10). En *Croton glutinosus* Müll. Arg., *C. betulaster* Baill., *C. muscicapa* Müll. Arg. y *C. longibracteatus* sp. nov. la secreción de estas glándulas cubre totalmente la lámina foliar (Fig. 11). También se observan tricomas glandulares en el margen de la hoja y sobre la cresta de los dientes como en *C. muscicapa* Müll. Arg. (Fig. 12).

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Webster *et al.* (1996) definen los tipos de tricomas de cada sección y reportan tricomas estrellado rotados, porrectos en el haz y estrellado-rotados, no porrectos en el envés como característicos de la sección *Barhamia*. (Klotzsch) Baill. Además de los tipos señalados por estos autores, en el presente trabajo se observan dos formas de tricoma nuevos dentro de la sección: tricomas multirradiados en el haz y envés de *Croton urticifolius* Lam., que en algunos ejemplares son dendríticos, similares a los de especies de las secciones *Velamea* Baill. y *Eremocarpus* (Benth.) G.L. Webster, y tricomas estrellado-lepidotos con los radios unidos desde el centro entre un 15 y 30 % de su longitud, en el envés de *C. ameliae* Lundell, los cuales son similares a los encontrados en especies de las secciones *Luntia* (Raf.) G.L. Webster y *Andrichnia* Baill.

Los tricomas de las hojas del género *Croton* son variados en cuanto a tamaño, número de radios y fusión de los mismos. El hecho de presentar tricomas con el radio central erecto con diferente longitud, en ambas superficies de la hoja, como en *C. adenocalix* Baill. *C. glandulosodentatus* Pax et K. Hoffm. *C. urticifolius* Lam. y *C. agoensis* Baill., parece estar relacionado con el grado de madurez del tricoma.

*Croton agoensis* Baill. es incluida dentro de la sección por Webster (1993), sin embargo la presencia de caracteres tales como glándulas infundibuliformes en la unión de la lámina y el pecíolo, (semejante a las especies de las secciones *Cyclostigma* Griseb., *Cleodora* (Klotzsch) Baill. y *Ocalia* (Klotzsch) Baill.), y glándulas del margen de la hoja estipitadas (como en especies de la sección *Adenophyllum*), asociadas al seno de los dientes (como en especies de la sección

*Ocalia* (Klotzsch) Baill.) hacen dudosa su pertenencia a la sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill., ya que las especies de esta última no presentan los caracteres descritos. Su inclusión o no dentro de la misma, será resultado de un análisis filogenético que se lleva a cabo en la actualidad.

En *Croton*, las glándulas epidérmicas sobre la lámina foliar se han reportado como un carácter distintivo de la sección *Lasiogyne* (Klotzsch) Baill. En el presente trabajo se observa que estas glándulas son comunes sobre el haz y el envés y que, junto con las del margen de la hoja, están relacionadas con la producción y secreción de metabolitos secundarios, principalmente terpenos (Fansworth *et al.*, 1969), que le confieren el olor característico y que evita la herbivoría en muchas de las especies (Martínez-Gordillo, obs. pers.). En *Croton glutinosus* Müll. Arg., *C. muscicapa* Müll. Arg., *C. longibracteatus* sp. nov. *C. betulaster* Müll. Arg. las láminas foliares están cubiertas con gran cantidad de este tipo de secreciones, lo que dificulta la observación de las estructuras sobre las mismas. Estas glándulas se encuentran también en las secciones *Micranthis* Baill. y *Medea* (Klotzsch) Baill. (Martínez-Gordillo, obs. pers.), lo que no permite usarlas como un estado de carácter para diferenciar secciones.

La persistencia y densidad de los tricomas son parámetros discutibles, porque dependen de las condiciones del ambiente y de la edad de la planta (Metcalf y Chalk, 1950). En *Croton*, la persistencia de los tricomas no es constante, ya que en muchas especies las hojas son pilosas cuando jóvenes y carecen de tricomas en la madurez, dando la condición llamada glabrescente, mientras que la densidad varía dependiendo de la época de colecta y de la edad de las plantas. Esto se observa en *C. adpersus* Benth., de la sección *Velamea* Baill., que en su forma de verano presenta hojas glabrescentes y en la forma de invierno hojas tomentosas (Martínez-Gordillo, obs. pers.). Las variaciones en la densidad de los tricomas ha conducido a sinonimias, por lo que este carácter no es considerado útil para delimitar especies. Lo anterior también se observa en ejemplares de *C. muscicapa* Müll. Arg., donde algunos presentan el envés tomentoso mientras que otros tienen ambas superficies de la lámina casi glabras.

En conclusión, las características que se observan sugieren que, aunque

los rasgos morfológicos de los tricomas no pueden usarse como caracteres únicos para definir a la sección, la combinación de tipos de tricomas en el haz y envés es útil para distinguir a las diferentes especies. Además se encontraron algunos caracteres nuevos para la sección, como la célula basal en los tricomas de *Croton essequiiboensis* Klotzsch y *C. adenocalix* Baill., los tricomas dendríticos y estipitados, similares a los de *C. suberosus* Kunth (sección *Velamea* Baill.), en el envés de *C. urticifolius* Lam., las glándulas embebidas, ampliamente distribuidas en la sección, y los tricomas estrellado adpresos del envés de *C. ameliae* Lundell. Por otro lado es importante resaltar que las investigaciones anatómicas en el género y la familia Euphorbiaceae son escasas, aun cuando son una fuente de caracteres necesarios para entender a *Croton* integralmente.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a José Antonio Hernández, del Laboratorio de Microcine, de la Facultad de Ciencias por la captura en imagen digital de las fotografías del microscopio electrónico de barrido. A la Dra. Sonia Vázquez Santana por la revisión del manuscrito.

#### LITERATURA CITADA

- Amaral, A. C. F. y R. A. Barnes. 1998. A tetrahydroprotoberberine alkaloid from *Croton hemiargyreus*. *Phytochemistry* 47: 1445-1447.
- Domínguez, C. A. y S. H. Bullock. 1989. La reproducción de *Croton suberosus* (Euphorbiaceae) en luz y sombra. *Revista Biol. Trop.* 37: 1-10.
- Duke, S. O. 1994. Glandular trichomes –A focal point and structural interactions. *Int. J. Plant. Sci.* 155: 617-620.
- Farnsworth, N. R., R. N. Blomstery y W. M. Messmer. 1969. A phytochemical and biological review of the genus *Croton*. *Lloydia* 32:-1-28.
- Fekam, F., F. Keumedjio, P. M. Jazet, B. T. Ngadjui, P. H. Amvam, C. Menut y J. M. Bessiere. 2002. Essential oils from *Croton zambesicus* Müell. Arg. growing in Cameroon. *Flavour and Fragrance J.* 17: 215-217.
- Freitas, L., G. Bernardello, J. Galetto y A. A. S. Paoli. 2001. Nectaries and

- reproductive biology of *Croton sarcopetalus* (Euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 136: 267-277.
- Froembling, W. 1896. Anatomisch-systematische Unteersuchung von Blatt un Axe der Crotoneen und Euphyllanthenn. *Bot. Zentralbl.* 65: 129-442.
- Govaerts, R. D., D. Frodin y A. Radcliffe-Smith. 2000. *World checklist and bibliography of Euphorbiaceae*. Royal Botanical Gardens, Kew, pp. 417-536.
- Luna, A. M., J. C. R. Silva, A. R. Campos, V. S. N. Rao, M. A. M. Maciel y A. C. Pinto. 1999. Antioestrogenic effect of trans-dehydrocrotonin, a nor-clerodane diterpene from *Croton cajucara* Benth. in rats. *Phytotherapy Res.* 13: 689-691.
- McVaugh, R. 1961. Euphorbiaceae novae novo-galicianae. *Brittonia* 13: 145-205.
- Metcalf, C. R. y L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 2. Oxford Clarendon Press. pp. 1207-1235.
- Moulis, C, M. Bon, J. Jaud y I. Fouraste. 1992. Crovatin, a furanoid diterpene from *Croton levatii*. *Phytochemistry* 31: 1421-1423.
- Nowicke, J. W. 1994. A palinological study of Crotonoideae (Euphorbiaceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 245-269.
- Punt, W. 1962. Pollen morphology of Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. *Wentia* 7: 1-116.
- Radcliffe-Smith, A. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. Royal Botanic Gardens, Kew, 455 pp.
- Rudall, P. 1989. Laticifers in vascular cambium and wood of *Croton* spp. (Euphorbiaceae). *I.A.W.A. Bull.* 10: 379-383.
- Rudall, P. 1994. Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): Homology and Evolution. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 270-282.
- Siems, K., X. A. Domínguez y J. Jakupovic. 1992. Diterpenes and other constituents from *Croton cortesianus*. *Phytochemistry* 31: 2055-2058.
- Theobald, W. L., J. L. Krahulik y R. C. Rollings, 1979. *Trichome description and classification*. In: Metcalfe, C. R., y L. Chalk, (eds.) *Anatomy of the dicotyledons*, 2a. ed. vol. 1. Oxford, Clarendon Press.
- Webster, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42: 793-823.

Webster, G. L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 81: 33-144.

Webster, G. L., M. J. del Arco-Aguilar y B. A. Smith. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* 121: 41-57.

Apéndice 1. Lista de especímenes utilizados para las observaciones de los tricomas foliares.

*Croton adenocalix* Baill.

Brasil, Ceará, Parque Nacional de 7 Cidades, *Fernandez 8146* (D).

*C. agoensis* Baill.

Brasil, Bahia: Espigão Mestre, *Anderson 36453, 37068* (RB); Goias, Serra Dos Cristais, Cristalina, *Irwin 31348* (RB).

*C. ameliae* Lundell

México, Yucatán: a 6 km al O de Timum, sobre el camino Dzitaz, *Cabrera 11257* (CICY); Chichén Itzá, Lundell y Lundell 7447 (LL).

*C. betulaster* Müll. Arg.

Brasil, Palmeiras, Pai Inácio, *Mori 13214* (D).

*C. decalobus* Müll. Arg.

México, Veracruz: mpio. Cuitláhuac, 3 km al NO de Cuitláhuac on small dirt road, *Hansen y Nee 7564* (XAL).

*C. essequiboensis* Klotzsch

Brasil, Roraima, Boa Vista para Bom Fim, Rio Arraia, peto de Guiana. Ponto 8. *J. M. Pires y P. Leite 14690* (D); Venezuela, Bolívar: Hato El Diamante, aprox. 15 km al SE de El Manteco, *Huber y Alarcón 6509* (D)

*C. garckeanus* Müll. Arg.

Brasil, Santa Catarina: mpio. Porto União, east of Valões (Irineópolis) on the road to Canoinhas, *Smith y Reitz 8635* (R); Valões, *Reitz y Klein 13548* (US).

*C. glandulosepalus* Millsp.

México, Quintana Roo: Carrillo Puerto, Reserva Sian'Ka'an, Km. 23 de Vigía a Carrillo, *Durán y Olmsted 980* (CIQRO); Yucatán: Chichén Itzá, *Steere 1487* (F).

*C. glandulosodontantus* Pax et K. Hoffm.

Brasil, Ceará Guaraciaba do Norte-Ceará, *A. Fernández 7897* (D); Tapera Pernambuco, *Pickel 1469* (US).

*C. glutinosus* Müll. Arg.

Brasil, Bahia: mpio. Piatã, estrada entre Piatã y Abaira, a 3 km ao S de Piatã, *Mori 13391* (NY); Rio de Contas, 1 km da cidade na estrada para Marcolino Moura, *J. R. Pirani 2151* (SPF).

*C. hircinus* Vent.

Panamá, Coclé, road to El Copé from interamerican highway, *D. Burch 1370* (D); between El Cope y Barrigón, *Sytsma 1750* (F).

*C. longibracteatus* sp. nov.

Brasil, Bahia: mpio. Andorai, Serra de Andorai-Capa Bode, entrada por Mucugé, campos rupestres, *G. Martinelli, 5417* (RB); mpio. Lençóis, a lo largo BR 242, a 15 km al NO de Lençóis, al km 225, campo rupestre *S. A. Mori y B. M. Boom 14258* (NY).

*C. muscicapa* Müll. Arg.

Brasil, Bahia: mpio. Morro do Chapeau, entres Fazendas Efigenia e Boa Vista de São José, *Sarmiento y Bautista 863* (RB); Minas Gerais: Planalto, 15 km of Grão Mogol, *Irwin 235218* (UB).

*C. ovalifolius* Vahl

Costa Rica, Guanacaste, 29 mi N de Liberia, *Webster et al. 12475* (MEXU).

*C. paucistamineus* Müll. Arg.

Brasil, Mato Grosso: mpio. Miranda, 30 km al O de Miranda, *Allem 698* (D)

*C. rhexifolius* Baill.

Brasil, Minas Geraes, *Saint-Hilaire 1560* (P).

*C. urticifolius* Lam.

Brasil, Rio de Janeiro: mpio. Maricá, Itaipuacu, serra do Tiririca, alto do morro no limite com municipio de Niteroi, *Pirani y Kallunki 3563* (NY); Boia, ca 1 km S of Rio Contas, on side road to W of the road to libramiento do Brumado, *Harley 15070* (NY).

### CAPITULO III

## ANALISIS FILOGENÉTICO DE LA SECCIÓN *BARHAMIA* (KLOTZSCH) BAILL. DEL GÉNERO *CROTON* (EUPHORBIACEAE)

### INTRODUCCIÓN

Después de *Euphorbia*, *Croton* es uno de los géneros de la familia Euphorbiaceae s. s. distribuidos más ampliamente en las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Radcliffe-Smith, 2001). Es un taxón de casi 1000 especies (Webster, 1993), dos tercios de las cuales son endémicas del continente americano, concentrándose el mayor número en Brasil (Croizat, 1940).

Las clasificaciones infragenéricas de *Croton* más conocidas se encuentran en los trabajos de Baillon (1858), quien delimita y describe varios subgéneros y secciones; Müller (1865, 1866), quien propone 10 secciones, y Webster (1993), quien postula 40 secciones. Esta última propuesta trata de resolver el problema de formar grupos naturales, una de las críticas mayores al sistema de Müller, el cual es calificado como artificial (Croizat, 1940).

Algunos autores lo han trabajado también desde el punto de vista florístico, como Croizat (1940, 1944, 1945) en América y Asia, Leandri (1939, 1969, 1971, 1972) en Madagascar, Radcliffe-Smith (1987) en África y Airy-Show (1971, 1980a, 1980b, 1982) en la región de Asia-Pacífico. Actualmente el grupo del Dr. Berry de la Universidad de Wisconsin lleva a cabo un proyecto para la revisión mundial del género, incluyendo su filogenia molecular (Berry *et al.*, 2005).

La sección *Barhamia* fue circunscrita originalmente como un género independiente de *Croton* por Baillon (1858), a partir del nombre propuesto por Klotzsch (1852), quien proporciona una diagnosis de la misma donde incluye plantas monoicas, con hojas alternas, a veces subopuestas en la base de la inflorescencia, con margen dentado, sépalos estaminados imbricados, sépalos pistilados valvados y estilos bifurcados varias veces. Incluye tres especies con estructura heterogenea en la flor pistilada y gran variación dentro de la inflorescencia, por lo que se pregunta si realmente debe considerarse un género separado de *Croton*. Finalmente anota que se encuentra cercana a la sección



*Ocalia*, cuyas especies presentan glándulas conspicuas en el ápice del pecíolo. Es importante resaltar que los caracteres en los cuales se basa la circunscripción de la sección son muy generales y que otras secciones también los presentan.

Müller (1866) no reconoce al grupo *Barhamia* en su sistema de 10 secciones, distribuye a las especies pertenecientes a la misma, dentro de la serie *Eucroton*, incluyendo junto con ellas a especies de los géneros *Myriogomphus* F. Diederichs y *Leucadenia* Klotzsch.

Webster (1993) delimita a *Barhamia*; no obstante, la considera muy heterogénea y apunta que probablemente las especies con hojas víscidas y casi glabras, podrían ser separadas como una subsección. Anota que las secciones *Adenophyllum* y *Decalobium* son grupos cercanos y que *Croton ovalifolius* Vahl puede ser una forma transicional entre *Barhamia* y *Micranthis*. El lectotipo de *Barhamia* (Wheeler, 1975) es *C. hircinus* Vent.

Esta sección es completamente americana e incluye alrededor de 18 especies con caracteres muy variables, desde *C. betulaster* y *C. glutinosus*, con hojas casi glabras y víscidas, con aspecto brillante, hasta *C. rhexifolius* con indumento abundante, lanoso, que es una característica de la sección *Medea* (Webster, 1993).

Los caracteres diagnósticos de la sección, según Webster (1993) son: arbustos con hojas generalmente dentadas, sin glándulas conspicuas en el ápice del pecíolo, estípulas glandulares, lobadas o ligeramente disectadas; estambres (5-)8-12, sépalos de las flores pistiladas glandulares marginal y/o abaxialmente y estilos multífidos. Las especies de la misma se distribuyen mayoritariamente en Brasil (Apéndice 2), sin embargo, algunas llegan hasta la zona del sur de México, como *C. ameliae* y *C. glandulosepalus*.

La representación de las 18 especies de *Barhamia* en los herbarios no es abundante; en el caso de *Croton strigosus* no ha sido posible obtener ejemplares y de *C. rudolphianus* se tiene disponible un solo espécimen.

## OBJETIVO

Este trabajo presenta como objetivo hacer un análisis filogenético con caracteres morfológicos de la sección *Barhamia*, que permitirá poner a prueba su monofilia y saber qué especies deberían incluirse en ella.

## MATERIAL Y MÉTODO

En un análisis anterior, utilizando caracteres morfológicos, se determinaron los grupos hermanos de *Barhamia*. En él se incluyeron como unidades terminales a las secciones del género, representadas por una o más especies y como grupos externos a los géneros *Mildbraedia* y *Paracroton*. Las secciones que resultaron más cercanas a *Barhamia* fueron *Micranthis* Baill. y *Medea* (Klotzsch) Baill., la primera con seis especies distribuidas en Brasil y Las Antillas que se diferencian por ser hierbas rastreras con hojas menores a 1 cm y la segunda con alrededor de 30 especies, de distribución sudamericana e incluyendo a hierbas erectas con hojas mayores a 1 cm y con indumento abundante, lanado.

Se obtuvieron los caracteres disponibles de los ejemplares, incluyéndose características de hojas, estípulas y bractéolas, además de los florales, tanto de flores estaminadas como pistiladas. En el caso del fruto y las semillas, la mayoría de los especímenes de herbario no cuentan con estas estructuras, por lo que se decidió no incluirlas en el análisis.

### Especímenes

Se solicitaron ejemplares (incluyendo tipos) de las 18 especies consideradas dentro de la sección *Barhamia* y de las secciones *Micranthis* y *Medea*, a diferentes herbarios de países sudamericanos y de los Estados Unidos de América. También se incluyeron especies de las secciones *Adenophyllum*, *Decalobium* y *Ocalia*, postuladas como grupos cercanos por Webster, (1993) y Baillon, (1858), quienes estudiaron al género *Croton* previamente. Se pidieron los tipos a París y Ginebra, obteniéndose algunos del primer herbario, pero ninguno del segundo, porque su política no permite el préstamo de colecciones históricas, sin embargo, se tienen algunas fotos de los mismos.

Se examinaron aproximadamente 250 ejemplares de los herbarios MEXU, FCME, XAL, CICY, UB, SP, R, RB, F, NY, MO, CAS y MICH, quedando representadas 16 de las 18 especies consideradas dentro de la sección (excepto *C. strigosus* y *C. perviscosus*) y material de las secciones de los grupos externos (apéndice 3).

### **Obtención de caracteres**

La obtención de caracteres y sus estados se hizo a partir de ejemplares de herbario. Se trató de encontrar el mayor número posible de éstos, tanto de los órganos vegetativos como de la flor.

Los órganos grandes como hojas e inflorescencias se midieron con una regla en centímetros, mientras que las medidas de partes florales se hicieron con un micrómetro sobre el ocular del microscopio estereoscópico. Se aclararon hojas para observar principalmente la forma de la nervadura mediante el método de Dilcher (1974) y se observaron los tricomas de las mismas por medio del microscopio electrónico de barrido (MEB).

