



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO (UFRPE)
PRÓ-REITORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO (PRPG)
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE (PPGBio)



KAREN YULIANA SUAREZ CONTENTO

**SISTEMÁTICA E EVOLUÇÃO DE *CROTON* SECT. *LAMPROCROTON*
(EUPHORBIACEAE)**

SYSTEMATICS AND EVOLUTION OF *CROTON* SECT. *LAMPROCROTON* (EUPHORBIACEAE)

Projeto de Tese apresentado ao Programa de Pós-graduação em Biodiversidade (PPGBio/UFRPE) como requisito da disciplina Projeto de Pesquisa II.

NOME ORIENTADOR(A): Prof. Sarah Maria Athiê de Souza

RECIFE

2023

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	4
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....	5
2.1. Taxonomia e histórico da classificação de <i>Croton</i> L. com ênfase na seção <i>LAmprocroton</i>	5
2.2. Estudos EM <i>CROTON</i> SECT. <i>Lamprocroton</i>	7
2.3. Estudos filogenéticos E biogeográficos em <i>Croton</i> L. com ênfase na seção <i>LAmprocroton</i>	8
3. OBJETIVOS.....	10
3.1. Objetivo Geral	10
3.2. Objetivos específicos.....	10
4. HIPÓTESES	11
5. METODOLOGIA.....	11
5.1. Revisão taxonômica e dados de ocorrência.....	11
5.2. Filogenia e biogeografia	12
6. JUSTIFICATIVA / RELEVÂNCIA CIENTÍFICA.....	12
7. RESULTADOS ESPERADOS	13
8. METAS.....	13
9. CRONOGRAMA	13
10. VIABILIDADE DE EXECUÇÃO	14
11. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14

RESUMO

Croton sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax é um grupo sul-americano, com cerca de 40 espécies, concentradas no Sul do Brasil ocorrendo na Mata Atlântica, campos rupestres, campos de altitudes, em áreas do Cerrado, Restingas, Caatinga e Pampa. Análises filogenéticas moleculares revelaram as subseções, *C. subsect. Lamprocroton* e *C. subsect. Argentini*, a distinção destas permanece conflitante e com uma circunscrição muito duvidosa, pois apenas nove das 37 espécies da seção foram incluídas nestas análises, além de ter algumas espécies com posicionamento incerto. Objetiva-se realizar uma revisão taxonômica e um estudo filogenético e biogeográfico de *Croton* sect. *Lamprocroton*. Para a revisão serão realizadas coletas de campo e visitas aos herbários, para a filogenia serão usados marcadores plastidiais e nucleares (ITS e trnL-trnF), a reconstrução será inferida por meio da Máxima Verossimilhança (ML) e Inferência Bayesiana. Para a reconstrução biogeográfica serão testados os modelos de Dispersão-extinção-cladogênese (DEC), análise de dispersão-vicariância por ML, inferência bayesiana da biogeografia histórica por ML. Os resultados deste projeto enriquecerão o conhecimento sobre a taxonomia de *C. sect. Lamprocroton*, permitirão ter um melhor entendimento das relações filogenéticas, testar o monofiletismo da seção e verificar a circunscrição do grupo. Espera-se que o estudo biogeográfico recupere a possível área de ancestralidade e os eventos de diversificação que deram origem à distribuição atual das espécies e, por fim, reconhecer os padrões de distribuição.

PALAVRAS-CHAVE: Crotonoideae, Sistemática, Conservação, Filogenia, Biogeografia, Taxonomia

ABSTRACT

Croton sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax is a South American group, with about 40 species, concentrated in southern Brazil, occurring in the Atlantic Forest, campos rupestres, campos de altitudes, Cerrado, Restingas, Caatinga and Pampa. Molecular phylogenetic analyzes revealed the subsections, *C. subsect. Lamprocroton* and *C. subsect. Argentini*, the distinction of these remains conflicting and with a very dubious circumscription, because only nine of the 37 species in the section were included in these analyses, in addition to having some species with uncertain positioning. The objective is to carry out a taxonomic revision and a phylogenetic and biogeographical study of *Croton* sect. *Lamprocroton*. For the review, field collections and visits to herbaria will be carried out, for phylogeny, plastid and nuclear markers (ITS and trnL-trnF) will be used, the reconstruction will be inferred using Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Inference. For the biogeographical reconstruction, Dispersal-extinction-cladogenesis (DEC) models, dispersion-vicariance analysis by ML and Bayesian inference of historical biogeography by ML will be tested. The results of this project will enrich the knowledge about the taxonomy of *C. sect. Lamprocroton*, will allow to have a better understanding of the phylogenetic relationships, testing the monophyly of the section, and verifying the circumscription of the group. It is expected that the biogeographical study will recover the possible area of ancestry and the diversification events that gave rise to the current distribution of the species and, finally, recognize the distribution patterns.

