

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta
tese será disponibilizado
somente a partir de 01/08/2024.

Filogenia de *Croton* subgênero *Adenophylli*
(Griseb.) Riina, B.W. van Ee & P.E. Berry
(Euphorbiaceae) e revisão das espécies de *C.* seção
Adenophylli Griseb. ocorrentes no Brasil

Rodolfo Carneiro Sodré





UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
INTERUNIDADES BOTUCATU/RIO CLARO

RODOLFO CARNEIRO SODRÉ

**FILOGENIA DE *CROTON* SUBGÊNERO *ADENOPHYLLI*
(GRISEB.) RIINA, B.W. VAN EE & P.E. BERRY
(EUPHORBIACEAE) E REVISÃO DAS ESPÉCIES DE *C.*
SEÇÃO *ADENOPHYLLI* GRISEB. OCORRENTES NO BRASIL**

ORIENTADOR

DR. MARCOS JOSÉ DA SILVA

Botucatu - 2022



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
INTERUNIDADES BOTUCATU/RIO CLARO

RODOLFO CARNEIRO SODRÉ

**FILOGENIA DE *CROTON* SUBGÊNERO *ADENOPHYLLI*
(GRISEB.) RIINA, B.W. VAN EE & P.E. BERRY
(EUPHORBIACEAE) E REVISÃO DAS ESPÉCIES DE *C.*
SEÇÃO *ADENOPHYLLI* GRISEB. OCORRENTES NO BRASIL**

ORIENTADOR

DR. MARCOS JOSÉ DA SILVA

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Interunidades Botucatu/Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, UNESP, São Paulo, como requisito à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Botucatu - 2022

S679f

Sodré, Rodolfo Carneiro

Filogenia de Croton subgênero Adenophylli (Griseb.) Riina, B.W. Van Ee & P.E. Berry (Euphorbiaceae) e revisão das espécies de C. seção Adenophylli Griseb. ocorrentes no Brasil / Rodolfo Carneiro Sodré. -- Botucatu, 2022

515 f. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Botucatu

Orientador: Marcos José da Silva

1. classificação. 2. Crotonaeae. 3. endemismo. 4. flora do Brasil. 5. taxonomia. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

BANCA EXAMINADORA**Membros titulares:**

Dr. Marcos José da Silva

(Orientador)

Dra. Daniela Zappi

Dra. Daniela Santos Carneiro-Torres

Dra. Inês Cordeiro

Dr Paul E. Berry

Membros suplentes:

Dr. Alessandro Oliveira de Souza

Dr. Julio Antonio Lombardi

Dr. Marcelo Fragomeni Simon

Dedicatória

Aos meus pais, Elenice e José,
por todo amor e apoio.

AGRADECIMENTOS

A Deus pela dádiva da vida.

Aos meus pais, Elenice Mara Sodré e José Diniz Carneiro, por serem os grandes responsáveis pelo que sou, pelo apoio de sempre, compreensão nos momentos de ausência, incentivos constantes e por serem meus maiores exemplos de bondade, humildade, dignidade, além de grande e eterno amor.

À minha irmã Marina pela companhia, ensinamentos e paciência com o seu maninho aqui.

À Vanessa Leonel Falchi, por todo o apoio, amizade, parceria, confiança e amor durante essa caminhada, sendo minha companheira de todos os momentos.

À Thainara Policarpo Mendes, pela amizade, parceria, discussões e incentivos na jornada acadêmica e profissional.

Ao professor Marcos José da Silva pela sua generosidade ao passar ensinamentos valiosos, fundamentais na minha formação profissional e pessoal; pela cuidadosa orientação; e pela oportunidade de realizar trabalhos fantásticos.

À Universidade Federal de Goiás pelas disposições do Laboratório de Morfologia e Taxonomia Vegetal (LMTV); e pelo apoio às viagens de campo, indispensáveis para a coleta de material botânico deste trabalho.

Aos meus colegas do Laboratório de Morfologia e Taxonomia Vegetal, Alicia, Alessandro, Bruno, Celine, Francisco Diego, Igor, Jone, Lorena, Ramon, Thainara pela companhia nas viagens de campos, pela jornada compartilhada, pelos momentos de descontração e convivência agradável.

Aos colegas de Pós-graduação, Ana Beatriz, Danilo, Diana, Fernanda Helena, Katiane, Maria Júlia, Juan, Karise, Lucas, Luísa, Paulo Antônio, Ramon por toda ajuda durante as disciplinas e apoio durante minha estadia em Botucatu.

Ao corpo docente do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas - Botânica (PPG) pelos ensinamentos transmitidos ao longo das disciplinas cursadas.

À equipe da seção técnica de pós-graduação, em especial, ao Davi Barcellos de Oliveira Müller pelo trabalho eficiente e disponibilidade.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) por autorizar coletas botânicas em diversas Unidades de Conservação da região Centro-Oeste do Brasil.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de doutorado concedida.

A todos os curadores e técnicos de herbários citados na tese pela hospitalidade durante as visitas e, ou empréstimo de suas valiosas coleções, o que contribuiu muito com este trabalho.

Ao Dr. Paul E. Berry, pelo auxílio enviando materiais vegetais para extração de DNA e troca de experiências.

À Dra. Ricarda Riina, pelo envio de algumas sequências não publicadas do grupo de estudos, e por compartilhar/trocar experiências acerca do conhecimento dessa diversa e encantadora seção de *Croton*.

À Danielle de Oliveira Diniz, curadora do Herbário UFG, e à Dra. Vera Lúcia Gomes-Klein, Diretora da Unidade de Conservação, por pedirem como empréstimo todas as coleções utilizadas durante este estudo.

Aos editores de área e revisores dos periódicos pelos excelentes comentários aos manuscritos publicados ou aceitos para publicação, em especial ao Dr. Hans-Joachim Esser e ao Dr. Paul E. Berry.

Ao desenhista Renato Galhardo Neto pelas excelentes ilustrações.

E, por fim, a todos que direta ou indiretamente contribuíram para eu ter chegado até aqui.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	ix
LISTA DE TABELAS	xxv
RESUMO	xxvii
ABSTRACT	xxix
1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. HISTÓRICO DE <i>CROTON</i> COM ÊNFASE EM <i>C. SEÇÃO</i> <i>ADENOPHYLLI</i>	6
3. OBJETIVOS	12
4. RESULTADOS	12
5. REFERÊNCIAS	14

CAPÍTULO I

Filogenia de <i>Croton</i> subgênero <i>Adenophylli</i> (Griseb.) Riina, B.W. van Ee & P.E. Berry (Euphorbiaceae), com ênfase em <i>C. seção Adenophylli</i> Griseb.	23
Resumo	24
Introdução	25
Material e métodos	27
Resultados	38
Discussão	40
Tratamento taxonômico	47
<i>Croton</i> subgênero <i>Adenophylli</i>	47
Chave para as seções de <i>C. subg. Adenophylli</i>	48
1. <i>Croton</i> sect. <i>Adenophylli</i>	48
Chave para as subseções de <i>C. sect. Adenophylli</i>	49
1.1 <i>Croton</i> subsect. <i>Adenophylli</i>	51
1.2 <i>Croton</i> subsect. <i>Caribaeus</i>	52
1.3. <i>Croton</i> subsect. <i>Laceratoglandulosus</i>	53
1.4. <i>Croton</i> subsect. <i>Meridionalis</i>	55
1.5. <i>Croton</i> subsect. <i>Pungentes</i>	56
1.6. <i>Croton</i> subsect. <i>Velamea</i>	57

2. <i>Croton</i> sect. <i>Cyclostigma</i>	59
3. <i>Croton</i> sect. <i>Pulegiodoris</i>	60
4. <i>Croton</i> sect. <i>Pycnanthi</i>	61
Lista de espécies aceitas em <i>Croton</i> sect. <i>Adenophylli</i>	79
Espécies excluídas de <i>Croton</i> sect. <i>Adenophylli</i>	103
Considerações finais	103
Agradecimentos	104
Referências	104

CAPÍTULO II

Revisão taxonômica das espécies de <i>Croton</i> seção <i>Adenophylli</i> Griseb. (Euphorbiaceae) ocorrentes no Brasil	111
Resumo	111
Introdução	112
Material e métodos	113
Resultados e Discussão	116
Morfologia das espécies brasileiras de <i>Croton</i> sect. <i>Adenophylli</i>	118
Chave para as espécies de <i>Croton</i> sect. <i>Adenophylli</i> ocorrentes no Brasil	129
1. <i>Croton betaceus</i> Baill.	133
2. <i>Croton bonplandianus</i> Baill.	145
3. <i>Croton campestris</i> A. St.-Hil.	150
4. <i>Croton echioides</i> Baill.	160
5. <i>Croton fulvus</i> Mart.	168
6. <i>Croton gracilipes</i> Baill.	185
7. <i>Croton grandivelus</i> Baill.	194
8. <i>Croton hatschbachii</i> Sodré & M.J. Silva	201
9. <i>Croton heliotropiifolius</i> Kunth	204
10. <i>Croton hieronymi</i> Grisebach	217
11. <i>Croton hilarii</i> Baill.	222
12. <i>Croton insignis</i> Glaz. ex Sodré & Silva	231
13. <i>Croton intercedens</i> Müll. Arg.	236
14. <i>Croton laceratoglandulosus</i> Caruzo & Cordeiro	244
15. <i>Croton lanatus</i> Lam.	247
16. <i>Croton reitzii</i> L.B. Sm. & Downs	253

17. <i>Croton restingae</i> Sodré & Riina sp. nov. inéd.	259
18. <i>Croton seminudus</i> Müll. Arg.	262
19. <i>Croton sertanejus</i> Sodré & M.J. Silva sp. nov. inéd.	265
20. <i>Croton stellatorotatus</i> Sodré & M.J. Silva	273
21. <i>Croton subacutus</i> (Baill.) Müll. Arg.	277
22. <i>Croton subferrugineus</i> Müll. Arg.	281
23. <i>Croton subvillosus</i> Müll. Arg.	285
Considerações finais	292
Agradecimentos	292
Referências	338

ANEXOS

Anexo 1	347
Anexo 2	383
Anexo 3	417
Anexo 4	465
CONSIDERAÇÕES FINAIS	484

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Árvore do consenso de maioria da Inferência Bayesiana resultante da matriz isolada de *trnL-F*. Probabilidades posteriores (PP) > 0.5 estão acima dos ramos e porcentagens de Bootstrap (BS) estão abaixo dos ramos. Espécies em vermelho não foram alocadas em nenhuma das subseções propostas por van Ee & Berry (2021), para as demais espécies apresentamos através de símbolos à direita do nome o posicionamento a nível de subseção inferido por esses autores (seja posicionados na filogenia e/ou listados entre as espécies representativas de determinada subseção). As espécies tipos das subseções estão marcadas em negrito. As seções estudadas, assim como os subgêneros de *Croton* são indicados por barras laterais 63

Figura 2. Árvore do consenso de maioria da Inferência Bayesiana resultante da matriz isolada de ITS. Probabilidades posteriores (PP) > 0.5 estão acima dos

ramos e porcentagens de Bootstrap (BS) estão abaixo dos ramos. Espécies em vermelho não foram alocadas em nenhuma das subseções propostas por van Ee & Berry (2021), para as demais espécies apresentamos através de símbolos à direita do nome o posicionamento a nível de subseção inferido por esses autores (seja posicionados na filogenia e/ou listados entre as espécies representativas de determinada subseção). As espécies tipos das subseções estão marcadas em negrito. As seções estudadas, assim como os subgêneros de *Croton* são indicados por barras laterais 64

Figura 3. Árvore do consenso de maioria da Inferência Bayesiana resultante da matriz combinada de ITS e *trnL-F*. Probabilidades posteriores (PP) > 0.5 estão acima dos ramos e porcentagens de Bootstrap (BS) estão abaixo dos ramos. Espécies em vermelho não foram alocadas em nenhuma das subseções propostas por van Ee & Berry (2021), para as demais espécies apresentamos através de símbolos à direita do nome o posicionamento a nível de subseção inferido por esses autores (seja posicionados na filogenia e/ou listados entre as espécies representativas de determinada subseção). As espécies tipos das subseções estão marcadas em negrito. As seções estudadas, assim como os subgêneros de *Croton* são indicados por barras laterais 65

Figura 4. Árvore datada resultante da matriz combinada de ITS e *trnL-F*. Escala de tempo no eixo X em milhões de anos (Ma) 66

Figura 5. Árvore do consenso de maioria da Inferência Bayesiana resultante da matriz combinada de ITS e *trnL-F* com a nova classificação para *Croton* subg. *Adenophylli* e revisão da classificação infraseccional de *C. sect. Adenophylli*. Probabilidades posteriores Bayesianas (PP) > 0.5 estão acima dos ramos e porcentagens de Bootstrap (BS) estão abaixo dos ramos. As espécies tipos das subseções estão marcadas em negrito. As seções estudadas são indicadas por barras laterais cinzas, os subgêneros de *Croton* (outgroup) são indicados por barras laterais pretas 67

Figura 6. Morfologia de *Croton sect. Adenophylli*. **A.** Hábito arbóreo em *C. gracilipes*. **B.** Hábito subarbustivo em *C. subvillosus*. **C.** Estípula inteira em *C. grandivelus*. **D.** Estípula palmatissecta com glândulas estipitadas em *C. laceratoglandulosus*. **E.** Glândulas pateliformes sésseis em *C. gracilipes*. **F.** Glândulas cilíndricas em *C. hieronymi*. **G.** Pedúnculo do tirso de *C.*

laceratoglandulosus. **H.** Brácteas glandulares em *C. laceratoglandulosus*. **I.** Tirsos bissexuais e sésseis em *C. campestris*. **J.** Tirsos unissexuais estaminados em *C. subvillosus*. **K.** Címulas bissexuais em *C. gracilipes*. **L.** Flores estaminadas diclamídeas em *C. hieronymi*. **M.** Flores pistiladas sésseis em *C. echioides*. **N e O.** Sépalas livres e pétalas subdesenvolvidas pateliformes em *C. gracilipes*. **P e Q.** Disco 5-segmentado e pétalas subdesenvolvidas filiformes em *C. lanatus*. **R.** Cápsula, *C. hatschbachii*. **S.** Columelas com três apêndices apicais ascendentes e inflados internamente em *C. campestris*. **T.** Columela com três apêndices ligeiramente ascendentes e não inflados em *C. echioides* 68

Figura 7. Mapa com a distribuição natural de *Croton* sect. *Adenophylli* e de suas subseções 69

Figura 8. Diversidade morfológica de *Croton* subsect. *Adenophylli*. **A–C.** Hábito arbustivo: **A.** *C. ciliatoglandulifer*. **B.** *C. fruticulosus*. **C.** *C. incanus*. **D.** Plasticidade foliar em *C. adpersus*. **E.** Lâmina foliar com glândulas estipitadas na margem, *C. ciliatoglandulifer*. **F.** Ramo florido mostrando as folhas palmadas, *C. suberosus*. **G.** Ramo florido com folhas penínérveas, *C. incanus*. **H.** Tirso com flor pistilada com pétalas laminares e estiletos 2-fidos e flor estaminada com 15 estames, *C. incanus*. **I.** Flores pistiladas com sépalas sem glândulas e estiletos 2-fidos, *C. fruticulosus*. **J.** Tirso com flores pistiladas com sépalas glandulares e estiletos 4-fidos, e flores estaminadas com ca. 25 estames, *C. ciliatoglandulifer*. **K.** Cápsulas com tricomas esparsos e estiletos 4-fidos, *C. adenophyllus*. **L.** Carpóforo mostrando a columela com três apêndices inflados e ascendentes, *C. incanus*. Fotos A: Pedro Nájera Quezada, B: Kenneth Bader, C e H: Nathan Taylor, D: Ignacio Torres Garcia, E: GBIF, F: Roberto, GBIF, G: Z. Contreras, I: plateauville, GBIF, J: Benigno Gómez Garza, K: B. van Ee, L: Sam Kieschnick ... 70

