

# SINOPSIS DE *CROTON* (EUPHORBIACEAE) EN LOS ANDES DE MÉRIDA, VENEZUELA

## Synopsis of *Croton* (Euphorbiaceae) in the Andes of Mérida, Venezuela

MANUEL LUJÁN

*Instituto Jardín Botánico de Mérida, Av. Alberto Carnevali, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.*

*Rancho Santa Ana Botanic Garden 1500 North College Av., Claremont, California 91711-3157, EE.UU. manuel.lujan-anzola@cgu.edu*

YELITZA LEÓN

*Instituto Jardín Botánico de Mérida, Av. Alberto Carnevali, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida 5101, Venezuela.*

RICARDA RIINA

*Real Jardín Botánico, RJB-CSIC, Plaza de Murillo 2, 28014 Madrid, España.*

### RESUMEN

Se realizó una sinopsis taxonómica del género *Croton* en los Andes de Mérida, Venezuela. Se analizaron caracteres vegetativos en 245 especímenes y se hizo un análisis de agrupamiento que resultó en la identificación de 21 grupos discretos a los cuales les fueron asignadas las identidades taxonómicas específicas más apropiadas. De estas 21 especies, *C. pedicellatus* representa un nuevo registro para Venezuela, *C. fragilis*, *C. speciosus* y *C. redolens* son nuevos registros para la región andina. Se proponen dos nuevos sinónimos (*C. chamanus* bajo *C. conduplicatus* y *C. timotensis* bajo *C. pungens*) y se designan tres lectotipos (*C. pungens*, *C. ovalifolius* y *C. speciosus*). Se discuten las relaciones entre las especies y se incluye una clave para su identificación.

**Palabras clave.** *Croton*, Euphorbiaceae, Andes, Mérida, Venezuela, Taxonomía.

### ABSTRACT

A taxonomic synopsis of the genus *Croton* from the Andes of Mérida Venezuela was conducted. Vegetative characters were studied in 245 specimens and analyzed using a cluster method, which yielded 21 discrete groups. Each group received a specific taxonomic identity. *Croton pedicellatus* is recorded for the first time for Venezuela while *C. fragilis*, *C. speciosus*, and *C. redolens* are new records for the Andean region. Two new synonyms are proposed (*C. chamanus* under *C. conduplicatus* and *C. timotensis* under *C. pungens*) and three lectotypes are designated (*C. pungens*, *C. ovalifolius* and *C. speciosus*). The relationships between the species are discussed and an identification key is provided.

**Key words.** *Croton*, Euphorbiaceae, Andes, Mérida, Venezuela, Taxonomy.

## INTRODUCCIÓN

*Croton* L. es uno de los géneros más grandes de angiospermas con más de 1200 especies y es el segundo género más diverso de la familia Euphorbiaceae (Govaerts *et al.* 2000, Berry *et al.* 2005). Se encuentra distribuido en los trópicos y subtropicos de todo el mundo, principalmente en zonas áridas y semiáridas, con mayor diversidad en Brasil, Madagascar y el Caribe (Van Ee *et al.* 2008). *Croton* es predominantemente arbustivo, pero comprende hierbas, arbustos y árboles (Berry *et al.* 2005). Una de las principales características del grupo es la curvatura apical de los filamentos estaminales en el botón floral, lo cual hace que las anteras estén invertidas de manera introrsa (Webster *et al.* 1996, Berry *et al.* 2005). Sin embargo, este carácter no es único de *Croton* presentándose también en *Astraea* Klotzsch, otro género dentro de la tribu *Crotoneae* (De Paula *et al.* 2011, Riina *et al.* 2014). Otra característica diagnóstica del género es la presencia de tricomas estrellados y lepidotos, los cuales parecen variar en densidad y persistencia dependiendo de la edad y las condiciones ambientales. Se ha reconocido que el tipo y posición de los tricomas son caracteres útiles para diferenciar especies (Webster *et al.* 1996, Martínez & Espinoza 2005, Senakun & Chantaranonthai 2010). Además, la mayoría de las especies de *Croton* poseen estructuras secretoras de diversa índole, tales como nectarios florales y extraflorales (Riina *et al.* 2009, 2010, Caruzo *et al.* 2011, Van Ee *et al.* 2011).

En Venezuela, *Croton* es el género mejor representado de la familia Euphorbiaceae con 79 especies (Berry & Riina 2008). Al inicio del presente estudio se conocían unas 24 especies para la región Andina, tres de las cuales eran consideradas endémicas de Venezuela (*C. chamanus* Steyerl., *C. grossedentatus* Pittier y *C. timotensis* Pittier (Berry & Riina 2008). Sin embargo, estas

especies han sido muy poco colectadas y se conocen sólo de las localidades tipo y, en el caso de *C. chamanus*, sólo se conoce la colección tipo. Por otro lado, existen especies como *C. hibiscifolius* Kunth ex Spreng. y *C. smithianus* Croizat que, aunque se mencionan en catálogos, no se encuentran registradas en los herbarios nacionales.

Los objetivos de este trabajo fueron delimitar de manera objetiva las entidades morfológicas de *Croton* presentes en la zona andina por medio de un análisis de agrupamiento, determinar su identidad taxonómica, elaborar una clave para la identificación de las especies encontradas y presentar información complementaria sobre afinidades morfológicas, hábitats y distribución geográfica actualizada para Venezuela.

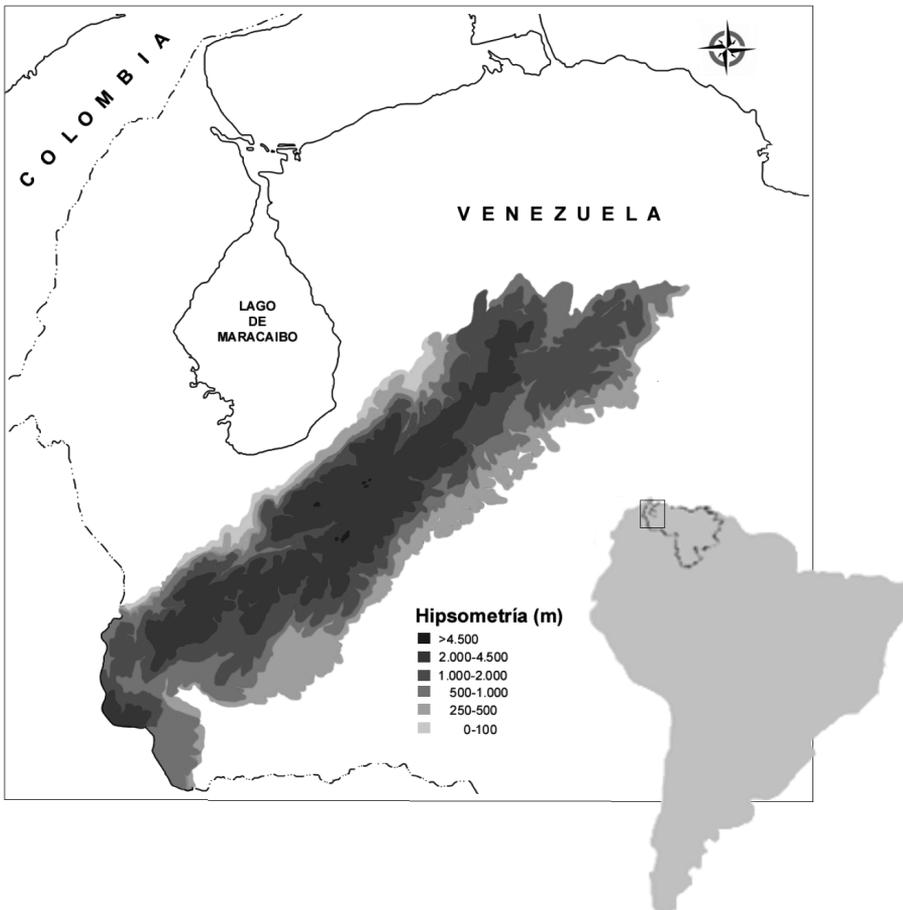
## MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 245 especímenes (ver Apéndice 1) colectados en los Andes de Mérida y depositados en los herbarios DAV, MER, MERC, MERF, PORT y VEN (acrónimos según Thiers, actualizado continuamente). Se hicieron descripciones morfológicas usando la terminología de Lindley (1951) y Radford *et al.* (1974) para las formas planas y tridimensionales, las hojas se describieron según Leaf Architecture Working Group (1999) y los tricomas según Webster *et al.* (1996). Se agruparon las especies en sus respectivas secciones siguiendo la clasificación de Van Ee *et al.* (2011). Los caracteres reproductivos fueron estudiados (ver discusión), pero no se incluyeron en el análisis de agrupamiento ya que en las especies estudiadas tienden a ser homogéneas y por tanto poco informativos en la mayoría de los casos. En cambio se utilizaron los caracteres vegetativos relacionados con el tipo de tricomas, hojas y estípulas (ver Apéndice 2) siguiendo el criterio de Jablonski (1965) quien afirma que éstos expresan mejor las relaciones naturales entre los grupos. Los

caracteres cuantitativos que varían con las condiciones ambientales y/o con la edad de la planta (i.e. las dimensiones de las partes vegetativas, densidad o persistencia de tricomas), fueron excluidos del análisis por considerarlos de escaso valor taxonómico (Metcalfé & Chalk 1950). Se estimó la afinidad morfológica entre los especímenes codificando caracteres vegetativos en una matriz básica de datos binarios, se calculó el coeficiente de similaridad de Jaccard y se realizó un análisis de agrupamiento con el programa *PAST* ver. 1.43 (Hammer *et al.* 2001). Se estableció la identidad taxonómica de los especímenes agrupados por este

método empleando las claves y descripciones disponibles en la literatura.