KEYWORDS: Crotonoideae, Systematics, Conservation, Phylogeny, Biogeography, Taxonomy

1. INTRODUÇÃO

Croton L. com aproximadamente 1.300 espécies é o segundo gênero mais diverso de Euphorbiaceae Juss., pertencente a tribo Crotonae Dumort. e subfamília Crotonoideae Burmeist. (WEBSTER, 1993). O gênero tem origem provável nas Américas, possivelmente América do Sul ou Caribe (BERRY et al., 2005; VAN EE et al., 2008) e, atualmente é registrada distribuição Pantropical sendo a América do Sul, Antilhas e México os mais importantes centros de diversidade para o táxon (BERRY et al., 2005). Para as Américas são registradas mais de 700 espécies, distribuídas em 31 seções (VAN EE et al., 2011), cujos representantes caracterizam-se por serem ervas, arbustos, árvores ou, raramente lianas, com presença de tricomas estrelados a lepidotos, látex incolor ou colorido, folhas senescentes que se tornam alaranjadas antes da deiscência e apresentam glândulas peciolares, e inflorescências longas ou condensadas do tipo tirso, estames curvos no botão floral, corola reduzida ou ausente nas flores pistiladas pelo padrão crotonoide na exina do pólen e as sementes carunculadas. (Webster 1993; Berry et al. 2005; Sá-Haiad, 2008; van Ee et al. 2011).

Croton sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax é um grupo sul-americano, com 37 espécies descritas, cujo principal centro de diversidade encontra-se no Sul do Brasil (LIMA; PIRANI, 2008b; VAN EE et al., 2011) com espécies ocorrendo na Mata Atlântica, podendo ser encontradas também nos campos rupestres, campos de altitudes, em áreas do Cerrado, Restingas, Caatinga e Pampa (FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2020). As espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton* podem ser caracterizadas pelo hábito arbustivo, tricomas lepidotos ou estrelados, folhas eglandulares, flores com menos de 16 estames e estiletos bifidos, tetráfidos a multifidos (LIMA; PIRANI, 2008b; VAN EE; BERRY, 2011). Historicamente, essa seção sofreu algumas modificações em sua circunscrição desde o seu estabelecimento por Müller Argoviensis (1873), contudo, as análises filogenéticas moleculares propostas por van Ee e Berry (2011) redefiniram o conceito para a seção a qual passaria a abrigar representantes com estiletos bifidos, tetráfidos e multifidos e reconheceram duas novas subseções: *C. sect. Lamprocroton* subsect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) B.W. van Ee & P.E. Berry e *C. sect. Lamprocroton* subsect. *Argentini* (Müll. Arg.) B.W. van Ee & P.E. Berry.

Croton sect. *Lamprocroton* subsect. *Lamprocroton* compreende 17 espécies distribuídas na América do Sul dentre as quais a maioria (9) está concentrada no Sul do Brasil (VAN EE et al., 2011), ocorrendo comumente em vegetação aberta de solo arenoso ou rochoso, porém, alguns membros também são registrados em habitats ribeirinhos e pantanosos (LIMA; PIRANI, 2008b; VAN EE; BERRY, 2011). As espécies dessa subseção distinguem-se por possuírem tricomas lepidotos e estiletos bifidos com seis pontas estigmáticas. Enquanto *Croton* sect. *Lamprocroton* subsect. *Argentini* é Sul-Americana com possível centro de diversidade no Sul do Brasil, Uruguai e Argentina (VAN EE et al., 2011), abrangendo 20 espécies que se diferenciam pela presença de tricomas principalmente estrelados e estiletos tetrafidos a multifidos com 12 ou mais estigmas.