Figura 9. Diversidade morfológica de *Croton* subsect. *Caribaeus*. **A.** Hábito arbustivo, *C. lindmanii*. **B–F.** Ramos floridos: **B e D.** *C. flavens*. **C.** *C. linearis*. **E.** *C. lindmanii*. **F.** *C. lucidus*. **G.** Flores pistiladas, *C. lucidus*. **H.** Folhas e flor estaminada, *C. discolor*. **I e J.** Ramos frutificados: **I.** *C. discolor*. **J.** *C. linearis*. Fotos A e E: Martin Reith, B: D. van Der Mast, C: Stephanie Coutant. D: Steve Maldonado Silvestrini, F e G: B.W. van Ee, H e I: Alan Weakley, J: Dylannt, GBIF..... 71

Figura 10. Diversidade morfológica de *Croton* subsect. *Laceratoglandulosus*. **A** e **B.** Hábito arbustivo: **A.** *C. laceratoglandulosus*. **B.** *C. sertanejus*. **C.** Estípula palmatisecta de *C. laceratoglandulosus*. **D.** Ramo florido, *C. sertanejus*. **E** e **F.** Ramo florido de *C. echioides*, note a porção basal das inflorescências sem flores. **G.** Flores pistiladas com estiletos 2-fidos, *C. echioides*. **H.** Flores pistiladas com estiletos 4-fidos, *C. laceratoglandulosus*. **I.** Flores estaminadas com ca. 20 estames, *C. sertanejus*. **J.** Flor estaminada com ca. 35 estames, *C. laceratoglandulosus*. **K.** Cápsulas, *C. laceratoglandulosus*. **L.** Columela com três lobos principais no ápice, ligeiramente ascendentes e não inflados, *C. laceratoglandulosus*. Fotos: Rodolfo C. Sodré 72

Figura 11. Diversidade morfológica de *Croton* subsect. *Meridionalis*. **A.** Hábito arbustivo, *C. hilarii*. **B.** Hábito subarbustivo, *C. reitzii*. **C.** Ramo florido, *C. hilarii*. **D.** Ramo florido, *C. lanatus*. **E.** Glândulas nectaríferas em *C. lanatus*. **F** e **G.** Látex: **F.** *C. hilarii*. **G.** *C. reitzii*. **H.** Tirso congesto mostrando frutos em desenvolvimento, flores estaminadas e brácteas, *C. hilarii*. **I.** Tirso mostrando flores pistiladas, *C. reitzii*. **J.** Flores pistiladas, *C. lanatus*. **K.** Flor estaminada, *C. reitzii*. **L.** Flor estaminada, *C. lanatus*. **M.** Tirso mostrando frutos com sépalas acrescentes e brácteas persistentes, *C. hilarii*. **N.** Cápsulas, *C. lanatus*. **O.** Columelas com três lobos ascendentes e inflados no ápice, *C. lanatus*. Fotos: Rodolfo C. Sodré 73

Figura 12. Diversidade morfológica de *Croton* subsect. *Pungentes*. **A** e **B.** Hábito arbustivo: **A.** *C. gracilipes*. **B.** *C. chilensis*. **C** e **D.** Hábito subarbustivo: **C.** *C. betaceus*. **D.** *C. bonplandianus*. **E.** Hábito arbustivo densamente ramificado, *C. scouleri*. **F.** Ramo florido, *C. bonplandianus*. **G.** Ramo florido, *C. betaceus*. **H.** Glândulas nectaríferas, *C. betaceus*. **I.** Flores pistiladas, *C. bonplandianus*. **J.** Tirso mostrando flores e botões estaminados, *C. subferrugineus*. **K.** Flores estaminadas, *C. hieronymi*. **L.** Porção basal do tirso, mostrando címulas bissexuadas com flores pistiladas e botões estaminados, *C. gracilipes*. **M.** Ramo frutificado, *C. scouleri*. **N.** Cápsulas, *C. gracilipes*. **O.** Cápsulas e columelas com três lobos ascendentes e inflados no ápice, *C. gracilipes*. Fotos: A, C, D, F–L, N e O: Rodolfo C. Sodré, B: Daniel Montesinos, E: Jim Morefield, M: Zane Libke..... 74

- Figura 13.** Diversidade morfológica de *Croton* subsect. *Velamea*. **A.** Hábito arbustivo, *C. heliotropiifolius*. **B.** Hábito subarbustivo, *C. subvillosus*. **C.** Ramo florido, *C. hatschbachii*. **D.** Ramo vegetativo, *C. fulvus*. **E.** Tirso mostrando frutos imaturos e flores estaminadas, *C. grandivelus*. **F.** Ramo fértil mostrando frutos e botões e flores estaminadas, *C. campestris*. **G.** Flores pistiladas, *C. grandivelus*. **H.** Flores estaminadas, *C. heliotropiifolius*. **I.** Cápsulas, *C. subacutus*. **J.** Columelas com três lobos ascendentes e inflados no ápice, *C. grandivelus*. Fotos: Rodolfo C. Sodré 75
- Figura 14.** Diversidade morfológica de *Croton* sect. *Cyclostigma*. **A e B.** Hábito arbóreo: **A.** *C. urucurana*. **B.** *C. celtidifolius*. **C.** Ramo florido mostrando as folhas cordadas e palmadas, *C. urucurana*. **D.** Glândulas nectaríferas em *C. celtidifolius*. **E.** Flores estaminada, *C. celtidifolius*. **F.** Tirsos mostrando as címulas bissexuais na porção basal, *C. urucurana*. **G.** Flor pistilada, *C. celtidifolius*. **H.** Flor pistilada e cápsulas, *C. celtidifolius*. Fotos: Rodolfo C. Sodré 76
- Figura 15.** Diversidade morfológica de *Croton* sect. *Pulegiodorus*. **A e B.** Hábito subarbustivo, *C. pulegiodorus*. **C.** Inflorescência mostrando flores pistiladas e botões estaminados, *C. pulegiodorus*. **D.** Ramo fértil, detalhe das glândulas foliares no canto superior esquerdo, *C. pulegiodorus*. **E e F.** Glândulas nectaríferas do ápice do pecíolo, *C. pulegiodorus*. **G.** Flores pistiladas, *C. pulegiodorus*. **H.** Inflorescência mostrando as cápsulas e as flores estaminadas, *C. tetradenius*. **I.** Ramo florido, mostrando tirso com flores pistiladas e flores e botões estaminados, *C. pulegiodorus*. **J.** Tirso mostrando flores pistiladas e botões estaminados. **K.** Cápsulas, *C. tetradenius*. **L.** Carpóforo, *C. tetradenius*. **M.** Ápice da columela, *C. tetradenius*. Fotos: A–C e K: Igor S. Santos, D–J, L e M: Rodolfo C. Sodré 77
- Figura 16.** Diversidade morfológica de *Croton* sect. *Pycnanthi*. **A e B.** Ramo florido, *C. pycnanthus*. **C.** Nectários acropetiolares, *C. pycnanthus*. **D.** Ramo estéril mostrando as amplas folhas cordadas de *C. chimboracensis*. **E.** Ramo fértil mostrando os carpóforos, ampliados no detalhe, *C. balsameus*. Fotos A, B e D: Ricarda Riina; C e E: JSTOR 78

CAPÍTULO 2

Figura 1. A. Mapa do Brasil, divisão política e dos seus Domínios Fitogeográficos. As unidades federativas (UF) são representadas por suas abreviações e as regiões as quais pertencem seguem ilustradas no canto inferior direito do mapa. Os domínios Fitogeográfico seguem IBGE (2000). **B.** Florestas de galeria em primeiro plano e cerrado nos morros ao fundo, município de São Domingos, Goiás. **C.** Campos nos topos de morro do município de Água Fria de Goiás. **D.** Fragmento de Floresta Amazônica no município de Pontes e Lacerda, Mato Grosso. **E.** Floresta semidecidual em Minaçu, Goiás. **F.** Planície alagável no município de Corumbá, Pantanal do Mato Grosso do Sul. **G.** Floresta seca esparsa em afloramento rochoso ferruginoso, Pantanal, Corumbá, Mato Grosso do Sul. **H.** Floresta de Araucária em Urubici, Santa Catarina. **I.** Vegetação rupestre no Parque Nacional de Chapada Diamantina, Abaíra, Bahia. Abreviações das UF: AC= Acre, AL= Alagoas, AM= Amazonas, AP= Amapá, BA= Bahia, CE= Ceará, DF= Distrito Federal, ES= Espírito Santo, GO= Goiás, MA= Maranhão, MG= Minas Gerais, MS= Mato Grosso do Sul, MT= Mato Grosso, PA= Pará, PB= Paraíba, PE= Pernambuco, PI= Piauí, PR= Paraná, RJ= Rio de Janeiro, RN= Rio Grande do Norte, RO= Rondônia, RR= Roraima, RS= Rio Grande do Sul, SC= Santa Catarina, SE= Sergipe, SP= São Paulo, TO= Tocantins. Fotografias retiradas pelos autores

294

Figura 2. Diversidade de hábitos das espécies estudadas. **A.** Arbusto com ramos pendentes, *C. campestris*. **B.** Arbusto com ramos eretos, *C. campestris*. **C.** Arbusto pouco ramificado, *C. hatschbachii*. **D.** Arbusto densamente ramificado, *C. heliotropiifolius*. **E.** Subarbusto pouco ramificado, ramificação simpodial, *C. reitzii*. **F.** Subarbusto densamente ramificado, ramificação simpodial, *C. subacutus*. **G.** Arvoreta, *C. gracilipes*. **H.** Arbusto com ramificação simpodial, *C. laceratoglandulosus*. **I.** Arbusto com ramificação pseudomonopodial, *C. sertanejus*. **J.** Subarbusto de pequeno porte, com ramos levemente pendentes, *C. insignis*. **K.** Subarbusto de pequeno porte com ramos eretos, *C. intercedens*. **L.** Subarbusto, *C. subvillosus*. **M.** Sistema subterrâneo similar a um xilopódio, *C. insignis*

295

Figura 3. Coloração do látex e tipos de indumento e tricomas. **A–G.** Látex. **A.** Amarronzado, *C. betaceus*. **B.** Amarelado, *C. betaceus*. **C.** Hialino, *C. fulvus*. **D.** Hialino, *C. subacutus*. **E.** Alaranjado, *C. grandivelus*. **F.** Alaranjado-claro, *C.*

hieronymi. **G.** Esbranquiçado, *C. subvillosus*. **H.** Tomentoso, *C. subvillosus*. **I–O.** Curtamente tomentoso: **I e J.** *C. campestris*. **K.** *C. fulvus*. **L.** *C. seminudus*. **M e O.** *C. subacutus*. **N.** *C. lanatus*. **P e Q.** Velutino: **P.** *C. grandivelus*. **Q.** *C. reitzii*. **R e Q.** Hirsuto: **R.** *C. fulvus*. **Q.** *C. intercedens*. **T e U.** Hirtelo: **T.** *C. fulvus*. **U.** *C. gracilipes*. **V.** Flocoso, *C. hatschbachii*. **W.** Pubescente, *C. gracilipes*. **X.** Puberulento, *C. bonplandianus*. **Y.** Tricoma estrelado-porrecto, *C. campestris*. **Z1.** Tricoma multirradiado, *C. hatschbachii*. **Z2.** Tricoma estrelado-rotado, *C. stellatorotatus*. **α–ι.** Tipos de tricomas em *Croton* sect. *Adenophylli* ocorrentes no Brasil: **α.** Estrelado. **β.** Estrelado-porrecto. **γ.** Multirradiado. **δ.** Multirradiado-porrecto. **ε.** Fasciculado-porrecto. **ζ.** Estrelado-lepidoto. **η.** Estrelado-rotado. **θ.** 2-radiado. **ι.** Simples 296

Figura 4. Diversidade de folhas das espécies estudadas, com suas estípulas e glândulas. **A.** Estípula encoberta pelos tricomas com poucas glândulas na base, *C. subferrugineus*. **B.** Estípula conspícua com numerosas glândulas na base, *C. grandivelus*. **C.** Estípula conspícua com até seis glândulas na base, sésseis, *C. betaceus*. **D.** Estípula palmatissecta e com glândulas estipitadas, *C. laceratoglandulosus*. **E.** Glândulas pateliformes sésseis, glândulas diminutas na margem da folha indicadas por setas, *C. gracilipes*. **F.** Glândulas pateliformes estipitadas, *C. hieronymi*. **G.** Glândulas pateliformes basilaminares, *C. hilarii*. **H.** Glândulas pateliformes acropetiolares, *C. subferrugineus*. **I.** Folhas subsésseis, *C. subvillosus*. **J.** Variação das lâminas foliares de *C. hilarii*. **K.** Variação das lâminas e pecíolos de *C. gracilipes*. **L.** Folhas de *C. bonplandianus* com a face adaxial glabra e margem serreada. **M.** Folhas discolores em *C. campestris*. **N.** Folhas subconcolores em *C. grandivelus* 297

Figura 5. Inflorescências e flores estaminadas das espécies estudadas. **A.** Tirso bissexual, *C. campestris*. **B.** Címula bissexual em *C. gracilipes*. **C.** Pedúnculo do tirso de *C. laceratoglandulosus*. **D.** Tirso congestionado com brácteas longas em *C. hilarii*. **E.** Tirso unissexual estaminado, *C. subvillosus*. **F.** Tirso unissexual pistilado, *C. subvillosus*. **G.** Brácteas inconspícuas em *C. bonplandianus*. **H.** Brácteas desenvolvidas oval-lanceoladas em *C. fulvus*. **I.** Brácteas desenvolvidas lineares em *C. grandivelus*. **J.** Brácteas laciniadas e glandulares de *C. laceratoglandulosus*. **K.** Flores estaminadas com longo pedicelo de *C. gracilipes*. **L.** Flores estaminadas subsésseis de *C. intercedens*. **M.** Flores com cálice

campanulado e estames longos, *C. reitzii*. **N.** Flores estaminadas de *C. sertanejus*, com até 25 estames. **O.** Flores estaminadas com mais de 35 estames, *C. laceratoglandulosus*. **P.** Flores estaminadas diminutas de *C. subferrugineus*. **Q.** Flores estaminadas esbranquiçadas de *C. hieronymi* 298

Figura 6. Flores pistiladas, frutos e sementes das espécies estudadas. **A, C e D.** Flores pistiladas subsésseis de *C. echioides* (**A**), *C. campestris* (**C**) e *C. reitzii* (**D**). **B.** Flores pistiladas com curto pedicelo em *C. hatschbachii*. **E.** Cálice curtamente unido na base e com lobos amplos em *C. hilarii*. **F e G.** Cálice pistilado com sépalas livres e diminutas, e pétalas pateliformes, *C. gracilipes*. **H.** Disco e pétalas subdesenvolvidas de *C. lanatus*. **J.** Cápsulas globosas e curtamente tomentosas de *C. campestris*. **K.** Cápsulas globosas e velutinas de *C. insignis*. **L.** Cápsulas oblongoides e pubescentes. **M.** Cápsulas pediceladas e hirtelas de *C. gracilipes*. **N.** Cápsula após a deiscência mostrando os mericarpos divididos, *C. fulvus*. **O.** Columela com três apêndices ascendentes no ápice, *C. campestris*. **P.** Columela com apêndices planos no ápice, *C. sertanejus*. **Q.** Columela com apêndices ligeiramente ascendentes em *C. echioides*. **R.** Sementes lisas, *C. fulvus*. **S.** Sementes onduladas, *C. gracilipes*. **T.** Sementes rugosas, *C. reitzii*. **U e V.** Sementes papilosas, *C. subacutus*. **W.** Detalhe das sementes rugosas 299