El área de estudio fue delimitada siguiendo el criterio de Ricardi *et al.* (2001), que definen los andes de Mérida como el conjunto de formaciones vegetales por encima de 1500 m en la cordillera de Mérida e incluye los estados Mérida, Táchira, Trujillo y las zonas altas de Barinas, Lara y Portuguesa. En el presente trabajo se modificó el límite altitudinal inferior para incluir las zonas semiáridas de los valles interandinos a partir de 600 m, donde se concentran gran parte de las especies de *Croton* (Fig. 1).



**Figura 1.** Mapa de los Andes de Mérida, Venezuela (tomado y modificado de Ruiz *et al.* 1992).

**RESULTADOS**

El análisis de agrupamiento produjo 30 grupos que contienen entre uno y 53 especímenes (Fig. 2). Se identificaron 21 grupos discriminables, los cuales están determinados por valores de similitud menores a 0.75 ( $J < 0.75$ ). Se estableció que estos grupos corresponden a entidades morfológicas discretas a las que se les asignó la identidad taxonómica específica más adecuada. Se asumió que los grupos formados con valores de similaridad entre 0.75 y 1 ( $0.75 < J < 1$ ) forman parte de la variación morfológica presente dentro de cada especie. Las 21 especies identificadas pertenecen a 9 secciones de *Croton* de acuerdo con Van Ee *et al.* (2011): *Adenophylli* Griseb., *Barhamia* (Klotzsch) Baill., *Cleodora* (Klotzsch) Baill., *Corylocroton* G.L. Webster, *Cyclostigma* Griseb, *Geiseleria* (A. Gray) Baill., *Lasiogyne* (Klotzsch) Baill., *Luntia* (Neck. ex Raf.) G.L. Webster, *Pedicellati* B.W. van Ee & P.E. Berry. Se encontró un nuevo registro para Venezuela (*C. pedicellatus* Kunth) y tres para los Andes (*C. fragilis* Kunth, *C. speciosus* Müll. Arg. y *C. redolens* Pittier), se proponen 2 nuevos sinónimos (*C. chamanus* Steyermark bajo *C. conduplicatus* Kunth y *C. timotensis* Pittier bajo *Croton pungens* Jacq.) y se designan 3 lectotipos (*C. pungens* Jacq., *C. ovalifolius* Vahl y *C. speciosus* Müll. Arg.).

**TAXONOMÍA**

**Clave para las especies de *Croton* en los Andes de Mérida**

- 1. Glándulas peciolares ausentes, o cuando presentes, inconspicuas y caedizas, < 0.5 mm diámetro (*C. conduplicatus*) ..... 2
- 1'. Glándulas peciolares presentes, conspicuas y persistentes, ≥ 0.5 mm diámetro ..... 7
- 2. Estípulas foliosas, contorno reniforme o anchamente ovado, ápice largamente acuminado ..... *C. micans*

- 2'. Estípulas sin las características anteriores ..... 3
- 3. Estípulas lineales ramificadas, ápices glandulares; ápice de la lámina foliar retuso mucronado, margen serrulado sólo hacia el ápice ..... *C. ovalifolius*
- 3'. Estípulas y lámina sin las características anteriores ..... 4
- 4. Cara adaxial de la lámina glabra, venación generalmente hundida, cara abaxial con tricomas lepidotos con brillo metalizado; estípulas 2.5-5 mm largo ..... *C. tricolor*
- 4'. Cara adaxial de la lámina con tricomas simples, estrellados o lepidotos, venación plana a prominente, cara abaxial con tricomas estrellados sin brillo metalizado; estípulas menores a 2 mm largo ..... 5
- 5. Lámina oblonga o elíptica, venación secundaria no visible en la cara adaxial de la lámina, ápice agudo; peciolo terete, sin canal, hasta 0.5 mm largo ..... *C. pedicellatus*
- 5'. Lámina ovada, elíptica o lanceolada, venación secundaria visible en la cara adaxial de la lámina, ápice mucronado; peciolo aplanado canaliculado, > 0.5 mm largo ..... 6
- 6. Venación actinódroma, ápice acuminado mucronado, mucrón glabro, cara adaxial de la lámina con tricomas simples, estrellados, fasciculados y multirradiados; peciolo eglandular, tricomas del tallo blancos ..... *C. fragilis*
- 6'. Venación pinnada, ápice agudo mucronado, mucrón piloso al menos por la cara abaxial, cara adaxial de la lámina con tricomas estrellado-porrectos; 1 par de glándulas peciolares en posición adaxial, globulares, caedizas, inconspicuas, < 0.5 mm diámetro, tricomas del tallo amarillo claro a dorado ..... *C. conduplicatus*
- 7. Glándulas peciolares todas sésiles < 1 mm largo ..... 8

- 7'. Glándulas peciolares, al menos 1 par, estipitadas,  $\geq 1$  mm largo ..... 15
8. Glándulas peciolares crateriformes; lámina con margen serrado, tricomas de la cara abaxial estrellado-lepidotos con radios laterales reducidos ..... *C. caracasanus*
- 8'. Glándulas peciolares pateliformes; lámina con margen entero a serrulado, tricomas de la cara abaxial sin las características anteriores ..... 9
9. Tricomas de la cara abaxial de la lámina foliar lepidotos ..... 10
- 9'. Tricomas de la cara abaxial de la lámina foliar no lepidotos ..... 11
10. Lámina foliar discolora; estípulas ovadas, 3-5 mm largo; brácteas en la inflorescencia ovadas, ápice entero ..... *C. sexmetralis*
- 10'. Lámina foliar no discolora; estípulas subuladas, 10-16 mm largo; brácteas en la inflorescencia subuladas a triangulares, ápice trifido ..... *C. megalodendron*
11. Estípulas  $< 5$  mm largo; lámina con venación claramente pinnada, 1 par de venas basales; cúmulas bisexuales casi siempre ausentes en la inflorescencia ..... 12
- 11'. Estípulas 5-15 mm largo; lámina con venación actinódroma a pinnada, 2 o más pares de venas basales; cúmulas bisexuales presentes en la inflorescencia ..... 13
12. Árbol; tricomas de la cara abaxial de la lámina multirradiado-rosulados, 25-28 radios laterales; inflorescencias pedunculadas; pétalos de las flores estaminadas con todo el margen viloso; estilos 4-fidos; superficie de las semillas lisa a ligeramente costillada ..... *C. cajucara*
- 12'. Arbusto; tricomas de la cara abaxial de la lámina estrellados dendríticos, 10-18 radios laterales; inflorescencias sésiles; pétalos de las flores estaminadas sólo con la base del margen viloso; estilos bifidos; superficie de las semillas 3-5 costillada ..... *C. leptostachyus*
13. Cara abaxial de la lámina foliar con glándulas pateliformes sésiles dispersas; flores estaminadas 3 por bráctea; pedicelo de las flores pistiladas 15-20 mm largo ..... *C. smithianus*
- 13'. Cara abaxial de la lámina foliar sin glándulas pateliformes dispersas; flores estaminadas 4-6 por bráctea; pedicelo de las flores pistiladas 1-2 mm largo ..... 14
14. Tricomas de la cara adaxial de la lámina foliar fasciculados, estrellado-porrectos y multirradiados; estípulas subuladas; ápices de los estilos aplanados ..... *C. gossypifolius*
- 14'. Tricomas de la cara adaxial de la lámina foliar multirradiado-rosulados; estípulas lineales; ápices de los estilos teretes ..... *C. hibiscifolius*
15. Tricomas de las ramitas jóvenes y cara abaxial de la lámina lepidotos; ápice del peciolo con 1 (2) par de glándulas claviformes 2-5 mm largo y 1 (2) pares de glándulas pateliformes sésiles ..... *C. costatus*
- 15'. Tricomas de las ramitas jóvenes y cara abaxial de la lámina no lepidotos; ápice del peciolo sólo con glándulas pateliformes estipitadas, glándulas claviformes ausentes .. ..... 16
16. Glándulas peciolares en posición lateral, 1 sólo par; hierbas, sufrútices o arbustos .... 17
- 16'. Glándulas peciolares en posición lateral y adaxial, 2-5 pares; arbustos o árboles ..... 19
17. Tricomas del tallo con radio porrecto rígido; 1 par estructuras con apariencia de coléteres en la base adaxial de la lámina; brácteas de la inflorescencia bifidas con ápice glandular ..... *C. hirtus*
- 17'. Sin las características anteriores ..... 18
18. Hierba o sufrútice no leñoso; lámina triangular a ovada, venación actinódroma craspedódroma; ápice de las estípulas rematado en 1-2 cerdas ..... *C. trinitatis*