Porem, a distinção das duas subseções permanece conflitante, pois não há resolução robusta que suporta essa classificação já que apenas nove das 37 espécies de *C. sect. Lamprocroton* foram amostradas por van Ee e Berry (2011) nas análises filogenéticas moleculares. Além disso, uma nova espécie foi recentemente descrita para o táxon (*Croton longicarpus* A. P. N. Pereira, Caruzo & Riina) (PEREIRA et al., 2017) e o posicionamento

de algumas espécies dentro da seção tem sido apontados como duvidosos (VAN EE; BERRY, 2011; LIMA; PIRANI, 2008a; VITARELLI, 2015). *Croton linearifolius* Müll. Arg. e *C. burchellii* Müll. Arg., por exemplo, que estavam tradicionalmente alocadas na seção *Lamprocroton* emergiram dentro de *C. sect. Pedicelatus* van Ee & P.E. Berry que se configura como grupo-irmão de *C. sect. Lamprocroton* (VAN EE; BERRY, 2011). Adicionalmente, *C. imbricatus* L.R. Lima & Pirani, que foi classificada em *C. sect. Lamprocroton* por Lima e Pirani (2008a), poderia não pertencer a esta seção, tendo em conta que Vitarelli (2015) descobriu nectários peciolares nesta espécie, que não estão presentes em nenhuma das outras espécies da seção além de ser a única espécie com distribuição no nordeste do Brasil. Dessa forma, o posicionamento de algumas das espécies da seção ainda precisam ser testadas com base em uma filogenia molecular abrangente e as características que definem a seção precisam ser revistas.

Neste sentido, é necessária uma revisão taxonômica de *C. sect. Lamprocroton* mais abrangente para dispor dados sobre a morfologia, distribuição geográfica, status de conservação, e resolver problemas nomenclaturais existentes neste grupo. Também é importante a realização de uma filogenia mais representativa para *C. sect. Lamprocroton* incluindo representantes de *C. subsect. Lamprocroton* e *C. subsect. Argentini*, a fim de conseguir-se um melhor entendimento sobre as relações das espécies dentro da seção. Além disso as análises filogenéticas permitirão verificar o monofiletismo de *C. sect. Lamprocroton* e a posição das espécies dentro das subseções, especialmente aquelas espécies que não tem sido incluídas em análises filogenéticas anteriormente, as espécies novas e as duvidosas (ex. *C. imbricatus*). Por último, a realização de um estudo biogeográfico também será útil, para inferir o local de origem destas linhagens e, possivelmente, explicar os padrões de distribuição das espécies.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1. TAXONOMIA E HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DE *CROTON* L. COM ÊNFASE NA SEÇÃO *LAMPROCROTON*

Croton foi descrito por Linnaeus (1753) na obra *Species Plantarum*, agrupando 13 espécies, as quais predominavam no velho mundo, fundamentando-se em caracteres associados a tricomas, forma das folhas e frutos. Para Linnaeus (1754), *Croton* abrangia espécies monóicas com flores unissexuais pentâmeras e diclamídeas, 10–15 estames, nectários com cinco glândulas, corola rudimentar nas flores pistiladas, ovário arredondado com três estiletos bífidos, fruto arredondado, trilobado, trilocular e sementes ovais.

Baillon (1858), foi pioneiro no estabelecimento de categorias infragenéricas para o grupo, dividindo-o em 18 seções, baseando-se principalmente na forma das folhas, tipo de indumento, número de estames, tipo de ramificação dos estiletos, entre outras características. Nesse trabalho, o autor propôs o rebaixamento de alguns gêneros como *Ocalia* Klotzch, *Astraea* Klotzch, *Barhamia* Klotzch, *Geiseleria* Klotzch, *Timandra* Klotzch, entre outros ao nível de seção. Grisebach (1859) apresentou a descrição de 25 espécies de *Croton* pertencentes ao novo mundo, distribuídas em nove seções. Posteriormente, Baillon (1864) no seu trabalho sobre as Euphorbiaceae americanas, incluiu 117 espécies do novo mundo em 16 seções que foram distintas pelos mesmos caracteres utilizados no seu tratamento anterior.