Figura 7. *Croton betaceus*. **A.** Subarbusto densamente ramificado em Cerradão. **B.** Subarbusto pouco ramificado em cerrado rupestre. **C.** Ramo florido. **D.** Ramo fértil, detalhe das glândulas acropeciulares à direita e do indumento à esquerda. **E.** Ramo fértil, detalhe do indumento à esquerda. **F.** Glândulas acropeciulares. **G e H.** Látex. **I.** Inflorescência com flores pistiladas e estaminadas. **J. e K.** Flores estaminadas. **L.** Címulas bissexuais na porção central do tirso. **M e N.** Flores pistiladas. **O.** Cápsulas e flores estaminadas. **P e Q.** Cápsulas 300

Figura 8. Mapas de distribuição geográfica de *Croton betaceus* (**A**), *C. bonplandianus* (**B**), *C. campestris* (**C**), *C. echioides* (**D**), *C. fulvus* (**E**) e *C. gracilipes* (**F**) 301

Figura 9. *Croton bonplandianus*. **A.** Habitat, pastagem próximo à área alagada em Porto Murinho, Mato Grosso do Sul. **B.** Hábito. **C.** Ramo fértil com folhas curtas. **D.** Ramo fértil com folhas amplas e glabras na face adaxial, detalhe da margem abaixo. **E.** Detalhe do indumento do ramo. **F.** Tirso com cápsulas na base seguidos por flores e botões estaminados. **G.** Flores estaminadas. **H.** Base da inflorescência

- mostrando as flores pistiladas, note as glândulas avermelhadas na base das lâminas. **I.** Cápsulas. **J.** Cápsulas e columela 302
- Figura 10.** *Croton campestris*. **A.** Habitat, campo limpo no Parque Estadual do Rola Moça, Belo Horizonte, MG. **B.** Hábito subarborescente com ramos pendentes. **C.** Hábito subarborescente com ramos eretos e indumento amarelado. **D.** Ramos com indumento esbranquiçado e inflorescências curtas. **E.** Inflorescências curtas com flores pistiladas e botões estaminados. **F.** Inflorescência com frutos na base, botões e flores estaminadas amareladas. **G.** Inflorescência com duas flores pistiladas na base e botões e flores estaminadas cor salmão no restante. **H.** Cápsulas. **I.** Columelas. Fotografias tiradas pelos autores 303
- Figura 11.** *Croton echioides*. **A.** Ramo florido. **B.** Detalhe do indumento do ramo e estípula. **C1** e **C2.** Tricomas dos ramos. **D1.** Estípula, face dorsal. **D2.** Estípula face ventral. **E1–E3.** Folhas. **F1–F3.** Glândulas basilaminares, face abaxial. **G.** Glândulas da margem da folha. **H1.** Tricomas da face abaxial da lâmina foliar. **H2.** Tricomas da face adaxial da lâmina-foliar. **I.** Inflorescência. **J1.** Bráctea estaminada, face ventral. **J2.** Bractéola estaminada, face ventral. **K.** Flor estaminada. **L1** e **L2.** Lobos do cálice estaminado, face dorsal. **M1** e **M2.** Pétalas em vista dorsal. **N.** Estame. **O1.** Bráctea pistilada, face ventral. **O2** e **O3.** Bractéolas pistiladas, face ventral. **P.** Flor pistilada. **Q.** Vista superior da flor pistilada com gineceu removido mostrando a superfície ventral das sépalas, disco e pétalas reduzidas **R1** e **R2.** Indumento da face ventral das sépalas pistiladas. **S.** Cálice da flor pistilada rebatido, face dorsal. **T.** Indumento da face dorsal das sépalas pistiladas. **U.** Gineceu. **V.** Disco e pétalas subdesenvolvidas das flores pistiladas. **W.** Cápsula. **X1.** Columela. **X2** e **X3.** Ápice da columela. **Y1.** Semente, face ventral. **Y2.** Semente, face ventral 304
- Figura 12.** *Croton echioides*. **A** e **B.** Hábito. **C.** Ramo florido. **D.** Inflorescência mostrando flores pistiladas e botões estaminados, detalhe das flores pistiladas na inserção. **E.** Flores pistiladas. **F.** Porção mediana do tirso com címulas bissexuais. **G.** Detalhe da inflorescência estaminada. **H.** Flores estaminadas. **I.** Flores estaminadas e botões. **J.** Cápsula. **K.** Columela. **L.** Ápice da columela com três apêndices ligeiramente ascendentes. **M.** Semente, face ventral. **N.** Semente, face ventral. Fotografias tiradas pelos autores 305

Figura 13. *Croton fulvus* A. Ramo florido. B1–B3. Indumento dos ramos. C. Tricoma do ramo. D1. Estípula, face dorsal. D2. Estípula, face ventral. E1–E6. Folhas. F. Glândulas basilaminares na face adaxial da lâmina. G. Glândulas da margem foliar. H1. Indumento da face adaxial. H2. Indumento da face abaxial. I. Base do tirso mostrando flores pistiladas solitárias. J. Címulas estaminadas da porção apical do tirso. K1. Bráctea estaminada, face dorsal. K2. Bráctea estaminada face ventral. L. Flor estaminada. M1 e M2. Lobos do cálice estaminado, face dorsal. M3. Lobos do cálice estaminado, face ventral. N1. Pétala estaminada, face dorsal. N2. Pétala estaminada, face ventral. O. Estame. P1. Bráctea pistilada, face dorsal. P2. Bráctea pistilada, face ventral. P3 e P4. Bractéolas pistiladas, face ventral. Q. Flor pistilada. R. Cálice pistilado, face dorsal. S1–S3. Sépalas pistiladas, face dorsal. T1 e T2. Disco e pétalas subdesenvolvidas da flor pistilada. U1 e U2. Gineceus. V. Cápsula. W. Columela. X1. Semente, face dorsal. X2. Semente, face ventral 306

Figura 14. *Croton fulvus*. A. Subarbusto em cerrado perturbado, note a longa inflorescência. B. Ramo florido com folhas estreitas, detalhe do indumento hirtelo a direita. C. Subarbusto em campo sujo com curtas inflorescências. D. Subarbusto com folhas longamente pecioladas em área de transição Cerrado/Pantanal. E e F. Ramos floridos com inflorescências curtas e folhas largas. G. Base do tirso mostrando poucas flores pistiladas seguidas por numerosas flores e botões estaminados. H. Tirso com numerosas flores pistiladas seguidas por botões estaminados. I. Cápsulas. J. Cápsula após a deiscência mostrando os mericarpos e a columela. Fotografias tiradas pelos autores 307

Figura 15. *Croton gracilipes*. A. Ramo florido. B1–B4. Indumento dos ramos. C. Tricomas dos ramos. D. Estípula. E1–E3. Folhas. F. Glândulas basilaminares, face abaxial da lâmina. G1–G4. Margem e indumento da face adaxial. H1. Tricomas da face adaxial das folhas. H2. Tricomas da face abaxial das folhas I. Base do tirso mostrando címulas bissexuais. J. Címulas estaminadas da porção apical do tirso. K1. Bráctea estaminada, face dorsal. K2. Bráctea estaminada, face ventral. K3. Bractéola estaminada, face ventral. L. Flor estaminada. M1 e M2. Lobos do cálice estaminado, face dorsal. N1. Pétala estaminada, face dorsal. N2. Pétala estaminada, face ventral. O. Estame. P1. Bráctea estaminada, face dorsal. P2. Bráctea estaminada, face ventral. Q. Flor pistilada. R1–R3. Sépalas pistiladas, face

dorsal. **S1** e **S2**. Sépalas pistiladas, face ventral. **T**. Flor pistilada com gineceu removido mostrando a face ventral do cálice, o disco e as pétalas subdesenvolvidas. **U1–U3**. Gineceus. **V**. Cápsula. **W**. Columela. **X1**. Semente, face ventral. **X2**. Semente, face ventral 308

Figura 16. *Croton gracilipes*. **A**. Arbusto em cerradão do município de Bonito, Mato Grosso do Sul. **B**. Arbusto em floresta degradada, Alto Paraíso de Goiás, com folhas e inflorescências amplas. **C**. Base da lâmina foliar mostrando as glândulas pateliformes na face abaxial e as glândulas globosas na margem. **D**. Ramo fértil com folhas e inflorescências menores. **E**. Címulas bissexuais com frutos jovens e flores estaminadas. **F**. Tirso mostrando as flores estaminadas. **G**. Flor estaminada e botões. **H**. Tirso mostrando címulas bissexuais com flores pistiladas e botões estaminados. **I**. Flores pistiladas e botões estaminados. **J** e **K**. Cápsulas. Fotografias tiradas pelos autores 309

Figura 17. *Croton grandivelus*. **A** e **B**. Subarbusto em cerrado ralo, área de transição com o Pantanal no município de Jardim, Mato Grosso do Sul. **C**. Estípula. **D**. Detalhe do ramo velutino e látex. **E**. Ramo fértil com inflorescência, frutos e flores estaminadas. **F**. Inflorescência com flor pistilada na base seguida por flores e botões estaminados. **G**. Flores estaminadas. **H**. Flores pistiladas. **I**. Cápsulas. **J**. Columelas. Fotografias tiradas pelos autores 310

Figura 18. Mapas de distribuição geográfica de *Croton grandivelus* (**A**), *C. hatschbachii* (**B**), *C. heliotropiifolius* (**C**), *C. hieronymi* (**D**), *C. hilarii* (**E**) e *C. insignis* (**F**) 311

Figura 19. *Croton hatschbachii*. **A**. Subarbusto em cerrado rupestre no município de Grão Mogol, Minas Gerais. **B** e **C**. Ramos floridos. **D**. Detalhe do ramo com indumento flocoso. **E**. Ramo fértil mostrando inflorescência com frutos e flores estaminadas. **F**. Indumento da face adaxial da lâmina foliar. **G**. Flores pistiladas. **H**. Inflorescência com cápsulas na base seguidos por flores e botões estaminados, detalhe das flores estaminadas na parte superior esquerda. **I**. Cápsulas. **J**. Columela. Fotografias tiradas pelos autores 312

Figura 20. *Croton heliotropiifolius* **A**. Ramo florido. **B1–B3**. Indumento dos ramos. **C**. Tricomas do ramo. **D**. Estípula, face ventral. **E1–E3**. Folhas. **F1** e **F2**. Glândulas da margem foliar. **G**. Glândulas basilaminares na face adaxial da lâmina. **H1**. Indumento da face abaxial. **H2**. Tricoma da face abaxial. **H3**.

- Indumento da face adaxial. **I**. Címula estaminada. **J1** e **J2**. Brácteas estaminadas. **K1–K3**. Bractéolas estaminadas. **L1–L4**. Lobos do cálice estaminado, face dorsal. **M1–M3**. Pétala estaminada, face ventral. **N**. Estame. **O**. Bráctea pistilada, face ventral. **P**. Flor pistilada. **Q1** e **Q2**. Gineceus. **R**. Cálice pistilado com duas sépalas removidas, face ventral. **S**. Sépala pistilada, face dorsal. **T1** e **T2**. Cápsulas. **U**. Columela. **V1**. Semente, lado dorsal. **V2**. Semente, lado ventral 313
- Figura 21.** *Croton heliotropiifolius*. **A**. Arbusto em beira de estrada no município de Abaíra, Bahia. **B**. Ramo florido mostrando inflorescência unissexual estaminada. **C**. Arbusto com ramos pendentes. **D**. Flores estaminadas. **E**. Ramo florido mostrando folhas e inflorescência diminutas. **F**. Flores pistiladas. **G**. Cápsulas. Fotografias tiradas pelos autores 314
- Figura 22.** *Croton hieronymi*. **A**. Ramo florido. **B**. Detalhe do ramo com indumento hirsuto. **C**. Tricoma estrelado-porrecto do ramo. **D**. Estípula. **E1–E3**. Folhas. **F**. Glândulas basilaminares estipitadas, face adaxial da lâmina. **G**. Indumento da face adaxial. **H**. Indumento da face abaxial. **I**. Inflorescência bissexual com flores pistiladas na base seguida por botões e flores estaminadas. **J1**. Bráctea estaminada, face dorsal. **J2**. Bráctea estaminada, face ventral. **J3**. Bractéolas estaminadas, face ventral. **K**. Flor estaminada. **L1**. Cálice estaminado, 3 lobos em vista dorsal. **L2**. Lobo do cálice estaminado, face ventral. **M1**. Pétala estaminada, face dorsal. **M2**. Pétala estaminada, face ventral. **N**. Estame. **O1**. Bráctea pistilada, face ventral. **O2**. Bractéola pistilada, face ventral. **P**. Flor pistilada. **Q1**. Cálice pistilado, face dorsal. **Q2**. Flor pistilada com gineceu removido, mostrando a face ventral do cálice, pétalas globosas e o disco. **R**. Gineceu. **S**. Cápsula. **T**. Columela. **U1**. Semente, face ventral. **U2**. Semente, face ventral 315
- Figura 23.** *Croton hieronymi*. **A**. Habitat, floresta semidecidual no município de Corumbá, Mato Grosso do Sul. **B**. Subarbusto com ca. 0,5 m alt., folhas amplas. **C**. Arbusto com 2 m alt., folhas diminutas. **D**. Detalhe das folhas. **E**. Ramo com indumento hirtelo e látex alaranjado saindo da cicatriz de uma folha. **F**. Glândulas basilaminares estipitadas, face adaxial da lâmina. **G**. Inflorescência unissexual estaminada. **H**. Flores e botão estaminado. **I**. Inflorescência bissexual com flores pistiladas abertas na base e botões de flores pistiladas e estaminadas acima. **J**. Flores pistiladas. Fotografias tiradas por Rodolfo C. Sodré 316

Figura 24. *Croton hilarii*. **A.** Ramo florido. **B1–B3.** Tipos de indumento dos ramos. **C.** Estípula, face ventral. **D.** Folhas. **E.** Glândulas basilaminares, face abaxial da lâmina. **F.** Tricomas da face adaxial. **G.** Tricomas da face abaxial. **H.** Inflorescência. **I.** Bráctea estaminada, face ventral. **J.** Brácteas pistilada, face ventral. **K.** Flor estaminada. **L.** Cálice estaminado, 2 lobos em vista dorsal. **M1 e M2.** Tipos de indumento da face dorsal do cálice estaminado. **N1 e N2.** Pétalas estaminadas, face ventral. **N3.** Pétalas estaminadas, face dorsal. **O1 e O2.** Estames. **P.** Flor pistilada. **Q e R.** Três lobos do cálice pistilado, face dorsal. **S1–S3.** Gineceus. **T.** Disco e as pétalas subdesenvolvidas das flores pistiladas. **U.** Cápsula. **V1.** Semente, face ventral. **V2.** Semente, face ventral. **V3.** Detalhe da superfície da semente 317

Figura 25. *Croton hilarii*. **A e B.** Hábito. **C.** Ramo mostrando o indumento dos ramos e folhas, detalhe do látex no canto inferior esquerdo. **D.** Ramo mostrando a variação do indumento. **E.** Ramo florido com folhas amplas, detalhe da glândula basilaminar no canto superior esquerdo. **F.** Ramo florido com detalhe da inflorescência curta no canto superior esquerdo. **G.** Ramo florido com inflorescência congesta, inserção mostrando o indumento tomentoso dos ramos e pecíolos. **H–K.** Tirsos mostrando flores estaminadas. **L–N.** Tirsos mostrando flores pistiladas. **O e P.** Cápsulas. Fotografias tiradas pelos autores 318

Figura 26. *Croton insignis*. **A.** Habitat, campo limpo no município de Alto Paraíso de Goiás. **B.** Subarbusto com folhas amplas, detalhe do látex no canto inferior direito. **C.** Subarbusto com folhas pequenas. **D.** Ramo florido, detalhe das flores estaminadas. **E.** Inflorescência mostrando flores pistiladas e botões estaminados. **F e G.** Flores pistiladas. **H.** Flores estaminadas. **I e J.** Cápsulas. **K.** Columela. Fotografias tiradas pelos autores 319