Los caracteres se trataron como no ordenados, incluyéndose también las autapomorfías y el árbol se enraizó usando a *Croton lobatus* L., una especie perteneciente a la sección *Astraea*, que en el análisis previo está lejos de *Barhamia*, con características diferentes a las de esta sección y que además, en un análisis filogenético molecular (Berry *et al.* 2005) resultó ser un grupo diferente de *Croton*.

### **Construcción de unidades terminales**

El punto de partida fue utilizar a cada uno de los ejemplares como una unidad terminal. Finalmente se incluyeron 28 unidades terminales (apéndice 1), que representan 16 especies de *Barhamia*, donde *C. glandulosodentatus* está representada por dos formas. Se incluyeron también a *Croton ciliatoglandulifer* Ort., *C. lucidus* L., *C. decalobus* Müll. Arg., *C. leucadenius* Müll. Arg., *C. garckeanus*, *C. nummularifolius* A. Rich, *C. nummularius* y *C. macrodontus* Müll. Arg., representantes de las secciones *Adenophyllum*, *Astraeopsis*, *Decalobium*,

*Medea*, *Micranthis* y *Ocalia* respectivamente, *C. pachypodos* G. L. Webster y *C. punctatus* Jacq. de *Luntia* y *Drepadenium* y *C. lobatus* L. de la sección *Astraea*, que en un análisis filogenético molecular (Berry *et al.*, 2005) se considera como un género diferente, y que representan los grupos externos, obteniéndose en total 28 unidades terminales.

### **Análisis cladísticos**

La matriz de datos fue de 28 unidades terminales y 62 caracteres (56 informativos). Se incluyeron 50 caracteres binarios y 10 con más de dos estados y todos no ordenados. De los métodos de búsqueda exhaustivas, *Branch and Bound* y heurísticas, las dos primeras son exactas y garantizan el descubrimiento del árbol más corto, sin embargo, el límite para la primera es de 10 unidades terminales, la segunda puede aplicarse hasta con 20-25 unidades terminales, pero para más de 20 unidades terminales es difícil llegar a un resultado. Por esta razón se hicieron búsquedas heurísticas de 5000 réplicas. Los análisis cladísticos se hicieron usando PAUP 4.0b10a (Swofford, 2002). Se usó el algoritmo de búsqueda heurística y las topologías fueron orientadas usando a *C. lobatus*. La longitud del árbol y los índices de consistencia y de retención se calcularon sin incluir caracteres no informativos. Se construyó un consenso estricto y se evaluó el apoyo de las ramas con análisis de *Bootstrap* y *Jackknife*, en ambos casos se hicieron 100 réplicas, usando TBR, salvando no más de 10 árboles por iteración y se calculó el soporte con el valor de Bremer.

### **Caracteres analizados**

La lista consiste de caracteres morfológicos, de órganos vegetativos y de la flor, obtenidos de los especímenes de herbario, de hojas aclaradas y de hojas observadas al microscopio electrónico de barrido. Para describir caracteres cualitativos de hojas se tiene una gran cantidad de términos botánicos con base en el largo y ancho (Ash *et al.*, 1999; Hickey, 1973).

### **Caracteres incluidos**

**1. Tallo: 0 = erecto, 1 = rastrero.** Dentro de la sección se encuentran principalmente plantas cuyo crecimiento desde el inicio de su desarrollo tiene el tallo en posición vertical o próxima a la vertical. Dentro del género y en el análisis se incluyen también plantas de talla pequeña que crecen apoyándose en el suelo, como el caso de *C. punctatus* que crece en dunas.

**2. Tipo de tricomas en el tallo: 0= escamosos, 1 = estrellados.** Los tricomas dentro del género pueden ser estrellados o escamosos, en la sección *Barhamia* son estrellados, dentro del subtipo de los rotados y porrectos. (Webster, 1996).

**3. Tamaño de la lámina de la hoja: 0 = mayor de 1 cm, 1 = menor a 1 cm.** La característica de tener hojas pequeñas, de menos de 1 cm, se presenta en la sección *Micranthis* y es el carácter diagnóstico de la misma (Webster, 1993); en el resto del género las hojas son mayores a 1 cm.

**4.- Hoja: 0 = entera, 1 = lobada.** Las hojas dentro del género son principalmente enteras. Existen sólo unas cuantas secciones que presentan ejemplares con hojas lobadas, entre éstas se encuentran la sección *Astraea* y la subsección *Palanostigma* de la sección *Cyclostigma*, donde todas las especies presentan hojas lobadas en mayor o menor grado.

**5. Lámina de la hoja: 0 = ovada, 1 = elíptica, 2 = oblonga, 3 = obovada.** Las hojas dentro de la sección tienden a ser ovadas, aunque en las especies incluidas pueden encontrarse hojas elípticas, oblongas y obovadas (*sensu* Ash *et al.*, 1999; Hickey, 1973).

**6. Secreción de exudados brillantes sobre la lámina de la hoja: 0 = activa, 1 = no activa.** Esta característica es el resultado de la actividad de glándulas sobre la lámina de la hoja, cuando la actividad es alta, secretan gran cantidad de exudado, dándoles una apariencia brillante y que al microscopio electrónico se ve como una

capa homogénea que dificulta la observación de cualquier estructura sobre la lámina. Entre las especies que tienen gran cantidad de exudado se encuentran *Croton betulaster*, *C. glutinosus* y *C. muscicapa*.

**7. Ángulo del ápice de la hoja: 0 = agudo, 1 = obtuso.** El ángulo formado por los dos lados del ápice de la hoja pueden medir menos de 90° grados y se considera agudo o mas de 90° y entonces es obtuso (Hickey, 1973).

**8. Forma del ápice de la hoja: 0 = recto, 1 = convexo, 2 = emarginado, 3 = acuminado.** Cuando el margen entre el ápice y la línea perpendicular al nervio medio, a  $\frac{3}{4}$  del extremo proximal de la hoja no tiene una curvatura significativa se considera recto, si el margen se curva se considera convexo. En los grupos trabajados se encontraron también ápices emarginados y acuminados.

**9. Tipo de dentadura en el margen de la hoja: 0 = serrado, 1 = crenado o eroso, 2 = doble serrado, 3 = entero.** Se considera serrado cuando los dientes tienen el eje inclinado hacia el ápice de la hoja y la serradura puede ser simple o doble. Se llaman crenados a los dientes redondeados, no agudos en el ápice y erosos cuando el margen es irregular (Ash *et al.*, 1999). En las especies examinadas, esta última condición es la menos frecuente. Se codifica como no aplicable a las plantas que carecen de cualquier tipo de dientes en el margen de la hoja.

**10. Ángulo de la base de la hoja: 0 = agudo, 1 = obtuso.** Los márgenes en la base de la hoja forman un ángulo que puede ser menor de 90° y se denomina agudo o mayor de 90° y es obtuso (Hickey, 1993).

**11. Base de la hoja: 0 = cordada o subcordada, 1 = convexa, 2 = cuneada.** Se aplica al tipo de curvatura que se encuentra a  $\frac{1}{4}$  del extremo proximal. Se considera cuneada cuando el margen entre la base y  $\frac{1}{4}$  no tiene curvatura, convexo cuando el margen entre la base y  $\frac{1}{4}$  se curva del centro de la hoja y cordado cuando la base tiene un seno con lados rectos o convexos (Ash *et al.*,

1999).

**12. Glándulas del pecíolo: 0 = presentes, 1 = ausentes.** Las glándulas del pecíolo son comunes en varias secciones como *Cascarilla* y *Luntia*, entre otras, estas glándulas generalmente pueden distinguirse de las que se encuentran en el margen de la hoja cuando se presentan en ambos sitios, porque son diferentes en forma y/o en tamaño.

**13. Curso de las venas secundarias: 0 = arqueado, 1 = recto.** Se distinguen dos cursos en las venas secundarias, las que surgen de la base en todos los casos tienden a ser arqueadas mientras que las que salen directamente de la vena media, por encima de la base pueden ser rectas o arqueadas. En algunas de las especies como *Croton glutinosus* o *C. betulaster*, se observó este carácter en el material aclarado, porque la hoja seca es muy gruesa y lustrosa y hace difícil observarlo.

**14. Número de venas en la base de la hoja: 0 = cinco, 1 = tres.** Este carácter puede ser difícil de interpretar porque cuando las hojas son jóvenes pueden presentar diferente número de venas que surgen desde la base; por esta razón se tomó en las hojas de los nudos basales y por lo tanto maduras.

**15. Glándulas en el margen de la hoja: 0 = ausentes, 1 = presentes.** Muchas de las especies presentan glándulas bien desarrolladas en el margen de la hoja, pero éstas son inconspícuas a simple vista. La mayoría de las veces son sésiles, de diferentes formas, aunque secciones como *Adenophyllum* tienen glándulas estipitadas. En la descripción de la sección no se mencionan glándulas en el margen, sin embargo, en muchas de las especies existen glándulas en el ápice de los dientes. Cuando es posible verlas en el microscopio se codifica como 1.

**16. Tipo de glándulas del margen: 0 = sésiles, 1 = estipitadas, – = no aplicable.** Cuando las glándulas se encuentran presentes pueden ser sésiles,

como sucede en la mayoría de especies de la sección o estipitadas como en las secciones *Adenophyllum* y *Ocalia*. Se codifican como no aplicable cuando las hojas carecen de glándulas en el margen de la hoja.

**17. Haz de la hoja: 0 = glabro, 1 = peloso.** La presencia de tricomas es común dentro del género y en consecuencia dentro de la sección, aunque la persistencia es diferente. Se proponen dos estados de carácter: glabro cuando hay ausencia de tricomas durante todo el desarrollo de la hoja o éstos se encuentran cubiertos por un exudado brillante, como en *Croton betulaster* y *C. glutinosus*; peloso cuando existen tricomas aunque éstos puedan caerse en el transcurso de la vida de la hoja, por lo que es importante observar hojas jóvenes.

**18. Tricomas del haz de la hoja: 0 = rotados, 1 = multirradiados, 2 = estrellado-adpresos, – = inaplicable.** Se encuentran tres tipos de tricomas dentro de las secciones incluidas. Los rotados son tricomas estrellados con los radios en un solo plano. Los multirradiados son tricomas donde existen series de fascículos estrellados que se superponen unos a otros. Los estrellado-adpresos son tricomas donde los radios se encuentran en un solo plano y se encuentran unidos entre sí más de la mitad de su longitud, por ejemplo, los que se encuentran en los representantes de *Luntia* y *Drepadenium*.

**19. Radio central erecto en los tricomas: 0 = ausente, 1 = presente, – = inaplicable.** En los tricomas presentes en el género, puede observarse un radio central erecto y se trata de un tricoma porrecto, en la mayoría de las especies de la sección se encuentra este radio central, en alguna de las superficies de las hojas de los ejemplares de *Micranthis* puede no estar presente.

**20. Envés de la hoja: 0 = glabro, 1 = peloso.** Se codificó de la misma manera que lo descrito en el haz.

**21. Tipo de indumento en el envés de la hoja: 0 = rotado, 1 = multirradiado, 2**



= **estrellado-adpreso**, – = **inaplicable**. Los tipos de tricomas en el envés se codificaron de igual manera que los del haz.

**22. Presencia de un radio central erecto: 0 = no porrecto, 1 = porrecto.** Se codificó de la misma manera que en el caso de los tricomas del haz.

**23. Pares de venas laterales: 0 = 5, 1 = 3.** El número de venas laterales es muy variado, lo más común es que sean más de cuatro pares. En los grupos analizados sólo las especies de la sección *Micranthis* tienen tres.

**24. Consistencia de la hoja: 0 = membranácea, 1 = cartácea.** Generalmente las hojas de *Croton* son membranáceas en seco, aunque en algunas secciones como *Eluteria* pueden predominar las hojas cartáceas. Dentro de *Barhamia* hay pocas especies con consistencia cartácea, como en el caso de *C. betulaster*, *C. glutinosus*, *C. muscicapa* y *C. longibracteatus*.

**25. Distribución de los estomas: 0 = anfistomáticos, 1 = hipostomáticos.** Los estomas en las especies de *Croton* se encuentran en la cara abaxial de la hoja (hipostomáticas), aunque pueden haber especies con hojas anfistomáticas. En *Barhamia* este último estado no es raro.

**26. Seriación de los dientes: 0 = simple, 1 = compuesta, – = inaplicable.** Se considera seriación simple cuando el margen presenta los dientes del mismo tamaño y compuesta cuando se presentan dientes de distintos tamaños (Hickey, 1973). En *Barhamia* este último estado es común. Se codifica como inaplicable en los casos donde las hojas carecen de cualquier tipo de diente en el margen.

**27. Espaciamiento entre los dientes: 0 = regular, 1 = irregular, – = inaplicable.** Se considera espaciamiento regular cuando los dientes se encuentran distribuidos en todo el margen de la hoja, mientras que es irregular cuando en las tres cuartas partes distales de la hoja se presentan dientes,

mientras que la parte proximal se encuentra desprovista de los mismos. En *Barhamia* existen los dos estados de carácter en proporciones similares. Se codifica como inaplicable en el caso de que el margen de la hoja no presente ningún tipo de dientes en el margen.

**28. Máximo orden de venación: 0 = tres, 1 = cuatro, 2 = cinco.** El máximo orden de venación que más frecuentemente se presenta dentro de la sección es cuatro, aunque ocasionalmente pueden encontrarse hojas con venación hasta de quinto orden.

**29. Venas agróficas: 0 = presente, 1 = ausente.** En ocasiones es posible observar en la base de las hojas venas más delgadas con diferentes cursos respecto a las venas secundarias, por lo que se consideran diferentes de éstas y se denominan agróficas. En la sección, la presencia de estas venas es común.

**30. Venas de la base: 0 = basales, 1 = suprabasales.** Los nervios secundarios pueden originarse en la base de la hoja o en algún punto por arriba de la misma, en el primer caso se habla de la condición basal y en el segundo suprabasal. La primera condición es común dentro de la sección.

**31. Patrón de las venas secundarias: 0 = eucamptódroma, 1 = broquidódroma, 2 = acródroma.** Los nervios secundarios en el género pueden presentarse en tres condiciones, en la primera los nervios secundarios no llegan hasta el margen de la hoja y además se encuentran libres entre ellos (eucamptódroma), en la segunda los nervios secundarios se unen en una serie de arcos antes de llegar al margen de la hoja (broquidódroma) y en la última los nervios primarios y secundarios corren en arcos paralelos hacia el ápice de la hoja (acródroma). La segunda condición es la más frecuente dentro del género.

**32. Estípulas: 0 = presentes, 1 = ausentes.** Las estípulas son comunes dentro del género, en algunas secciones como *Eluteria* frecuentemente están ausentes.

*Barhamia* las presenta bien desarrolladas y generalmente tienen glándulas en alguna porción del margen de la misma.

**33. Forma de las estípulas: 0 = linear, 1 = tubulada, 2 = esférica.** Las estípulas están presentes y generalmente son subuladas, ocasionalmente lineares y en algunos casos como en *C. draco* Schltldl. y *C. yucatanensis* Lundell tienen la base foliácea. En especies de la sección *Adenophyllum* están representadas por glándulas fasciculadas y estipitadas como en *Croton ciliatoglandulifer* Ort. En otros grupos son un conjunto de glándulas esféricas como en *C. betulaster* Müll. Arg. y *C. muscicapa* Müll. Arg. En este último caso, se codifican con 2. Se codifica con 0 a las estípulas lineares y con 1 las subuladas. Hay que tomar en cuenta que, en ocasiones, las estípulas se caen en las etapas tempranas de la vida de las plantas y hay que examinar ramas jóvenes.

**34. Glándulas en las estípulas: 0 = presentes, 1 = ausentes.** Glándulas conspicuas en las estípulas son comunes dentro de la sección, pero no dentro del género. Las secciones más grandes del mismo como *Cascarilla* y *Velamea* carecen de ellas. Las especies cuyas estípulas están representadas por glándulas esféricas se codificaron como presentes.

**35. Címulas bisexuales en una inflorescencia: 0 = presentes, 1 = ausentes.** La inflorescencia típica dentro del género es un racimo con las flores pistiladas en los nudos proximales y las flores estaminadas en los nudos distales. Unas pocas secciones presentan flores pistiladas y estaminadas en el mismo nudo, principalmente en los proximales, en este último caso se habla de la presencia de címulas bisexuales, como en la sección *Cyclostigma*.

**36. Forma del margen de la bractéola: 0 = paralelo, 1 = no paralelo.** Las bractéolas pueden tener diferentes formas, las subuladas, las lanceoladas y las ovadas no tienen márgenes paralelos ya que se angostan hacia el ápice, mientras que las lineares si tienen el margen paralelo.

**37. Glándulas de la bractéola: 0 = presente, 1 = ausente.** Las glándulas en el margen de las bractéolas pueden presentarse o no, la primera condición se encuentra generalizada dentro de la sección y son estructuras muy parecidas a las estípulas dentro de la misma especie, aunque pueden variar en tamaño.

**38. Base de la bractéola: 0 = recta, 1 = cuneada.** Generalmente las bractéolas tienen bases con el margen paralelo y se consideran con base recta; en ocasiones las bases pueden hacerse más angostas en la inserción y son cuneadas.

**39. Flores por bractéola: 0 = una, 1 = dos o más.** En el género *Croton* generalmente hay una sola flor por cada bractéola. En ocasiones pueden existir dos o más flores por bractéola, lo cual es común en secciones que presentan címulas bisexuales como *Cyclostigma* y *Corylocroton*.

**40. Cara adaxial de los sépalos de las flores estaminadas: 0 = glabra, 1 = pelosa.** La pubescencia de los sépalos de las flores estaminadas puede no estar presente siendo en este caso glabros, o en ocasiones se le encuentra en etapas inmaduras, perdiéndose con la edad. Se codifica como pelosa la condición de presentar tricomas en alguna fase de la vida del órgano.

**41. Cara abaxial de los sépalos de las flores estaminadas: 0 = glabra, 1 = pelosa.** La presencia de tricomas estrellados o lepidotos en una de las caras no condiciona a que la otra presente la misma condición, de tal manera que este carácter se considera independiente. Se codifica como en el caso de la cara adaxial.

**42. Glándulas impresas en los pétalos de las flores estaminadas: 0 = ausentes, 1 = presentes.** Dentro del género es común que los pétalos estaminados presenten glándulas esféricas impresas en los pétalos de las flores estaminadas, éstas ocasionalmente son tan abundantes y conspicuas que pueden observarse a simple vista, en otras ocasiones sólo se observan en el microscopio

óptico.

**43. Filamento: 0 = glabro, 1 = peloso.** El filamento de los estambres puede presentar tricomas o no, independientemente de la pubescencia del receptáculo, la cual se presenta en todas las secciones, excepto *Astraea*. Un filamento se considera glabro si carece de tricomas a lo largo del mismo, con excepción de la zona de unión con el receptáculo, porque en muchas ocasiones, cuando se arranca un estambre, se puede arrastrar parte de la pelosidad del receptáculo. La condición de peloso se observa cuando se encuentran filamentos con tricomas a lo largo de los mismos en cualquier etapa de la vida, ya que pueden perderse con la edad.

**44. Cara adaxial de los pétalos de las flores estaminadas: 0 = glabra, 1 = pelosa.** Los tricomas en la cara adaxial de los pétalos de las flores estaminadas se presentan en muchas de las especies del género. Algunos carecen totalmente de pelosidad desde etapas tempranas y son los que se codifican con 0.

**45. Cara abaxial de los pétalos de las flores estaminadas: 0 = glabra, 1 = pelosa.** La presencia de tricomas en la cara abaxial de los pétalos es común dentro del género. Los pétalos que carecen totalmente de tricomas desde etapas tempranas de la vida se codifican con 0 y los que presentan tricomas en algún momento, con 1.

**46. Pétalos de las flores estaminadas: 0 = no desarrollados, 1 = bien desarrollados.** En el género es una condición común presentar corola en las flores estaminadas con excepción de las especies de la sección *Drepadenium*, que carecen de este verticilo, siendo una autapomorfía de la misma.

**47. Número de estambres: 0 = 12, 1 = 16, 2 = 6.** El número de estambres es variado en el género, desde seis hasta más de 100 estambres, distribuyéndose muy heterogéneamente. En este caso se usó "simple gap coding" (Kitching *et al.*,

1998) para establecer los estados de carácter.