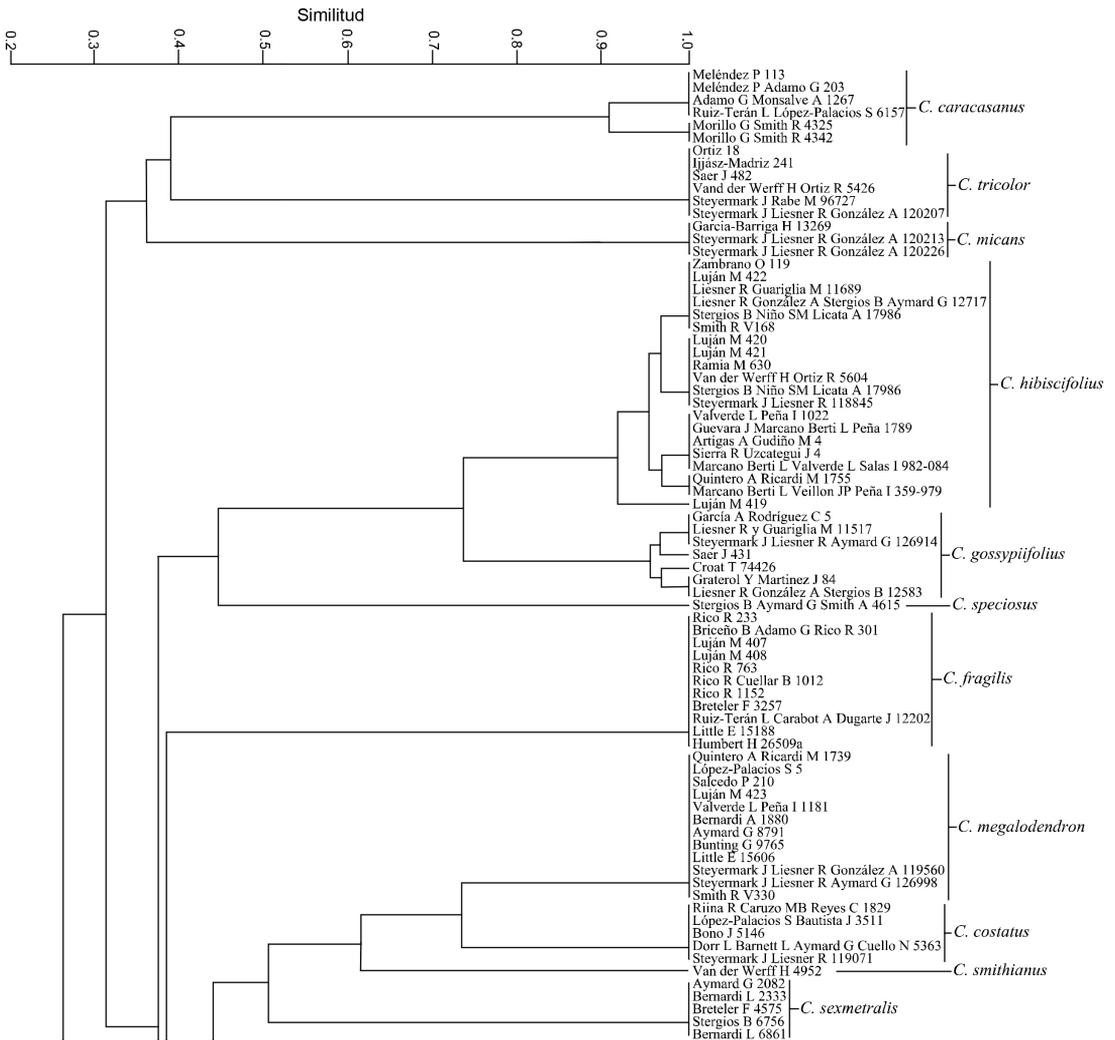
18'. Arbusto, leñoso al menos en la base, lámina ovada a elíptica, venación pinnada broquidódroma; ápice de las estípulas agudo sin cerdas ..... *C. guildingii* subsp. *tiarensis*

19. Estípulas de margen fimbriado; inflorescencia condensadas, 3-5 cm largo ..... *C. speciosus*

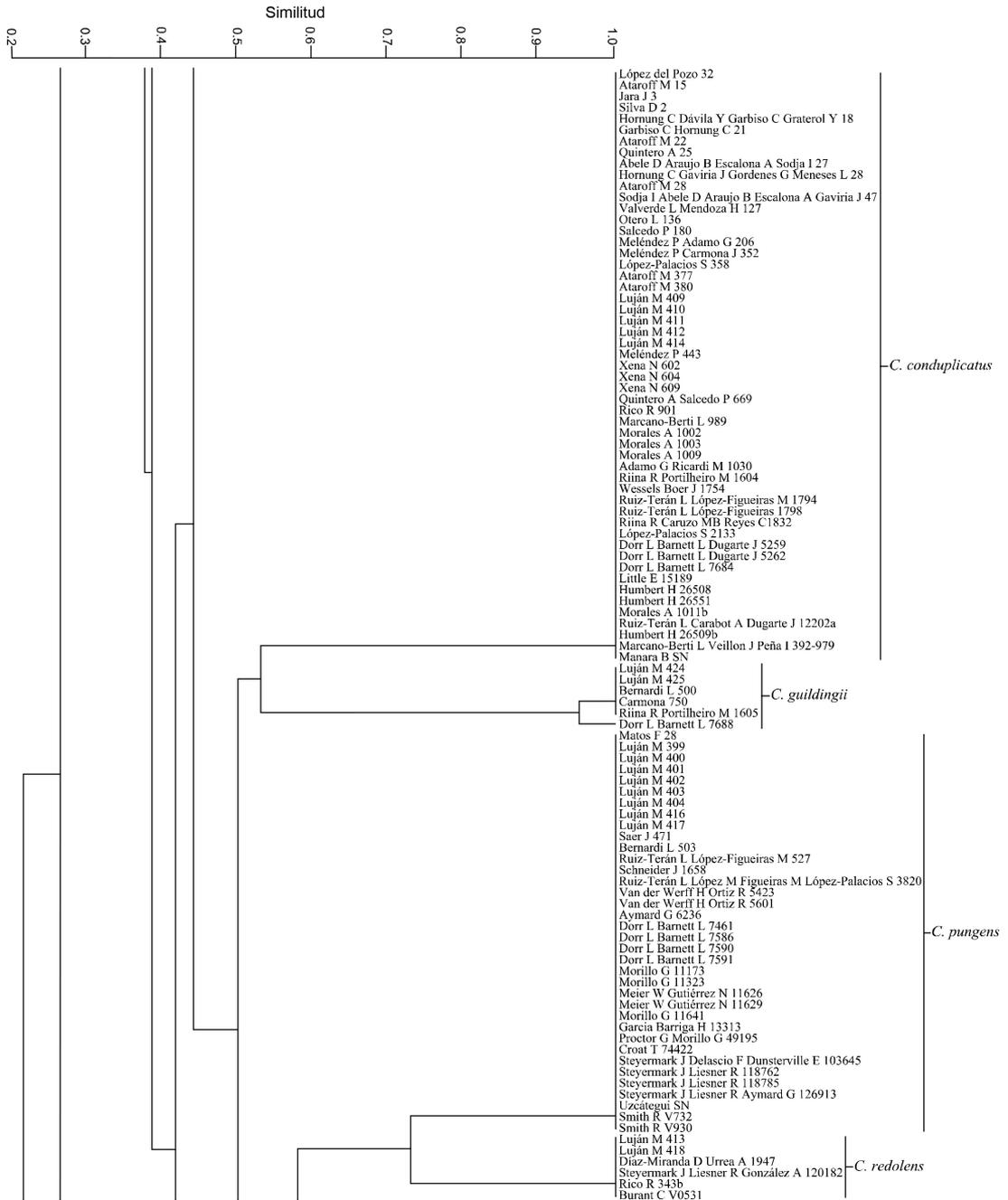
19'. Estípulas de margen entero; inflorescencias laxas, alargadas, 10-48 cm largo ..... 20

20. Tricomas de la cara adaxial de la lámina con 6-9 radios laterales; flores pistiladas sésiles, sépalos iguales, estilos 4-6 mm largo; flores estaminadas con 40-50 estambres ..... *C. pungens*

20'. Tricomas de la cara adaxial de la lámina con 12-15 radios laterales; flores pistiladas estipitadas, sépalos desiguales, estilos 3-4 mm largo; flores estaminadas con 15-17 estambres ..... *C. redolens*