Figura 27. *Croton intercedens*. **A.** Ramo florido. **B1–B3.** Indumento dos ramos. **C.** Tricomas dos ramos. **D.** Estípula, face ventral. **E1–E4.** Folhas. **F1.** Indumento da face adaxial. **F2.** Indumento da face abaxial. **G1.** Tricomas da face abaxial. **G2.** Tricomas da face adaxial. **H.** Tirso. **I.** Bráctea estaminada. **J.** Flor estaminada. **K1 e K2.** Lobos do cálice estaminado, face dorsal. **K3.** Lobo do cálice estaminado, face ventral. **L1 e L2.** Pétalas estaminadas, face ventral. **M.** Estame. **N.** Bráctea pistilada, face ventral. **O.** Flor pistilada. **P1 e P2.** Disco e pétalas subdesenvolvidas

- das flores pistiladas. **Q.** Pétala pistilada. **R.** Sépala pistilada, face dorsal. **S1–S3.** Gineceus. **T.** Cápsula. **U1.** Semente, lado dorsal. **U2.** Semente, lado ventral 320
- Figura 28.** *Croton intercedens*. **A.** Subarbustos com ramos e folhas pubescentes e ferrugíneas. **B e C.** Subarbusto com ramos e folhas tomentosas e esbranquiçadas. **D.** Ramos floridos com indumento hirsuto amarronzado. **E e F.** Tirso mostrando flores pistiladas e botões e flores estaminadas. **G.** Flores pistiladas. **H e I.** Cápsulas. **J.** Columela. Fotografias tiradas pelos autores 321
- Figura 29.** Mapas de distribuição geográfica de *Croton intercedens* (**A**), *C. laceratoglandulosus* (**B**), *C. lanatus* (**C**), *C. reitzii* (**D**), *C. restingae* (**E**) e *C. seminudus* (**F**) 322
- Figura 30.** *Croton laceratoglandulosus*. **A.** Ramo florido. **B1.** Indumento dos ramos. **C.** Tricoma dos ramos. **D.** Estípula, face dorsal. **E1 e E2.** Folhas. **F.** Detalhe da base da lâmina mostrando as glândulas estipitadas. **G.** Detalhe da margem da lâmina mostrando as glândulas curtamente estipitadas. **H.** Indumento da face abaxial. **I.** Indumento da face adaxial. **J1.** Tricomas da face abaxial. **J2.** Tricomas da face adaxial. **K.** Bráctea estaminada. **L.** Flor estaminada. **M.** Lobos do cálice estaminado, face dorsal. **N.** Pétala estaminada, face ventral. **O.** Estame. **P1 e P2.** Brácteas pistiladas, face ventral. **Q.** Flor pistilada. **R.** Gineceu. **S.** Face ventral do cálice e disco das flores pistiladas. **T1.** Columela. **T2.** Detalhe do ápice da columela. **U.** Cápsula. **V1.** Semente, lado dorsal. **V2.** Semente, lado ventral 323
- Figura 31.** *Croton laceratoglandulosus*. **A.** Arbusto em caatinga perturbada no município de Francisco Sá, Minas Gerais. **B.** Folhas da base do ramo. **C–E.** Estípulas pinatissecta ou palmatissectas com glândulas estipitadas. **F.** Ramos férteis densamente ramificados. **G.** Detalhe do tirso após a queda das flores mostrando as brácteas laciniadas e glandulares. **H.** Flores e botões estaminados. **I.** Base do tirso mostrando as flores pistiladas. **J.** Cápsulas. Fotografias tiradas pelos autores 324
- Figura 32.** *Croton lanatus*. **A.** Ramo florido. **B.** Indumento dos ramos. **C.** Tricoma do ramo. **D.** Estípula. **E1 e E2.** Folhas. **F.** Glândulas basilaminares, face abaxial da lâmina. **G1.** Indumento da face adaxial. **G2.** Indumento da face abaxial. **H.** Tricomas das folhas. **I.** Inflorescência. **J1 e J2.** Brácteas estaminadas, face ventral. **K.** Flor estaminada. **L1–L5.** Lobos do cálice estaminado. **M1 e M2.** Pétalas estaminadas. **M3.** Detalhes das papilas no ápice das pétalas. **N.** Estame. **O1.**

- Bráctea pistilada, mostrando a glândula pateliforme na base. **O2** e **O3**. Brácteas pistilada, face ventral. **P**. Flor pistilada. **Q**. Cálice pistilado, face dorsal. **R**. Flor pistilada com gineceu removido mostrando a face ventral do cálice, o disco e as pétalas subdesenvolvidas. **S1** e **S2**. Gineceu. **T1** e **T2**. Estiletes. **U**. Cápsula. **V**. Columela. **W1**. Semente, face ventral. **W2**. Semente, face ventral 325
- Figura 33.** *Croton lanatus*. **A**. Subarbusto pouco ramificado. **B**. Ramo fértil com folhas amplas. **C**. Glândulas basilaminares. **D**. Arbusto densamente ramificado. **E**. Ramo fértil com folhas diminutas. **F**. Flores estaminadas. **G**. Tirso com flores pistiladas e botões estaminados. **H** e **I**. Cápsulas. **J**. Columela 326
- Figura 34.** *Croton reitzii*. **A**. Ramo florido. **B**. Indumento do ramo. **C**. Tricoma do ramo. **D**. Estípula, face ventral. **E1–E4**. Folhas. **F**. Glândulas basilaminares, face adaxial da lâmina. **G1–G3**. Tricomas da face adaxial. **H1** e **H2**. Tricomas da face abaxial. **I**. Inflorescência. **J**. Bráctea estaminada, face ventral. **K**. Flor estaminada. **L1**. Cálice estaminado, 2 lobos em vista ventral. **L2**. Indumento da face dorsal do cálice estaminado. **M1** e **M2**. Pétalas estaminadas, face ventral. **N**. Estame. **O**. Brácteas pistilada, face ventral. **P**. Flor pistilada. **Q1**. Três lobos do cálice pistilado, face ventral. **Q2**. Base do lobo do cálice pistilado. **R**. Disco e as pétalas subdesenvolvidas das flores pistiladas. **S**. Gineceu. **T**. Cápsula. **U**. Semente, face ventral. **V**. Semente, face ventral. **W**. Detalhe da superfície da semente 327
- Figura 35.** *Croton reitzii*. **A**. Hábito. **B**. Ramo fértil. **C**. Glândulas basilaminares e látex. **D**. Tirso congesto com frutos, flores e botões estaminados. **E**. Flores estaminadas. **F**. Tirso com frutos e botões estaminados. **G**. Flores pistiladas. **H**. Cápsulas. Fotografias tiradas pelos autores 328
- Figure 36.** *Croton restingae* Sodré & Riina sp. nov. inéd. **A**. Ramo florido. **B**. Indumento do ramo. **C**. Tricomas dos ramos. **D**. Estípula. **E**. Folha. **F** e **G**. Base foliar (face adaxial) mostrando as glândulas nectaríferas. **H**. Base foliar (face abaxial) mostrando as glândulas nectaríferas. **I**. Tricomas das faces adaxial e abaxial das lâminas foliares. **J**. Bráctea pistilada, face dorsal. **K**. Bráctea pistilada, face ventral. **L** e **M**. Bractéola pistilada, face dorsal. **N**. Flor pistilada. **O**. Sépala pistilada, face dorsal. **P**. Sépala pistilada, face ventral. **Q**. Gineceu. **R**. Disco das flores pistiladas e pétalas em forma de glândulas. **S**. Flor estaminada. **T**. Cálice da flor estaminada em vista dorsal. **U**. Cápsula. **V**. Columela com apêndices discretos no ápice 329

- Figura 37.** *Croton seminudus*. **A.** Ramo florido. **B.** Indumento do ramo. **C1** e **C2.** Tricomos do ramo em vista frontal (**C1**) e vista lateral (**C2**). **D1** e **D2.** Estípulas. **E1–E4.** Folhas. **F.** Glândulas basilaminares, face adaxial da lâmina. **G1.** Indumento da face abaxial. **G2.** Margem da face adaxial, glabra. **H.** Tricoma da folha. **I.** ápice da lâmina-foliar. **J.** Inflorescência. **K1** e **K2.** Brácteas estaminadas, face ventral. **L.** Flor estaminada. **M1** e **M2.** Cálice estaminado 6-lobado, pubescente. **N1** e **N2.** Cálice estaminado 5-lobado, curtamente tomentoso. **O1** e **O2.** Pétalas estaminadas. **O3.** Detalhe das papilas na margem das pétalas. **P.** Estame. **Q.** Bráctea pistilada, face ventral. **R1** e **R2.** Bractéolas pistilada, face ventral. **S.** Flor pistilada. **T.** Gineceu. **U.** Base da flor pistilada com gineceu removido mostrando a face ventral do cálice, o disco e as pétalas subdesenvolvidas. **V.** sépala pistilada, face dorsal. **W.** Cápsula. **X1.** Semente, face ventral. **X2.** Semente, face ventral 330
- Figura 38.** *Croton sertanejus*. **A.** Ramo florido. **B.** Detalhe da porção mais velha do caule. **C1** e **C2.** Indumento dos ramos. **D1–D3.** Tricomos dos ramos. **E.** Estípula, superfície ventral. **F1** e **F2.** Folhas. **G.** Detalhe das galhas na lâmina foliar. **H.** Glândulas da base da lâmina, face adaxial. **I.** Glândulas da margem da folha. **J1.** Indumento da face abaxial. **J2** e **J3.** Indumento da face adaxial. **K.** Inflorescência. **L1.** Brácteas estaminadas, face ventral. **L2.** Bractéolas estaminadas, face ventral. **M.** Flores estaminadas. **N1–N3.** Lobos do cálice estaminado, face dorsal. **O1** e **O2.** Pétalas em vista dorsal. **P.** Estame. **Q1.** Bráctea pistilada, face ventral. **Q2.** Bractéola pistilada, face ventral. **R.** Flor pistilada. **S1.** Sépala pistilada em vista dorsal. **S2.** Sépala pistilada em vista ventral. **T.** Gineceu. **U.** Disco e pétalas reduzidas das flores pistiladas. **V.** Cápsula. **W1.** Columela. **W2** e **W3.** Ápice da columela. **X1.** Semente, face ventral. **X2.** Semente, face ventral ... 331
- Figura 39.** *Croton sertanejus*. **A** e **B.** Hábito. **C.** Ramo florido mostrando ramificação em ramos alternados. **D.** Inflorescência mostrando flores pistiladas e botões estaminados. **E.** Flores pistiladas. **F.** Inflorescência estaminada unissexual. **G.** Cápsula. **H** e **I.** Columela. **J.** Ápice da columela. **K.** Semente, face ventral. **L.** Semente, superfície ventral 332
- Figura 40.** Mapas de distribuição geográfica de *Croton sertanejus* (**A**), *C. stellatorotatus* (**B**), *C. subacutus* (**C**), *C. subferrugineus* (**D**), *C. subvillosus* (**E**) 333

- Figura 41.** *Croton stellatorotatus*. **A.** Habitat, “campo rupestre” no município de Abaíra, Bahia. **B.** Hábito. **C.** Detalhe do ramo mostrando folhas alterno espiraladas com pecíolo curto e indumento cinéreo. **D.** Inflorescência mostrando uma flor pistilada fecundada na base e címulas estaminadas esparsas ao longo dos eixos. **E.** Flor estaminada. **F.** inflorescências jovens com duas flores pistiladas na base e botões estaminados na porção apical. **G.** Cápsula e columela. Fotografias tiradas pelos autores 334
- Figura 42.** *Croton subacutus*. **A.** Habitat, cerrado rupestre no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros. **B–E.** Ramos férteis com diferentes graus de ramificação dos ramos, densidade de indumento e tamanho de folhas. **F.** Tirso com flores estaminadas, ampliadas no canto inferior esquerdo. **G.** Flores pistiladas. **H e I.** Cápsulas. **J.** Columela. Fotografias tiradas pelos autores 335
- Figura 43.** *Croton subferrugineus*. **A.** Habitat, cerrado típico no município de Cavalcante, Goiás. **B.** Detalhe da bifurcação do ramo florido. **C.** Ramo fértil com detalhe das glândulas acropetiolares e face adaxial glabra. **D–E.** Tirso mostrando flores pistiladas e estaminadas, note a glândula pateliforme no ápice do pecíolo. **F.** Flor estaminada. **G.** Flores pistiladas. **H.** Cápsula. **I.** Cápsula e columelas. Fotografias tiradas pelos autores 336
- Figura 44.** *Croton subvillosus*. **A.** Ramo fértil, detalhe das címulas estaminadas no canto superior esquerdo. **B.** Ramo fértil, detalhe dos Cápsulas no canto inferior esquerdo. **C e D.** Plantas herbáceas em rebrota. **E.** Ramo florido mostrando inflorescência com frutos e flores estaminadas, detalhe do indumento da face adaxial da lâmina no canto inferior direito. **F.** Flor estaminada. **G.** Flores pistiladas. **H.** Inflorescências com Cápsulas na base e botões e flores estaminadas na porção apical. **I.** Címulas bissexuais com Cápsulas e flores estaminadas. Fotografias tiradas pelos autores 337

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Lista de táxons utilizados, suas respectivas procedências, testemunhos e herbário de deposição, e acessos de Genbank. Sequências geradas neste estudo estão assinaladas com “×”. Os subgêneros de *Croton* e seções do subgênero

<i>Adenophylli</i> seguem van Ee <i>et al.</i> (2011) com atualizações por van Ee & Berry (2021). Os números entre colchetes indicam o número de espécies amostradas neste estudo/total de espécies do subgênero ou seção.	31
---	----

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Comparação morfológica entre <i>Croton grandivelus</i> e espécies relacionadas, <i>C. fulvus</i> , <i>C. insignis</i> , <i>C. intercedens</i> e <i>C. subvillosus</i>	200
--	-----

RESUMO

Croton é o décimo primeiro gênero mais diverso de Angiospermas com cerca de 1300 espécies dispersas pelos trópicos, 712 delas americanas. Quatro subgêneros são reconhecidos para *Croton*, sendo *C. subg. Adenophylli* exclusivamente americano e composto por duas seções: *C. sect. Adenophylli* e *C. sect. Cyclostigma*, além de três espécies sem posição seccional definida. *Croton sect. Adenophylli* é a maior do gênero com ca. 170 espécies e seis subseções: *Adenophylli*, *Caribaeus*, *Laceratoglandulosus*, *Meridionalis*, *Pungentes* e *Velamea*. *Croton subg. Adenophylli* e suas infracategorias têm sido consideradas monofiléticas, mesmo que a amostragem utilizada para realizar os estudos filogenéticos compreenda menos de 40% das espécies. A seção *Adenophylli* reúne táxons reconhecidos pelo hábito geralmente subarbustivo ou arbustivo com tricomas estrelados, folhas com ou sem glândulas no ápice do pecíolo, base e, ou margem da lâmina, inflorescências com címulas unissexuais, flores pistiladas usualmente sésseis ou subsésseis e columela do fruto com três apêndices ascendentes e usualmente inflados ventralmente. *Croton sect. Adenophylli* repete a distribuição de seu subgênero e embora seja bem delimitada morfológicamente, é uma das mais complexas e pouco estudadas taxonomicamente do gênero. No Brasil, a seção *Adenophylli* é uma das mais diversas com cerca de 50 espécies de norte a sul do país, mas reconhecidas, sobretudo, a partir de estudos desenvolvidos no século XIX (e.g., *Flora Brasiliensis*) e frequentemente encontradas em herbários nacionais sem identificação ou equivocadamente identificadas. Essa tese teve como principais objetivos: a) reconstruir filogenias para *C. subg. Adenophylli* a partir de uma amostragem que contemple a diversidade morfológica e de habitats de suas espécies, com intuito de testar seu monofiletismo, e o de suas infracategorias; b) determinar a posição sistemática de espécies não posicionadas em nenhuma das subseções ou seções do subgênero *Adenophylli*; c) propor uma classificação para o subgênero *Adenophylli* baseado nas filogenias obtidas, e, d) revisar a taxonomia das espécies da seção *Adenophylli* ocorrentes no Brasil. As reconstruções filogenéticas foram feitas pelos métodos de Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Análise Bayesiana baseada em sequências do DNA plastidial (*trnL-F*) e nuclear (ITS 1+5.8S+ITS2), enquanto a revisão contemplou tanto coletas e observações das espécies em campo, como estudos de coleções herborizadas e de literatura especializada. Os resultados da tese são apresentados sob a forma de dois capítulos, o primeiro deles tratando da filogenia de *Croton subg. Adenophylli*, na qual amostramos 119 espécies,

recuperamos a maioria das seções e subseções como monofiléticas, estas últimas com circunscrições ampliadas, e propomos *Croton* sect. *Pulegiodorus* e *C.* sect. *Pycanthi* para acomodar espécies sem posição sistemática ao nível de seção definida. O segundo capítulo trata da revisão taxonômica das espécies de *Croton* seção *Adenophylli* ocorrentes no Brasil, onde são reconhecidas 23 espécies contrastadas em uma chave, descritas, ilustradas, mapeadas e comentadas quanto a distribuição geográfica, estado de conservação, preferências ambientais, épocas de floração e frutificação, relacionamento morfológico e história taxonômica.