**48. Pedicelo en la flor pistilada: 0 = bien desarrollado, 1 = poco desarrollado o ausente.** Las flores pistiladas pueden tener un pedicelo conspicuo y en ocasiones considerablemente largo, sobrepasando el tamaño de los verticilos florales; sin embargo la condición mas común es encontrar flores con pedicelos cortos, tanto que sólo removiendo las bractéolas es posible observarlos. Se codifican como 0 las que presentan un pedicelo por lo menos del mismo tamaño que la longitud de los verticilos florales en anthesis y como 1 cuando el pedicelo es mas corto que éstos. Esta relación puede ser observada también en la etapa de fructificación.

**49. Epicáliz de la flor pistilada: 0 = bien desarrollado, 1 = no desarrollado.** No es una característica común en el género, es una autapomorfia de la sección *Decalobium* y se ve como un cáliz de 10 elementos que a diferencia de las estructuras bien definidas que forman el cálculo en la familia Malvaceae es difícil de observar.

**50. Sépalos en la flor pistilada: 0 = reduplicados, 1 = rectos.** Es una característica poco común en el género, se refiere a que los sépalos valvados presentan los bordes doblados hacia abajo y hacia fuera en la base. No se presenta en *Barhamia*, pero sí en *Croton lucidus*, una especie de la sección *Astraeopsis*, incluida como grupo externo. En los bordes rectos no existe ninguna curva ni doblamiento (Font Quer, 1982).

**51. Cara adaxial de los sépalos de las flores pistiladas: 0 = glabra, 1 = pelosa.** La característica se definió como en el caso de las flores estaminadas.

**52. Cara abaxial de los sépalos de las flores pistiladas: 0 = glabra, 1 = pelosa.** En esta cara, aparte de la pelosidad pueden encontrarse glándulas dentro de la sección, las cuales frecuentemente quedan ocultas bajo la pelosidad, la cual puede ser muy densa. La pelosidad se considera un carácter no relacionado con

las glándulas, ya que varían independientemente.

**53. Glándulas en los sépalos de las flores pistiladas: 0 = presentes, 1 = ausentes.** En la cara abaxial de los sépalos pistilados, pueden encontrarse glándulas, ésta es una de las características conspicuas de la sección y también de *Decalobium*, *Adenophyllum*, *Micranthis* y *Medea*.

**54. Distribución de las glándulas en los sépalos de las flores pistiladas: 0 = marginales, 1 = abaxiales, – = no aplicable.** Cuando las glándulas se presentan en los sépalos de las flores pistiladas, pueden encontrarse distribuidos de manera diferente, ocasionalmente se encuentran como cilios sólo en el margen del sépalo, en una o varias filas, sin tapar totalmente la cara abaxial, los casos anteriores se codifican como 0. En otras especies se localizan sobre toda la cara abaxial del sépalo, cubriéndolo, en este último caso se codifican como 1. Se codifica como no aplicable cuando los sépalos de la flor pistilada carecen de glándulas.

**55. Sépalos de la flor pistilada: 0 = no acrescentes, 1 = acrescentes.** Los sépalos pistilados pueden ser acrescentes, es decir que los sépalos continúan creciendo después de que se han formado, como en especies de las secciones *Astraeopsis* y *Astraea*. En los no acrescentes, una vez formado el órgano el crecimiento se detiene. En la sección *Barhamia* no se encuentra esta condición.

**56. Pétalos en la flor pistilada: 0 = rudimentarios o no desarrollados, 1 = bien desarrollados.** Los pétalos de las flores pistiladas se encuentran bien desarrollados en pocas especies, aunque en el género pueden estar representados por apéndices de diferente tipo, sin formar un verticilo visible. En *Barhamia* los pétalos pistilados están ausentes, sin embargo, *Eluteria* y *Luntia* tienen una corola conspicua.

**57. Disco de la flor pistilada: 0 = entero, 1 = segmentado.** El disco floral es una de las características más constantes dentro del género, puede estar representado

por una o por cinco glándulas, cuando se encuentra representado por una glándula se habla de un disco entero y cuando está representando por varias, se denomina segmentado.

**58. Forma del ovario: 0 = esférico, 1 = botuliforme.** El ovario puede ser completamente esférico o alargado y aplanado en los extremos, dando la condición de botuliforme desde etapas tempranas de su desarrollo.

**59. División de los estilos: 0 = bífidos, 1 = multífidos.** El género *Croton* presenta generalmente tres estilos, cada uno de los cuales se dividen sucesivamente una o varias veces, dando lugar a diferente número de estigmas. Cuando se dividen en dos y se tiene como resultado seis estigmas se habla estilos bífidos, en el caso de que las divisiones sean mas de seis se habla de estilos multífidos. Los dos estados de carácter están ampliamente distribuidos dentro del género. La sección *Barhamia* presenta estilos multífidos.

**60. Grado de partición de los estilos: 0 = a la base, 1 = hasta la mitad.** Los estilos son generalmente tres y pueden estar completamente libres o unidos a lo largo de su longitud en diferente grado. Los primeros se codifican con 0 y cuando se encontraron unidos en algún grado, como 1.

**61. Superficie de los estilos: 0 = glabro, 1 = peloso.** Como en el caso de otros órganos, el estilo puede presentar algún tipo de tricomas, se considera peloso cuando los tricomas se presentan homogéneamente a lo largo del mismo en alguna etapa de su vida, aunque los pierda con la edad, o glabro cuando no se encuentra ningún rastro de tricomas sobre los mismos, aun en las primeras etapas.

**62. Superficie del receptáculo: 0 = glabro, 1 = peloso.** Todas las especies del género tienen tricomas en el receptáculo, con excepción de las especies de la sección *Astraea*.



## RESULTADOS

Éste es el primer análisis que se hace de alguna sección de *Croton*, a pesar de ser un género con alta diversidad y distribuido ampliamente en las zonas tropicales. La matriz incluye 28 unidades terminales y 62 caracteres. Del total de celdas, sólo el 3.7 % representan valores inaplicables, no disponibles o polimorfismos. El análisis a partir de búsquedas heurísticas resultó en un árbol de 238 pasos, con un índice de consistencia (CI) de 0.302 y un índice de retención (RI) de 0.506.

En el árbol (Figs. 1 y 2) se observa el clado A, donde se encuentran 22 especies; en él están la mayoría de las que pertenecen a la sección *Barhamia*, mezcladas con las de las secciones *Astraeopsis*, *Ocalia*, *Decalobium*, *Adenophyllum*, *Micranthis* y *Medea*, y está apoyado por dos caracteres (tricomas del haz de la hoja [19] y glándulas de las estípulas [35]), ambos pertenecientes a órganos vegetativos.

El clado B incluye cinco especies, en él se encuentran los representantes de las secciones *Luntia* y *Drepadenium* y tres especies de la sección *Barhamia*: *C. agoensis*, *C. glandulosodentatus* y *C. glandulosodentatus*<sup>1</sup>. Este clado está apoyado por dos caracteres vegetativos (glándulas del margen de la hoja [16] y espaciamiento entre los dientes del margen de la hoja [28]) y dos florales (indumento de la cara adaxial y abaxial de los pétalos de la flor estaminada [45 y 46]) (Figs. 1 y 2).

El clado C presenta a todas las especies del clado A, excepto *C. macrodontus*, representante de la sección *Ocalia* y está apoyado por los caracteres 22 (indumento del envés de la hoja), 38 (glándulas de la bractéola) y 54 (glándulas de los sépalos de las flores pistiladas).

Un clado menos inclusivo es el clado D, que incluye las especies del clado C, excepto los taxones pertenecientes a la sección *Adenophyllum* y está apoyado por los caracteres 13 (glándulas del pecíolo) y 17 (tipo de glándulas en el margen de la hoja) (Figs. 1 y 2).

En el clado E se encuentran las especies consideradas como sección *Barhamia*, incluyendo a las especies de *Medea* y *Decalobium*. Esta rama está

sostenida por los caracteres 8 (forma del ápice del pecíolo), 10 (tipo de dentadura en el margen de la hoja) y 28 (espaciamiento entre los dientes del margen de la hoja). Las especies de *Micranthis* se anidan en el clado F, sostenido por cinco caracteres, tres vegetativos (forma de la lámina de la hoja [5], ángulo del ápice de la hoja [7] y seriación de los dientes en el margen de la hoja [27]) y dos florales (indumento de la cara adaxial de los sépalos de la flor pistilada [52] y superficie de los estilos [62]). En el clado H se encuentran el representante de la sección *Adenophyllum* junto con *C. rudolphianus*, en una rama sostenida por un solo carácter (margen de la hoja [9]).

El clado G contiene especies consideradas anteriormente como parte de la sección *Barhamia* (*C. lucidus*, *C. betulaster*, *C. glutinosus*, *C. muscicapa* y *C. longibracteatus*) y que presentan la característica de tener un exudado abundante con hojas brillantes formando un grupo con la especie de la sección *Astraeopsis*. Los caracteres que sostienen esta clado son ocho (secreción de exudados en la superficie de la hoja [6], número de venas en la base de la hoja [15], indumento del haz de la hoja [18], pelosidad del envés [21], consistencia de la hoja [25], máximo orden de venación [29], patrón de las venas secundarias [32] y el indumento de la cara abaxial de los sépalos de la flor pistilada [53]), la mayoría (siete) vegetativos.

En los primeros análisis se incluyeron dos representantes de *C. agoensis* Baill., y dos de *C. garkeanus* Müll. Arg., que tenían diferencias en tamaño de las hojas. Estos resultados no permiten concluir que se trata de especies diferentes, sino que las diferencias en tamaño de las hojas se derivan de factores ecológicos, lo cual ha sido documentado en el género *Croton* por Hamann (1979), y en angiospermas por Hanson (1917) y Wylie (1946, 1951). Por otro lado *C. glandulosodentatus* Pax et Hoffm. presenta diferencias en varios caracteres de la hoja (venación, dientes, venas agróficas) y de la flor (tricomas de los sépalos y pétalos, pelosidad del filamento y estilos), por lo que se concluye que los ejemplares con que se cuenta pertenecen a dos especies diferentes.

Los ejemplares de *Croton muscicapa* Müll. Arg. presentan dos formas posibles, que se diferencian por características de las estípulas, bracteolas,

Isépalos y estambres y se consideran dos especies. Una es la forma típica, mientras que la otra se trata de una especie nueva para la ciencia (*C. longibracteaus*), lo cual se corrobora en los resultados de los análisis filogenéticos, donde se localizan en el clado G, siendo la especie nueva el grupo hermano del resto de las especies de este clado (Fig. 2).

Analizando los caracteres vegetativos y florales se observa que no se distribuyen homogéneamente en las todas las ramas del cladograma, una vez obtenido el promedio del índice de retención para los dos tipos de caracteres incluidos se advierte que los caracteres vegetativos (0.572) son menos variables que los florales (0.303), los cuales parecen ser más plásticos.

*Croton rudolphianus* Müll. Arg., pertenece a *Adenophyllum*, ya que presenta características de la misma, como la presencia de glándulas estipitadas en el margen; en este trabajo se anida junto con *C. ciliatoglandulifer* Ort., la especie de esta sección que se incluye en el análisis.

La robustez estimada mediante técnicas de remuestreo, indican que muchos clados no son robustos; los que tienen porcentajes superiores al 50%, tanto en análisis de *bootstrap* y *Jackknife* son los compuestos por las dos especies de la sección *Micranthis*, y las especies que comparten las características del indumento lepidoto (*C. pachypodos* y *C. punctatus*). Las estimaciones con el valor de Bremer (1994), indican que la mayoría de los clados están apoyados por un solo estado de carácter y menos frecuentemente 2 y 3. Los clados mejor apoyados son el clado G con 5, el clado con las dos especies de *Micranthis* con 8 y el que sostiene a las especies de *Luntia* y *Drepadenium* con 9, en los dos últimos casos se corrobora lo observado por los análisis de robustez.

## DISCUSIÓN

Los resultados del análisis indican que la sección *Barhamia* tal y como la propuso Webster (1993), no puede ser reconocida como un grupo monofilético, ya que al menos tres especies de otras secciones, consideradas cercanas en trabajos anteriores, se incluyen dentro del clado E, que en el presente análisis se considera como sección *Barhamia*.

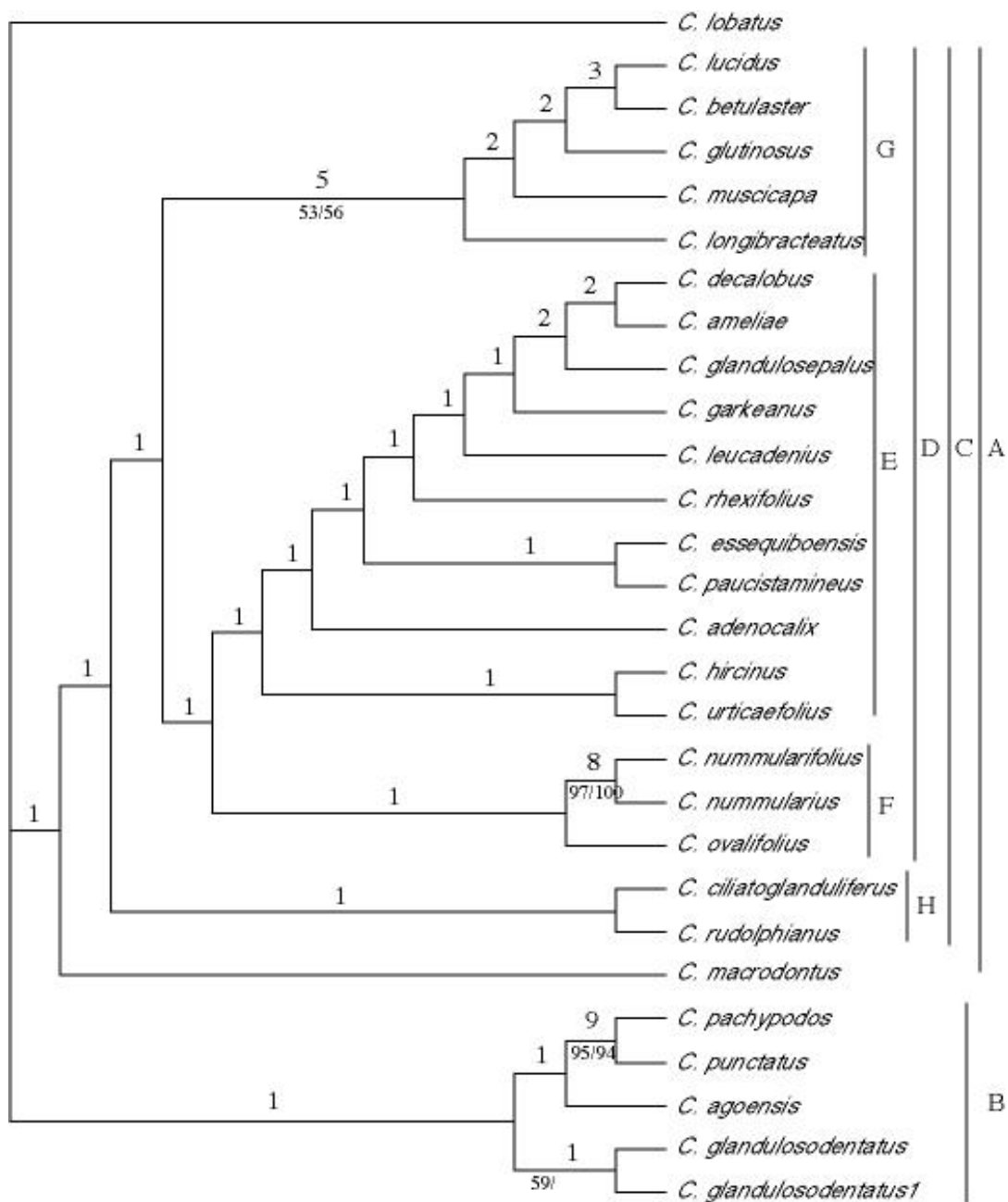


Fig. 1. Árbol de 238 pasos de longitud (C.I. = 0.302; RI = 0.506), que muestra los clados principales del análisis de *Croton* sección *Barhamia*. Los valores de Bremer están indicados encima de las ramas. Los valores de Bootstrap / Jackknife se encuentran indicados por debajo de las ramas.

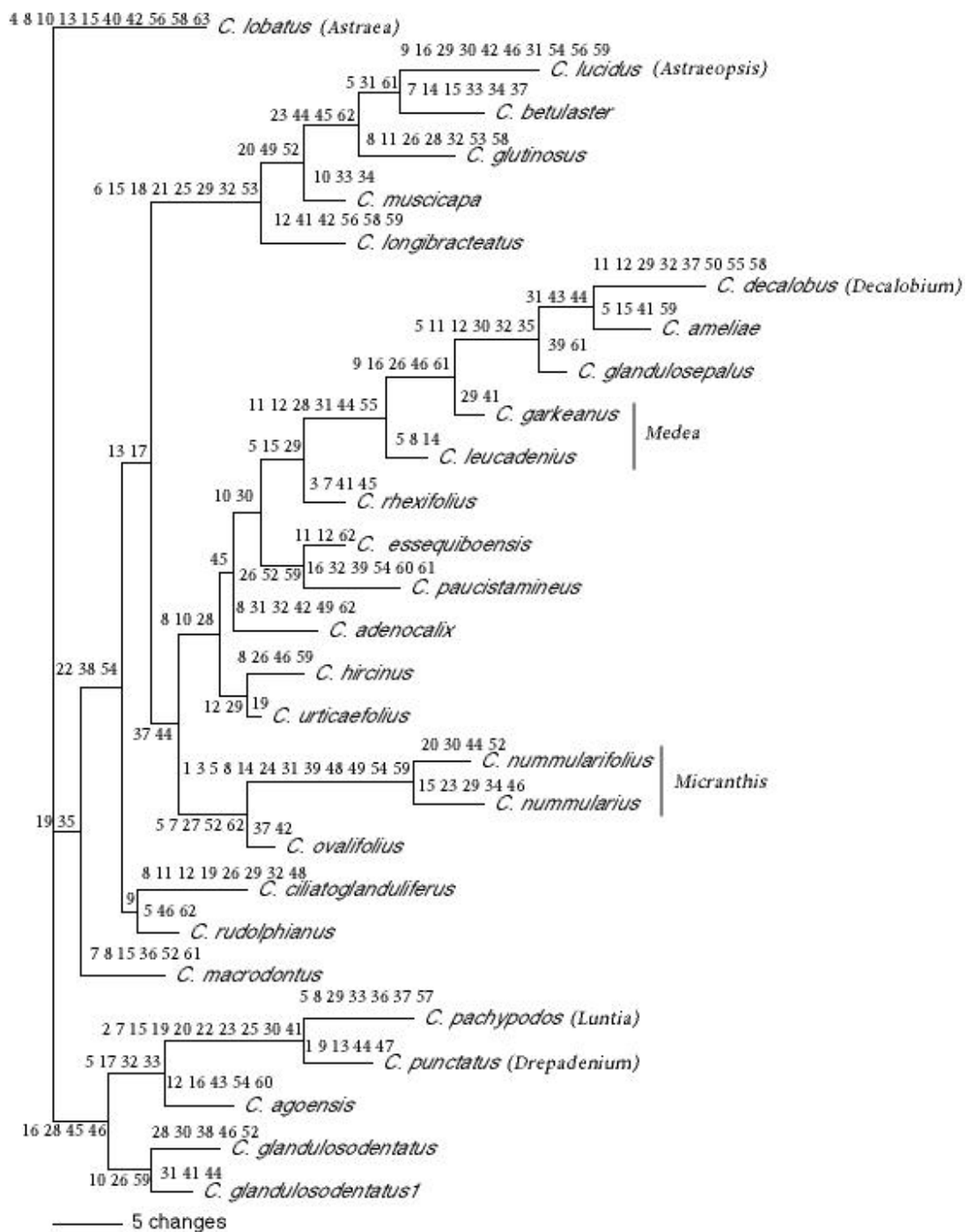


Figura 2. Filograma de 238 pasos de longitud (C.I. = 0.302; RI = 0.506), con los caracteres de cada rama del análisis de *Croton* sección *Barhamia*. Los cambios de estado se encuentran indicados encima de las ramas.