Uma nova classificação infragenérica foi proposta por Müller Argoviensis (1865), onde admitiu apenas dez das seções propostas por Baillon (1864), e sugeriu seis novas seções (*C. sect. Angelandra*, *C. sect. Decalobium*, *C. sect. Decarinium*, *C. sect. Drepadenium*, *C. sect. Heptallon* e *C. sect. Quadrilobus*). Müller Argoviensis (1865) sugeriu a seção *Decarinium* com 12 espécies fundamentando-se no tipo de tricoma (lepidoto ou não) e pelo tipo de ramificação dos estiletos (apenas bífidos ou mais de uma vez bífidos). Müller Argoviensis (1866) recircunscreeu a seção *Decarinium* a qual passaria a incluir 32 espécies divididas em dois grupos informais, baseando-se, especialmente na presença/ausência de tricoma lepidoto.

Na “Flora Brasiliensis”, Müller Argoviensis (1873) reconheceu oito seções, quatro subseções (*C. subsect. Eutropia* Müll. Arg., *C. subsect. Lasiogyne* Müll. Arg., *C. subsect. Cleodora* Müll. Arg., *C. subsect. Podostachys* Müll. Arg.) e oito séries as quais foram consideradas aceitas por décadas. Nesta obra, foram incluídas chaves de identificação para as seções e subseções baseando-se na morfologia das flores e tipo de indumento. Adicionalmente, a seção *Decarinium* contemplava 42 espécies as quais foram divididas em duas séries: *Lamprocroton* (com indumento lepidoto em pelo menos algum de seus órgãos) e *Geiseleria* (com outro tipo de indumento). A série *Lamprocroton* contava com 18 espécies separadas em dois grupos informais, o primeiro com representantes que possuíam cada um dos estiletos divididos duas ou mais vezes e, o segundo, contendo as espécies com estiletos divididos uma única vez. Posteriormente, Pax (1890) elevou a série *Lamprocroton* à categoria de seção dentro de *C. subgen. Decarinium*.

Webster (1993) reconheceu 40 seções e cinco subseções, e incluiu uma chave taxonômica para as seções usando características das glândulas nas folhas, tipo de indumento, número de ramificações do estilete e número de estames. Esse autor também reavaliou a circunscrição de *Croton sect. Lamprocroton* incluindo 20-30 espécies sul-americanas contendo espécies com estiletos bífidos, folhas sem glândulas e indumento lepidoto. Berry et al., (2005) realizaram o primeiro trabalho filogenético para *Croton* e a tribo Crotoneae incluindo 78 espécies de 29 seções e usando marcadores nucleares e do cloroplasto. Nos resultados, *Croton* foi recuperado como monofilético depois da exclusão de *Astraea* Klotzsch que teve sua identidade genérica revalidada. Berry et al. (2005) não amostrou espécies de *C. sect. Lamprocroton*, porém *Croton alabamensis* E.A. Smith espécie apontada como pertencente a seção, emergiu no clado mais basal junto com *Moacroton*. Esse resultado poderia levar a uma interpretação errônea de que a seção *Lamprocroton* é a mais basal do gênero *Croton*, porém *C. alabamensis* parece ter sido incluída na seção equivocadamente por Webster (1993).

Lima e Pirani (2008a) publicaram três novas espécies para o gênero (*Croton imbricatus* L. R. Lima & Pirani, *C. muellerianus* L. R. Lima e *C. pygmaeus* L. R. Lima) as quais foram incluídas em *Croton sect. Lamprocroton* tendo em conta o hábito, indumento, as inflorescências e os estiletos bífidos. Os mesmos autores (LIMA; PIRANI, 2008b) realizaram uma revisão taxonômica de *Croton sect. Lamprocroton* na qual retomaram o conceito de Müller (1873) ao incluir espécies com estiletos bífidos e multifidos e reconheceram 26 espécies que ocorrem desde o Sudeste e Sul do Brasil até o sul da América do Sul (Uruguai e Argentina). Os últimos autores também excluíram quatro espécies da seção: *Croton alabamensis*, *Croton isabelli* Baill., *Croton myricifolius* Griseb., e *Croton rosmarinoides* Millsp. porque não mostravam as características morfológicas que são diagnósticos da seção e listaram mais três espécies com posição duvidosa (*Croton catamarcensis* Ahumada,