Palavras-chave: classificação, Crotonaeae, endemismo, flora do Brasil, taxonomia

ABSTRACT

Croton is the eleventh most diverse genus of Angiosperms with about 1300 species dispersed throughout the tropics, 712 of them American. Four subgenera are recognized for *Croton*, of which *Croton* subg. *Adenophylli* exclusively American and composed by the sections *Adenophylli* and *Cyclostigma*, and three species without a defined sectional position. *Croton* sect. *Adenophylli* is the largest of the genus with ca. 170 species and six subsections: *Adenophylli*, *Caribaeus*, *Laceratoglandulosus*, *Meridionalis*, *Pungentes* and *Velamea*. *Croton* subg. *Adenophylli* and its infracategories have been considered monophyletic, even though the sampling used to carry out phylogenetic studies comprises less than 40% of the species. The section *Adenophylli* includes taxa recognized by their habit subshrubby or shrubby with stellate trichomes, leaves with or without glands at the apex of the petiole, base and/or margin of the blade, inflorescences with unisexual cymes, usually pistillate flowers sessile or subsessile and fruit columella with three ascending appendages and usually ventrally inflated. *Croton* sect. *Adenophylli* repeats the distribution of its subgenus and although it is morphologically well delimited, it is one of the most complex and taxonomically understudied of the genus. In Brazil, the *Adenophylli* section is one of the most diverse of the genus, with about 50 species distributed from north to south of the country, recognized mainly from studies developed in the 19th century (e.g., *Flora Brasiliensis*) and often found in local herbaria without identification or mistakenly identified. This thesis had as main objectives: a) reconstruct phylogenies for *C.* subg. *Adenophylli* from a sampling that contemplates the morphological and habitat diversity of its species, in order to test its monophyly, and that of its infracategories; b) determine the systematic position of species not placed in any of the subsections or sections of the subgenus *Adenophylli*; c) propose a classification for the *Adenophylli* subgenus based on the phylogenies obtained, and d) review the taxonomy of species from the section *Adenophylli* occurring in Brazil. Phylogenetic reconstructions were performed using Maximum Parsimony, Maximum Likelihood and Bayesian Analysis based on plastid (*trnL-F*) and nuclear (ITS 1+5.8S+ITS2) DNA sequences, while the review included collections and observations of the species in field, and studies of herborized collections and specialized literature. The results of the thesis are presented in the form of two chapters, the first of which deals with the phylogeny of *Croton* subg. *Adenophylli*, in which we sampled 119 species, we recovered most sections and subsections as monophyletic, the latter with expanded

circumscriptions, and we propose *Croton* sect. *Pulegiodorus* and *C.* sect. *Pycanthi* to accommodate species without systematic position at level of section. The second chapter deals with the taxonomic review of the species of *Croton* section *Adenophylli* occurring in Brazil, for which 23 species are recognized, contrasted in a key, described in detail, illustrated in their morphological nuances, represented by images, mapped and commented on the geographic distribution, conservation status, environmental preferences, flowering and fruiting times, morphological relationships and taxonomic histories.

Keywords: classification, Crotonaeae, endemism, flora of Brazil, taxonomy

1. INTRODUÇÃO GERAL

Euphorbiaceae Juss. pertence à ordem Malpighiales, é monofilética (Wurdack & Davis 2009), e apresenta 330 gêneros e 6745 espécies distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais (Stevens 2017; Wurdack & Farfan-Rios 2017), dos quais 66 e 978, respectivamente, ocorrem no Brasil (Flora e Funga do Brasil 2022). Inclui plantas de hábitos variados, usualmente latescentes, com folhas geralmente simples e alternas, distintos tipos de tricomas, entre os quais predominam os estrelados, além de nectários extraflorais (foliares) ou florais, flores unissexuais, usualmente monoclamídeas ou aclamídeas, com gineceu 3-carpelar, 3-locular com lóculos uniovulados, frutos do tipo cápsula com sementes carunculadas (Webster 1994, 2014; Radcliffe-Smith 2001).

De grande importância econômica, Euphorbiaceae apresenta espécies usadas na alimentação (e.g., mandioca, macaxeira ou aipim, *Manihot esculenta* Crantz), na produção de borracha (e.g., seringueira, *Hevea brasiliensis* (Willd. ex A. Juss.) Müll. Arg.), no paisagismo (e.g., cróton, *Codiaeum variegatum* (L.) Rumph. ex A. Juss.; e poinsettia ou bico-de-papagaio, *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch), entre outros.

Euphorbiaceae compreende quatro subfamílias: Acalyphoideae Ascherson, Crotonoideae Pax, Euphorbioideae Boiss. e Cheilosoideae (Müll. Arg.) K. Wurdack & Petra Hoffm, as duas primeiras parafiléticas, mas ainda reconhecidas (Wurdack et al. 2005), sendo Cheilosoideae é a mais basal e irmã do clado “Euphorbiaceae núcleo”, que compreende sete linhagens: Erismantheae, Acalyphoideae s.s., Adenoclineae s.l., Gelonieae, Crotonoideae articuladas, Crotonoideae inaperturadas e Euphorbioideae (Wurdack et al. 2005).

Crotonoideae é composta por 2050 espécies, 68 gêneros e 17 tribos (Wurdack et al. 2005; Webster 2014; Stevens 2017), e tradicionalmente reconhecida por incluir plantas com laticíferos e pólen do tipo crotonoide (Wurdack et al. 2005; Tokuoka 2007). No entanto, essa subfamília é parafilética, incluindo quatro clados bem sustentados embora ainda imprecisamente relacionados (Wurdack et al. 2005; Tokuoka 2007; Sun et al. 2016), quais são: Adenoclineae s.l. e Gelonieae, ambas com sementes com tegumento não vascularizado e pólen 3-aperturados; Crotonoideae articuladas, que apresentam sementes com tegumentos internos espessos e vascularizados e tem como sinapomorfia os laticíferos articulados; e Crotonoideae inaperturadas (= Crotonoideae s.str.), único entre os demais com grão de pólen inaperturado do tipo crotonoide e pétalas ao menos nas flores estaminadas (Wurdack et al. 2005).

Crotoneae Dumort. é a maior das tribos das Crotonoideae inaperturadas com aproximadamente 1320 espécies agrupadas em seis gêneros: *Acidocroton* Griseb., *Astraea* Klotzsch, *Brasiliocroton* P.E. Berry & Cordeiro, *Croton* L., *Sagotia* Baill., *Sandwithia* Lanj. Além dos caracteres típicos do seu grupo, as espécies desta tribo apresentam tricomas simples, lepidotos ou estrelados, folhas simples ou palmado-lobadas usualmente com glândulas basais (Webster 2014).

O gênero *Croton* L. é o décimo primeiro mais diverso das Angiospermas com cerca de 1300 espécies (Frodin 2004), correspondendo à quase totalidade da riqueza de Crotoneae e mais da metade de Crotonoideae. Apresenta distribuição Pantropical com espécies que habitam desde ambientes áridos a úmidos (Webster 1993; van Ee *et al.* 2011). Conforme Berry *et al.* (2005), *Croton* tem provável origem no neotrópico, com uma divergência subsequente no velho mundo seguida pela volta ao Novo Mundo, onde ocorreu sua principal diversificação. Das 712 espécies de *Croton* citadas para as Américas por van Ee *et al.* (2011), a maioria ocorre nas Ilhas do Caribe, no México e no Brasil (Burger & Huft 1995, Berry *et al.* 2005). No Brasil ocorrem 300 espécies, 230 das quais endêmicas, o que o classifica como o quarto maior gênero de Angiospermas do país (Caruzo *et al.* 2021).

Croton é reconhecido por seus tricomas estrelados ou lepidotos, látex claro ou colorido, folhas com glândulas no pecíolo ou limbo, que se torna alaranjado antes da senescência e estames inflexos nos botões (Berry *et al.* 2005). Este gênero tem um papel importante no uso tradicional de plantas medicinais por todo o mundo, por possuir diversas espécies ricas em metabólitos secundários, incluindo proantocianidinas, alcaloides e terpenoides (Rizk 1987) com propriedades hipolipemiantes, hipoglicêmicas, antiestrogênicas, anticâncer, anti-hipertensivas, anti-inflamatórias, antimaláricas, antimicrobianas, antiespasmódicas, antiulcerosas, antivirais e miorelaxantes (Salatino *et al.* 2007). Algumas espécies de *Croton* também são invasoras de pastagens e culturas, como *C. glandulosus* L. e *C. lundianus* (Didr.) Müll. Arg. (Lorenzi 2008), enquanto outras arbóreas pioneiras (e.g., *C. urucurana* Baill., *C. floribundus* Spreng., *C. piptocalyx* Müll. Arg.) são frequentemente utilizadas na restauração ambiental (Smith 2002). A madeira dessas espécies também é utilizada na carpintaria, marcenaria e produção de lenha (Lorenzi 1992).

Berry *et al.* (2005) referiram *Croton* como um gênero monofilético com a inclusão de *Crotonopsis* Michx., *Cubacroton* Alain, *Eremocarpus* Benth., *Julocroton* Mart., e

Moacrotan Croizat e exclusão de *Croton* sect. *Astraea* (Klotzsch) Baill., e irmão mais próximo de *Brasilicroton* (Riina *et al.* 2014), táxon exclusivamente brasileiro

Diante do elevado número de espécies de *Croton*, diversas foram as propostas de classificação infragenérica lhe atribuídas, iniciando-se com os estudos de Baillon (1858, 1864), Grisebach (1859) e Müller Argoviensis (1866, 1873), os quais serviram de base para Webster (1993) que, ao revisá-lo, o subdividiu em 40 seções e 5 subseções. Mais tarde van Ee *et al.* (2011), baseados em filogenias moleculares, propuseram o arranjo das espécies americanas deste gênero em três subgêneros, 31 seções e 10 subseções.

Dentre os táxons de *Croton*, *C.* subg. *Adenophylli* (Griseb.) Riina, B.W. van Ee & P.E. Berry é um dos maiores, com 264 espécies neotropicais acomodadas nas seções *Adenophylli* Griseb. e *Cyclostigma*. O subgênero é considerado monofilético a partir da análise dos dados moleculares de ITS e análises combinadas entre marcadores nuclear mitocondriais e cloroplastidiais (van Ee *et al.* 2011), embora algumas de suas espécies (e.g., *C. tetradenius*, *C. pulegioidorus* e *C. chimboracensis*) ainda apresentem posicionamento seccional duvidoso ou incerto (Riina *et al.* 2021, van Ee *et al.* 2021). Dentre suas seções, *Adenophylli* se destaca por ser a maior seção do gênero com 223 espécies distribuídas dos Estados Unidos até à Argentina (van Ee *et al.* 2011), das quais 40 são referidas para o México, aproximadamente 60 para a América Central e cerca de 120 na América do Sul, onde se sobressai o Brasil com 63 delas (Govaerts *et al.* 2000, van Ee *et al.* 2011, BFG 2015).

Berry *et al.* (2005) e Riina *et al.* (2009) demonstraram que a seção *Cascarilla sensu* Webster (1993) era polifilética, misturando seus táxons com os de *C.* sect. *Velamea* Baill., *C.* sect. *Cyclostigma* subsect. *Xalapensis* e *C.* sect. *Adenophylli*. Além do mais, van Ee & Berry (2010) esclareceram que o nome *C.* sect. *Cascarilla* (Adans.) Griseb. não poderia ser utilizado, já que sua espécie tipo, *C. cascarilla* (L.) L., é sinônimo de *C. eluteria* (L.) W. Wright espécie tipo de *C.* sect. *Eluteria* Griseb. Essas descobertas foram corroboradas pelos estudos de van Ee *et al.* (2011), que formalizaram a sinonimização de *C.* sect. *Velamea* e *C.* sect. *Cyclostigma* subsect. *Xalapenses* sob *C.* sect. *Adenophylli*, e realocaram os táxons de *C.* sect. *Cascarilla sensu* Webster (1993) nessa mesma seção.

Conforme Riina *et al.* (2009), *C.* sect. *Adenophylli* tem como sinapomorfia morfológica a columela da cápsula com três apêndices terminais geralmente ascendentes, ventralmente lisos, arredondados e inflados e persistentes após a liberação dos mericarpos. *Croton* sect. *Adenophylli* inclui plantas com hábito subarbustivo, arbustivo ou menos comumente arbóreo, indumento estrelado, folhas com ou sem glândulas no

ápice do pecíolo, base e, ou margem da lâmina, margem foliar inteira, serrilhada ou dentada, venação palmada, trinervada ou pinada; estípulas glandulares ou não, inflorescências terminais, bissexuais com címulas unissexuais; estames 10–45, flores pistiladas com sépalas às vezes glandulares e pétalas reduzidas ou ausente e estiletes 2-fidos ou 4-fidos (van Ee *et al.* 2011).

Embora os estudos filogenéticos de Berry *et al.* (2005) e van Ee *et al.* (2011) tenham apontado o monofiletismo de *Croton* sect. *Adenophylli*, com a inclusão das seções *Velamea*, *Cascarilla* sensu Webster, e subseção *Xalapenses*, essas infracategorias estavam representadas naqueles estudos por um baixo número de espécies (até 9 espécies), em alguns casos sem suas espécies tipo, como é o caso *C.* sect. *Velamea*. Porém, van Ee & Berry (2021) recentemente propuseram uma classificação infraseccional preliminar para o grupo, sugerindo para o mesmo seis subseções, com suas respectivas caracterizações e listas com espécies representativas. Ainda assim, dezenas de espécies de *C.* sect. *Adenophylli* não foram posicionadas em quaisquer das subseções reconhecidas, e as subseções *Velamea* e *Laceratoglandulosus* não tiveram uma amostragem que refletisse a variação morfológica de suas espécies.

A taxonomia das espécies de *Croton* sect. *Adenophylli* é encontrada dispersa em trabalhos do século XIX e XX realizados para floras locais, como a *Flora Brasiliensis* de Müller Argoviensis (1873), obra que descreve e contrasta em chaves cerca de 50 espécies circunscritas atualmente em *C.* sect. *Adenophylli*, a maioria delas (ca. 40) posicionadas por Muller Argoviensis em *Croton* sect. *Eucroton* Baill. subsect. *Cleodora* (Klotzsch) Müll. Arg. ser. *Medea* (Klotzsch) Müll. Arg. Este trabalho ainda é o que contempla o maior número de espécies da seção ocorrentes no Brasil, porém, encontra-se desatualizado, pois quatorze novas espécies foram descritas para a seção por Moore (1895), Pax & Hoffmann (1923, 1937), Croizat (1944), Smith & Downs (1959), Smith *et al.* (1988) e Cordeiro *et al.* (2008), da mesma maneira que outras foram sinonimizadas e tiveram suas tipificações ajustadas (vide Govaerts *et al.* 2000; Caruzo & Cordeiro 2007; Sodré *et al.* 2017).