Webster (1993) considera a la sección ampliamente variable, discute que el grupo de especies caracterizado por las hojas glabras y víscidas podría ser categorizado como una subsección. El presente análisis corrobora parcialmente esta percepción, ya que las especies con las características descritas forman un clado diferente (clado G), separado de *Barhamia*, apoyado por las hojas glabras, la presencia de exudado que les da un aspecto víscido, además de la textura cartacea de las hojas y la presencia de tres venas en la base. En nuestros resultados queda anidada también dentro de este grupo *C. lucidus*, especie americana de la sección *Astraeopsis* (Webster, 1993), la cual comparte las características mencionadas. La mayoría de estas plantas crecen en zonas calientes y no muy húmedas, distribuyéndose principalmente en el estado de Bahia en Brasil.

En ese mismo trabajo, Webster (1993) comenta que *C. decalobus*, de la sección *Decalobium*, podría ser considerada como una subsección de *Barhamia*, en este análisis esta especie se agrupa con *C. ameliae*, *C. glandulosepalus* y *C. garckeanus*, formando un clado dentro de *Barhamia*, con la hojas enteras, el margen sin glándulas y la columna estilar ausente, corroborando su percepción.

Respecto a la sección *Micranthis*, Webster (1993) menciona que especies como *C. ovalifolius* podrían ser transicionales entre esta sección y *Barhamia*, sugiriendo que también podría ser considerada una subsección de esta última. Hace la observación que existen especies con características mezcladas, como *C. nanus* Urb. et Ekman, con hojas pequeñas (*Micranthis*) e indumento lanado (*Medea*), implicando que no existen límites claros entre estas dos secciones. En nuestros resultados la primera se considera como un grupo aparte (clado F) en el cual se incluye a *C. ovalifolius*, mientras que las especies de la segunda se anidan junto con las especies de *Barhamia* (clado E).

La sección *Adenophyllum* (clado H) está separada de *Barhamia*; sus especies se diferencian por glándulas estipitadas en el margen de la hoja, lo que les da un aspecto singular y permite reconocerlas con facilidad.

*C. agoensis* y las dos formas de *C. glandulosodentatus*, quedan totalmente fuera de la sección *Barhamia*, no presentan glándulas en los sépalos de las flores

pistiladas, en dos de ellas la división de los estilos es bífida y muestran glándulas infundibuliformes en la base de la hoja.

Tomando en cuenta la robustez de las ramas se observa que los índices de *bootstrap* y *jackknife* son bajos, lo cual no es raro en análisis morfológicos, ya que se trata de técnicas de remuestreo, donde los árboles se obtienen a partir de una matriz generada de la matriz morfológica original, donde los caracteres son pocos para cada taxón, lo que se refleja en el número bajo de ambos índices. La mayoría de las ramas tienen apoyo de Bremer uno, aunque sobresale el conjunto de especies con hojas brillantes por la secreción de exudados (clado G), que puede proponerse como independiente, con distribución disyunta en Brasil y Yucatán.

El clado E es considerado sección *Barhamia*, incluyendo a las especies de la sección *Medea* y de la sección *Decalobium*, de tal manera que quedaría integrada por *C. decalobus*, *C. ameliae*, *C. glandulosepalus*, *C. leucadenius*, *C. gackeanus*, *C. rhexifolius*, *C. essequiboensis*, *C. paucistamineus*, *C. adenocalix*, *C. hircinus* y *C. urticaefolius*. Por lo tanto, los límites seccionales, como se propusieron en la última clasificación infragenérica (Webster, 1993), deben ampliarse y redefinirse.

En conclusión, la sección *Barhamia* (clado E) debe ser más inclusiva, conteniendo a especies de las secciones *Decalobium* y *Medea*, corroborando algunos de los comentarios de la clasificación infragenérica más reciente (Webster, 1993), proponiendo al conjunto de especies con exudado brillante como un grupo independiente, siendo igualmente el caso de las especies de la secciones *Micranthis* y *Adenophyllum*.

#### BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Airy-Shaw, H. K. 1971. The Euphorbiaceae of Siam. *Kew Bulletin* 26: 241-251.
- Airy-Shaw, H. K. 1980 a. The Euphorbiaceae of New Guinea. *Kew Bulletin* 35: 65-73.
- Airy-Shaw, H. K. 1980 b. The Euphorbiaceae Platyllobeae of Australia. *Kew Bulletin* 35: 614-624.
- Airy-Shaw, H. K. 1982. The Euphorbiaceae of Central Malesia (Celebes, Moluccas,

- Lesser Sunda Is.) *Kew Bulletin* 37: 14-16.
- Baillon, H. 1858. *Etude Générale du Groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson, Paris. 684 pp.
- Berry, P., A. Hipp, K. Wurdack, B. Van Ee y R. Riina. 2005. Molecular phylogenetics of giant genus *Croton* and tribe Crotoneae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using ITS and *TRNL-TRNF* DNA sequence data. *American Journal of Botany* 92: 1520-1534.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Croizat, L. 1940. Thirty-five new species of American *Croton*. *Journal of the Arnold Arboretum* 21: 78-107.
- Croizat, L. 1944. Additions to the genus *Croton* in South America. *Darwiniana* 6: 442-468.
- Croizat, L., 1945. New or Critical Euphorbiaceae from the Americas. *Journal of the Arnold Arboretum* 26: 181-188.
- Font Quer, P., 1982. Diccionario de Botánica. Ed. Labor, España. 1244 pp.
- Hamann, O. 1979. Condiciones climáticas, tipos de vegetación y tamaño de hojas en Las Islas Galápagos. *Biotropica* 11(2): 101-122.
- Hanson, H. 1917. Leaf-Structure as related to environment. *American Journal of Botany* 4: 533-559.
- Hickey, L. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of the Linnean Society* 60: 533-559.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humpries y D. M. Williams. 1998. *Cladistics*. Oxford University Press, Oxford. 228 pp.
- Leandri, J. 1939. Les *Croton* de Madagascar et des îles voisines. *Annales de l'Institut Botanico-Geologique Colonial de Marseille*, ser. 5, 7: 1-100.
- Leandri, J. 1969. Sur quelques espèces malgaches de *Croton* (Euphorbiacées). *Adansonia*, ser. 2, 9: 497-510.
- Leandri, J. 1971. Evolution morphologique récente des *Croton* malgaches.



- Adansonia*, ser. 2, 11: 41-46.
- Leandri, J. 1972. Contribution a l'étude des *Croton* malgaches a grandes feuilles argentées. *Adansonia*, ser. 2, 12: 403-408.
- Müller, J. 1865. Euphorbiaceae. Vorläufige Mittheilungen aus dem für De Candolle's Prodomus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* 43: 1-224.
- Nixon, K. 1999. The Parsimony Ratchet, a New Method for Rapid Parsimony Analysis. *Cladistics* 15: 407-414.
- Pax, F. y K. Hoffman, 1931. *Crotoneae*. En: Engler A. y K. Prantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage*, Leipzig. Pp. 83-88.
- Radcliffe-Smith, A. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. Royal Botanic Gardens, Kew, 455 pp.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP\*. Phylogenetic Analysis using Parsimony (\*and Other Methods). Versión 4. Sinauer Associates, Sunderland Massachusetts.
- Webster, G. L. 1992. Realignments in American *Croton* (Euphorbiaceae). *Novon* 2: 269-273.
- Webster, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42: 793-823.
- Webster, G. L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 33-144.
- Wylie, R. 1946. Relations between tissue organization and vascularization in leaves of certain tropical y subtropical dicotyledons. *American Journal of Botany* 33: 721-736.
- Wylie, R. 1951. Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees tropical y subtropical dicotyledons. *American Journal of Botany* 52: 721-736.

Apéndice 1. Matriz de caracteres para las especies de la sección *Barhamia* del género *Croton*. Los valores inaplicables se codificaron con “-“, a = 1,2 y b = 0,1

Taxón	Carácter						
	10	20	30	40	50	60	
<i>C. lobatus</i>	0101010301	11011a1111	1100011000	0011001010	0100001111	111-100010	10
<i>C. lucidus</i>	0100100131	11010-0-0	-01-011	1010000000	0111110010	001-101111	01
<i>C. pachypodos</i>	0000111011	10010-1201	2001-110	1011111001	1101110111	111-011010	11
<i>C. punctatus</i>	1000211131	11010-1201	20010-010	0010101000	1100-00111	111-001010	11
<i>C. macrodontus</i>	0100011011	1001111011	1100011000	0010101000	1100010111	011-001011	11
<i>C. ciliatoglandulifer</i>	0100010030	0000111111	01001-200	10100-0000	1100011111	1100001010	11
<i>C. decalobus</i>	0100010030	11010-1011	01001-000	0011000000	1011110101	1100000011	11
<i>C. leucadenius</i>	0100110100	2111101011	0100011111	0010010000	1101010111	1101001010	11
<i>C. nummularifolius</i>	1110311211	1110101001	0110001011	0010010100	1100012011	111-001110	01
<i>C. nummularius</i>	1110311211	1111101011	0010001101	0000010100	1110112011	011-001110	01
<i>C. rhexifolius</i>	0100210001	1101101011	0100010110	0010000001	1110010111	1100001010	11
<i>C. adenocalix</i>	0100010321	1100101011	0100010001	1010010000	0111010011	1100001010	01
<i>C. agoensis</i>	0100210111	0000101111	1100010000	1111001000	1001110111	1100001b00	11
<i>C. ameliae</i>	0100110031	01000-1011	01001-100	1011010001	1011110111	1101001111	11
<i>C. betulaster</i>	0100101111	1110100000	0001011101	1120010000	1111010011	0000001011	01
<i>C. garckeanus</i>	0100210030	21010-1011	01001-011	0010010001	1101110111	1101001b11	11
<i>C. glandulosepalus</i>	0100010031	01010-1011	01001-101	1011010100	1101110111	1101001010	11
<i>C. glandulosodentatus</i>	0100010121	1000011111	1100111010	0011000000	1101010111	011-001110	11
<i>C. glutinosus</i>	0100000010	1101100-0	-01110100	0010000000	1111010011	0100000010	01
<i>C. essequiboensis</i>	0100010000	0100101011	0100110010	0010010000	1111010111	0100001110	01
<i>C. hircinus</i>	0100010121	0100101011	0100110100	0010010000	1110110111	1100001110	11
<i>C. longibracteatus</i>	0100000111	0101100010	0101011100	1010000001	0100010111	1000100110	11
<i>C. muscicapa</i>	0100000101	1101100000	0101011100	1120000000	1100010011	0000001010	11
<i>C. ovalifolius</i>	0100111111	1100101011	0100001000	0010000000	0110010111	0100001010	01
<i>C. urticaefolius</i>	0100010021	0100101111	b100010100	0010010000	1110010111	1100001010	11
<i>C. paucistamineus</i>	0100010001	1100001011	0100110010	2010010100	1111010111	011-001101	11
<i>C. rudolphianus</i>	0100210031	1000111011	01000-000	00100-0000	1100110111	1100001010	01
<i>C. glandulosodentatus l</i>	0100010121	1000011111	1100110001	0011001001	1111110111	111-001110	11

Apéndice 2. Especies que se incluyen dentro de la sección *Barhamia* y su distribución (*sensu* Webster, 1993).

Espece	Distribución indicada
<i>Croton ameliae</i> Lundell	Yucatán
<i>C. glandulosepalus</i> Millsp.	Yucatán a Nicaragua
<i>C. hircinus</i> Vent.	Panamá y Venezuela
<i>C. ovalifolius</i> Vahl	S. México, Centro América, Venezuela, Honduras y Las Antillas.
<i>C. adenocalyx</i> Baill.	Brasil
<i>C. agoensis</i> Baill.	Brasil
<i>C. betulaster</i> Müll. Arg.	Brasil
<i>C. essequiboensis</i> Klotzsch	Guyana Inglesa, Venezuela
<i>C. glandulosodentatus</i> Pax et K. Hoff.	Brasil
<i>C. glutinosus</i> Müll. Arg.	Brasil
<i>C. muscicapa</i> Müll. Arg.	Brasil
<i>C. paucistamineus</i> Müll. Arg.	Brasil
<i>C. perviscosus</i> Croizat	Paraguay
<i>C. rhexiifolius</i> Baill.	Brasil
<i>C. rudolphianus</i> Müll. Arg.	Brasil
<i>C. urticifolius</i> Lam.	Brasil
<i>C. strigosus</i> Spreng.	La Hispaniola

### **Apéndice 3. Ejemplares consultados.**

#### **1. *Croton adenocalix* Baill.**

*Allemao 1361, 1375* (RB); *Egler s.n.* (RB); *Fernandes 8146* (D); *Gardner 2309* (F); *Moreira 22636* (D).

#### **2. *C. agoensis* Baill.**

*Anderson 9039, 36409, 36453, 37068* (RB); *Eiten 10381* (RB); *Irwin 14460, 14696, 14796, 31348* (RB); *Splett 97* (RB); *Proenza 467* (RB).

#### **3. *C. ameliae* Lundell**

*Cabrera 11257* (CICY, MEXU); *Cabrera 16396* (CIQR); *Lundell y Lundell 7447* (LL); *Sanabria y Sima 84* (CIQR).

#### **4. *C. betulaster* Müll. Arg.**

*Mori 12503, 12970, 13214, 14352* (D, NY); *de Carvalho 678* (NY); *de Queiroz 1891* (D); *Harley 24435, 26054* (RB); *Mori 13214* (D); *Orlandi 764* (RB).

#### **5. *C. ciliatoglandulifer* Ort.**

*Breedlove 11785, 28477*, (MO); *Burch 5464* (MO); *Chorley 164* (MEXU); *Conzatti 3630, 4852, 5218* (MEXU); *Croat y Harmon 63910* (MO); *Davidse et al. 20122* (MO); *Díaz 1216* (MEXU); *Dorantes 214* (MEXU); *Dressler 1907* (MEXU); *Ernst 2355* (MEXU); *Espejo 1993, 1861, 1001* (UAMIZ); *Gallardo 1510* (MEXU); *Greenman y Greenman 5964* (MO); *Guzmán 90* (MEXU); *Huft y Cabrera 2217* (MEXU); *Hinton 17599* (MEXU); *Kellerman 5676* (MEXU); *Lyonnet 1509* (MEXU); *Manzanero 1059* (MEXU); *Martín 155* (MEXU); *Martínez 970* (MEXU); *Matuda 26339* (MEXU); *McVaugh 11921* (MEXU); *Meave 1833* (MEXU); *Medrano 804, 1782, 2125, 12831* (MEXU); *Miranda 219* (MEXU); *Moreno 14403* (MEXU); *Puga 7058* (MEXU); *Rose 8337* (MEXU); *Téllez 9954* (MEXU); *Soto 8698, 9387* (MEXU); *Ventura 6414* (MEXU); *Villeda 126* (MO); *Voorhies 65-7* (MO); *Webster 11295, 15984* (MEXU).

#### **6. *C. decalobus* Müll. Arg.**

*Hansen y Nee 7564* (XAL); *Matuda 1461* (G); *Preil 333* (MO); *Webster y Lynch 17984* (MEXU); *Webster et al. 11811* (MO).

#### **7. *C. essequiboensis* Klotzsch**

*Huber y Alarcón 6509* (D); *Pires y Leite 14690* (D).

#### **8. *Croton garckeanus* Müll. Arg.**

*Ferrucii*, *Vanni y Ferraro* 708 (F); *Ginzburg* 531 (US); *Hatschbach* 1068 (US); *Hatschbach* 14889 (US); *Reitz y Klein* 13548 (US); *Simonis, Pérez, Huhn y Duré* 81 (US); *Smith y Reitz* 8635 (US, R), 8702 (R).

**9. *C. glandulosepalus* Millsp.**

*Bequaert* 60 (F); *Cabrera* 10991 (MEXU); *Cabrera* 11368 (F); 6243 (F); *Chan* 2107-A (MEXU); *Contreras* 9917, 20778 (F); *Contreras* 20800A, (MO); *Davidse, Sousa, Chaler y Cabrera* 20056 (F); *Durán, Espadas y Simá* 3016 (NY); *Durán y Olmsted* 837, 980 (CIQR); *Gaumer* 1046, 23544 (F); *Gentle* 9690 (F); *López* 1139, 2280 (CICY); *Lundell y Nelson* 8465 (F); *Montalvo* 4710 (MO); *May, Ramírez y Chi* 1197 (CICY); *Nelly* 5506 (F); *Ridge* 1170 (F); *Sánchez* 176 (F); *Steere* 1484, 1487 (F); *Téllez* 2254 (MEXU); *Trejo* 523 (MEXU); *Ucan* 4026 (F); *Ucan* 719, 6854 (MEXU); *Vargas y Simá* 426 (MEXU); *Villanueva* 357 (MEXU); *Webster* 12967 (MEXU); *Webster, Miller y Miller* 12967 (F); *White* 244 (F); *Whiterfoord* 2758 (MO); *Whitefoord* 2760 (MEXU).

**10. *C. glandulosodontatus* Pax et K. Hoffmann**

*Fernandes* 7897 (RB).

**11. *C. glandulosodontatus* Pax et K. Hoffmann**

*Pickel* 1459 (RB).

**12. *C. glutinosus* Müll. Arg.**

*Ginzburg* 869 (NY); *Giulietti* 1315 (SPF); *Irwin* 30866 (NY); *Harley* 15128, 15690; 20957, 22484, 26914 (NY); *Lewis* 7370 (SPF); *Mori* 13391 (NY); *Pirani* 2151 (SPF).

**13. *C. hircinus* Vent.**

*Allen* 1110 (F); *Burch* 1370 (D); *Correa* 399 (NY); *D'Arcy* 4114 (MO); *Folsom* 2908 (NY); *Kimber* 1584 (D); *Luteyn* 1567 (F); *Morán* 30 (D); *Sytsma* 1750 (F, NY); *Webster et Miller* 9246 (D); *Woodson et al.* 1711 (MEXU).

**14. *Croton leucadenius* Baill.**

*Hatschbach* 2807 (USA); *Kuhlmann* 4501, 799 800 (RB).

**15. *C. longibracteatus* sp. nov.**

*Allem* 1795 y *Vieira* (NY); *Bautista* 1392 (RB); *de Queiroz* 1809 (NY); *Harley* 15919, 18566, 21017, 22675 (NY); *Harley, Sakaragui, Sano, Atkins y Souza* 14037 (FCME); *Martinelli*, 5417 (RB); *Mori y Benton* 13113, 14258 (NY); *Mori, King, Dos Santos y Pinto* 12585 (NY); *Toledo, Rizzini y Maltas* 1066 (RB, MO).

**16. *C. lobatus* L.**

*Aguilar 68*, (MO); *Breedlove 51886, 26650* (MO); *Cabrera 15087* (MEXU); *Cházaro 5601* (MEXU); *Cortés 2335* (MEXU); *D'Arcy 6872* (MO); *Dieterle 4339* (MEXU); *Gaumer 1895* (MEXU); *González y Miranda 15*, (UJAT); *Grayum 8562* (MO); *McVaugh s.n.* (MEXU); *Moreno y Henrich 9036* (MO); *Nelson y Martínez 1246* (MO); *Orcutt 4174, 5104, 5185* (MEXU); *Pulido 771* (CIQR); *Rzedowski 24386* (ENCB); *Schipp 766* (MO); *Stevens 2674, 2767* (MO); *Wilbur 26767* (MO); *Vaugham, et al. 233* (MO); *Ventura y López 3414, 3608* (ENCB); *Yuncker et al. 8111* (MO).

**17. *C. lucidus* L.**

*Cabrera 4823, 4955, 15509 16301, 16229, 16409, 16439,16984* (MEXU); *Cabrera 16448* (CIQR); *Cowan 2999* (MEXU); *Durán y Olmsted 230* (CIQR); *Durán y Escalante 956* (MEXU); *Durán et al. 1268* (MEXU); *Martínez 2903* (MEXU); *Téllez 2056, 2222, 2248* (MEXU); *Villanueva 731*, (CIQR).

**18. *C. macrodontus* Müll. Arg.**

*Basurto 417* (MEXU); *Ibarra y Meave 3737* (MEXU); *Martínez 221* (MEXU); *Nevling y Gómez-Pompa 669* (MEXU); *Sousa 178, 196* (MEXU); *Webster y Breckon 15408* (MEXU).