Croton constrictus Baill., *Croton laurelyanus* Ahumada e *Croton microstachys* Baill.). Van Ee e Berry (2011) nas análises moleculares reconheceram duas novas subseções, *C. subsect. Lamprocroton* incluindo 17 espécies com estilete bífidos e *C. subsect. Argentini* incluindo 10 espécies com estiletos múltiplos. Finalmente, van Ee et al., (2011) na sua revisão filogenética para o gênero aumentou a circunscrição de *C. subsect. Argentini* para 20 espécies e manteve as mesmas 17 espécies em *C. subsect. Lamprocroton*. Recentemente, Pereira et al., (2017) descreveram e ilustraram uma nova espécie *Croton longicarpus* A. P. N. Pereira, Caruzo & Riina. para o sul do Brasil. E baseados em dados morfológicos a espécie foi inserida em *Croton sect. Lamprocroton* devido à presença de tricomas lepidotos, folhas sem glândulas peciulares e estiletos bífidos (com seis pontas terminais) e em *C. subsect. Lamprocroton* por causa de seu indumento lepidoto e ramificação do estilete com seis pontas terminais.

2.2. ESTUDOS EM *CROTON* SECT. *LAMPROCROTON*

Croton sect. Lamprocroton tem sido incluída em diversos estudos que analisaram algumas características da seção. Para exemplificar, Lima et al., (2007) estudaram a morfologia do grão de pólen na seção e suas implicações taxonômicas incluindo amostras de herbário de 22 espécies. Segundo esses autores, os grãos de pólen da seção teriam tamanho médio a grande, formatos esféricos, apolares, inaperturados, e a ornamentação da exina com padrão *Croton*, o qual é caracterizado por unidades compostas de 5-8 subunidades agregadas ou esparsamente distribuídas, com báculos livres em seu interior. Dentre as 22 espécies incluídas neste estudo como sendo parte de *Croton sect. Lamprocroton*, na atualidade, apenas 15 pertencem de fato à *Lamprocroton*, três delas estão alocadas em *Croton* subseção *Argentini*, duas pertencem à *C. seção Pedicellati* van Ee & P. E. Berry e outras duas estão compreendidas na seção *Adenophylli*.

Feliu (2011) analisou os terpenóides presentes nas folhas e caules de 10 espécies de *Croton sect. Lamprocroton*. Como resultado, foram identificados 44 compostos de óleos voláteis e foi feita a descrição química inédita de cada uma delas. Das espécies tratadas neste trabalho, na atualidade, duas pertencem a *C. subsect. Argentini*, sete pertencem a *C. subsect. Lamprocroton*. Vitarelli et al., (2015) analisaram a anatomia foliar de 11 espécies inseridas em *C. subsect. Lamprocroton*. Os autores avaliaram cinco tipos de estruturas secretoras com distribuição e morfologia variadas: laticíferos, coléteres, nectários extraflorais, idioblastos secretores e tricomas secretores. Foi verificado que, em *C. subsect. Lamprocroton* os laticíferos articulados são não ramificados, que os coléteres foliares são comumente presentes e dispostos predominantemente nas margens foliares, próximos às terminações das nervuras, com exceção de *C. muellerianus* L.R. Lima que não possui esse caráter. Adicionalmente, foi observado que os nectários extraflorais estão ausentes nos representantes da seção *Lamprocroton*, com exceção de *C. imbricatus*. Os idioblastos secretores em *C. subsect. Lamprocroton* estão presentes na maioria das espécies, com exceção de *C. splendidus* Mart. ex Colla e *C. Pygmaeus* L.R. Lima. Tricomas secretores são característicos das espécies da seção *Lamprocroton*, porém ausentes em *C. imbricatus*. A presença de nectários extraflorais e a ausência de tricomas secretores em *C. imbricatus* coloca em dúvida a classificação desta espécie dentro da seção.