Por seu elevado número de espécies e presença em distintos tipos vegetacionais, representantes de *C.* sect. *Adenophylli* ocorrentes no Brasil, podem ser encontrados em todos os levantamentos florísticos realizados sobre Euphorbiaceae ou *Croton* pelo país (e.g., Smith *et al.* 1988; Lima & Pirani 2003; Caruzo & Cordeiro 2007; Secco 2008; Carneiro-Torres 2009; Silva *et al.* 2009, 2010; Sodré *et al.* 2014, 2017). Mesmo assim, não existe um consenso entre os autores sobre a delimitação morfológica de alguns dos

seus táxons, a exemplo de *Croton campestris* A. St.-Hil. e *C. grandivelus* Baill., binômios comumente aplicados a plantas muito diferentes por diversos autores em estudos florísticos ou *checklists*, o que também é perpetuado nos herbários. Por outro lado, algumas espécies desta seção apresentam considerável variação morfológica (e.g., *C. campestris* Mart., *C. betaceus* Baill e *C. heliotropiifolius* Kunth) levando taxonomistas em Euphorbiaceae à descrição de diversas novas espécies para *Croton*, que uma vez revisadas acarretarão em muitas sinonimizações.

Considerando a baixa amostragem em filogenias publicadas e a presença de táxons com posicionamento seccional ou subseccional incerto em *C. subg. Adenophylli*, e a riqueza de espécies na flora brasileira, somada à dificuldade de identificação advinda da carência de estudos taxonômicos em *Croton* sect. *Adenophylli*, estudos voltados para a filogenia e taxonomia destes grupos, respectivamente, são necessários.

2. HISTÓRICO DE *CROTON* COM ÊNFASE EM *C. SEÇÃO ADENOPHYLLI*

O gênero *Croton* foi estabelecido por Linnaeus (1753), que reconheceu quatorze espécies, dentre as quais duas eram novas. *Croton* significa “carrapato” em grego, e tal nome foi atribuído ao gênero por Linnaeus (*l.c.*) devido a semelhança de suas sementes com esse pequeno animal. No ano seguinte, Linnaeus (1754) propôs uma descrição para o gênero, que compreendia plantas monóicas, com flores estaminadas diclamídeas, pentâmeras, com sépalas oval-oblongas, pétalas oblongas, estames 10 ou 15, nectários 5, receptáculo fixo e as flores pistiladas maiores que as estaminadas, mas com cálice semelhante, e pétalas pouco frequentes, ovário trilocular e óvulos subglobosos, além cápsulas globosas com 3 lóculos e sementes solitárias.

O conceito de *Croton* foi ampliado por Linnaeus (1759) e por Jacquin (1760) que descreveram seis e cinco espécies, respectivamente, para o gênero, dentre as quais *C. flavens* L., *C. humilis* L., *C. lucidus* L. e *C. niveus* Jacq., atualmente pertencentes a *C. sect. Adenophylli*.

Mais tarde, Jean-Baptiste de Lamarck (1786) posicionou *Croton* entre as euforbiáceas, ampliou seu conceito e lhe atribuiu ervas, arbustos ou árvores com folhas alternas, flores pequenas dispostas em clusters ou panículas, as masculinas com cálice cilíndrico. Esse autor reconheceu 50 espécies, sendo 27 delas novas, três delas atualmente posicionadas em *C. sect. Adenophylli*: *C. alnifolius* Lam. *C. lanatus* Lam. e *C. organifolius* Lam. Entre o final do século XVIII e meados do século XIX diversos autores adicionaram espécies a *Croton* (e.g., Jacquin 1794; Gómez Ortega 1797; Willdenow 1805; Geiseler 1807; Kunth 1817; Spix & Martius 1823; Hamilton 1825; Sprengel 1826; Saint-Hilaire 1827; Schlechtendal & Chamisso 1831; Bentham 1840; Visiani 1842; Schlechtendal 1846; Bentham 1846; Hooker 1847; Richard 1850; Torrey 1859) ampliando sua morfologia e distribuição geográfica.

Baillon (1858), em sua monografia das Euphorbiaceae, propôs o primeiro tratamento infragenérico para *Croton* reconhecendo 19 seções e uma subseção, baseado, sobretudo, em gêneros descritos anteriormente por Klotzsch (1841a, b, 1843). Nesta obra, as seções foram descritas quanto aos seus caracteres diagnósticos, composição e distribuição geográfica de suas espécies.

No ano seguinte, na Flora das Ilhas Britânicas das Índias Ocidentais, Grisebach (1859) reconheceu *Croton* na tribo Crotoneae subtribo Eucrotoneae e dividiu o gênero

em nove seções, quatro delas novas (*C. sect. Adenophylli*, *C. sect. Cascarilla* Griseb., *C. sect. Eluteria* e *C. sect. Cyclostigma*). *Croton sect. Adenophylli* (como *Adenophyllum* na obra) incluía arbustos de folhas com glândulas na margem e na base, glabras ou com tricomas estrelados na face abaxial, estípulas glandulares ou inconspícuas, racemos usualmente terminais, estames 20–50 e estiletos 2–4-partidos e compreendia *C. adenophyllum* Bertero ex Spreng., *C. humilis* e *C. wilsonii* Griseb. Enquanto *Croton sect. Cascarilla*, reunia *C. cascarilla* L., *C. balsamifer* L., *C. flocculosus* Geiseler e *C. guildingii* Griseb. e diferenciava-se de *C. sect. Adenophylli* pelo androceu com 10–20 estames e estiletos 2-fidos.

Grisebach (1860), na obra “*Plantae Wrightianae*” descreveu *C. stenophyllus* Griseb. e *C. viminalis* Griseb. com base em materiais provenientes de Cuba e alocou ambas em *C. sect. Cascarilla*.

No quarto volume da obra “*Adansonia, Recueil Périodique d'Observations Botanique*”, Baillon (1864) fez um levantamento das euforbiáceas americanas austro-orientais reconhecendo 117 espécies para o gênero *Croton*, das quais 95 eram novas para a ciência. Espelhado na classificação iniciada por ele para *Croton* e complementada pelos estudos de Grisebach (1859), este autor reconheceu ao gênero 16 seções, cinco delas novas (*C. sect. ArgyroGLOSSUM* Baill., *C. sect. Gonocladium* Baill., *C. sect. Hesperidium* Baill., *C. sect. Stolidanthus* Baill. e *C. sect. Velamea* Baill.). A seção *Velamea* incluía 10 espécies sul-americanas caracterizadas pelo hábito subarborescente, flores estaminadas com cálice estrelado-tomentoso externamente e 15 a 20 estames, e flores pistiladas com sépalas com ápice agudo e mesmo indumento, além de pétalas glanduliformes, ovário densamente tomentoso ou hirsuto e estiletos 2-partidos. Baillon (*l.c.*) ampliou o conceito de *Croton sect. Cascarilla*, a qual passou a contar com mais 10 espécies distribuídas na Argentina e no Brasil, no entanto, não reconheceu nenhum táxon para a seção *Adenophylli*, que permaneceu restrita à América Central.

Em um trabalho preliminar à monografia das Euphorbiaceae para o DC Prodrômus, Müller Argoviensis (1865) descreveu 160 espécies para *Croton*, 154 delas novas, e as distribuiu em 10 seções e 4 subseções. Nesta obra, as seções *Adenophylli* e *Cascarilla* foram sinonimizadas sob *C. sect. Eucroton* subseção *Eutropia* Müll. Arg., o maior grupo de *Croton* segundo o autor com 89 espécies. Para Müller Argoviensis (*l.c.*), esta subseção caracterizava-se pelas inflorescências bissexuais, com címulas unissexuais e sem zona estéril entre flores pistiladas e estaminadas, flores pentâmeras com sépalas

iguais de margem plana e não reduplicada, além de flores estaminadas com receptáculo indumentado.

Em sua monografia das Euphorbiaceae para o DC Prodrumus, ainda considerada a obra mais abrangente realizada sobre *Croton* no mundo, Müller Argoviensis (1866) manteve sua proposta de classificação anterior ao gênero (Müller Argoviensis 1865) e reconheceu ao mesmo 453 espécies, das quais 50 eram novas. Neste estudo o autor, subordinou *Croton* sect. *Velamea* como um sinônimo de *C.* sect. *Eucroton* subsect. *Eutropia*, que passou a abrigar 244 espécies, e, por consequência, se consolidar como a maior seção do gênero.

Na Flora Brasiliensis, o trabalho mais abrangente já realizado com as espécies brasileira de *Croton*, Müller Argoviensis (1873) admitiu 275 espécies, das quais 100 foram descritas como novas. O autor manteve a classificação infragenérica dos seus trabalhos anteriores (Müller Argoviensis 1865, 1866) a nível de seção, admitindo 8 delas, no entanto, propôs novas subseções e séries para as seções *Eucroton* e *Decarinium* (Raf.) Müll. Arg., dentre as quais subsect. *Cleodora* (Klotzsch) Müll. Arg. ser. *Medea* (Klotzsch) Müll. Arg., cuja circunscrição incluía as seções *Adenophylli*, *Cascarilla* e *Velamea*, e um total de 120 espécies.

No final do século XIX, após o trabalho de Müller Argoviensis (1873), e ao longo do século XX centenas de espécies foram descritas para o gênero *Croton* por diversos autores para diferentes regiões do continente americano. Alguns desses trabalhos apontavam descobertas nas seções *Cascarilla* (e.g., Grisebach 1879); *Eucroton* (e.g., Rusby 1895); nas subseções *Eutropia* (e.g., Moore 1895) e *Cleodora* (e.g., Moore 1895), e na série *Medea* (e.g., Pax & Hoffmann 1937). No entanto, a maioria dos estudiosos (e.g., Morong 1893; Pax 1899; Urban 1899; Briquet 1900; Chodat 1901; Urban 1902; Greenman 1903; Brandegees 1905; Urban 1912, 1913, 1914; Pax & Hoffmann 1923; Standley 1924; Urban 1924, 1926, 1930; Standley 1940; Croizat 1940; Lundell 1940; Croizat 1942, 1943, 1944a, b; Lundell 1942; Standley & Williams 1950; Molina 1951; Standley & Williams 1952; Steyermark 1952; Smith & Downs 1959; Alain 1960; Borhidi & Muñiz 1977; Smith *et al.* 1988; Gordillo & Ramírez 1990) não sugeriu o posicionamento de suas novas espécies em nenhuma das seções a época reconhecidas para o gênero.

Mais de 100 anos depois da proposição dos primeiros sistemas de classificação em *Croton*, Webster (1993) reorganizou as espécies do gênero em 40 seções e 5 subseções, dentre as quais *C.* sect. *Adenophyllum*, *C.* sect. *Cascarilla* e *C.* sect. *Velamea*.

A seção *Adenophyllum* como reconhecida pelo autor (Webster *l.c.*) compreendia 10 espécies distribuídas na América Central e no México, e se caracterizava pelas estípulas, folhas e sépalas pistiladas com glândulas estipitadas, flores com 20–40 estames e estiletos multífidos. Ainda nesta obra, o autor reconheceu *C. sect. Barhamia* como mais morfológicamente relacionada a *C. sect. Adenophylli*; *C. sect. Cascarilla* e *C. sect. Velamea*, como as mais ricas do gênero com cerca de 100 e 50 espécies, respectivamente, caracterizadas pelo hábito arbustivo, tricomas estrelados frequentemente denso e estipitados, folhas com venação pinada, inflorescências terminais com címulas exclusivamente de flores de mesmo sexo, flores pistiladas sésseis ou subsésseis com sépalas sem glândulas e estiletos 2-fidos, e diferenciadas apenas pela presença de um par de glândulas na base da lâmina em *C. sect. Cascarilla* e ausência em *C. sect. Velamea*.

Ao final do século XX diversos trabalhos apresentaram novas espécies para *Croton*, as quais atualmente encontram-se alocadas em *C. sect. Adenophylli*. Steinmann & Felger (1998) descreveram *C. yecorensis* para o México e a posicionaram em *C. sect. Medea* sensu Webster (1993). Ahumada (1998) descreveu *C. curuguatyensis* e *C. pedersenii* Ahumada para o Paraguai, e no ano seguinte a mesma autora (Ahumada 1999) descreveu *C. cordovens* Ahumada para a Argentina, ambas relacionadas morfológicamente a espécies de *C. sect. Velamea*. E, finalmente, Gordillo & Durán (2000) descobriram *C. huajuapanensis* M.J. Martínez Gordillo & Cruz Durán para o México e a alocaram em *C. sect. Adenophylli*.

Webster (2001) em sua sinopse sobre os gêneros *Phyllanthus* L. e *Croton* para o oeste do México, reconheceu 47 espécies de *Croton* alocadas em 15 seções e duas subseções. Neste trabalho, o autor descreveu *C. sect. Cyclostigma* subsect. *Xalapenses*, que incluía espécies distribuídas no México e na América do Sul reconhecidas pelos tirsois com címulas sempre unissexuais e flores pistiladas sésseis ou subsésseis.

Steinmann (2000) estudando as euforbiáceas do México, descreveu cinco novas espécies, dentre as quais *C. disjunctus* e *C. michaelii*, que embora não tenham sido alocadas em nenhuma das seções do gênero, apresentavam morfologia similar às espécies admitidas por Webster (1993) em *C. sect. Cascarilla*. No ano seguinte, Gordillo & Durán (2002) descobriram uma nova espécie para o estado de Puebla no México, *C. rosarianus* M.J. Martínez Gordillo & Cruz Durán, e a posicionaram em *C. sect. Cascarilla*.

No primeiro estudo filogenético realizados para *Croton*, Berry *et al.* (2005) apontaram *C. sect. Adenophylli*, *C. sect. Cascarilla*, *C. sect. Velamea* e *C. sect.*

Cyclostigma subsect. *Xalapensis* (sensu Webster 1993, 2001) misturadas em um clado apontando para uma provável fusão de tais grupos sob um único monofilético.

van Ee (2006) em estudos filogenéticos sobre *Croton*, reconheceu uma estrutura filogenética similar a encontrada por Berry *et al.* (2005) e sugeriu *C. sect. Adenophylli*, e *C. sect. Velamea* como sinônimas de *C. sect. Cascarilla*.

Após estes ajustes à luz da filogenia molecular, três novas espécies foram descritas para *C. sect. Cascarilla* s.l.: *C. balsensis* V. W. Steinm. & Martínez-Gordillo no México (Steinmann & Gordillo 2007), *C. laceratoglandulosus* Caruzo & Cordeiro para o Brasil e Bolívia (Cordeiro *et al.* 2008) e *C. chimboracensis* P.E. Berry & Riina para o Equador (Riina & Berry 2010).

Em uma filogenia molecular sobre *Croton* sect. *Cyclostigma*, Riina *et al.* (2009) recuperaram um clado que compreendia táxons misturados de *C. sect. Cyclostigma* subseção *Xalapenses* e *C. sect. Cascarilla* e assim subordinara o primeiro como sinônimo do segundo, apontando a columela com três apêndices terminais proeminentes geralmente são ascendentes com lados ventrais lisos, arredondados e insuflados como a sinapomorfia do grupo.