**19. *C. muscicapa* Müll. Arg.**

*Irwin 235218* (UB); *Harley 25240* (NY); *Mori 1013* (US); *Sarmiento y Bautista 863* (RB).

**20. *C. nummularifolius* A. Rich**

*Acevedo s.n.* (US); *Allem 1995* (US); *Britton 1911* (US); *Curtiss 617* (US); *de Queiroz 1809* (US); *Leonard 12553, 13029, 14725* (US); *Shafer 1013* (US); *Smith 3095* (US).

**21. *C. nummularius* Baill.**

*Harley 22745* (US).

**22. *C. ovalifolius* Vahl**

*Davidse 34966* (MO); *Webster et al. 12475* (MEXU, MO).

**23. *C. pachypodos* G. L. Webster**

*Bello 293* (MO); *De Nevers y Herrera 3980* (MEXU); *McPherson 11036* (MEXU).

**24. *C. paucistamineus* Müll. Arg.**

*Allem 698* (D).

**25. *C. punctatus* Jacq.**

*Cabrera 11845* (MEXU); *Cabrera 8929* (MO); *Chiang 322* (MEXU); *Croat 9866* (MO); *Gentle 3602* (MO); *Gentry 11472* (MEXU); *Lundell y Contreras 19885* (MO); *Lot 1570* (MEXU); *Magaña 1444*

(IBUJAT); *Molina* 30454 (MO); *Quero* 2909 (UAMIZ); *Ramírez* 382 (UAMIZ); Téllez 4435 (MEXU); Tenorio 8337 (MEXU); *Schipp* 616 (MO); *Stevens* 20104 (MO); Webster y Breckon 15425 (MEXU);

**26. *C. rhexiaefolius* Baill.**

*Saint-Hilaire* 1560 (P).

**27. *C. rudophianus* Müll. Arg.**

*Harley* 27196 (RB).

**28. *Croton urticaefolius* Lam.**

*Brade* 10723 (RB); *Brade* 11219 (US); *Belegno*, *Cuezzo* 4074, 4075 97395 (R); *Carauta* 1059 (NY); *de Saldaña* 5483 (RB); *Emygdio* 423 (RB); *Harley* 15070 (NY); *Hoehne* 5562, 5563, 5938 (NY); *Lutzelburg* 420 (NY); *Palacios*, *Belegno*, *Cuezzo* 2798 (R); *Pereira* 107 (US); *Pirani y Kallunki* 3563 (NY); *Thomas* 6177 (NY); *Webster* 25671 (RB); *Weddel s. n.* (NY); *Widgren* 342, 343 (NY); *Vidal* 1654, 1655 (RB); *Souza* 265, 1758, 1953, 2031, 2058, 2095, 2061, 2385, 2841, 3167, 2324, *s.n.* (RB).

## CAPÍTULO IV

### CROTON SECCIÓN *BARHAMIA* (KLOTZSCH) BAILL. (EUPHORBIACEAE)

#### INTRODUCCIÓN

La familia Euphorbiaceae s. s. (APGII, 2003) incluye sólo a las familias uniovuladas, entre ellas a las subfamilia Crotonoideae, en la cual se incluye el género *Croton*, un género con alta diversidad y endemismo, que se distribuye en las regiones tropicales de la tierra. Este género ha recibido la atención de botánicos como Geiseler (1807), Baillon (1858), Müller (1865, 1866), Pax (1890), Pax y Hoffman (1931), Croizat (1940, 1944, 1945), Leandri (1939, 1969, 1971, 1972 a y b) y Webster (1992, 1993), quienes de alguna manera han discutido aspectos taxonómicos del género, más allá del tratamiento florístico puro. La clasificación infragenérica más moderna es la de Webster (1993), donde se proponen 40 secciones, una de las cuales es la sección *Barhamia*, con 18 especies y distribución de México a Brasil (incluyendo especies morfológicamente diversas, pero unificadas por la presencia de glándulas en los sépalos de las flores postiladas). En este trabajo se hicieron los análisis filogenéticos para saber si la sección tal y como propuso Webster (1993), es un grupo monofilético. Los resultados indican que las especies que componen a la sección *Barhamia* son *C. decalobus*, *C. ameliae*, *C. glandulosepalus*, *C. leucadenius*, *C. gackeanus*, *C. rhexifolius*, *C. essequiboensis*, *C. paucistamineus*, *C. adenocalix*, *C. hircinus* y *C. urticaefolius*, las cuales son descritas, a partir de los ejemplares de herbario obtenidos en préstamo, proporcionándose una clave para distinguirlas.

#### **Género *Croton***

***Croton*** L., Sp. Pl. 2:1004.1753. Tipo: *Croton aromaticus* L. (Lectotipo, designado por Webster, J. Arnold Arbor. 48:354. 1967).

Árboles, arbustos, hierbas o bejucos; monoicos o dioicos; tallos con exudado coloreado, indumento estrellado o lepidoto. **Hojas** alternas, simples, algunas veces lobadas, enteras, serradas o crenadas; nervación pinnada o



palmada, pecíolos algunas veces con glándulas en el ápice; estípulas generalmente presentes. **Inflorescencias** racemosas, algunas veces paniculadas o subcapitadas, terminales y/o axilares; racimos bisexuales o raramente unisexuales, flores estaminadas en los nudos distales y pistiladas en los nudos proximales, rara vez mezcladas en el mismo nudo. **Flores estaminadas** generalmente con 4-6 sépalos imbricados o valvados; disco presente, entero o generalmente dividido en 5 glándulas; pétalos usualmente 5, a veces ausentes; estambres 8-50(-100 o más), libres, los filamentos inflexos en el botón; polen esferoidal, no aperturado; pistiloides ausentes. **Flores pistiladas** con (4-) 5-7 (-10) sépalos imbricados o valvados; disco presente, usualmente entero, a veces dividido, estaminodios ocasionalmente presentes; pétalos 5, generalmente reducidos o ausentes; ovario generalmente (1-)3 locular, óvulos 1 por lóculo; estilos 3, libres, bifurcados una o varias veces. **Fruto** una cápsula. **Semilla** cilíndrica a comprimida, carúncula presente.

Género tropical, distribuido ampliamente, ca. de 1000 especies; más diverso en Brasil. En México se encuentran 129 especies, 63 de las cuales son endémicas (Martínez *et al.*, 2001).

Las especies del género se distribuyen en las regiones tropicales y subtropicales del mundo, el mayor número de las mismas (75%) se encuentran en el continente americano (Croizat, 1940; Webster, 1967), la mayoría de las cuales se encuentran en Sudamérica y Las Antillas.

Se distingue por los tricomas estrellados o lepidotos y los filamentos inflexos en la yema.

### **Sección *Barhamia***

La sección *Barhamia* se consideraba un género independiente de *Croton* (Baillon, 1858), donde se incluían a tres especies cuyas características principales son: plantas monoicas, con hojas alternas, a veces subopuestas en la base de la inflorescencia, con margen dentado, sépalos estaminados imbricados, sépalos pistilados valvados y estilos bifurcados varias veces. En clasificaciones posteriores como la de Müller (1866) y Pax (1931) no la reconocen. Es Webster (1993) quien

propone a *Barhamia* como una de las 40 secciones de su clasificación, reconociendo a *Adenophyllum* y *Decalobium* como grupos cercanos. El lectotipo de *Barhamia* (Wheeler, 1975) es *C. hircinus* Vent.

Los caracteres diagnósticos de la sección son: arbustos con hojas enteras o dentadas, sin glándulas conspicuas en el ápice del pecíolo, estípulas glandulares; estambres 6-16, sépalos de las flores pistiladas glandulares marginal y/o abaxialmente y estilos generalmente multifidos. Es una seccion americana de 11 especies, las que se distribuyen mayoritariamente en Brasil, con dos representantes en el sur de México (*C. ameliae* y *C. glandulosepalus*).

**Clave para identificar a las especies de *Croton* sección *Barhamia*  
(Euphorbiaceae)**

1. Hojas enteras.
  2. Flores pistiladas con 10 sépalos, columna estilar presente.....*C. decalobus*.
  2. Flores pistiladas con 5 sépalos, columna estilar ausente.
    3. Estambres 16, bracteolas triangular-subuladas a lanceoladas.....*C. ameliae*.
    3. Estambres 10-13, bracteolas ovadas..... *C. glandulosepalus*.
1. Hojas no enteras.
  4. Estambres generalmente 6, ocasionalmente 9, estilos divididos una vez, estigmas 6.....*C. paucistamineus*.
  4. Estambres generalmente 10 o más, estilos divididos varias veces, estigmas 12 o más.
    5. Hierbas de 5-20 cm, hojas elípticas, base cuneada.....*C. leucadenius*.
    5. Sufrútices o arbustos mayores de 20 cm, hojas de otra forma, base de otra forma.
      6. Filamentos glabros, columna estilar presente.....*C. garckeanus*.
      6. Filamentos pelosos, columna estilar ausente.

7. Hojas con el ápice agudo, estambres 14.....*C. essequiboensis*.

7. Hojas con el ápice acuminado, estambres 10-12.

8. Hojas lanceoladas, envés de la hoja tomentoso.....*C. rhexifolius*

8. Hojas ovadas, ovado lanceoladas u oblongo-ovadas, envés de la hoja pubescente.

9. Bracteolas ovadas, base de la hoja redonda.....*C. urticifolius*

9. Bracteolas lanceoladas, base de la hoja cordata.

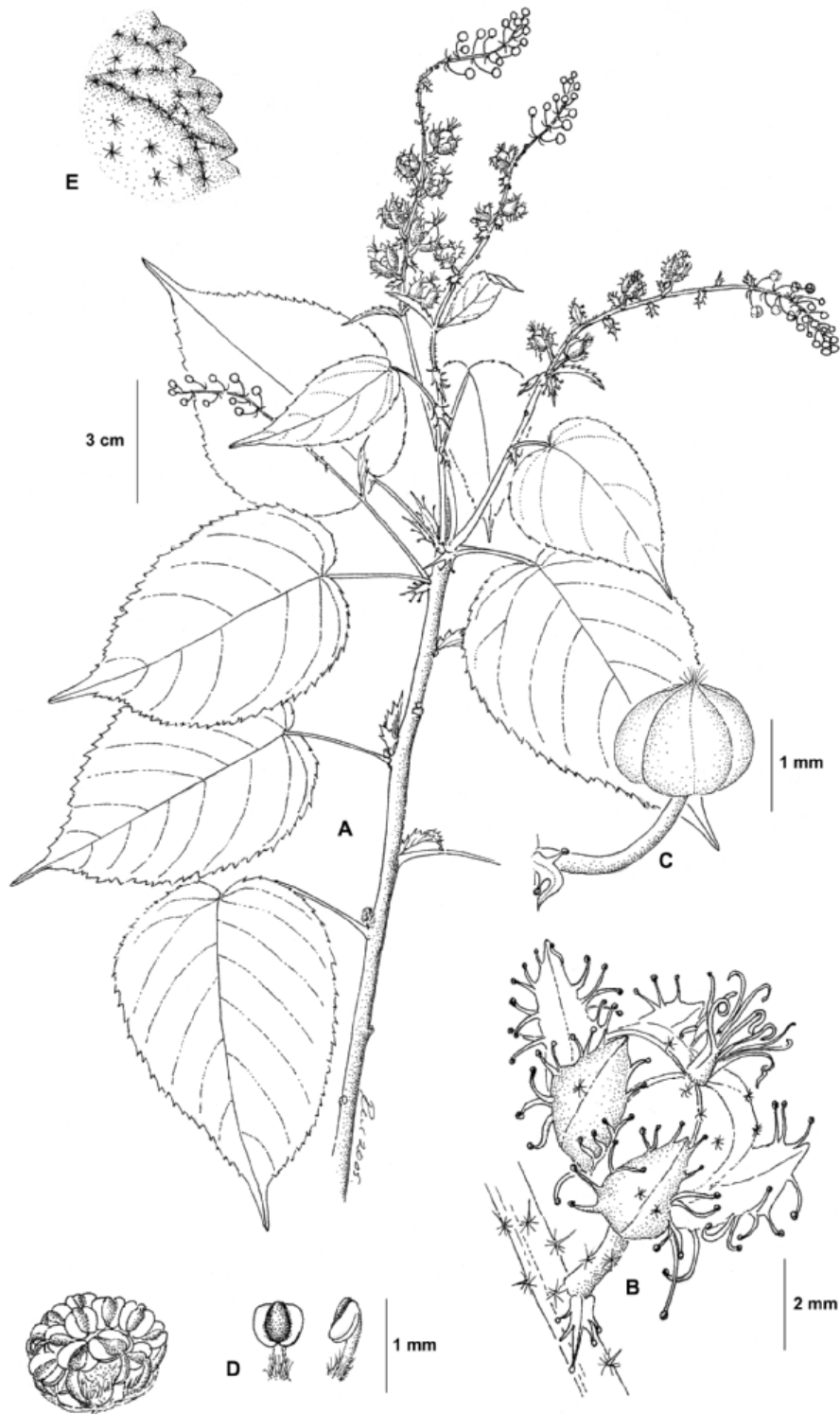
10. Sufrútices, flores pistiladas pediceladas, estilo glabro.....*C. adenocalix*.

10. Arbustos, flores pistiladas subsésiles, estilo hispido.....*C. hircinus*.

## Descripción de las especies

**1. *Croton adenocalix*** Baill., Adansonia 4:344. 1864. Tipo: Brasil: *Gardner 2309*, (Holotipo P!).

Sufrútices, monoicos, glabrescentes. **Hojas** 7-9-9.5 x (3-)5-5.4 cm, ovadas, membranosas, ápice acuminado, margen dentado, dientes glandulares, base cordata, glándulas ausentes, 5 venas a la base; haz glabrescente, envés densamente peloso; pecíolo 1.3-4.8 cm; estípulas lanceoladas, margen glandular-estipitado. **Inflorescencia** 7.8-9.5 cm, terminal, bisexual; bracteolas lanceoladas, acuminadas, margen glandular estipitado, con por flor en ambos sexos. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelos 3-6 mm, sépalos 5, 5-6 mm, ovado-lanceolados, unidos a la base, cara adaxial y abaxial glabras, ápice con un mechón de tricomas; pétalos 5, ovado-lanceolados, cara adaxial glabrescente, cara abaxial glabra, con glándulas impresas; disco presente, segmentado,



*Croton adenocalix* Baill.

papilado; estambres 11, filamentos pelosos en la base en la antesis, conectivo glandular en la cara abaxial. **Flores pistiladas** pediceladas, pedicelo 5-9 mm, sépalos 5, unidos sólo en la base, lanceolados, margen glandular-estipitado, cara adaxial y abaxial glabrescente, glándulas impresas presentes; disco presente, segmentado, ovario esférico, glabrescente, trilobado, estilos bifurcados mas de una vez, con 12 ramas terminales, glabras, columna estilar casi ausente; zona estigmática papilada. **Fruto** y semillas no vistos.

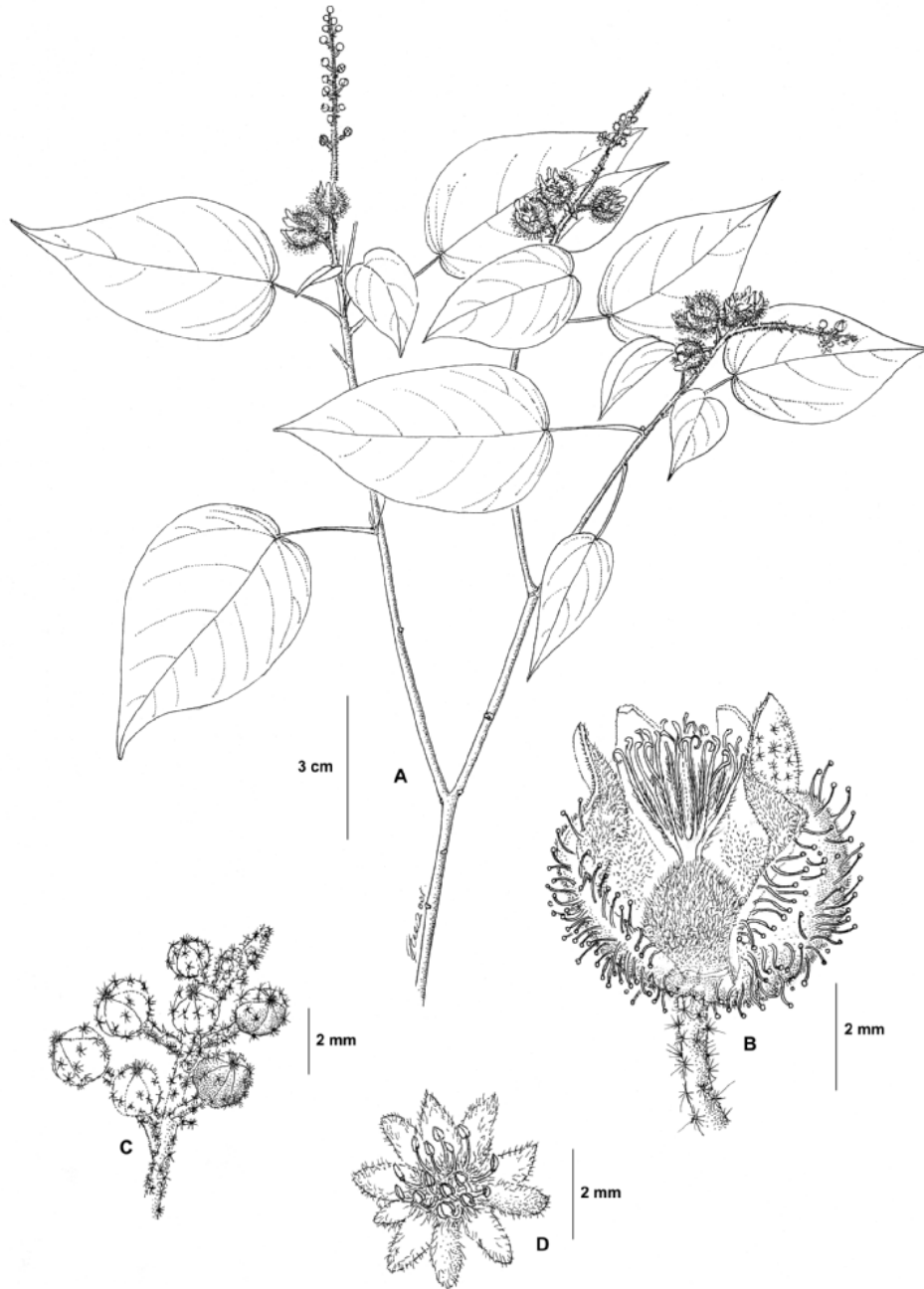
Florece en febrero

Ejemplares examinados: Brasil, provincia de Piauhy *Gardner 2309* (F); Porcula Sousa, Fazenda Lamerão, *Fernandes 8146* (D); Ceará, Parque Nacional de siete ciudades Piracuruca, *Moreira 22636*, (D).

**2. *Croton ameliae*** Lundell, *Phytologia* 1:401. 1940. Tipo: México, Yucatán, *Lundell 7447* (Holotipo MICH, isotipo LLI).

Arbustos 1.5-2 m, monoicos, tomentosos, blanquecinos. **Hojas** 3-6.8 x 1.5-3.7 cm, ovadas, membranosas; el ápice acuminado, el margen entero, no glandular-ciliado, la base cordata, 5-7-nervadas, puberulenta en el haz, blanquecina en el envés; pecíolo 2-3 cm; estípulas 0.6-1.3 cm, lineares. **Inflorescencia** 5.5-7.5 cm, terminal, bisexual; bractéolas de las flores estaminadas 0.5-1 mm, triangular-subuladas; bractéolas de las flores pistiladas 2-4 mm, lanceoladas, una por flor en ambos sexos. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelo 2-5 mm; sépalos 5, 2-3 mm, lanceolados, la cara adaxial seríceo, la cara abaxial tomentosa; pétalos 5, oblongos, pelosos adaxial y abaxialmente; disco segmentado; estambres 16, filamentos pelosos en la mitad inferior. **Flores pistiladas** pediceladas, el pedicelo 3-5 mm; sépalos 5, oblongo-lanceolados, las caras adaxial y abaxial pelosas, el margen glandular en los 2 tercios inferiores, disco entero; ovario esférico, peloso, estilos bifurcados varias veces, pelosos, columna estilar casi ausente; zona estigmática glandular. **Fruto** y semillas no vistos.