Estudos específicos e de grande abrangência para a seção são escassos, já que as espécies deste grupo têm sido incluídas em trabalhos locais e que envolvem o gênero como um todo ou, até mesmo, categorias

superiores como a tribo, como é o caso da sinopse para *Crotoneae* Dumort conduzida por Caruzo e Cordeiro (2007) no estado de São Paulo. Neste trabalho foram tratadas 37 espécies das quais quatro (*Croton ceanothifolius* Baill., *Croton dichrous* Müll. Arg., *Croton erythroxyloides* Baill., *Croton serpyllifolius* Baill.) pertencem a *C. sect. Lamprocroton*. Pereira et al., (2022) fizeram um Checklist de *Croton* no Paraná incluindo 41 espécies, das quais nove (*C. ceanothifolius*, *C. chamaepitys* Baillon, *C. muellerianus* L.R. Lima, *C. myrianthus* Müll. Arg., *C. longicarpus* A.P.N. Pereira, Caruzo & Riina, *C. pycnocephalus* Baill., Mart., *C. Serpyllifolius*, *C. splendidus* Martius ex Colla, *C. uruguayensis* Baillon) pertencem a *C. sect. Lamprocroton*.

2.3. ESTUDOS FILOGENÉTICOS E BIOGEOGRÁFICOS EM *CROTON* L. COM ÊNFASE NA SEÇÃO *LAMPROCROTON*

Estudos filogenéticos envolvendo *Croton* e algumas de suas categorias infragenéricas remontam ao início da primeira década dos anos 2000 e, até o momento, é um dos grupos mais estudados da família com essa abordagem. Considerando o quantitativo de representantes incluídos em *Croton*, a maioria dos trabalhos enfocam algumas das seções ou subseções especificamente, ou até mesmo alguns complexos de espécies (VAN EE et al., 2008; RIINA et al., 2009; MASA-IRANZO et al., 2021; SUZAKI, 2011). Entretanto, muitas lacunas permanecem, especialmente no que diz respeito às seções que abrigam, em sua maioria, espécies do novo mundo (Van Ee et al., 2011). Berry et al., (2005) foram pioneiros ao publicar a primeira filogenia amostrando quase 80 espécies de *Croton* com base nas regiões do ITS e TrnL-F e por revelar a artificialidade deste gênero. O monofiletismo foi recuperado através da exclusão de *Astraea* Klotzsch o qual teve sua identidade genérica revalidada. As espécies de *Croton* emergiram em três principais clados, sendo um deles constituído apenas por espécies do Novo Mundo e representado pelas seções *Cyclostigma*, *Cascarilla* e *Velamea* sensu Webster (1993). O outro agrupamento restringiu-se às espécies do Velho Mundo o qual emergiu como irmão de um clado abrangente por incluir pelo menos 13 das seções propostas por Webster (1993) e que também constitui um clado geográfico já que abrange apenas espécies do Novo Mundo.

Van Ee et al., (2006) analisaram o complexo *C. alabamensis* (incluindo: *C. alabamensis* var. *texensis* e *C. alabamensis* var. *alabamensis*) em uma perspectiva filogenética e biogeográfica usando as regiões do ITS e trnL-trnF. Esta espécie estava alocada em *C. sect. Lamprocroton* sensu Webster (1993) considerando a presença de tricomas lepidotos, folhas eglandulares e a presença de pétalas nas flores pistiladas. Contudo, *C. alabamensis* emergiu sozinho em um longo ramo irmão de *C. sect. Corylocroton* e de *Moacroton* (gênero monotípico e endêmico de Cuba). Do ponto de vista morfológico, esse posicionamento pode ser justificado pela existência de estigmas simples e atípicos nessa seção e pela presença de um par de glândulas rudimentares encontrados nas folhas jovens, posicionados na base da lâmina foliar e que ficam escondidos pelos tricomas peltados (VAN EE et al., 2006). Este estudo também revelou, através da análise do relógio molecular, que *C. alabamensis* divergiu a partir de seus parentes mais próximos da seção *Corylocroton* por volta de 41 milhões de anos atrás enquanto as variedades de *C. alabamensis* (*C. alabamensis* var. *texensis* e *C. alabamensis* var. *alabamensis*) remontariam a algum momento mais recente durante o Quaternário.