No ano seguinte, van Ee & Berry (2010) estudaram a espécie tipo da seção *Cascarilla*, *C. cascarilla* (L.) L., a reconheceram como sinônimo de *C. eluteria*, a qual baseou a descrição de uma seção completamente distinta, *C. sect. Eluteria* Griseb. Tendo como base o *status* de sinônima de *C. cascarilla* e os estudos filogenéticos anteriores (Berry *et al.* 2005, van Ee 2006, Riina *et al.* 2009), van Ee & Berry (2010) passaram a aceitar a seção *Adenophylli* como o nome para o que foi tratado por Webster (1993) como seção *Cascarilla*.

van Ee *et al.* (2011), em uma filogenia molecular sobre as espécies americanas de *Croton* reconheceram quatro subgêneros, 31 seções, 10 subseções. Estes autores, reconheceram *C. sect. Cascarilla*, *C. sect. Velamea* e *C. sect. Cyclostigma* subsect. *Xalapenses* sob *C. sect. Adenophylli* que passou a ser a maior seção do gênero com 223 espécies. A seção foi caracterizada por incluir táxons subarbustivos, arbustivos ou menos comumente arbóreos, com indumento estrelado, folhas com ou sem glândulas no ápice do pecíolo, base e, ou margem da lâmina, margem foliar inteira, serrilhada ou dentada, venação palmada, trinervada ou pinada; estípulas glandulares ou não, inflorescências terminais, bissexuais com címulas unissexuais; estames 10–45, flores pistiladas com sépalas às vezes glandulares e pétalas reduzidas ou ausente; além da columela com três lobos com pontas suaves, ascendentes e inflados, e estiletos 2-fidos ou 4-fidos.

Croton ichthygaster L.B. Sm. & Downs, espécie descrita por Smith & Downs (1959), não tratada sob *C. sect. Adenophylli* por van Ee *et al.* (2011), foi sugerida como um membro de *C. sect. Adenophylli* por Pereira *et al.* (2017) baseados apenas em morfologia; e o nome *Croton moschatus*, esquecido por mais de um século, foi reconhecido por Méndez-Santos & Moya López (2021) com o nome válido para uma espécie de Cuba, até então chamada de *Croton sagraanus*.

Recentemente, Riina *et al.* (2021) em sua filogenia sobre a seção *Geiseleria* mostraram *C. tetradenius* emergindo em um clado irmão de *C. sect. Adenophylli*, além de recuperarem *C. flavoglandulosus* e *C. mollis*, anteriormente alocados nessa seção, como membros de *C. sect. Geiseleria*. No mesmo ano, van Ee & Berry (2021) propuseram uma classificação infraseccional preliminar para *C. sect. Adenophylli* com base em dados de ITS e *trnL-F*, reconhecendo seis subseções para a mesma: *Adenophylli* (Griseb.) B.W. van Ee & P.E. Berry, *Caribaeus* B.W. van Ee & P.E. Berry, *Meridionalis* B.W. van Ee & P.E. Berry, *Laceratoglandulosus* B.W. van Ee & P.E. Berry, *Pungens* Croizat e *Velamea* (Baill.) B.W. van Ee & P.E. Berry). Algumas espécies de *C. sect. Adenophylli*, no entanto, não foram posicionadas em quaisquer das subseções reconhecidas e, embora van & Berry (*l.c.*) tenham caracterizado as subseções reconhecidas e apresentado uma lista com espécies representativas, algumas dessas subseções, como *C. subsect. Velamea* e *C. subsect. Laceratoglandulosus* não tiveram uma amostragem que refletisse a variação morfológica de suas espécies, o que compromete, parcialmente as decisões tomadas pelos autores.

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo geral

Reconstruir a filogenia de *Croton* subg. *Adenophylli*, com ênfase em *C. sect. Adenophylli* e revisar a taxonomia das espécies desta seção ocorrentes no Brasil

3.2. Objetivos específicos

Relacionados à reconstrução filogenética:

- a) testar o monofiletismo de *Croton* subg. *Adenophylli* e de suas infracategorias a partir de uma amostragem que considere a variação morfológica e geográfica de suas espécies pelos métodos de Máxima Parcimônia, Verossimilhança e Bayesiana pautados em sequências do *trnL-trnF* (cpDNA) e ITS+5.8S+ITS2 (nrDNA);
- b) posicionar espécies do subgênero com posição indefinida à nível de seção (e.g., *C. chimboracensis*, *C. tetradenius*, e *C. pulegiodorus*) ou subseção (e.g., *C. betaceus*, *C. curiosus* e *C. bonplandianus*);
- c) compreender as relações morfológicas e evolutivas entre as seções e subseções do grupo estudado;
- c) propor uma classificação para o subgênero *Adenophylli* ao nível de seção baseado nas filogenias obtidas, visando sua estabilidade taxonômica e filogenética;
- d) estimar o tempo de divergência do subgênero *Adenophylli* e de suas infracategorias no cenário do gênero *Croton* a partir da técnica de datação molecular.

Relacionados à revisão taxonômica:

- a) coletar, descrever, ilustrar, relacionar morfológicamente e apresentar a distribuição geográfica, status de conservação e período de floração das espécies registradas; além de contrastá-las por meio de uma chave de identificação; e
- b) avaliar a tipificação e a nomenclatura das espécies estudadas.

4. RESULTADOS

Os resultados desta tese são apresentados na forma de dois capítulos:

Capítulo 1. Filogenia de *Croton* subg. *Adenophylli* (Griseb.) B.W. van Ee, Riina & P.E. Berry com ênfase em *C. sect. Adenophylli* (Euphorbiaceae)

Contempla reconstruções filogenéticas moleculares pelos métodos de Máxima parcimônia, Inferência Bayesiana e Verossimilhança de *Croton* subg. *Adenophylli* a partir de uma amostragem correspondente a sua variabilidade morfológica e geográfica baseada em sequências de *trnL-F* e ITS. Apoiados nos resultados destas análises filogenéticas recuperamos a maioria das seções e subseções do subgênero *Adenophylli* como monofiléticas, ampliamos a circunscrição das suas subseções, e propomos *Croton* sect. *Pulegiodorus* e *C.* sect. *Pycanthe* para acomodar espécies sem posição sistemática ao nível de seção definida.

Capítulo 2. Revisão taxonômica das espécies de *Croton* seção *Adenophylli* Griseb. (Euphorbiaceae) ocorrentes no Brasil

Este trata da revisão taxonômica das espécies de *Croton* seção *Adenophylli* ocorrentes no Brasil, que passa a compreender 23 espécies, de um total de 50 antes citadas para o país. Tais espécies seguem contrastadas por meio de uma chave, descritas detalhadamente, ilustradas nos seus principais caracteres, com pranchas de fotos em campo e comentadas quanto à distribuição geográfica (acompanhado de mapas com a distribuição global delas), habitat, floração e frutificação, estado de conservação preliminar, relacionamentos morfológicos e ajustes taxonômicos. Nós propomos 62 novos sinônimos heterotípicos e designamos lectótipos para 44 nomes.

Nós também trazemos em anexo artigos publicados, aceitos ou enviados para a publicação, sobre a descrição de novas espécies e resolução de complexos de espécies com múltiplas ferramentas:

Anexo 1: Sodré, R.C.; Alonso, A.A. & Silva, M.J. Revised delimitation of *Croton campestris* (Euphorbiaceae), including description of two new species, molecular phylogenetic, anatomical and micromorphological data. *Acta Botanica Brasilica*, 36: e2021abb0163, 2022.

Anexo 2: Sodré, R.C. & Silva, M.J. A taxonomic reassessment of *Croton grandivelus*, including recognition of a new species, *C. insignis*, and the redefinition of *C. fulvus* (Euphorbiaceae). *Phytotaxa*, 472 (3): 207–239. 2020.

Anexo 3: Sodré, R.C. & Silva, M.J. *Croton sertanejus*, a new species from Seasonally Dry Tropical Forest in Brazil, and redescription of *C. echioides* (Euphorbiaceae)

Anexo 4: Sodré, R.C., Silva, M.J., Caruzo, M.B.R. & Riina, R. *Croton restingae*, a new species of section *Adenophylli* from the state of Rio de Janeiro, Brazil, and its phylogenetic relationships.

5. REFERÊNCIAS

- Ahumada, L.Z. 1998. Novedades en el género *Croton* L. (Euphorbiaceae-Crotoneae) para la flora del Paraguay. *Candollea* 53: 120–127
- Ahumada, L.Z. 1999. Novedades sistemáticas en el género *Croton* (Euphorbiaceae). *Darwiniana* 37: 167–184.
- Alain, H. 1960. Novedades en la flora Cubana, XIII. *Candollea* 17: 113–121.
- Baillon, H. 1858. Étude générale du groupe des Euphorbiacées. Paris: Victor Masson.
- Baillon, H. 1864. Species Euphorbiacearum. Euphorbiacées Américaines. Première partie: Amérique austro-orientale. *Adansonia* 4: 257–377.
- Bentham, G. 1840. Plantas Hartwegianas imprimis Mexicanas. Pamplin, London, 1–393
- Bentham, G. 1846. Plantarum Hartwegianarum. Sectio Altera. In: Bentham, G. (Ed.) Plantas Hartwegianas: imprimis mexicanas adjectis nonnullis Grahamianis enumerat novasque /describit Georgius Bentham. Pamplin, London, pp. 113–266.
- Berry, P.E., Hipp, A.L., Wurdack, K.J., Van Ee, B.W., Riina, R. 2005 Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotoneae (Euphorbiaceae sensu stricto) using ITS and trnL–trnF DNA sequence data. *American Journal of Botany* 92, 1520–1534.
- BFG (Brazil Flora Group) 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085–1113.
- Borhidi, A., Muñiz, O. 1977. Revisión del género *Croton* L. (Euphorbiaceae) em Cuba. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* 69: 41–53.
- Brandege, T.S. 1905. Plants from Sinaloa, Mexico. *Zoe* 5: 196–226
- Briquet, J. 1900. Espèces nouvelles ou peu connues de L’herbier Delessert. *Annuaire du Conservatoire et du Jardin Botaniques de Genève* 4: 213–243.
- Burger, W., Huft, M., 1995. Flora costaricensis: Euphorbiaceae. *Fieldiana* 36: 1–169.
- Carneiro-Torres, D.S. 2009. Diversidade de *Croton* L. (Euphorbiaceae) no bioma Caatinga. PhD Thesis, Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana

- Caruzo, M.B.R., Cordeiro, I. 2007. Sinopse da tribo Crotonae Dumort. (Euphorbiaceae s.s.) no estado de São Paulo, Brasil. *Hoehnea* 34: 571–585.
- Caruzo, M.B.R., Medeiros, D., Santos, R.F.D., Pereira, A.P.N., Torres, D.S.C., Secco, R.S., Muniz Filho, E., Valduga, E., Lima, L.R., Riina, R., Rossine, Y. 2020. *Croton in Flora do Brasil 2020*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB17497>. (Acesso em 19 julho 2021).
- Chodat, R.H. 1901. *Plantæ Hasslerianæ. Énumération des plantes récoltées au Paraguay*. Bulletin de l'Herbier Boissier 2: 395–442.
- Cordeiro, I., Berry, P.E., Caruzo, M.B.R., & van Ee, B.W. 2008. *Croton laceratoglandulosus* (Euphorbiaceae s.s.), a new glandular-stipulate species from Brazil and Bolivia, and its systematic position based on molecular analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158: 493–498.
- Croizat, L. 1940. Thirty-five new species of American *Croton*. *Journal of the Arnold Arboretum* 21: 76–107.
- Croizat, L. 1942. New and critical Euphorbiaceae chiefly from the Southeastern United States. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 69: 445–460.
- Croizat, L. 1943. Euphorbiaceae cactaceaeque novae vel criticae colombianae-1. *Caldasia* 2: 123–140.
- Croizat, L. 1944a. Additions to the genus *Croton* L. in South America. *Darwiniana* 6: 442–468.
- Croizat, L. 1944b. Euphorbiaceae novae vel criticae Colombianae, III. *Caldasia* 2: 425–434.
- Flora e Funga do Brasil 2022. Euphorbiaceae. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB113>. (Acesso em 18 de agosto de 2022)
- Frodin, D.G. 2004. History and concepts of big plant genera. *Taxon* 53: 753–776.
- Geiseler, E.F. 1807. *Crotonis monographiam*. – Halle: Grunert.
- Gómez Ortega, C. 1797. *Novarum, aut rariorum plantarum Horti Reg. Botan. Matrit. descriptionum decades* [Decas prima, secunda, tertia, et quarta]. Ibarra, Madrid.
- Gordillo, M.M., Durán, R.C. 2000. Especie nueva de *Croton* (Euphorbiaceae) del estado de Oaxaca, México. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 71(1): 25–28.

- Gordillo, M.M., Durán, R.C. 2002. Especie nueva del género *Croton* (Euphorbiaceae) del bosque mesófilo de montaña del estado de Puebla, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 73: 137–140.
- Gordillo, M.M., Ramírez, J.J. 1990. Dos especies nuevas de *Croton* (Euphorbiaceae) de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 60: 37–43.
- Govaerts, R., Frodin, D.G., Radcliffe-Smith, A. 2000. World Checklist of Euphorbiaceae (and Pandaceae). Vol. 2. Euphorbiaceae: *Croton* to *Excoecariopsis*. Kew: Royal Botanic Gardens. 921 p.
- Greenman, J.M. 1903. New and otherwise noteworthy angiosperms from Mexico and Central America. In: *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*. Vol. 39, No. 5. Cambridge, USA: Harvard University Press, pp. 69–120.
- Grisebach, A.H.R. 1859. *Flora of the British West Indian Islands*. London: Reeve & Co.
- Grisebach, A.H.R. 1860. *Plantae wrightianae, e Cuba orientali*. American Academy of Arts and Sciences, Cambridge, Boston. *Memoirs of the American Academy of Arts and Sciences, Series 2* 8: 153–192.
- Grisebach, A.H.R. 1879. *Symbolae ad Floram argentinam: Zweite Bearbeitung argentinischer Pflanzen*. *Abhandlungen der Königlichen Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen* 24: 1–345.
- Hamilton, W. 1825. *Prodromus Plantarum Indiae Occidentalis hucusque Cognitarum tam in oris Americae Meridionalis, quam in insulis Antillicis sponte crescentium, aut ibi diuturne hospitantium, nova genera et species hactenus ignotas complectens*. Treuttel et Würtz, London and Paris. Pp. 62.
- Hooker, J.D. 1847. An enumeration of the plants of the Galapagos Archipelago; with descriptions of those which are new. *Transactions of the Linnean Society of London* 20: 163–233.
- Jacquin, N.J. 1760 *Enumeratio Systematica Plantarum, quas in insulis Caribaeis*. Inter Documentation Company AG, Zug, Switzerland, pp. 1–41
- Jacquin, N.J. 1794. *Icones plantarum rariorum*, vol. 3, issue no. 14. Wappler, Wien, p. t. 622.
- Klotzsch, J.F. 1841a. Neue und weniger gekannte südamerikanische Euphorbiaceen-Gattungen. *Arch. Naturgesch.* 7: 175–204.
- Klotzsch, J.F. 1841b: Die *Crotoneae* der Flora von Nord-Amerika. *Arch. Naturgesch.* 7: 250–255.