Se encuentra en selvas bajas caducifolias y subcaducifolias. Florece y fructifica en abril, junio y julio.



*Croton ameliae* Lundell

Ejemplares examinados: México, Quintana Roo, *Cabrera 16396* (CIQRO); Yucatán, Mpio. Oxkutzcab, Xul, lado sur del camino a ruinas Xdzulay, *Sanabria y Sima 84* (CIQRO); a 6 km al O de Timun, sobre el camino a Dzitas, *Cabrera 11257* (MEXU); a 6 km al O de Timun, sobre el camino Dzitas, *Cabrera 11257* (CICY); Chichén Itzá, *Lundell y Lundell 7447* (LL).

**3. *Croton decalobus*** Müll. Arg., *Linnaea* 34:80. 1865. Tipo: Guatemala, *Friedrichsthal s. n.* (Holotipo G). *Julocroton decalobus* (Müll. Arg.) Benth et Hook f., *Gen. Pl.* 3:296. 1880. *Cicca decaloba* (Müll. Arg.) Kuntze, *Revis. Gen. P.* 2:595. 1891. *C. standleyanus* Croizat, *J. Arnold Arb.* 21:82 (1940).

Arbustos 3-5 m, monoicos pubescentes. **Hojas** 3.7-7.6 x 1.4-3 cm, lanceoladas, cartáceas, ápice acuminado, margen entero, con cilios glandulares hacia el haz, base redondeada, 3-5-nervadas, nervación pinnada, haz peloso, envés tomentoso; pecíolo 0.5-1.4 cm; estípulas decíduas. **Inflorescencias** 9-17 cm, terminales. **Flores estaminadas** pediceladas, sépalos 5, deltoides, la cara adaxial glabra, la cara abaxial pelosa; pétalos 5, linear-espatulados, pelosos en la cara adaxial, glabrescentes en la cara abaxial; estambres 15, los filamentos pelosos. **Flores pistiladas** cortamente pediceladas, sépalos 10, 5 espatulados, pelosos en la cara abaxial, glabrescentes en la cara adaxial, margen ciliado con glándulas estipitadas, 5 alternos a los primeros más pequeños y también glandulares; disco entero, annular, ovario esférico, esparcidamente tomentoso, estilos bifurcados 2 veces, pelosos, columna estilar presente, zona estigmática no diferenciada. **Fruto** una cápsula 5 x 4 mm, 3-lobada, pelosa.

Crece en bosques de *Pinus-Quercus* y selvas medianas subperennifolias de los 1100 a los 1800 m. Florece en agosto.

Ejemplares examinados: México, Veracruz: mpio. Cuitláhuac, 3 km al NO de Cuitláhuac on small dirt road, *Hansen y Nee 7564* (XAL). Chiapas. *Webster y Lynch 17984* (MEXU); Veracruz, Cuitlahuac, *E. Matuda 1461* (G); Guatemala, *Webster et al. 11811* (MO); Costa Rica, *Pretl 333* (MO).

**4. *Croton essequiboensis*** Klotzsch, Hocker's J. Bot. Kew Gard. Misc. 2:52. 1843. Tipo: Guyana, *Schomb.* 33 (Holotipo B). *Barhamia essequiboensis* Klotzsch in Seem. Of Herald: 104. 1852. *Barhamia macrostachya* Klotzsch in Seem. Of Herald: 104. 1852. *Croton populifolius* var. *essequiboensis* (Klotzsch) Müll. Arg. in A. P. de Candolle, Prodr. 15(2):654. 1866.

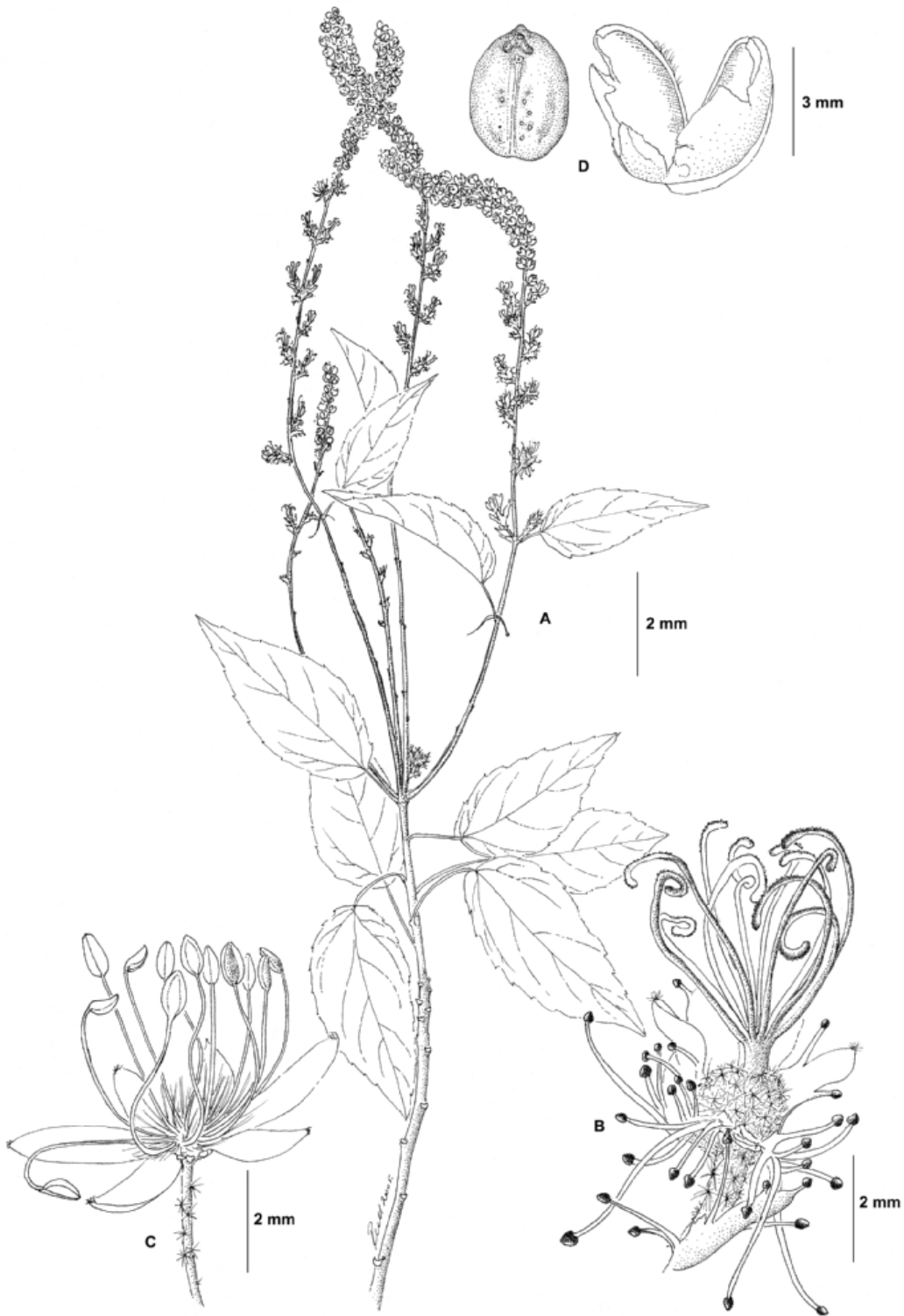
Arbustos 1.5-3 m, glabrescentes. Hojas 4.5-7 x 2-1-3-5 cm, ovadas a ovado-lanceoladas, 3-plinervias, ápice agudo, margen dentado, base redondeada; nervación pinnada; haz y envés glabrescente; pecíolo 1.9-2.8 cm, estípulas lineares, 0.5-4.5 mm, glándulas ausentes. **Inflorescencias** (4.1-) 10-16 cm, terminales; bracteolas linear o linear-subuladas, el margen con glándulas estipitadas, con una flor en ambos sexos. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelo 2-2.5 mm; sépalos 5, elípticos, cara adaxial glabra, cara abaxial glabrescente, glándulas impresas presentes; pétalos 5, lanceolados, cara adaxial pelosa y cara abaxial glabra, glándulas impresas presentes; disco de 5 glándulas, urceoladas; estambres 14, filamentos pelosos, conectivo glandular. **Flores pistiladas** pediceladas, pedicelo 3-3.5 mm; sépalos 5, elípticos, cara adaxial glabra, cara abaxial glabrescente, margen glandular-estipitado; disco segmentado; ovario esférico, trilobado, hispido; estilos glabros, columna estigmática ausente, glandulares, con 15 terminales, zona estigmática papilada.

Crece en sabanas a 300 m. Florece y fructifica de junio a septiembre.

Ejemplares examinados: Brasil, Roraima: Boa Vista para Rom Fim, Rio Arraia, peto de Guiana. Ponto 8. *Pires y Leite 14690* (D); Venezuela, Bolívar: Hato El Diamante, aprox 15 km al SE de El Manteco, *Huber y Alarcón 6509* (D).

**5. *Croton garckeanus*** Müll. Arg. in Linnaea 34:308. 1864. Tipo: Brasil: *Sello 2363* (Holotipo B). *Croton garckeanus* var. *genuinus* Müll. Arg. in A. P. de Candolle, Prodr. 15(2):652. 1866, nom. inval. *Croton myriadenus* Müll. Arg., Linnaea 34:130. 1865. *Croton myriadenus* var. *normalis* Müll. Arg., Linnaea 34: 130. 1865, nom. inval. *Croton myriadenus* f. *abortivus* Müll. Arg., Linnaea 34:130. 1865. *Croton garckeanus* lusus *abortivus* (Müll. Arg.) Müll. Arg., in A. P. de Candolle, Prod. 15(2):652. 1866.





*Croton essequiboensis* Klotzsch

*Croton garckeanus* var. *abortivus* (Müll. Arg.) Müll. Arg. in C. F. P. von Martius, Fl. Bras. 11(2):197. 1873. *Croton myriadenus* var. *parvifolius* Müll. Arg., Linnaea 34:130. 1865. *Croton garckeanus* var. *major* Müll. Arg. in A. P. de Candolle, Prodr. 15(2):652. 1866.

Arbustos 1 m, monoicos, glabrescentes. **Hojas** 8.7-9.5 x 1.6-2.9 cm, lanceoladas, el ápice agudo, el margen entero, la base aguda, 3-plinervias, nervación pinnada; el haz glabrescente, el envés tomentoso; pecíolo 6-8 mm; estípulas lineares, margen glandular-estipitado, con 2 lóbulos a la base. **Inflorescencia** 6.5-7.7 cm; bractéolas lineares, margen glandular estipitado, con una flor en ambos sexos. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelos 7-9 mm, sépalos 5, lanceolados, unidos en la base, cara adaxial glabrescente, cara abaxial pelosa, haz con un mechón de tricomas, glándulas impresas presentes; pétalos 5, lanceolados, cara adaxial y abaxial pelosas, glándulas impresas presentes; disco segmentado; estambres 10-11, filamento glabro, conectivo glandular en la cara abaxial. **Flores pistiladas** pediceladas, pedicelos 4.5-5 mm; sépalos 5, linear-lanceolados, unidos sólo en la base, margen glandular, cara adaxial y abaxial pelosas, esta última glandular; disco segmentado; ovario esférico, trilobado, hirsuto; estilos pelosos, glandulares, con 9 terminales, columna estilar de mas de la mitad de su extensión, zona estigmática papilada. **Fruto** una cápsula globosa, densamente hirsuta.

Ejemplares examinados: Brasil, Santa Catarina: mpio. Porto União, east of Valões (Irineópolis) on the road to Canoinhas, *Smith y Reitz* 835 (US), 8635, 8702 (R); Valões, *Reitz y Klein* 13548 (US); Paraná: alrededores de Curitiba, *Hatschbach* 1068 (US); Curitiba, estrada Porto Vitoria (União da Vitoria) *Hatschbach* 14889 (US); Valões, *Reitz y Klein* 13548 (US). Paraguay, Amambay: 7 km N de ruta 5, límite W del parque nacional Cerro Corá, *Ferrucii, Vanni y Ferraro* 708 (F); parque nacional Cerro Corá, cerro Tuya, a 2 km al SO de ruta 5, *Ginzburg* 531 (US); parque nacional Cerro Cora, *Simonis, Pérez, Huhn y Duré* 81 (US).

**6. *Croton glandulosepalus*** Millsp., Field Mus. Nat. Hist. Bot. Ser. 2:419. 1916. Tipo: México, Yucatán, *Gaumer 1154* (Isotipo F).

Arbustos 1.8-3 m, monoicos. **Hojas** (3-)4-7.2(-12) x 2-3(-6.5) cm, papiráceas, lanceolado-ovadas, el ápice agudo o acuminado, apiculado, el margen entero, la base redondeada, 3-5 nervadas, el haz glabrescente y el envés canescente; pecíolo 0.8-3.5(-8) cm, puberulento; estípulas 5-9 (-15) mm, lineares, aristadas. **Inflorescencias** 8-19 cm, terminales; bractéolas ovadas, ciliado-glandulares, con una flor en cada sexo. **Flores estaminadas** pediceladas, el pedicelo 1.5-2 mm; sépalos 5, 1.5-2 mm, ovados, glabros adaxialmente, pelosos abaxialmente, glándulas impresas presentes; pétalos 5, 2.5-3 mm, glabrescentes en ambas caras, glándulas impresas presentes; disco segmentado; estambres 10-13, los filamentos glabros. **Flores pistiladas** cortamente pediceladas, el pedicelo 1.5-2 mm, grueso, lanoso; sépalos 5, lanceolado-ovados, pelosos en ambas caras, densamente glandulares en la cara abaxial; disco segmentado; ovario blanco, lanoso, los estilos 3, partidos más de una vez, glandulares, pelosos, columna estilar ausente, superficie estigmática papilada. **Fruto** y semillas no vistos.

Crece en matorrales, selvas bajas caducifolias y selvas medianas subcaducifolias. Florece en julio.

Ejemplares examinados: Belice, 41 mi section, Belice-El Cayo road, *Gentle 9690* (F). Guatemala, Izabal: Cadenas on Rio Dulce road, *Contreras 9917* (F); Petén: La cumbre, en Zapotal, *Lundell y Contreras 20778* (F). Honduras, Islas de la Bahía: Isla de Roatán, camino entre New Port Royal y Alligator Nose Beach, *Nelson 8465* (F). México, Chiapas: Mpio. Ocozocuatla, 2 km E of Ocozocuatla, *Nelly 5506* (F); 7 mi SW of Tuxtla Gutiérrez, *Webster, Miller y Miller 12967* (F); Quintana Roo: Mpio. Felipe Carrillo Puerto, Reserva Sian'Ka'an, km 23 de Vigía a Carrillo, *Durán y Olmsted 980* (CIQRO); 10 km al N de Felipe Carrillo Puerto, hacia Tulum, *Durán, Espadas y Simá 3016* (NY); alrededor de Chanchah, Felipe Carrillo Puerto, *Chan 6243* (F); 3 km W of Puerto Morelos on road to Vallarta, *Davidse, Sousa, Chaler y Cabrera 20056* (F); 1 km al W de la carretera transversal por el camino a la zona arqueológica de San Gervasio, Isla de Cozumel, *Cabrera 11368* (F); X-Konhá, Felipe Carrillo Puerto, *Ucan 4026* (F); Veracruz, Mpio. Totutla: Encinal (CHAPA); Yucatán:

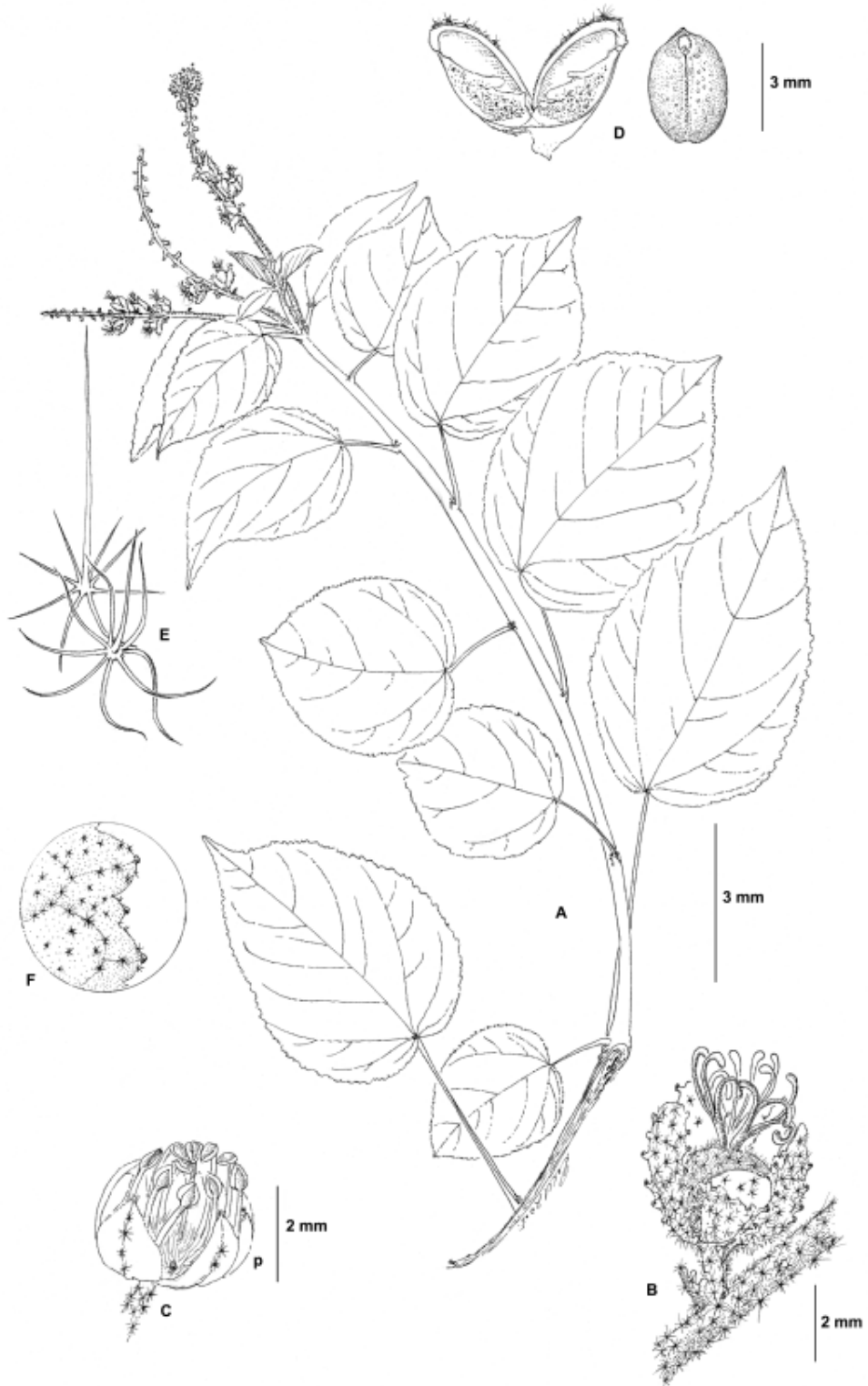


*Croton glandulosepalus* Millsp.

Chichén Itzá, *Steere 1487* (F); parque arqueológico Ynatul, Cozumel, *López 1139* (CICY); Mpio. Opichen, 1-2 S del pueblo Calcehtok, *May, Ramírez y Chi 1197* (CICY); Xuilub, Valladolid, *Sánchez 176* (F); vicinity of grottos above Calcehtok, *White 244* (F); Chankon, *Bequaert 60* (F); Chichén Itza, *Steere 1484* (F); Kancabçonot, *Gaumer 23544* (F); Buena Vista XBac, *Gaumer 1046* (F); Chichakanab 2204 (F); Masicall Pine, *Ridge 1170* (F).