O estudo filogenético mais inclusivo e abrangente para *Croton* incluindo as espécies do Novo Mundo foi conduzido por van Ee et al., (2011). Os autores aceitaram as 31 seções previamente descritas e propuseram

outras dez novas seções para ciência, também propuseram a divisão do gênero em quatro subgêneros (*Croton* subgen. *Croton*, *Croton* subgen. *Quadrilobi* (Müll. Arg.) Pax in Engl. & Prantl, *Croton* subgen. *Adenophylli* (Griseb.) Riina e *Croton* subgen. *Geiseleria* A. Gray. O subgênero *Croton* contempla as espécies exclusivas do velho mundo, o subgênero *Quadrilobi* abrange as espécies arbóreas e arbustivas de grande porte e com estiletos bífidos com três ou seis pontas estigmáticas. No caso do gênero *Adenophylli* foi proposta a subdivisão em seções, dentre as quais as duas maiores, *C. sect. Cyclostigma* Griseb compreende representantes arbóreos e *C. sect. Adenophylli* Griseb. incluiria as espécies arbustivas. Finalmente, o gênero *Geiseleria*, também dividido em seções, abrangeria 405 espécies acomodadas em 20 seções.

Van Ee e Berry (2011), demonstraram que *Croton sect. Lamprocroton* surgiu como grupo irmão de *C. sect. Pedicellati* e outros dois clados irmãos foram recuperados dentro da seção: *C. sect. Croton* subsect. *Lamprocroton* compreendendo 17 espécies e *C. sect. Lamprocroton* subsect. *Argentini* com 20 espécies. Contudo, a amostragem deste estudo incluiu somente nove das 37 espécies da seção (VAN EE; BERRY, 2011). Portanto, a classificação das espécies posicionadas nessa seção devem ser verificadas por meio de análises filogenéticas mais abrangentes. Além disso, van Ee & Berry (2011) admitiram que a circunscrição da seção é muito duvidosa já que *C. linearifolius* Müll. Arg. e *C. burchellii* Müll. Arg., que estavam alocadas em *C. sect. Lamprocroton* foram transferidas para *C. sect. Pedicellati*.

Caruzo et al., (2011) elucidaram a circunscrição de *C. sect. Cleodora* ao recuperá-la como monofilética e propuseram a subdivisão da mesma em duas subseções. *Croton* subsect. *Sphaerogyni* Caruzo englobava as espécies com sépalas pistiladas com estivação quincuncial, livres ou unidas na base, geralmente carnosas na base e com disco geralmente segmentado. Enquanto, *Croton* subsect. *Spruceani* Caruzo reunia os membros com sépalas pistiladas com estivação imbricada, usualmente unidas até a metade do seu comprimento, sem carnosidade na base e com disco íntegro. Posteriormente, Masa-Iranzo et al., (2021) propuseram uma reconstrução filogenética mais completa de *Croton sect. Cleodora* com base nas sequências nucleares do ITS e cinco regiões plastidiais (rps16, trnH-psbA, trnL-F, trnT-L and ycf1) e estimaram os tempos de divergência bem como reconstruíram os clados ancestrais usando métodos bayesianos. Esses autores revelaram o monofilismo da seção com as mesmas subseções propostas por Caruzo et al., (2011) e incluíram oito espécies sendo duas delas alocadas em *Croton* subsect. *Sphaerogyni* e seis em *Croton* subsect. *Spruceani*. As análises biogeográficas sugerem que a seção se originou na região amazônica, de onde se dispersou para outras regiões florestais neotropicais, incluindo a Mata Atlântica.

Haber et al., (2017) estudaram a história evolutiva de *Croton* na região ocidental do Oceano Índico (WIOR), a qual inclui Madagascar, as Ilhas Comoro e as Ilhas Mascarenhas, usando as regiões matK, trnH-psbA and trnL-F. Os resultados mostram suporte geral para uma única origem de *Croton* em Madagascar seguido por uma extensa radiação em quase todos os habitats de Madagascar, uma ou mais dispersões para as Ilhas Comoro e uma única dispersão para as Ilhas Mascarenhas. Riina et al., (2021) realizaram uma filogenia de *Croton sect. Geiseleria* (A. Gray) Baill. usando a região ITS nuclear e trnL-F do cloroplasto para 83 espécies. Como resultado descreveram sete novas espécies e reconheceram quatro subseções: *C. sect. Geiseleria* subsect. *Brasilienses* B. W. van Ee & P. E. Berry, *C. sect. Geiseleria* subsect. *Geiseleria* (A. Gray) B. W. van Ee & P. E.

Berry, *C. sect. Geiseleria* subsect. *Podostachys* (Klotzsch) Müll. Arg., e *C. sect. Geiseleria* subsect. *Ocalia* (Klotzsch) B. W. van Ee & P. E. Berry.