- Klotzsch, J.F. 1843. Euphorbiaceae. In: Bentham, G. Contributions towards a flora of South America – Enumeration of plants collected by Mr. Schomburgk in British Guiana. Erichson Archiv: 418–421.
- Kunth, C.S. 1817. *Croton*. In Humboldt & Bonpland. *Novae Genera et Species Plantarum* 2: 66–90.
- Lamarck, J.B.A.P. 1786. *Encyclopédie méthodique, Botanique*, ed. 2. Panckoucke, Paris. Plumteux, Liège.
- Lima, L.R., Pirani, J.R. 2003. O gênero *Croton* L. na Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais, Brasil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 21:299–344.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. Stockholm: Facsimile, London, Adland & Son., v. 1, p. 1007.
- Linnaeus, C. 1754. *Genera Plantarum*. New York: Wheldon & Whesley, p. 416–487.
- Linnaeus, C. 1759. *Systema Naturae* ed. 10, vol. 2. Stockholm, 825–1384.
- Lorenzi, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas Arbóreas Nativas do Brasil*, Vol. 1 . Nova Odessa: Editora Plantarum.
- Lorenzi, H. 2008. *Plantas daninhas do Brasil: terrestre, aquáticas, parasitas e tóxicas*. 4 ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum.
- Lundell, C. L. 1940. New species of *Croton* from the Yucatan Peninsula. *Phytologia* 1: 401–409
- Lundell, C. L. 1942. Studies of American Spermatophytes II. Plants of Mexico, British Honduras, Guatemala, Costa Rica, Panama, and Puerto Rico. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 7: 1–56.
- Méndez Santos, I.E., Moya López, C.E. 2021. Reconocimiento de *Croton moschatus* (Euphorbiaceae) para la nomenclatura de las plantas cubanas. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 78(1) e111.
- Molina, A. 1951. Nuevas especies de plantas de la republica de Honduras. *Ceiba* 1: 255–268.
- Moore, S.L.M. 1895. The Phanerogamic Botany of the Matto Grosso Expedition. *Transactions of the Linnean Society of London* 4: 265–516.
- Morong, T., Britton, N.L. 1893. An enumeration of the plants collected by Dr. Thomas Morong in Paraguay 1880–1890. *Annals of New York Academy of Sciences* 7: 45–280.

- Müller Argoviensis, J. 1865. Euphorbiaceae. Vorläufige Mittheilungen aus dem für De Candolle's Prodrusus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* 34: 1–224.
- Müller Argoviensis, J. 1866. Euphorbiaceae. In A. de Candolle [ed.], *Prodrusus sytematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 15, 189–1261.
- Müller Argoviensis, J. 1873. *Croton*. In C. F. P. von Martius [ed.], *Flora brasiliensis*, vol. 11, 81–274.
- Pax, F.A. 1899. *Plantae Lehmannianae in Columbia et Ecuador collectae*. Euphorbiaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 26: 503–508.
- Pax, F., Hoffmann, K. 1923. Euphorbiaceae americanae novae, I. *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 19: 172–177.
- Pax F., Hoffmann, K. 1937. Euphorbiaceae americanae novae. II. Feddes *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 41: 224–226.
- Pereira, A.P.N., Riina, R., Caruzo, M.B.R. 2017. Rediscovery and sectional placement of *Croton ichthygaster* (Euphorbiaceae), a rare species from southern Brazil. *Phytotaxa* 309: 79–84.
- Radcliffe-Smith, A. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. Kew Publishing, Kew. 464 pp.
- Richard A. 1850. In: De la Sagra R (ed), *Historia Fisica, Politica y Natural de la Isla de Cuba*, part 2, 11, Botanica. Imprenta de Maulde y Renou, Paris.
- Riina, R., Berry, P.E. 2010. Two new South American species of *Croton* (Euphorbiaceae) and their phylogenetic affinities. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 67: 23–27.
- Riina, R., Berry, P.E., Van Ee, B.W. 2009. Molecular phylogenetics of the dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): a polyphyletic assemblage unraveled. *Systematic Botany* 34: 360–374.
- Riina, R., Carneiro-Torres, D.S., Peirson, J.A., Berry, P.E., Cordeiro, I. 2014. Further Support for the Crotonae Phylogeny: A New Species of *Brasiliocroton* (Euphorbiaceae) Based on Morphological, Geographical, and Molecular Evidence. *Systematic Botany* 39: 227–234.
- Riina, R., van Ee, B.W., Caruzo, M.B.R., Carneiro-Torres, D.S., Santos, R.F., Berry, P.E. 2021. The neotropical *Croton* sect. *Geiseleria* (Euphorbiaceae): classification update, phylogenetic framework, and seven new species from South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 106: 111–166.

- Rizk, A.F.M. 1987. The chemical constituents and economic plants of the Euphorbiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 94: 293–326.
- Rusby, H.H. 1895. On the collections of Mr. Miguel Bang in Bolivia—part 2. *Memoirs of the Torrey Botanical Club* 4: 203–274.
- Saint-Hilaire, A.F.C.P. 1827. *Plantes usuelles des Brésiliens*. Grimbert Libraire, Paris, 340 pp.
- Salatino, A., Salatino, M.L.F., Negri, G. 2007. Traditional uses, chemistry and pharmacology of *Croton* species (Euphorbiaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society* 18(1): 11-33.
- Schlechtendal, D.F.L. 1846. *Plantae Leiboldianae—Dicotyleae*. *Linnaea* 19: 234–312.
- Schlechtendal, D.F.L., Chamisso, L.A. 1831. *Plantarum Mexicanarum a cel. viris Schiede et Deppe collectarum recensio brevis*. *Linnaea* 6: 352–384.
- Secco, R.S. 2008. Sinopse das espécies de *Croton* L. (Euphorbiaceae) na Amazônia brasileira: um ensaio taxonômico. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém
- Silva, J.S., Sales, M.F., Carneiro-Torres, D.S. 2009. O gênero *Croton* L. (Euphorbiaceae) na microrregião do Vale do Ipanema, Pernambuco, Brasil. *Rodriguésia* 60: 879-901.
- Silva, J.S., Sales, M.F., Gomes, A.P.S., Carneiro-Torres, D.S. 2010. Sinopse das espécies de *Croton* L. (Euphorbiaceae) no estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 24: 441–453.
- Smith, B. A. 2002. A systematic revision of *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae) in Ecuador. Ph.D. Thesis. Davis: University of California.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1959. Resumo preliminar das Euforbiáceas de Santa Catarina. *Sellowia* 11: 155–231.
- Smith, L.B, Downs, R.J., Klein, R. 1988. Euforbiáceas. In: Reiz, R. (ed.). *Flora ilustrada catarinense*. Itajaí.
- Sodré, R.C., Silva, M.J., Sales, M.F. 2014. *Croton* L. (Euphorbiaceae) no Parque Estadual da Serra Dourada, Goiás, Brasil. *Rodriguésia* 65: 221–234.
- Sodré, R.C., Silva, M.J. & Berry, P.E. 2017. The tribe Crotonae (Euphorbiaceae, Crotonoideae) in the Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brazil. *Phytotaxa* 321: 1–59.
- Spix, J.B., Martius, C.F.P. 1823. *Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestät Maximilian Joseph I. Königs von Baiern in den Jahren 1817 bis 1820. Erster Theil*. M. Lindauer, München, 412 pp.
- Sprengel, A. 1826. *Croton*. *Systema vegetabilium*. Editio decima sexta, Vol. 3. Sumtibus Librariae Dieterichianae: Göttingen.

- Standley, P.C. 1924. New species of plants from Salvador III. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 14: 93–99.
- Standley, P.C. 1940. Studies of American plants IX. *Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series* 22: 3–62.
- Standley, P.C., Williams, L.O. 1950. *Plantae Centrali-Americanae*, I. *Ceiba* 1: 141–170.
- Standley, P.C., Williams, L.O. 1952. *Plantae Centrali-Americanae*, IV. *Ceiba* 3: 101–132.
- Steinmann, V.W. 2000. New Euphorbiaceae from Mexico. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany* 19: 181–186.
- Steinmann, V.W., Gordillo, M.M. 2007. *Croton balsensis* (Euphorbiaceae), a new species from the Balsas Depression, Mexico. *Brittonia* 59: 380–384.
- Steinmann, V.W., Felger, R.S. 1998. *Croton yecorensis* (Euphorbiaceae), a new species from Northwestern Mexico. *Novon* 8: 207–209.
- Stevens, P.F. 2017. Angiosperm phylogeny website. Version 14. July 2017. [online]. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb> (acessado em 18 de março de 2018)
- Steyermark, J.A. 1952. Contributions to the flora of Venezuela–II: from Droseraceae through Umbelliferae. *Fieldiana, Botany* 28: 243–447.
- Sun, M., Naeem, R., Su, J.-X., Cao, Z.-Y., Burleigh, J. G., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Chen, Z.-D. 2016. Phylogeny of the Rosidae: A dense taxon sampling analysis. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 54: 363–391.
- Tokuoka, T. 2007. Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae sensu stricto based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution. *Journal of Plant Research* 120: 511–522.
- Torrey, J. 1859. In: Emory, W.H. (Ed.) Report on the United States and Mexican Boundary Survey, Made Under the Direction of the Secretary of the Interior, by William H. Emory, Volume 2, Botany. C. Wendell, Washington, USA, 334 pp.
- Urban, I. 1899. *Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis* Vol. 1. Fratres Borntraeger, Lipsiae (Leipzig), 536 pp.
- Urban, I. 1902. *Symbolae Antillanae seu Fundamenta Florae Indiae Occidentalis*. vol 3. Fratres Borntraeger, Berlin, 546 pp.
- Urban, I. 1912. *Symbolae Antillanae: seu fundamenta florae Indiae occidentalis*, vol. 7 (2). Fratres Borntraeger, Berlin, 143 pp.
- Urban, I. 1913. *Symbolae Antillanae: seu fundamenta florae Indiae occidentalis*, vol. 7 (4). Fratres Borntraeger, Berlin, 147 pp.

- Urban, I. 1914. Sertum Antillanum I. Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 13: 444–459.
- Urban, I. 1924. Plantae Cubenses novae vel rariores II. Symbolae Antillanae: seu fundamenta florum Indiae occidentalis, vol. 9 (2). Fratres Borntraeger, Berlin, 96 pp.
- Urban, I. 1926. Plantae haitiensis et domingenses a clo. E. L. Ekman lectae. III. Arkiv for Botanik 20A: 1–91
- Urban, I. 1930. Sertum antillanum XXX. Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 28: 209–235.
- van Ee, B.W. 2006. Molecular phylogenetics within *Croton* (Euphorbiaceae s.s.). Dissertação, University of Wisconsin, Madison, U.S.A.
- van Ee, B.W., Berry, P.E. 2010. Typification notes for *Croton* (Euphorbiaceae). Harvard Paper Botany 15: 73–84.
- van Ee, B.W., Riina, R., Berry, P.E. 2011. A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World *Croton* (Euphorbiaceae). Taxon 60: 791–823.
- van Ee, B.W., Berry, P.E. 2021. Taxonomy of *Croton flavens* (Euphorbiaceae), a Caribbean Endemic, and a Preliminary Subsectional Classification of *Croton* section *Adenophylli*. *Caribbean Journal of Science* 51: 314–357.
- Visiani, R. 1842. L'Orto Botanico di Padova nell'anno del mdcccxlvi. Angelo Sicca, Padova, 151 pp.
- 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 Missouri Botanical Garden* 81: 33–144.
- Webster, G.L. 2001. Synopsis of *Croton* and *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) in Western Tropical Mexico. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 23: 353–388.
- Webster, G.L. 2014. Euphorbiaceae. In Kubitzki, K. (ed.), *The Families and Genera of Flowering Plants. XI. Flowering Plants: Malpighiales*. Springer, Berlin. Pp. 51–216.
- Willdenow, K.L. 1805. *Croton*. In: Linnaeus, C., *Species Plantarum*. Berlin, G. C. Nauk., 4: 531–556.
- Wurdack, K.J., Davis, C.C. 2009. Malpighiales phylogenetics: Gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany* 96: 1551–1570.

- Wurdack, K.J., Farfan-Rios, W. 2017. *Incadendron*: a new genus of Euphorbiaceae tribe Hippomaneae from the sub-Andean cordilleras of Ecuador and Peru. *Phytokeys* 85: 69–86.
- Wurdack, K.J., Hoffmann, P., Chase, M.W. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trnL-F* sequences. *American Journal of Botany* 92: 1397–1420.

CAPÍTULO I

Filogenia de *Croton* subgênero *Adenophylli* (Griseb.) B.W. van Ee, Riina & P.E. Berry, com ênfase em *C.* seção *Adenophylli* Griseb. (Euphorbiaceae)

**Rodolfo Carneiro Sodré
& Marcos José da Silva**

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desta tese representam importantes avanços para o conhecimento de *Croton* subg. *Adenophylli* em termos de sua estruturação taxonômica, definição filogenética e compreensão de suas relações com demais subgêneros de *Croton*. Em relação à reconstrução filogenética, o nosso trabalho apresenta a maior amostragem até o momento para o subgênero (108 spp.) e fornece um panorama geral sobre as relações evolutivas entre suas espécies. Tais relações nos levaram a propor uma classificação para o subgênero que passa a compreender 4 seções (*Adenophylli*, *Cyclostigma*, *Pulegiodorus* e *Pycnanthi*), 6 subseções (*Adenophylli*, *Caribaeus*, *Laceratoglandulosus*, *Meridionalis*, *Pungentes* e *Velamea*) e 214 espécies, todas baseadas em suportes estatísticos e morfológicos, e respaldadas, em sua maior parte, por evidências geográficas. Das seções aqui reconhecidas, *Adenophylli* teve sua circunscrição modificada com a exclusão de *C. balsameus* e *C. pycnanthus* de sua circunscrição, ao passo que *Pulegiodorus* e *Pycnanthi*, aqui estabelecidas para acomodar táxons antes não pertencentes a nenhuma seção formal do subgênero estudado, circunscreve espécies com morfologia peculiar quando comparada às das demais seções, o que justifica seus estabelecimentos. Entre as subseções admitidas para *Croton* sect. *Adenophylli*, *C.* subsect. *Adenophylli*, *C.* subsect. *Laceratoglandulosus*, *C.* subsect. *Meridionalis*, *C.* subsect. *Pungentes* e *C.* subsect. *Velamea*, tiveram suas circunscrições modificadas com a exclusão e inclusão de espécies e, por consequência, ampliação de sua morfologia diagnósticas.

Como parte dos estudos filogenéticos, além das adições previamente citadas, fornecemos primeiramente chaves para as seções e subseções do subgênero *Adenophylli*, assim como descrições das mesmas, pautadas em suas morfologias diagnósticas, composição específica, distribuição e histórias taxonômicas, além de apresentarmos suas morfologias diagnósticas por imagens, o que ao nosso entender fornece grande contribuição à taxonomia de *Croton*, haja vista termos nos direcionados a um dos seus maiores subgêneros.

Em termos biogeográficos, as nossas informações respaldam algumas já existentes, evidenciam novas ideias sobre a idade e colonização dos grupos estudados, assim como principais épocas de seus eventos de diversificação. No entanto, nossas informações precisam ser melhor discutidas e explicadas, uma vez que alguns grupos ainda precisam ser melhor amostrados quanto às áreas de ocorrências de suas espécies.

Na revisão taxonômica das espécies brasileiras de *Croton* sect. *Adenophylli* foram reconhecidas 23 espécies, de um total de 50 espécies citadas para o país, sendo cinco descobertas durante esse estudo (*C. hatschbachii*, *C. insignis*, *C. stellatorotatus* já publicadas, e *C. restingae* e *C. sertanejus* em fase de publicação), 97 novos sinônimos, 56 novos lectótipos e dois neótipos. As espécies foram descritas, ilustradas, contrastadas por meio de uma chave, comentadas quanto a distribuição geográfica (incluindo mapas), relações morfológicas, épocas de floração e frutificação, e estados de conservação. Além disso, foram fornecidas pranchas com fotografias das espécies em campo para 21 das espécies, e ilustrações de dezessete delas. Com isto, a seção estudada dispõe de uma delimitação morfológica mais clara e sua distribuição geográfica melhor conhecida, resultante de em um tratamento taxonômico atualizado, quase 150 anos após o tratamento de seus táxons na *Flora Brasiliensis*. Ainda, como parte desta revisão coletamos cerca de 300 espécimes do grupo estudado que incrementarão os acervos dos herbários que sediaram nossos estudos diretamente (UFG e BOTU), assim como que nos emprestaram gentilmente suas coleções.

Por fim, os resultados aqui apresentados representam um importante passo no conhecimento taxonômico e filogenético de *Croton*, em especial, dos táxons estudados, e abre portas para estudos taxonômicos, filogenéticos e biogeográfico com este fascinante gênero.