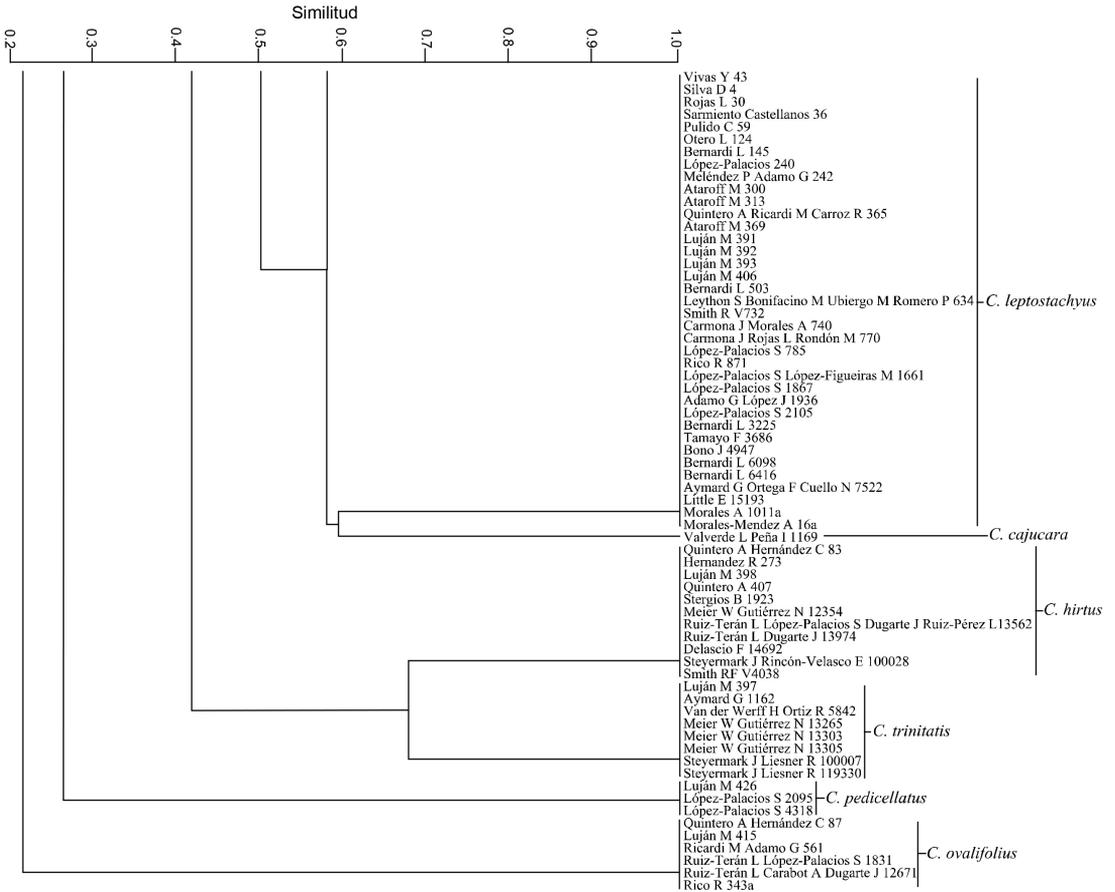


**Figura 2.** Fenograma de los 245 especímenes analizados con el índice de asociación Jaccard para caracteres morfológicos vegetativos. Se señala a la derecha la identidad taxonómica asignada a cada grupo.



**Continuación Figura 2.** Fenograma de los 245 especímenes analizados con el índice de asociación Jaccard para caracteres morfológicos vegetativos. Se señala a la derecha la identidad taxonómica asignada a cada grupo.

*Croton* Andes de Mérida Venezuela



**Continuación Figura 2.** Fenograma de los 245 especímenes analizados con el índice de asociación Jaccard para caracteres morfológicos vegetativos. Se señala a la derecha la identidad taxonómica asignada a cada grupo.

**Catálogo de especies agrupadas por secciones**

*Croton* sect. *Adenophylli* Griseb.

*Croton conduplicatus* Kunth, Nov. Gen. Sp. 2: 80. 1817. Tipo: VENEZUELA. Crescit locis planis arenosis prope Nova Barcelona, *A.J.A Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt 1212* (holotipo: P-Bonpl; isotipo: P).

*Croton chamanus* Steyer., Fieldiana Bot. 28: 312. 1952. **syn. nov.** Tipo: VENEZUELA. **Mérida:** dry slopes of canyon bordering

Río Chama, above Las González, 2 may 1944, *J. A. Steyermark 56232* (holotipo: F; isotipo: VEN!).

*Croton meridensis* Croizat, J. Arnold Arbor. 21: 91. 1940. Tipo: VENEZUELA. **Mérida:** páramo del Morro, 1922, *A. Jahn 1063* (holotipo: US).

*Croton rhamnifolius* Kunth, Nov. Gen. Sp. 2: 75. 1817, nom. illeg., non Willd. 1803 Tipo: VENEZUELA. Crescit regione calida, arenosa prope Cumaná, Bordones, Maniquarez et Cariaco, *A.J.A. Bonpland 97* (holotipo: P-Bonpl; isotipo: P).

*Croton conduplicatus* se distingue de las otras especies en la región por presentar un par de glándulas peciolares adaxiales, globulares, inconspícuas y caedizas (Fig. 3), tricomas estrellados y ápice de la lámina mucronado. Se propone poner en sinonimia *C. chamanus* cuyas características morfológicas y distribución geográfica coinciden con las de *C. conduplicatus*. *Croton conduplicatus* se distribuye en las regiones semiáridas de Lara y del valle del río Chama en Mérida. Forma parte de la vegetación xerofítica sobre laderas de suelos arenosos entre 300 y 2000 m. En Venezuela tiene amplia distribución, encontrándose en casi todos los estados del país entre 0 y 1200 m.

***Croton fragilis* Kunth**, Nov. Gen. Sp. 2: 75. 1817. Tipo: VENEZUELA. Crescit regione calida, arenosa prope Cumaná, Bordones, Maniquarez et Cariaco, *A.J.A. Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt* 78 (holotipo: P-Bonpl #00669863; isotipo: B).

Se distingue de las otras especies por tener ramitas jóvenes teretes, cara adaxial de la lámina con tricomas simples, estrellados, fasciculados y multirradiados, margen entero, mucrón del ápice glabro y peciolo eglandular (Fig. 3). *Croton fragilis* se distribuye en las regiones semiáridas del valle del río Chama en Mérida, donde forma parte de la vegetación xerofítica en laderas, y bordes de camino entre 450 y 1200 m. Se distribuye además en la zona costera del país.

***Croton leptostachyus* Kunth**, Nov. Gen. Sp. 2: 79. 1817. Tipo: COLOMBIA. Crescit in calidis in ripa fluminis Magdalanae, prope Honda, *A.J.A. Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt* s.n. (holotipo: P-Bonpl #00669871; isotipo: P #P00129804).

*Croton dolichostachyus* Pittier, J. Wash. Acad. Sci. 20: 9. 1930. Tipo: VENEZUELA. **Lara:** between Carora and Trentino, common on valley flats, *H. Pittier* 12616 (holotipo: US; isotipo: PH).

*Croton truxillanus* Pittier, J. Wash. Acad. Sci. 20: 9. 1930. Tipo: VENEZUELA. **Trujillo:** El Dividive, en bosquetes de las sabanas, 27 nov 1922, *H. Pittier* 10820 (holotipo: VEN!; isotipos: P, US).

Se distingue de las otras especies por la presencia de tricomas estrellados dendríticos en la cara adaxial de la lámina, estípulas inconspícuas, un par de glándulas peciolares pateliformes sésiles, una glándula biglobular a un lado de la base de las brácteas y tricomas rosulados en el ovario (Fig. 3). Una particularidad de esta especie es la presencia de una glándula biglobular en uno de los lados de la base de las brácteas de las flores pistiladas. Estas glándulas sólo se forman cuando comienzan a desarrollarse los frutos y alcanzan su mayor tamaño cuando éstos están maduros. Esta característica podría tener implicaciones en la biología reproductiva de la especie, especialmente en la relación con hormigas y la dispersión de semillas, como ocurre en *C. bonplandianus* Baill. (Ganeshiah & Shaanker 1988). Se encontraron algunos individuos con el ápice de algunas inflorescencias bifurcado o aplanado, estas variaciones podrían responder a malformaciones producto de algún patógeno. *Croton leptostachyus* se distribuye sobre laderas con vegetación secundaria entre 800 y 2400 m en los estados Mérida, Táchira y Trujillo. Forma parte de arbustales abiertos y ralos, es común en las orillas de carreteras y se encuentra casi siempre asociada con hormigas. En Venezuela se distribuye además en Zulia entre 100 y 2400 m. Antes de este estudio sólo se conocían registros de esta especie hasta 1300 m.

***Croton pungens* Jacq.**, Icon. Pl. Rar. 3: 14. 1794. Tipo: lámina 622 en N. J. Jacquin, *Icones Plantarum Rariorum* 3: 14. 1794 (lectotipo designado aquí).

*Croton timotensis* Pittier, J. Wash. Acad. Sci. 20: 5. 1930. **syn. nov.** Tipo: VENEZUELA. **Mérida:** vicinity of Timotes, 2000 m, in

bushes along river, 20 ene 1928, *H. Pittier* 12646 (holotipo: VEN!; isotipos: NY, PH, US).