**7. *Croton hircinus*** Vent., Jard. Malmaison: 50. 1803. Tipo: Suiza: *cultivado* (Holotipo G). *Croton populifolius* Lam., Encycl. Méth. Bot. 2: 205 (1786) non *C. populifolia* Miller (Gard. Dict. ed. 8, 1768). *Croton tiliifolius* Pers., Syn. Pl. 2:585. 1807, nom. illeg. *Croton hispidus* Kunth, in Humb., Bonpl et Kunth, Nov. Gen. Sp. 2:72 (1817). *Barhamia panamensis* Klontzsch, in Seemann, Bot. Voy. Herald 104 (1853). *Croton allenii* Standl., Ann. Missouri Bot. Gard. 26:289 (1939).

Arbustos 1-4 m, monoicos, hirtos. **Hojas** (3-)5-11 x (1.5-)2-7 cm, cartáceas, ovadas u oblongo-ovadas, 5-7 (-9)-nervadas, el ápice acuminado, el margen doble serrado, glandular, la base cordata, el haz hispido, el envés peloso; pecíolo (0.5-)1-3(-5) cm, con 2 o más glándulas en la parte distal; estípulas 1.5-7 mm, lineares, glandulares, lobadas. **Inflorescencias** 5-17 cm, terminales, bisexuales, con 3-7 flores pistiladas en la base; bractéolas de las flores estaminadas y pistiladas 1.5-3 mm, lanceoladas, el margen glandular, glándulas sésiles o subsésiles, con una flor en cada caso. **Flores estaminadas** pediceladas, el pedicelo 1.5-5 mm; sépalos 5, 2-3 mm, ovados, glabros en la cara adaxial, pelosas en la cara abaxial, glándulas impresas presentes; disco segmentado; pétalos 5, 2-3-5 mm, obovados, glabros adaxialmente, seríceos abaxialmente, barbado-hirsutos en la base; glándulas impresas presentes; disco segmentado, estambres 10-12, los filamentos hirsutos en la base. **Flores pistiladas** cortamente pediceladas, el pedicelo 1-4 mm; sépalos 5-6, subiguales, lanceolados, glandulares, glándulas estipitadas, dentados en la base, seríceos adaxialmente, pelosos abaxialmente; disco segmentado; ovario esférico, hispido, los estilos bifurcados más de una vez, con 12 terminales; hispido, columna estilar ausente, superficie estigmática papilada. **Fruto** una cápsula, 6 x 4-5 mm, ligeramente cilíndrica, 3-lobada, tomentosa. **Semillas** 3.8-4.2 x 2.9-3.1 mm, elípticas,



*Croton hircinus* Vent.

pardas, lisas.

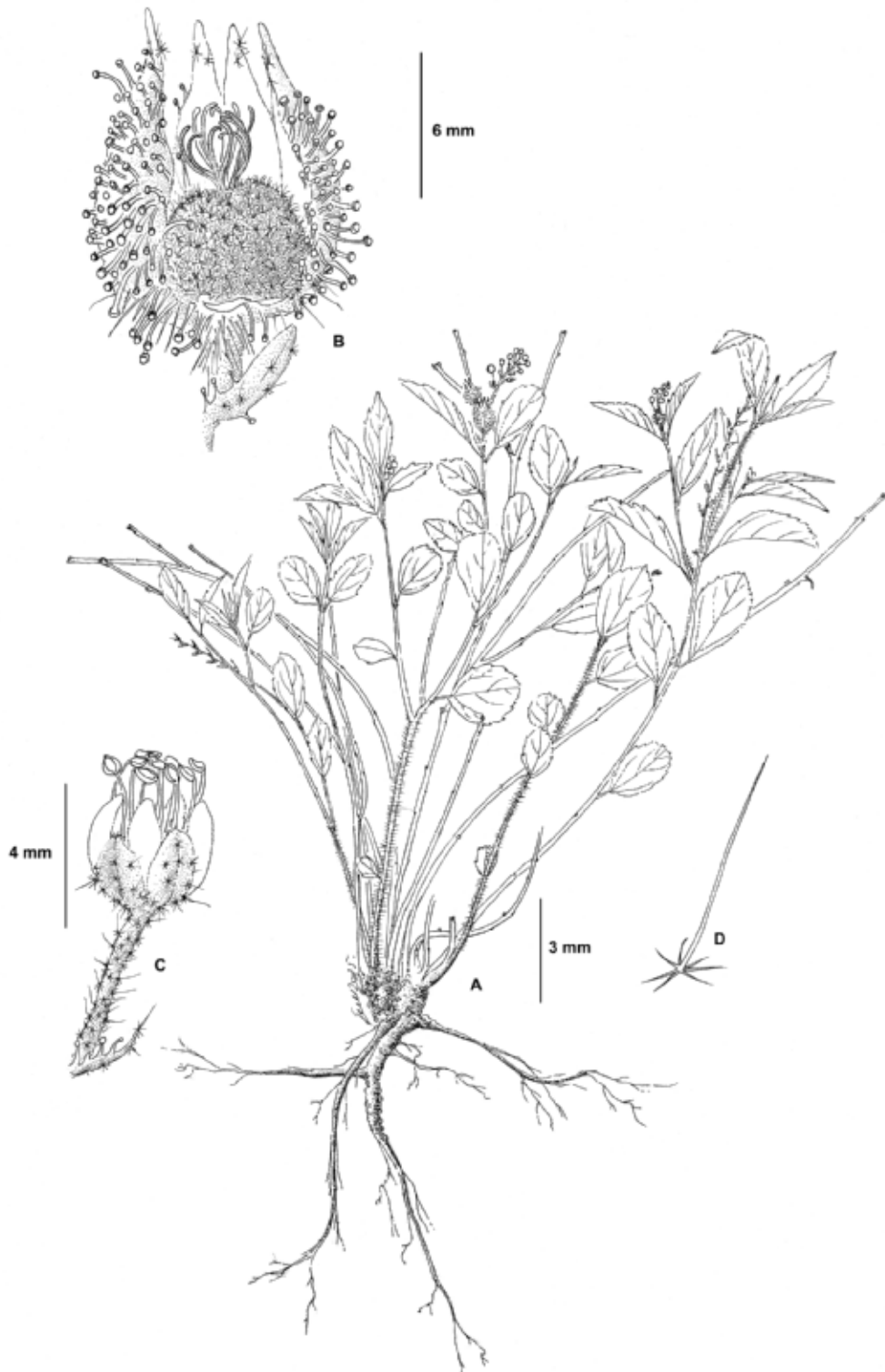
Crece en selvas bajas caducifolias a los 1000 m. Florece de mayo a diciembre.

Ejemplares examinados: Panamá, Coclé, road to El Copé from interamerican highway, *Burch 1370* (D); between El Cope y Barrigón, *Sytsma 1750* (F, NY); Coclé, rio Hondo, between Anton an Penonome flowing, *Folsom 2908* (NY); Coclé, For Clayton, Canal zone, half mile from El Cope, near creek, *Correa 399* (NY); Vicinity of Chitre, *Allen 1110* (F); province of Panama, along the stream and bordering slopes and pastures of the Teta, east of San Carlos, *Luteyn 1567* (F).

**8. *Croton leucadenius*** Baill., *Adansonia* 4:338. 1864. Tipo: Brasil: *Riedel s.n.* (Holotipo B). *Croton fuscus* Müll. Arg. *Linnaea*, 34:131. 1865. *Leucadenia pilosa* Klotzsch Sched. ex Baill., *Rec. Dóbs. Bot.* 4:338. *C. fuscus* var. *genuinus* Müll. Arg. in A. P. de Candolle, *Prodr.* 15(2):648. 1866. Nom. inval.

Hierbas 5-20 cm, monoicos; tallos hispídos. **Hojas** 2.9-4.7 x 1.2-2.8 cm, elípticas; 3-nervias, ápice agudo, margen dentado, base cuneada; haz y envés glabrescentes; pecíolo 4-16 mm, glándulas del apíce ausentes; estípulas subuladas, incurvadas, caducas, glandulares en la base. **Inflorescencia** 2.5-4 cm, bractéolas linear-subuladas, margen glandular-estipitado, con una flor por bracteola en cada sexo. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelo 2-4 mm; sépalos 5, ovados, cara adaxial glabra, cara abaxial pelosa, margen ciliado; disco segmentado, segmentos rectangulares; pétalos 5, elípticos, cara adaxial pelosa, cara abaxial glabra, glándulas impresas presentes; estambres 10, filamentos glabros, conectivo glandular. **Flores pistiladas** subsésiles; sépalos 5, elípticos, caras adaxial y abaxial pelosas, la segunda glandular; disco segmentado; ovario esférico, tomentoso; estilos 3, 2-3 bifurcados, hispídos columna estilar presente, zona estigmática no diferenciada, papilada.

Ejemplares examinados: Brasil, Rio de Janeiro, *Kuhlmann 4501* (RB); Correo dos Moreiras, *Kuhlmann 799, 800* (RB); *Hatschbach 2807* (USA).



*Croton leucadenius* Baill.



**9. *Croton paucistamineus*** Müll. Arg. in Mart. Fl. Bras. 11(2): 188. 1873. Tipo (Literatura): Brasil. *Riedel 815*.

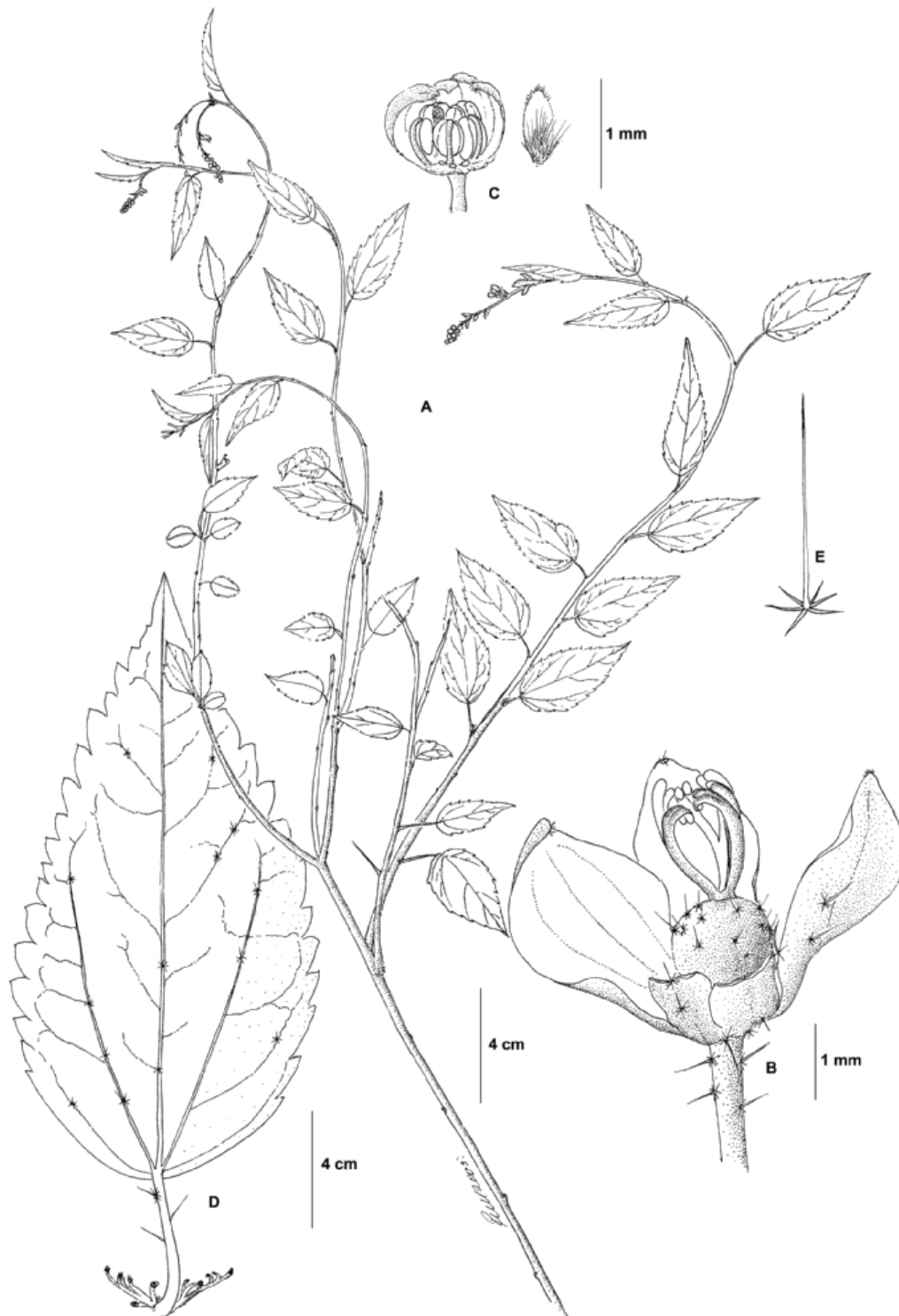
Sufrútices 60 cm, monoicos. **Hojas** 3.2-4.5 x 1.6-2.1 cm, ovadas; ápice acuminado, margen dentado, base redondeada, 5-nervadas; haz y envés glabrescentes; pecíolo 0.6-1.8 cm; estípulas 1.5-2.5 mm, lineares, margen glandular. **Inflorescencia** 2.5-3.3 cm; bractéolas 1-1.5 mm, subuladas; margen glandular. **Flores estaminadas** pediceladas; pedicelo 1-2 mm; sépalos 5, ovados, cara adaxial glabra, cara abaxial glabrescente, ápice y margen con tricomas esparcidos, glándulas impresas presentes; pétalos 5, lineares; cara adaxial pelosa, cara abaxial glabra, glándulas impresas presentes; estambres 6(-9), filamentos pelosos, conectivo glandular. **Flores pistiladas** pediceladas, pedicelo 1-1.5 mm; sépalos oblongos, unidos en la base, cara adaxial glabra, cara abaxial glabrescente, glándulas impresas presentes; glándulas del margen ausentes; ovario esférico, hispido; estilos divididos una vez, 6 terminales, glabrescentes, libres a la mitad. **Fruto** una cápsula.

Florece en diciembre.

Ejemplares examinados: Brasil, Mato Grosso: mpio. Miranda, 30 km al O de Miranda, *Allem 698* (D).

**10. *Croton rhexiaefolius*** Baill. Adansonia 4:313. 1864. Tipo: Brasil *St. Hilarie 1560* (Isotipo P!).

Sufrútices 1-1.5 m; monoicos; ramas dicotómicas. **Hojas** 9.2-10.4 x 3-3.5 cm, subopuestas, en ocasiones verticiladas en la unión de las ramas; ápice acuminado, margen serrado, glándulas esféricas en el ápice de cada serradura, base redondeada, con 3 nervios a la base, sin glándulas; haz peloso, envés densamente peloso; pecíolo 0.3-0.8 cm; estípulas lineares, margen glandular. **Inflorescencia** un racimo, 2.6-4.6 cm; bractéolas lanceoladas, dentadas, glandulares en el margen, base angosta, con dos estructuras foliáceas en la base. **Flores estaminadas** pediceladas; sépalos 5, lineares, cara adaxial glabrescente, cara abaxial pelosa, glándulas impresas presentes; pétalos 5, caras abaxial y



*Croton paucistamineus* Müll. Arg.

adaxial glabros, margen ciliado, glándulas impresas presentes; estambres 10-12, filamento peloso en la base, anteras glandulares. **Flores pistiladas** pediceladas, pedicelo corto; sépalos 5, linear-lanceolados, acuminados, caras adaxial y abaxial pelosas; margen glanduloso, glándulas estipitadas; ovario esférico, peloso, estilos 3, pelosos, bifurcados varias veces. **Fruto** y semillas no vistos.

Ejemplares examinados: Brasil, Minas Geraes, *Saint-Hilaire 1560* (P).

**11.- *Croton urticaefolius*** Lam. Encycl. 2:219. 1786. Tipo: Brasil, *Casareto 1325* (Holotipo P!). *Croton urticifolius* var. *genuinus* Müll. Arg. in Mart., Fl. Bras. 11(2):204. 1873, nom. inval. *Croton multispicatus* Vell., Fl. Flumin. 10:75. 1831. *Croton floribundus* Lund ex Didr., Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. Kjobenhavn 1857:139. 1857. *Croton bahiensis* Müll. Arg., Linnaea 34:127. 1865. *Croton urticifolius* var. *bahiensis* Müll. Arg.) Müll. Arg. in Mart., Fl. Bras. 11(2):204. 1873. *Croton urticifolius* var. *accedens* Müll. Arg., in Mart., Fl. Bras. 11(2):204. 1873. *Croton urticifolius* var. *intermedius* Müll. Arg. in Mart., Fl. Bras. 11(2):204. 1873. *Croton urticifolius* var. *stipularis* Müll. Arg. in Mart., Fl. Bras. 11(2):204. 1803. *Barhamia urticaefolia* Klotzsch in Seem. Tot. of Herald: 104. *Calypteriopetalum brasiliense* Hassk Hort. Borog. ed. Nov. s. Retzia:34

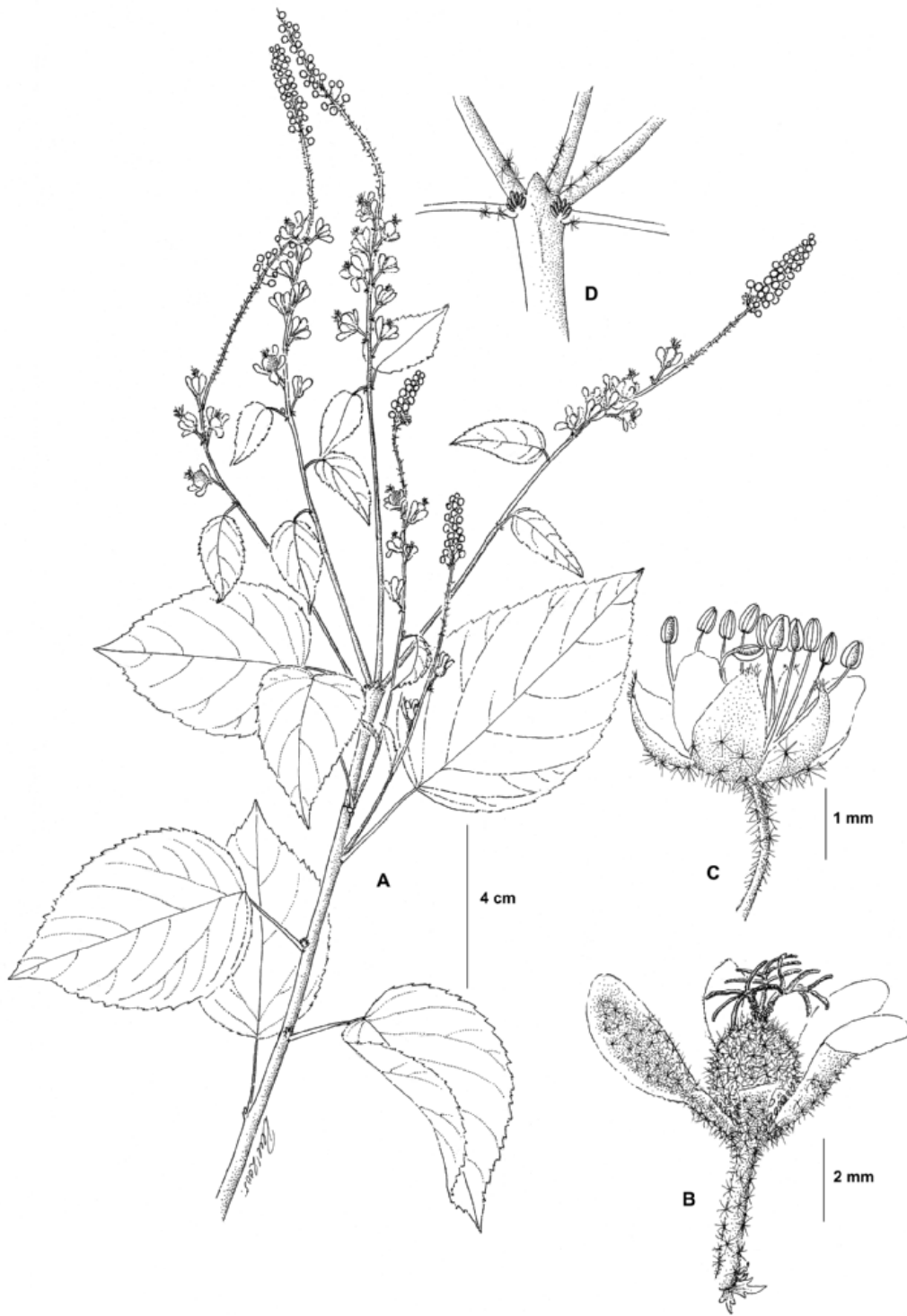
Arbustos 1-2 m, monoicos. **Hojas** ovado-lanceoladas, 5.7-7 x 1.9-3.4 cm, ápice acuminado, margen doble dentado, base redonda, dientes glandulares en el ápice, 5 venas a la base; haz glabrescente, envés peloso; pecíolo (0.8) 1.2-2.8 cm; estípulas subuladas, margen entero, glándulas sésiles en la base. **Inflorescencia** 10-14 cm, bisexual, ramificada; bractéolas ovadas, margen con glándulas sésiles, agrupadas en la base. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelos 4-6 mm, sépalos ovado-lanceolados, unidos sólo en la base, cara abaxial glabra, cara abaxial pelosa, glandular, ápice con un mechón de tricomas; pétalos lanceoladas, caras adaxial y abaxial glabras, glándulas impresas presentes; disco segmentado; estambres 11, filamentos pelosos en la antesis, conectivo glandular en la cara abaxial. **Flores pistiladas** pediceladas, pedicelo 2.5-5 mm, sépalos unidos sólo en la base, elípticos, margen glandular, glándulas sésiles, cara adaxial glabrescente, cara abaxial pelosa;

disco segmentado; ovario esférico, hirsuto en el ápice, trilobado, estilos bifurcados mas de una vez, con 12-18 terminales, pelosos en la base, columna estilar ausente.