Se distingue de las otras especies por tener el ápice de la lámina largamente acuminado, tricomas estrellados, fasciculados y tricomas simples con base pustulada en la cara adaxial, 2-5 pares de glándulas peciolares estipitadas de diferentes tamaños (Fig. 3, L). De acuerdo con el análisis de agrupamiento (Fig. 2), las características vegetativas de *C. pungens* son similares a las de *C. redolens*. Se diferencia de esta especie por tener menor número de radios laterales en los tricomas de la cara adaxial (6-9), flores pistiladas sésiles con sépalos iguales, brácteas persistentes, estilos 4-6 mm largo, pétalos de las flores estaminadas vilosos sólo en la porción basal del margen, 40-50 estambres. *Croton pungens* es la especie con la distribución más amplia en el área de estudio, está presente en la vegetación secundaria entre los 600 y 2400 m en los estados Lara, Mérida, Portuguesa, Táchira y Trujillo. Forma parte de arbustales a orillas de camino. En Venezuela se distribuye además a lo largo de la Cordillera de la Costa y Serranía del Interior.

Se propone proponer sinonimizar *Croton timotensis* cuyas características morfológicas y distribución geográfica coinciden con las de *C. pungens*.

*Croton* sect. *Barhamia* (Klotzsch) Baill.

***Croton ovalifolius* Vahl**, Bidrag til Beskrivelse over Ste Croix. 307. 1793. Tipo: ESTADOS UNIDOS DE AMERICA. **Virgin Islands**: Saint Croix: Ins. Ste. Crucis, *H. West* s.n. (lectotipo designado aquí: C #C10011187, isolectotipos: GDC #G00312526; S #S-R-1312).

Se distingue de las otras especies por la presencia de estípulas ramificadas y glandulares, margen de la lámina serrulado hacia el ápice, ápice retuso mucronado, brácteas ramificadas y sépalos con tricomas glandulares. *Croton ovalifolius* se distribuye en la zona semiárida

del valle del río Chama en el estado Mérida, entre 700 y 1000 m. Forma parte de la vegetación arbustiva xerofítica en laderas y fondo de valle con suelos arenosos. En Venezuela se distribuye además a lo largo de toda la región costera, en Nueva Esparta y en zonas áridas y semiáridas del centro occidente del país, entre 0 y 1000 m.

*Croton* sect. *Cleodora* (Klotzsch) Baill.

***Croton cajucara* Benth.** Hooker's J. Bot. Kew Gard. Misc. 6: 376. 1854. Tipo: BRASIL. **Pará**: On the lago Quiriquiry near Obidos, dic 1849, *R. Spruce* s.n. (holotipo: K #K000186056).

*Croton motilonorum* Croizat, Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle 10(26): 126. 1950. Tipo: VENEZUELA. **Zulia**: Do. Colón: margin of virgin forest by the railroad Encontrados-Casigua-El Cubo, some 10-15 km north of Casigua-El Cubo, may 1949, *L.C.M. Croizat* s.n. (holotipo: CAR, isotipo: F).

Se distingue de las otras especies por ser de porte arbóreo por tener tricomas multirradiado-rosulados, láminas lanceoladas a ovadas, venación pinnada y un par de glándulas peciolares sésiles. Esta especie se distribuye en el piedemonte andino, forma parte del sotobosque o dosel bajo de bosques húmedos. En el resto de Venezuela, la especie es más común en los bosques húmedos de tierras bajas (100-500 m) en los estados Amazonas y Bolívar.

***Croton sexmetralis* Croizat**, Caldasia 2(7): 430. 1944. Tipo: COLOMBIA. **Magdalena**: Santa Marta, Sierra Nevada, Casa Blanca, 1200 m, *Schultze* 338 (holotipo: B†; lectotipo: A! designado por Caruzo & Cordeiro (2013)). *Croton croizatii* Steyererm., Fieldiana Bot. 28: 312. 1952. Tipo: VENEZUELA. **Mérida**: between Hacienda Agua Blanca above La Azulita and Río Capaz, 975 m, 25 abr 1944, *J.A. Steyermark* 56124 (holotipo: F; isotipos: NY, VEN!).

Esta se diferencia de las otras especies por tener tricomas estrellado-lepidotos, estípulas ovadas, láminas discoloras, margen entero, venación pinnada, base cordada, un par de glándulas peciolares sésiles, peciolo sin canal. *Croton sexmetralis* se distribuye solo en los Andes, en bosques montanos entre 1200 y 2000 m en los estados Barinas, Mérida, Portuguesa y Táchira. Forma parte del dosel bajo o sotobosque de estas formaciones vegetales.

*Croton* sect. *Corylocroton* G.L. Webster

***Croton caracasanus* Pittier**, J. Wash. Acad. Sci. 20: 6. 1930. Tipo: VENEZUELA. **Lara**: vicinity of Duaca, jul 1925, *J. Saer* 276 (holotipo: US; isotipos: A, NY).

Se distingue de las otras especies por tener glándulas peciolares crateriformes sésiles y tricomas estrellado-lepidotos con radios laterales reducidos (Fig. 3). *Croton caracasanus* se distribuye en los estados Lara y Mérida, entre 400 y 1100 m, forma parte del sotobosque y de los bordes de bosques secos estacionales. En Venezuela, fuera del área de estudio, es una especie común en bosques montanos de la Cordillera de la Costa. Este representa el primer registro de *C. caracasanus* en el estado Mérida.

*Croton* sect. *Cyclostigma* Griseb.

***Croton gossypifolius* Vahl**, Symb. Bot. 2: 98 (como *C. gossypifolium*) 1791. Tipo: TRINIDAD. 1791, *Vahl s.n.* (holotipo: C).

*Croton funckianus* var. *rhombofolius* (Müll. Arg.) Müll. Arg., Prodr. 15(2): 546. 1866.

*Croton draco* var. *rhombofolius* Müll. Arg. Tipo: VENEZUELA. Prope Mérida ad San Cristóbal, 1844, *Funck & Schlim* 1248 (holotipo: G-DC).

*Croton sanguifluus* Kunth, Nov. Gen. Sp. 2: 89. 1817. Tipo: VENEZUELA. Caripe, Cumaná, Crescit frequens in sylvis Novae Andalusiae prope Cumanacoa, Santa Maria,

Caturo, *A.J.A. Bonpland & F.W.H.A von Humboldt* 228 (holotipo: P; isotipo: B).

*Croton venezuelensis* Radcl.-Sm. y Govaerts, Kew Bull. 52: 188. 1997, nom. nov. - *Croton confusus* Pittier, J. Wash. Acad. Sci. 20: 6. 1930, nom. illeg., non Gage 1922. Tipo: VENEZUELA. **Yaracuy**: forested hills around Iboa near San Pablo, ene 1929, *H. Pittier* 13077 (holotipo: VEN!; isotipo: NY).

Esta especie es similar a *Croton hibiscifolius*, sin embargo se diferencia de ésta y de las demás por poseer tricomas estrellado-porrectos y fasciculado-porrectos en la cara adaxial de la lámina, estípulas subuladas con ápice muchas veces glandular y ápices de los estilos aplanados. Smith (2002) menciona que un carácter útil para diferenciar *C. gossypifolius* de *C. hibiscifolius* en campo es el color del látex, el cual es rojo en *C. gossypifolius* y amarillo verdoso en *C. hibiscifolius*. Al no haber colectado material fresco de *C. gossypifolius* no se pudo verificar este dato, sin embargo la información de algunas etiquetas en los pliegos de herbario apoyan esta idea. *Croton gossypifolius* se distribuye en el extremo norte del área de estudio, en el piedemonte entre 200 y 1000 m. Forma parte de la vegetación secundaria de bosques submontanos. En el resto de Venezuela se distribuye a lo largo de toda la región norte y costera, en la Cordillera de la Costa y la Serranía del Interior entre 300 y 1200 m. También se conoce de una colección (Zent 2357) en el estado Bolívar a 320 m.

***Croton hibiscifolius* Kunth ex Spreng.**, Syst. Veg. 3: 876. 1826. Tipo: COLOMBIA. Crescit in temperatis Regni Novogranatensis inter urbem Mariquitae et pagum San Ana, 1801, *A.J.A. Bonpland & F.W.H.A von Humboldt* 1732 (holotipo: P-Bonpl; isotipos: P).

Se diferencia de las otras especies por tener tricomas estipitados multirradiado-rosulados en la cara adaxial de la lámina, estípulas lineales y ápices de los estilos teretes. Posee

abundante látex amarillo verdoso que, según Smith (2002), representa un carácter de campo importante para distinguirla de *C. gossypifolius*. *Croton hibiscifolius* se distribuye en bosques húmedos montanos y premontanos, entre 400 y 1650 m, en los estados Lara, Mérida, Portuguesa y Táchira. Forma parte de la vegetación secundaria de estas formaciones vegetales y se puede encontrar creciendo aislado en áreas de vegetación herbácea como pastizales o potreros. No se conocen registros de esta especie fuera de la región Andina.

***Croton redolens* Pittier**, J. Wash. Acad. Sci. 20: 3. 1930. Tipo: VENEZUELA. **Federal District**: on arid hills near Las Trincheras, 900 m, Tagua valley, on the old cart-road from Caracas to La Guaira, forming small groves, 6 sep 1925, *H. Pittier 11886* (holotipo: VEN!; isotipo: US).