**Fruto** y semillas no vistos.

Crece de los 330 a 980 msnm. Florece de diciembre a mayo.

Ejemplares examinados: Brasil, Bahia, Mpio. Santa Luz, 33 km SE of Queimadas, 12 km NW of Santa Luz, *Webster* 25671 (RB); Rio de Janeiro: mpio. Maricá, Itaipuaçu, serra do Tiririca, alto do morro no limite com municipio de Niteroi, *Pirani* y *Kallunki* 3563 (NY); Itaipuaçu, Maricá, *Souza* 265, 1758, 1953, 2031, 2058, 2095, 2061, 2385, 2841, 3167, 2324, s.n. (RB); Distrito Federal, *Vidal* 1654, 1655 (RB); Estrada da Govea, avenida Niemeyer, Morro dois Irmãos, *L. Emygdio* 423 (RB); Morro de Govea, *Palacios*, *Belegno*, *Cuezzo* 2798 (R); Recreio dos Bandeirantes-Jacorepaguá, *Lutz* 587, *Belegno*, *Cuezzo* 4074, 4075 (R); Morro de Leblon Palacios, *Belegno*, *Cuezzo* 97395 (R); Boia, ca 1 km S of Rio Contas, on side road to W of the road to libramiento do Brumado, *Harley* 15070 (NY); Copacabana, *J. de Saldaña* 5483 (RB); Corcovado, *Brade* 10723 (RB); *Hoehne* 5562, 5938 (NY); *Widgren* 342, 343 (NY); *Weddel* s. n. (NY); Jurujuba, *Brade* 11219 (US); Barra de Tijuca, km 15 W from barra de Tijuca on Rodovia Rio Santos, *Thomas* 6177 (NY); Guanabara, *Pereira* 107 (US); *Hoehne* 5563 (NY); Brasilia, *Lutzelburg* 420 (NY); Januaria, Brejo do Amparo, Serra do Brejo, *Carauta* 1059 (NY).



***Croton urticaefolius* Lam.**

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Baillon, H. 1858. *Etude Générale du Groupe des Euphorbiacées*. Victor Masson, Paris.
- Croizat, L. 1940. Thirty-five new species of American *Croton*. *J. Arnold Arbor.* 21:78-107.
- Croizat, L. 1944. Additions to the genus *Croton* in South America. *Darwiniana* 6:442-468.
- Croizat, L., 1945. New or Critical Euphorbiaceae from the Americas. *Jour. Arnold Arbor.* 26:181-188.
- Geiseler, E. F. 1807. *Crotonis Monographiam*. Royal Botanical Gardens, Kew, 83 pp.
- Leandri, J. 1939. Les *Croton* de Madagascar et des îles voisines. *Ann. Inst. Bot. Géol. Colon. Marseille.* ser. 5, 7:1-100.
- Leandri, J. 1969. Sur quelques espèces malgaches de *Croton* (Euphorbiacées). *Adansonia*, ser. 2, (4):496-500.
- Leandri, J. 1971. Evolution morphologique récente des *Croton* malgaches. *Adansonia* 2, 11:41-46.
- Leandri, J. 1972a. *Croton* nouveaux de l'Ouest de Madagascar (Euphorbiacées). *Adansonia*, ser. 2, 11:41-46.
- Leandri, J. 1972b. Contribution a l'étude des *Croton* malgaches a grandes feuilles argentées. *Adansonia*, ser 2, 12(3):403-408.
- Martínez, M., J. Jiménez, R. Cruz, E. Juárez, R. García, A Cervantes and R. Mejía. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales, Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica* 73, 155-283.
- Müller, J. 1865. Euphorbiaceae. Vorläufige Mittheilungen aus dem für De Candolle's Prodomus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* 43:1-224.
- Müller, J. 1866. *Croton*. In: Candolle, A. P. de (Ed.), *Prodromus systematis*

naturalis regni vegetabilis, Paris. 15 (2).

Pax, F. 1890. Euphorbiaceae. In Engler, A. (ed.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Erste Auflage*, Leipzig. 3: 1-119.

Pax, F. y K. Hoffman, 1931. *Crotoneae*. En: Engler A. y K. Plantl (Eds.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage*, Leipzig. Pp. 83-88.

Webster, G. L. 1992. Realignment in American *Croton* (Euphorbiaceae). *Novon* 2:269-273.

Webster, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42:793-823.

## Especie nueva de *Croton* (Euphorbiaceae) de Brasil

**Resumen.** Se describe *Croton longibracteatus*, especie nueva de Brasil. Esta especie pertenece a *Croton* sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. y se considera cercana a *Croton muscicapa* con la cual se compara y se distingue por las estípulas bien desarrolladas, las bractéolas más grandes, los sépalos pistilados más grandes y ligeramente acrescentes y los estambres exsertos. Se presenta una clave para distinguirlas y una ilustración de la especie.

**Palabras clave:** *Croton*, *Barhamia*, Euphorbiaceae, Brasil.

**Abstract.** *Croton longibracteatus* (Euphorbiaceae), a new species from Brazil, is described and illustrated. It belongs to *Croton* sect. *Barhamia* (Klotzsch) Baill. and appears similar to *C. muscicapa* Müll. Arg., but differs from the latter by presenting well developed stipules, larger bracteoles, large and accrescent pistillate sepals, and exerted stamens. A dichotomous key for distinguishing both taxa is included and the new species is illustrated.

**Key words:** *Croton*, *Barhamia*, Euphorbiaceae, Brazil.

**Introducción.** El género *Croton* está distribuido ampliamente en las regiones tropicales de la tierra. En América se encuentran 33 secciones de las 40 en las cuales se dividió al género (Webster, 1993), 29 son endémicas de este continente (Martínez, 1996). Una de las secciones reconocidas es *Barhamia*, la cual presenta aproximadamente 18 especies y se encuentra relacionada con dos secciones americanas: *Micranthis* Baill. y *Medea* (Klotzsch) Baill. La sección *Barhamia* (Klotzsch) Baill. incluye arbustos con hojas generalmente dentadas, sin glándulas conspicuas en el ápice del pecíolo; estípulas con glándulas, lobadas o ligeramente disectadas; estambres (5--8--12); sépalos de las flores pistiladas con glándulas marginales y/o abaxiales y los estilos multifidos (Webster, 1993).

En el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) se comenzó el estudio de *Croton* sec. *Barhamia* en años recientes y se hicieron análisis filogenéticos basados en caracteres morfológicos en donde se encontró un clado que incluye a especies con los pedicelos femeninos largos, las hojas brillantes y los tricomas,



cuando presentes, debajo de una capa de exudado, dando la impresión de que la lámina es glabra en ambas caras.

En esta revisión se solicitaron ejemplares de diferentes herbarios de Brasil y de los Estados Unidos y entre de los mismos se obtuvieron especímenes de *Croton muscicapa* Müll. Arg., un taxón perteneciente al clado mencionado, que, sin embargo, presenta ejemplares con características diferentes y que al examinarlos con detenimiento son suficientes para considerarla como una especie distinta, la cual se propone en este trabajo.

*Croton longibracteatus* Martínez Gordillo et de Luna, *sp. nov.* TIPO: Brasil. Mun. Bahia, about 7-10 km along Seabra-Itaberuba road W the Lençois turning, by Rio Mucugizinho, 41° 26' W, 12° 28'S, 800 m., 27 may 1980, R. M. Harley 22675 (holotipo, NY). Figura 1.

Frutex 1-2 alta. Folia ovato-deltata, acuminata apice, denticulata margine; stipulae lanceolatae. Inflorescentia 8-14 cm longa; bractea 13-33 mm longa, linear-lanceolata, caduca; bracteolae lanceolatae, glandulis stipitatis margine. Stamina 10, exserta; pedicelli florem femineum superantes; sepala pistilata lanceolata, parce acrescentia, glandulis stipitatis dense obsita.

Arbustos 1–2 m, monoicos. **Hojas** 4.6–6.5 x 2.5–4.3 cm, ovado-deltadas; ápice acuminado, margen denticulado, dientes con glándulas sésiles en el ápice, base cordata; 5 venas a la base; haz y envés glabrescentes, con algunos pelos estrellados sobre las venas; pecíolo 1.5–5.4 cm, con algunos pelos simples; estípulas 2.5–6 mm, lanceoladas, caducas, margen con glándulas botuliformes, sésiles, cara adaxial glandular, concentradas en la base. **Inflorescencia** 8–14 cm; bráctea 13–33 x 2–5 mm, linear-lanceolada, margen con glándulas estipitadas, base con una glándula circular prominente, generalmente caduca; bractéolas 7–15 mm, lanceoladas, margen con glándulas estipitadas. **Flores estaminadas** pediceladas, pedicelo 2–4.5 mm, sépalos 3.5-5.5--2-2.8 mm, oblong-ovados, unidos sólo a la base, cara adaxial glabra, cara abaxial glabrescente, con algunos pelos estrellados en la base, glándulas impresas presentes, con un mechón de pelos en el ápice; pétalos 4-6--2-3 mm, elípticos, cara adaxial y abaxial glabras, margen pelos,

glándulas impresas presentes; estambres 10, exsertos, filamentos glabros, conectivo glandular; **flores pistiladas** pediceladas, pedicelo 2.5--5 mm, sépalos unidos en la base, lanceolados, acrescentes, margen glandular, cara adaxial glabrescente, cara abaxial glandular-estipitada; ovario esférico, hirsuto, estilos divididos mas de una vez, glabrescentes, libres casi a la base, 10-12 estigmas. **Fruto** 6--9 x 5--9 mm, esférico, lobulado en el ápice; semillas 3.5--4.5 x 3 mm, elipsoides, café, lisas.

Fenología. Se ha colectado de febrero a diciembre, en todos los casos presenta flores en diferentes estados de desarrollo.

Distribución. Hasta el momento se localiza en Brasil, en el estado de Bahía, en sitios de 100 a 1200 m de altitud, en suelos pedregosos, con vegetación baja.

**Discusión.** Es una especie perteneciente a *Croton* sección *Barhamia*, que se encuentra relacionada con cuatro especies que presentan hojas glabras y brillantes por el exudado que las cubre y que se presentan en Sudamérica. En los herbarios del Jardim Botánico Do Rio de Janeiro (RB), del New York Botanical Garden (NY) y de la Universidade de Sao Paulo (SPF) estos ejemplares se han identificado como *Croton muscicapa* Müller Argoviensis, la que se considera más cercana, difiere porque presenta estípulas bien desarrolladas, las bractéolas y los sépalos pistilados más grandes y los estambres ligeramente exsertos. A continuación se presenta una clave que separa a las especies de este grupo. Las características de *C. perviscosus* Croizat se obtuvieron de la descripción original porque no se cuenta con ejemplares.

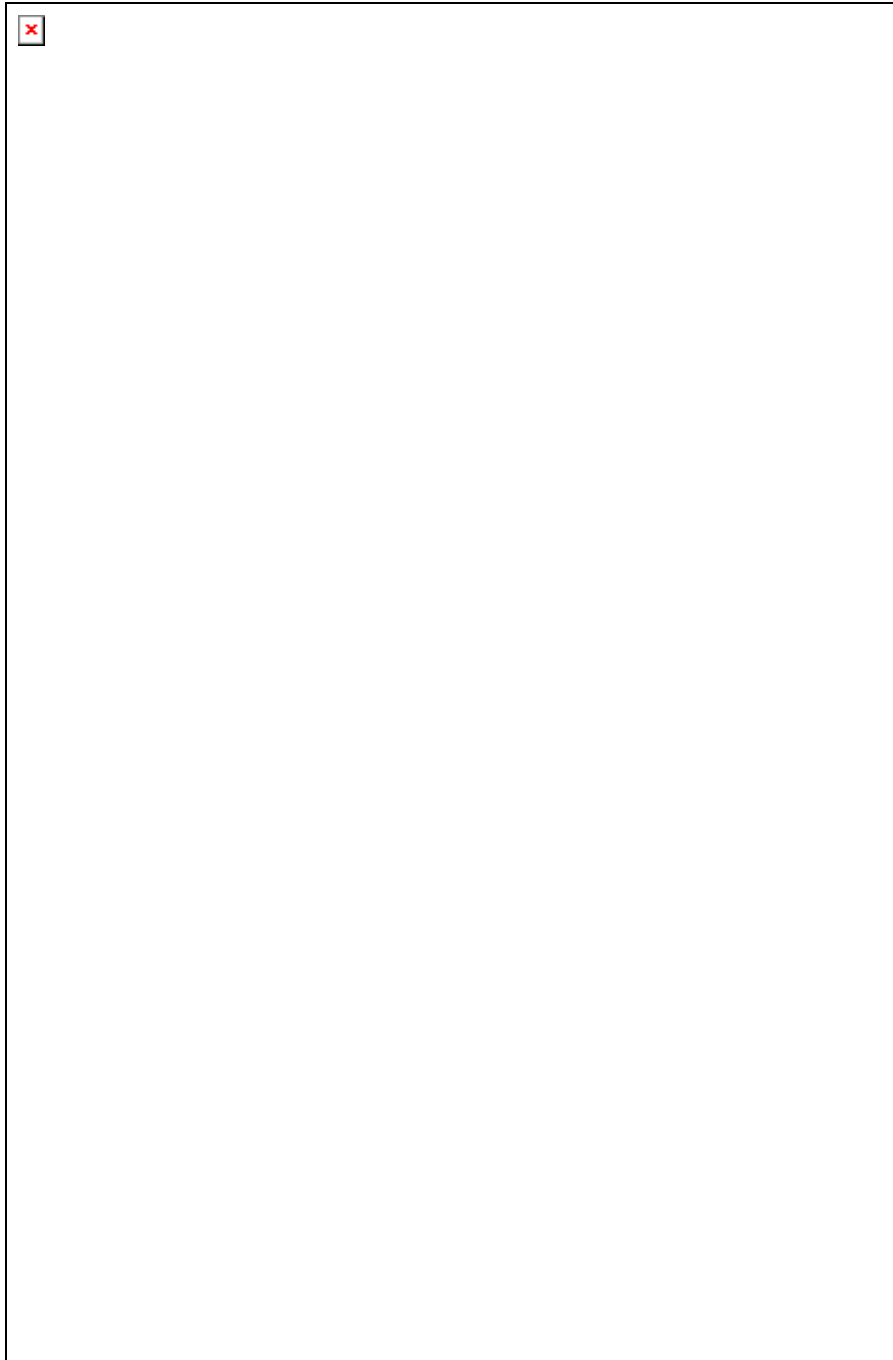


Fig. 1. A. Rama con flores. B. Flor estaminada. C. Flor pistilada. D. Semilla. E. Bráctea de la base de la inflorescencia. F. Margen de la hoja. G. Estípula. A, C, F y G, del holotipo (*Harley et al. 22675*, NY); B, *Harley 18566* (NY); D, *Mori y Boom 14258* (NY); E, *Mori et al. 13113* (NY).

Clave para diferenciar a *Croton longibracteatus*, de Bahia, Brasil, de las especies relacionadas

1a. Hojas elípticas u obovadas, pedicelos de la flor pistilada de 2--3 mm de largo, estípulas serrada .....*Croton perviscosus* Croizat.

1b. Hojas ovadas o deltadas, pedicelos de la flor pistilada 2.5--14 mm de largo, estípulas no serradas.

2a. Hojas con el ápice agudo, bractéolas enteras, con glándulas sólo en la base .....*Croton glutinosus* Müll.

2b. Hojas con el ápice redondeado o acuminado, bractéolas con el margen glandular.

3a. Hojas con el ápice redondeado, 14--18 estigmas.....*Croton betulaster* Müll.

3b. Hojas con el ápice acuminado, 10--12 estigmas.

4a. Ápice de la hoja largo acuminado, margen denticulado, estípulas lanceoladas, inflorescencia 8--12 cm, glándulas de las bractéolas estipitadas, estambres 10, exsertos, sépalos de la flor pistilada con glándulas estipitadas .....*Croton longibracteatus* especie nueva.

4b. Ápice de la hoja corto acuminado, margen crenado, estípulas representadas por glándulas esféricas, inflorescencia 2.2--5.2 cm, glándulas de las bractéolas sésiles, estambres 12, no exsertos, sépalos de la flor pistilada con glándulas no estipitadas .....*Croton muscicapa* Müll. Arg.

**Paratipos:** Brasil. Bahía: Mun. Mucugé, Mucugé, Refugio Ecológico (Campo Rupestre) *H. P. Bautista* 1392 (RB); km 24 Mucugé-Andorai, *A. Allem* 1795 y *G. Vieira* (NY); Serra do Sincará, 6.5 km al SO de Mucugé, sobre la carr. al Cascavel, *R. M. Harley* 21017 (NY); 5 km al S de Andorai sobre la carr. a Mucugé por el puente sobre el río Paraguazu, *R. M. Harley* 18566 (NY); por el río Aimbuca, c. 3 km al S de Mucugé, sobre la carretera a Cascavel, *R. M. Harley* 15919 (NY); 3 km al S de

Mucugé, en la entrada que va para Jussiape, S. A. Mori, R. M. King, T. S. Dos Santos y R. Pinto 12585 (NY); mun. Andorai, Sierra de Andorai-Capa Bode, entrada por Mucugé, campos rupestres, G. Martinelli, 5417 (RB); Río San Antonio, C. Toledo Rizzini y Maltas 1066 (RB, MO); 5 km al sur de Andoraí, sobre la carr. a Mucugé, por la orilla, sobre el río Piraguacú; R. M. Harley 18566 (NY); 1 km al S de Andoraí, campo rupestre, I. P. de Queiroz 1809 (NY); Nova Rodovia Andorai-Mucugé, a 3 km al S de Andorai, campo rupestre, S. A. Mori y F. P. Benton 13113 (NY); mun. Lençóis, a lo largo BR 242, a 15 km al NO de Lençóis, al km 225, campo rupestre S. A. Mori y B. M. Boom 14258 (NY); estrada entre Lençóis e Seabra, 20 km NO de Lençóis. R. M. Harley, C. M. Sakaragui, P. T. Sano, S. Atkins y V. C. Souza 14037 (FCME).

**Agradecimientos:** A los curadores de los herbarios del Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB) y del New York Botanical Garden (NY), por los préstamos de ejemplares de la sección *Barhamia* del género *Croton*. A Ramiro Cruz Durán por la ilustración de la especie. A José Antonio Hernández, del laboratorio de Microcine, de la Facultad de Ciencias, por la captura en imagen digital.

#### **Literatura citada**

- Webster, G. L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 42:793-823.
- Martínez G., M. 1996. El género *Croton* (Euphorbiaceae) en Mesoamérica. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 164 pp.