Se distingue de las otras especies por la presencia de tricomas simples con base pustulada, tricomas estrellado-porrectos y dendríticos en la cara adaxial de la lámina con 10-15 radios laterales, 2-5 pares de glándulas peciolares estipitadas. El análisis de las características de las partes vegetativas (Fig. 2) apuntan a que es muy similar a *C. pungens*, de la cual se diferencia por caracteres reproductivos como, flores pistiladas pediceladas con sépalos desiguales y las brácteas que las subtienden caedizas, estilos 3-4 mm largo, pétalos de las flores estaminadas con todo el margen viloso, 15-17 estambres, sin embargo la especie está filogenéticamente relacionada con *C. gossypifolius* (Riina *et al.* 2009). *Croton redolens* se distribuye en zonas semiáridas de Lara, Mérida y Táchira, entre 850 y 1000 m. Forma parte de arbustales y matorrales en bordes de caminos y áreas con vegetación secundaria. En Venezuela se distribuye además en la Cordillera de la Costa y en la región centro occidental. Este representa el primer registro de *C. redolens* en la región Andina.

***Croton speciosus* Müll. Arg.**, Linnaea 34: 83. 1865. Tipo: VENEZUELA. **Vargas**: Galipán, *J.W.K. Moritz 1329* (lectotipo designado aquí: K #K000574040, isolectotipos: A#A00277226; P#P00634640), **Distrito Federal**: Caracas, *I. Linden 34* y *201* (paralectotipos: K #K000574041 y #K000574042).

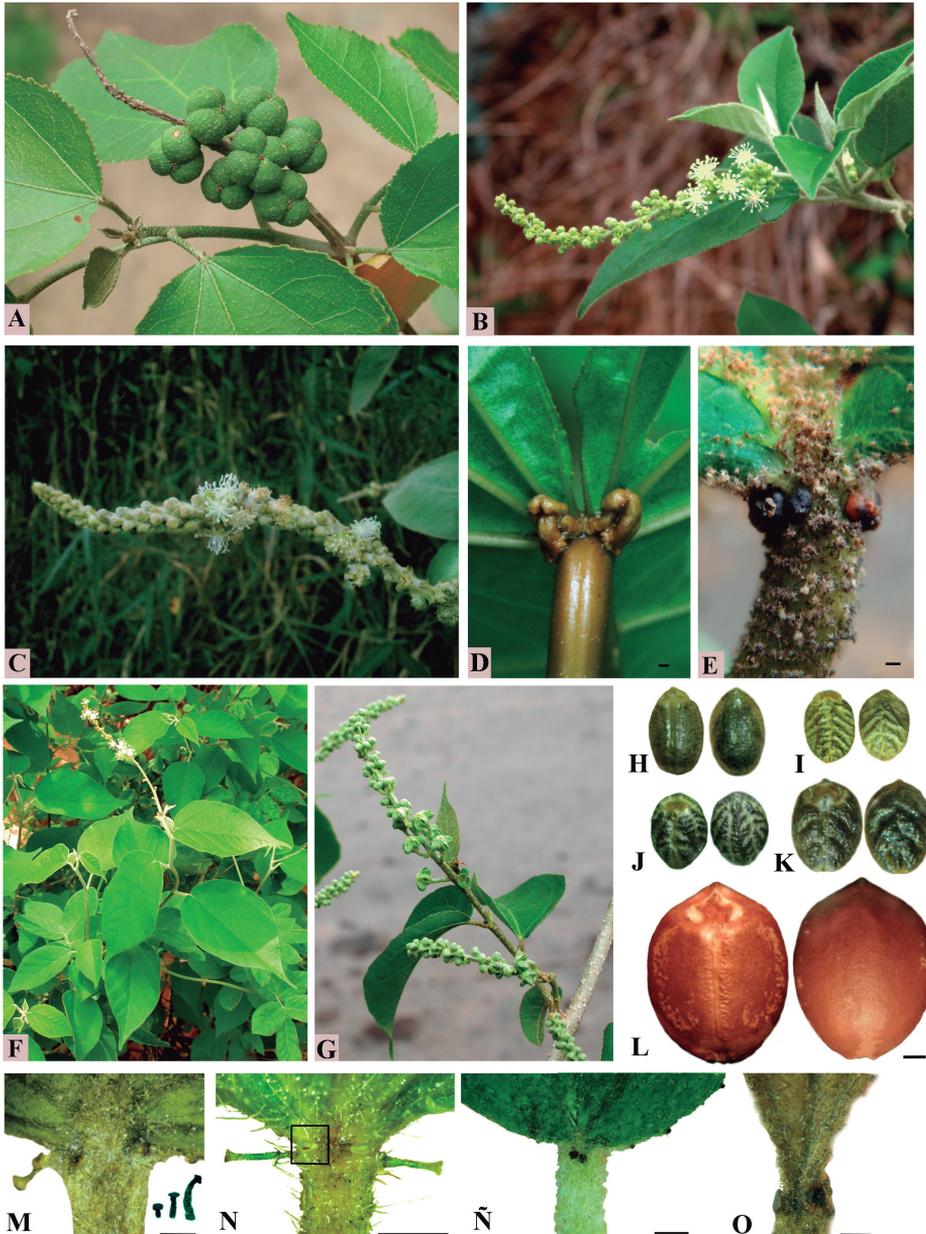
Se distingue de las otras especies por su indumento amarillo, láminas trilobadas, ápice agudo, estípulas fimbriadas y el ápice de las brácteas que subtienden a las flores pistiladas fimbriado. *Croton speciosus* se distribuye en bosques montanos entre 800 y 1200 m en Portuguesa. En el resto de Venezuela se distribuye en la Cordillera de la Costa, Serranía del Interior y otras regiones montañosas del oriente del país. Este es el primer registro de *C. speciosus* en la región Andina.

*Croton* sect. *Geiseleria* (A. Gray) Baill.

***Croton guildingii* subsp. *tiarensis*** P. E. Berry & R. Riina, Contr. Univ. Michigan Herb. 25: 172. 2007. Tipo: VENEZUELA. **Aragua**: Loma de Hierro, Km 1 5 antes de la mina de níquel, laderas con sabana de *Trachypogon* con arbustos bajos dispersos y algunos parches de *Agave*, 10°80'50"N, 63°55"W, 1200 m, 1 Aug 2001, *R. Riina, P. E. Berry & C. Reyes 1274* (holotipo: MICH!; isotipos: F! GH! NY! US! VEN! WIS!).

*Croton lagunillae* Croizat, Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle 10(26): 122. 1950. Tipo: VENEZUELA. **Mérida**: región xerófila en las inmediaciones de Lagunillas, 1949, *G. Marcuzzi s.n.* (holotipo: CAR #837; isotipo: F).

*Croton marcuzzianus* Croizat, Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle 10(26): 123. 1950. Tipo: VENEZUELA. **Mérida**: Región xerófila en las inmediaciones de Lagunillas, 1949, *G. Marcuzzi s.n.* (holotipo: CAR #836; isotipo: F).



**Figura 3:** Fotos de especies encontradas en el área de estudio. A: frutos de *C. caracasamus*; B: inflorescencia de *C. conduplicatus*; C: inflorescencia de *C. leptostachyus*; D: glándulas peciolares de *C. costatus*; E: glándulas peciolares de *C. gossypifolius*; F: inflorescencia de *C. fragilis*; G: inflorescencia de *C. micans*; H – L: cara adaxial (izquierda) y abaxial (derecha) de semillas de las especies: H: *C. conduplicatus*; I: *C. leptostachyus*; J: *C. gossypifolius*; K: *C. pungens*; L: *C. costatus*; M – O: glándulas peciolares de las especies: M: *C. pungens* (se muestran 3 glándulas separadas de uno de los lados del peciolo); N: *C. hirtus* (se señala en el recuadro uno de los posibles coléteres en la base de la lámina); Ñ: *C. conduplicatus*; O: *C. leptostachyus*. Escala métrica = 1 mm.

*Croton guildingii* subsp. *tiarensis* se diferencia de las otras especies por tener la siguiente combinación de caracteres: venación pinada, margen de la lámina subentero con papilas estipitadas, pedicelo de las flores pistiladas que aumenta 2 a 3 veces su longitud cuando se desarrolla el fruto y superficie de las semillas longitudinalmente estriada. *Croton guildingii* subsp. *tiarensis* se distribuye en las zonas semiáridas del valle del río Chama en Mérida, entre 600 y 1600 m. En Venezuela se encuentra además en zonas secas de la Serranía del Interior. Berry *et al.* (2007) señalan que una particularidad de esta especie es que ocurre en suelos ricos en minerales tóxicos como níquel, cromo, cobalto y manganeso.

***Croton hirtus* L'Her.**, Stirp. Nov. 17, t. 9, 1785. Tipo: GUYANA FRANCESA. Antillas. *L.C. Richard s.n.* (holotipo: P #00623551).

Se distingue por tener tricomas estrellado-porrectos, glándulas peciolares pateliformes estipitadas, glándulas estipitadas bifidas en la base de las brácteas de la inflorescencia, sépalos de las flores pistiladas desiguales. Una característica morfológica particular de esta especie que se registra por primera vez en este estudio, es la presencia de un par de estructuras con apariencia de coléteres ubicados en la parte adaxial de la base de la lámina. *Croton hirtus* se distribuye en terrenos intervenidos, orillas de caminos, potreros y plantaciones, entre 100 y 1600 m, en los estados Lara, Mérida, Portuguesa, Táchira y Trujillo. En Venezuela tiene amplia distribución y es una de las malezas más comunes en diversos cultivos entre 0 y 1600 m.

***Croton trinitatis* Millsp.**, Publ. Field Columb. Mus., Bot. Ser. 2: 57. 1900. Tipo: GUYANA. 1837, *R. Schomburgk 241* (lectotipo: BM designado por Van Ee & Berry 2010; isolectotipo: G-DC).

Se distingue de las otras especies por tener hojas con lámina triangular, margen serrado

y base truncada, brácteas con ápice agudo rematado en una cerda, 8 (10) estambres con anteras dorsifijas. *Croton trinitatis* se distribuye en pastizales y herbazales entre 450 y 600 m en Barinas, Mérida, Portuguesa y Táchira. En Venezuela es una de las especies con más amplia distribución, encontrándose de 0 a 2600 m en casi todos los estados del país. Representa una maleza importante en plantaciones y potreros en tierras bajas.

*Croton* sect. *Lasiogyne* (Klotzsch) Baill.

***Croton micans* Sw.**, Fl. Ind. Occid. 2: 1185. 1800. Tipo: JAMAICA. *O. Swartz s.n.* (lectotipo: S #S06–20998 designado por Van Ee & Berry 2009; isolectotipo: G-DC #00311383).

*Croton bixoides* Vahl. in E.F. Geiseler, *Crot.* Monogr.: 53. 1807. Tipo: IN AMERICA, ex Herb. Suriani americano no. 74, Herb. Jussieui cat. no. 16334 (holotipo: P-JUSS).

*Croton choristolepis* Urb., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 407. 1919. Tipo: TRINIDAD Y TOBAGO. San Fernando 1865, *K. Finlay s.n.*, Botanical Garden Herbarium no. 2440 (holotipo: NY).

*Croton helicoideus* Müll. Arg., Linnaea 34: 97. 1865. Tipo: VENEZUELA. **Carabobo**: 1845–1846, *N. Funck & L.J. Schlim 563* (lectotipo: BR designado por Van Ee & Berry 2009; isolectotipos: BM, F, P, W).

Se distingue de las otras especies por tener el margen de la lámina entero, con papilas, tricomas estrellado-porrectos en la cara abaxial, estípulas foliosas con contorno reniforme y ápice largamente acuminado. *Croton micans* se distribuye en zonas semiáridas entre 300 y 1500 m en el estado Táchira. Forma parte de la vegetación secundaria en formaciones arbustivas abiertas. En Venezuela se distribuye en la zona oriental y la costa central del país entre 50 y 1500 m.

***Croton tricolor* Klotzsch ex Baill.**, Adansonia 4: 291. 1864. Tipo: BRASIL. **Minas Gerais**:

St. Hilaire cat C1, n. 92 (lectotipo: P designado por Gomes *et al.* 2010; isolectotipo: F).

Se distingue de las otras especies por poseer hojas con la cara adaxial glabra y venas casi siempre hundidas, tricomas de la cara abaxial de la lámina lepidotos con brillo metalizado, brácteas de las flores pistiladas caedizas y las de las estaminadas persistentes. Se distribuye en zonas semiáridas en los estados Táchira y Lara, entre 300 y 1600 m, forma parte de formaciones arbustivas secundarias a orillas de caminos y alrededores de centros poblados. En Venezuela esta especie es común en las regiones oriental, central y costera en altitudes menores a 800 m.

*Croton* sect. *Luntia* (Neck. ex Raf.) G.L. Webster

***Croton costatus* Kunth**, Nov. Gen. Sp. 2: 67. 1817. Tipo: COLOMBIA. Crescit in temperatis montis Quindiu (in Andibus Novogranatensium) juxta Quebrada de Boquia. *A.J.A. Bonpland & F.W.H.A. von Humboldt 2188* (holotipo: P).

Se distingue de las demás especies por tener tricomas estrellados y lepidotos, glándulas peciolares capitadas largamente estipitadas y glándulas pateliformes sésiles, a veces tricomas simples en el conectivo de las anteras. *Croton costatus* se distribuye en bosques montanos entre 700 y 2300 m en los estados Barinas, Lara, Mérida, Táchira y Trujillo. Forma parte del dosel bajo en bosques secundarios y plantaciones de café. En Venezuela se encuentra registrada además para el estado Falcón. Aunque en herbarios internacionales existen especímenes de esta especie colectados en Venezuela, no se había registrado su presencia en el país en ningún listado o catálogo florístico hasta ahora.

***Croton megalodendron* Müll. Arg.**, Flora 55: 4. 1872. Tipo: Venezuela: Caracas. *F. Bredemeyer s.n.* (holotipo: G; isotipo: W).

*Croton xanthochloros* Croizat, J. Arnold Arbor. 21: 94. 1940. nom. nov. *Croton multicostatus* Pittier, J. Wash. Acad. Sci. 20: 7. 1930. nom. illeg. non Müll. Arg. 1865. Tipo: VENEZUELA. **Carabobo**: Hacienda de Cura, 900 m. *H. Pittier 8013* (holotipo: VEN!; isotipos: US #00109620, A #00047356).

Se distingue de las otras especies por poseer tricomas estrellados estipitados y lepidotos, un par de glándulas peciolares sésiles, de una a seis glándulas pateliformes sésiles en las axilas de las venas secundarias en la cara abaxial de la lámina y brácteas florales con ápice trifido. *Croton megalodendron* se distribuye en bosques premontanos y montanos entre (350)500 y 1600 m en Lara, Mérida, Portuguesa y Táchira. Forma parte de los bordes y claros de bosque de estas formaciones. En Venezuela se distribuye además en el piedemonte de la Cordillera de la Costa, Serranía del Interior, Sierra de Perijá y otras formaciones montañosas.

***Croton smithianus* Croizat**, J. Arnold Arbor. 21: 93. 1940. Tipo: COLOMBIA. **Santander**: Mesa de Los Santos, 1500 m. on edge of woods, dic 1926, *Killip & Smith 15283* (holotipo: A; isotipo: NY).

Se distingue de las otras especies por la presencia de venación pinnada débilmente broquidódroma, tricomas de la cara adaxial estrellado-porrectos y fasciculados, glándulas pateliformes sésiles en las axilas de las venas secundarias en la cara abaxial de la lámina, pedicelo de las flores pistiladas 1.5-2 cm. *Croton smithianus* tiene una distribución restringida en Venezuela pues sólo se encontró un espécimen en bosque premontano a 900 m en el estado Táchira.

*Croton* sect. *Pedicellati* B.W. van Ee & P.E. Berry

***Croton pedicellatus* Kunth**, Nov. Gen. Sp. 2: 75. 1817. Tipo: PERÚ. **Cajamarca**: Crescit

in ripa fluminis Amazonum juxta cataractam Rentemae in Provincia Bracamorensi, alt. 200 hex., A.J.A. Bonpland & F.W.H.A von Humboldt s.n. (holotipo: P-Bonpl. #00669864).

Se distingue de las demás especies por tener el margen de la lámina entero, ausencia de glándulas peciolares, venación pinnada con las venas secundarias no visibles a excepción del par basal, longitud de la columela < 0.5 mm y pedicelo de las flores pistiladas ligeramente curvado. *Croton pedicellatus* tiene una distribución restringida en la zona semiárida al sur de la ciudad de Ejido en el estado Mérida, en áreas de cultivos abandonados.

## DISCUSIÓN

El análisis morfológico de caracteres vegetativos resultó ser una herramienta útil en el estudio de *Croton* ya que permitió diferenciar especies y grupos de especies. Los caracteres relacionados con las glándulas extraflorales y con el indumento lograron separar e identificar especies, por ejemplo, se observó que las glándulas peciolares crateriformes son exclusivas de *C. caracasanus*, así como los tricomas lepidotos con brillo metalizado en la cara abaxial de la lámina se encontraron sólo en *C. tricolor*. Del mismo modo, se determinó que los caracteres relacionados con la forma, ápice y margen de las estípulas muestran estados de caracteres particulares para algunas especies como por ejemplo, la estípula ovada con margen fimbriado en *C. speciosus*, lineal ramificada con ápices glandulares en *C. ovalifolius*, y subulada con ápice agudo rematado en 1-2 cerdas en *C. trinitatis*.

Se observó que ciertas características reproductivas como número, tamaño y posición de las piezas florales son homogéneas en todas las especies estudiadas. En general todas las especies tienen los verticilos del cáliz y la corola compuestos de 5 piezas, que miden entre 1-7 mm de largo. Los pétalos son siem-

pre alternisépalos, oblongos a espatulados y conspicuos en las flores estaminadas, y rudimentarios (modificados como nectarios) o ausentes en las flores pistiladas. La forma y dimensión de la cápsula también son caracteres relativamente homogéneos en las especies estudiadas, siendo en su mayoría esferoidales, de alrededor de 10 mm de diámetro en las especies arbóreas y 5 mm de diámetro en las especies de menor porte (Fig. 3). Existen además algunos caracteres reproductivos que varían dentro de los especímenes, tal es el caso del número de estambres, el cual puede tener una variación de  $\pm 1-5$  estambres entre flores estaminadas del mismo individuo. Así mismo, en las especies con estilos multífidos, el número de ramas estigmáticas es ligeramente diferente entre las flores pistiladas de un mismo individuo.

Se identificaron algunas características reproductivas que definieron efectivamente especies o grupos de especies tales como, la forma reduplicada de los sépalos de las flores pistiladas en *C. tricolor*, *C. costatus*, *C. megalodendron*, *C. micans*, *C. ovalifolius*, *C. smithianus* y valvada en el resto de las especies; estilos bífidos en *C. conduplicatus*, *C. fragilis*, *C. gossypifolius*, *C. guildingii*, *C. hibiscifolius*, *C. hirtus*, *C. leptostachyus*, *C. pedicellatus*, *C. pungens*, *C. redolens*, *C. trinitatis* y multífidos en el resto de las especies; superficie de las semillas diminutamente foveolada en *C. conduplicatus*, *C. hirtus*, *C. trinitatis*, y con otras características en las demás especies.

La formación de grupos de especímenes y la asignación de las identidades taxonómicas respectivas respondió, más que a la identificación de caracteres exclusivos para cada especie, a la presencia de una combinación particular de características, sólo algunos caracteres o estados de carácter se identificaron como únicos y exclusivos para algunas especies. Este resultado coincide con lo que se propone a nivel seccional dentro de *Croton*, donde casi la totalidad de los caracteres mor-

foliológicos utilizados para separar las distintas secciones son homoplásticos en el género, por lo cual casi todas las secciones carecen de sinapomorfias y están definidas por un conjunto de caracteres (Van Ee *et al.* 2011). El análisis de las secciones a las cuales pertenecen las especies de *Croton* incluidas en este estudio, demostró que existen 9 secciones en el área de estudio, lo cual representa casi un tercio del total de secciones (31 secciones) reconocidas por Van Ee *et al.* (2011) para el neotrópico. Existen por lo tanto 22 secciones neotropicales que no están representadas en los Andes de Mérida, lo que sugiere que la región no representa un centro de diversidad importante del género, al menos en términos de riqueza filogenética. De hecho, algunos autores han señalado a Brasil, las Antillas y México como los centros de diversidad del género en el Neotrópico (Burger & Huft 1995, Caruzo *et al.* 2011).

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al personal de los herbarios DAV, MER, MERC, MERF, PORT y VEN por su gentil colaboración durante esta investigación, especialmente a la Dra. Ellen Dean por las atenciones recibidas durante la visita a DAV. Al Dr. Paul Berry por sus recomendaciones sobre el estudio en *Croton*. A cuatro revisores anónimos cuyos comentarios mejoraron significativamente el manuscrito. Este trabajo fue financiado parcialmente por el CDCHTA de La Universidad de Los Andes y forma parte de la tesis de Maestría del primer autor.

## LITERATURA CITADA

BERRY, P.E., A.L. HIPPI, K.J. WURDACK, B.W. VAN EE & R. RIINA. 2005. Molecular phylogenetics of the giant genus *Croton* and tribe Crotonae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using ITS and trnL-trnF DNA sequence data. *American Journal of Botany* 92: 1520-1534.

- BERRY, P.E., M. FERREIRA DE SALES, R. RIINA, L. BARRETO. 2007. New synonymy in *Croton* sect. *Geiseleria* (Euphorbiaceae) from the Caribbean and a new subspecies of *Croton guildingii* from Venezuela. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 25: 171-177.
- BERRY, P.E. & R. RIINA. 2008. *Croton* - Euphorbiaceae. En: O. Hokche, P.E. Berry & O. Huber (eds). *Nuevo Catálogo de la Flora Vascular de Venezuela*: 366-379. Fundación Instituto Botánico de Venezuela, Caracas.
- BURGER, W. & M. HUFT. 1995. Family # 113 Euphorbiaceae. *Flora Costaricensis*. Fieldiana Botany, New Series 36: 1-169.
- CARUZO, M.B.R., B. VAN EE, I. CORDEIRO, P.E. BERRY & R. RIINA. 2011. Molecular phylogenetics and character evolution of the "sacaca" clade: novel relationships of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 193-206.
- CARUZO, M.B.R. & I. CORDEIRO. 2013. Taxonomic revision of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). *Phytotaxa* 121: 1-41.
- DE PAULA, O.C., M.G. SAJO, G. PRENNER, I. CORDEIRO & P. RUDALL. 2011. Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae-Malpighiales). *Plant Systematics and Evolution* 292: 1-14.
- GANESHAIAH, K.N. & U.R. SHAANKER. 1988. Evolution of unique seed maturity pattern in *Croton bonplandianum* Baill. strengthens ant plant mutualism for seed dispersal. *Oecologia* 77: 130-134.
- GOMES, A.P.D.S., M.F.D. SALES, & A.L.D. MELO. 2010. Taxonomic novelties in *Croton* L. sect. *Argyroglossum* Baill. and sect. *Lasiogyne* Klotzsch (Crotonoideae-Euphorbiaceae). *Acta Botanica Brasiliica* 24: 905-908.
- GOVAERTS, R., D.G. FRODIN & A. RADCLIFFE-SMITH. 2000. *World Checklist and Bibliography of Euphorbiaceae*. Royal Botanic Gardens, Kew. 4. 189 pp.

- HAMMER, Ø., D.A.T HARPER, P.D. RYAN. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9.
- JABLONSKI, E. 1965. Euphorbiaceae. En: B. Maguire (ed.) *Botany of the Guayana Highland VI*. Memoirs of the New York Botanical Garden 12: 150-178.
- LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP. 1999. *Manual of Leaf Architecture - morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Smithsonian Institution: Washington, DC. 67 pp.
- LINDLEY, J. 1951. *Glosología o de los Términos usados en Botánica*. Instituto Miguel Lillo de la Universidad Nacional. Tucumán. 123 pp.
- MARTÍNEZ, M. & S. ESPINOZA. 2005. Tricomas foliares de *Croton* Sección *Barhamia*. *Acta Botanica Mexicana* 72: 39-51.
- METCALFE, C.R. & L. CHALK. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. II. Clarendon Press. Oxford. pp. 1207-1235.
- RADFORD, A.E., W.C. DICKSON, R. MASSEY & C.R. BELL. 1974. *Vascular Plant Systematic*. Harper y Row Publishers. 891 pp.
- RICARDI, M., J. GAVIRIA & J. ESTRADA. 2001. Los Andes de Mérida, una nueva subprovincia fitogeográfica de la provincia de los Andes del Norte. *Plantula* 3(1): 41-46.
- RIINA, R., P.E. BERRY & B.W. VAN EE. 2009. Molecular Phylogenetics of the Dragon's Blood Section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): A Polyphyletic Assemblage Unraveled. *Systematic Botany* 34: 360-374.
- RIINA, R., B.W. VAN EE, A.C. WIEDENHOEFT, A. CARDOZO & P.E. BERRY. 2010. Sectional rearrangement of arborescent clades of *Croton* (Euphorbiaceae) in South America: Evolution of arillate seeds and a new species, *Croton domatifer*. *Taxon* 59: 1147-1160.
- RIINA, R., D. CARNEIRO-TORRES, J.A. PEIRSON, P.E. BERRY & I. CORDEIRO. 2014. Further Support for the Crotonae Phylogeny: A New Species of *Brasilicroton* (Euphorbiaceae) Based on Morphological, Geographical, and Molecular Evidence. *Systematic Botany* 39: 227-234.
- RUIZ, G., D'AMBROSIO, A. ESCOFFERI, L. PADILLA, R. GUZMAN REYES, A. SILVESTRE, H., & G. VALDES. 1992. *Imagen de Venezuela. Una visión espacial*. Petróleos de Venezuela. Editorial Arte. Caracas. 271 pp.
- SENAKUN, C. & P. CHANTARANOTHAI. 2010. A morphological survey of foliar trichomes of *Croton* L. (Euphorbiaceae) in Thailand. *Thai For Bull (Bot)* 38: 167-172.
- SMITH, B.A. 2002. *A systematic revision of Croton section Cyclostigma (Euphorbiaceae) in Ecuador*. Dissertation, University of California, Davis.
- THIERS, B. Actualizado continuamente. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>
- VAN E.E., B.W., P.E. BERRY, R. RIINA & J.E. GUTIÉRREZ. 2008. Molecular Phylogenetics and Biogeography of the Caribbean-Centered *Croton* Subgenus *Moacroton* (Euphorbiaceae s.s.). *Botanical Review* 74: 132-165.
- VAN E.E., B.W. & BERRY, P.E. 2009. A phylogenetic and taxonomic review of *Croton* (Euphorbiaceae s.s.) on Jamaica including the description of *Croton jamaicensis*, a new species of section *Eluteria*. *Syst. Bot.* 34: 129-140.
- VAN E.E., B.W. & P.E. BERRY. 2010. Typification notes for *Croton* (Euphorbiaceae). *Harvard Pap. Bot.* 15: 73-84.
- VAN EE, B.W., R. RIINA & P.E. BERRY. 2011. A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* 60: 1-33.
- WEBSTER, G.L., M.J. DEL ARCO-AGUILAR & B.A. SMITH. 1996. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 121: 41-57.

Recibido: 26/05/2014

Aceptado: 28/05/2015