Os estudos biogeográficos incluindo *Croton* sect. *Lamprocroton* ainda são escassos. Destacam-se o de Suzaki (2011) que analisou a filogenia e biogeografia do complexo *Croton pallidulus* Baill. incluindo oito espécies e usando sequências de ITS e duas regiões do cloroplasto (trnL-F e rps 16). Os resultados mostraram que o complexo forma uma politomia e que a área de distribuição ancestral do grupo é ampla localizando-se entre Minas Gerais e Santa Catarina. Vitarelli (2013) estudou as relações filogenéticas entre as espécies de *C. sect. Lamprocroton* subsect. *Lamprocroton* e reconstruíram os estados ancestrais dos principais caracteres diagnósticos, considerando regiões do genoma nuclear (ITS) e plastidial (*TrnL-TrnF*) e de dados anatômicos. Como resultado evidenciaram que a presença de tricomas secretores na face abaxial das folhas é uma sinapomorfia da seção *Lamprocroton*, e que a seção evoluiu a partir de linhagens de *Croton* que não possuíam nectários extraflorais (NEF'S), estrutura não observada na seção. É importante ressaltar que os estudos realizados incluíram apenas uma parte das espécies pertencentes a *Croton* subsect. *Lamprocroton*, e nenhuma espécie da subseção *Argentini*.

As espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton* ocorrem na Mata Atlântica (FLORA E FUNGA DO BRASIL, 2020), que é uma das maiores florestas tropicais úmidas do mundo (RIBEIRO et al., 2009), sua distribuição abrange desde o norte do Rio Grande do Norte ao sul do Rio Grande do Sul, por toda costa do Brasil, se estendendo por centenas de quilômetros continente adentro (REZENDE et al., 2018). A Mata Atlântica é uma das regiões biogeográficas mais bem definidas da América do Sul, do ponto de vista continental, encontra-se isolada de qualquer outra formação vegetal florestal da América do Sul pelas formações abertas: Cerrado, Caatinga, Pampa e Chaco (MYERS et al., 2000; SILVA; CASTELLETTI, 2004). Devido a esse isolamento, o bioma se configura como um *hotspot* de biodiversidade, apresentando uma biota única e uma diversidade de gêneros e espécies endêmicas (SCARANO; CEOTTO, 2015; REZENDE et al., 2018). Além disso, a teoria das transições evolutivas entre biomas também pode ser importante para explicar o surgimento desta diversidade de espécies em áreas de transição com este bioma (DONOGHUE; EDWARDS, 2014), onde essas transições ocorrem normalmente de florestas tropicais para biomas sazonalmente secos (ZIZKA et al., 2020).

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GERAL

Realizar a revisão taxonômica, filogenia e reconstrução biogeográfica de *Croton* sect. *Lamprocroton*.

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Elaborar uma revisão taxonômica para *C. sect. Lamprocroton*;
- Mapear a distribuição geográfica e avaliar o estado de conservação das espécies de *C. sect. Lamprocroton*;
- Identificar, descrever e criar uma chave de identificação das espécies de *C. sect. Lamprocroton*;
- Ilustrar as espécies estudadas de *C. sect. Lamprocroton*;
- Testar o monofiletismo de *C. sect. Lamprocroton* e das subseções *Lamprocroton* e *Argentini*;

- Inferir local de origem, tempos de divergência e padrões de colonização e dispersão ao longo da história evolutiva *C. sect. Lamprocroton* por meio de uma análise biogeográfica.

4. HIPÓTESES

- *Croton sect. Lamprocroton* é monofilética e consiste em duas linhagens principais.
- O número de espécies de *Croton sect. Lamprocroton* está subestimado.
- *Croton sect. Lamprocroton* teve origem na Mata Atlântica com posterior dispersão para outros biomas sazonalmente secos.
- Com base em evidências micromorfológicas, *C. imbricatus* provavelmente não pertence à seção *Lamprocroton* e pode representar uma nova seção/clado no gênero ou pertencer a uma seção diferente

5. METODOLOGIA

5.1. REVISÃO TAXONÔMICA E DADOS DE OCORRÊNCIA

A análise morfológica será realizada com base nos espécimes e coleções-tipos depositados nos herbários que, segundo levantamento prévio, possuem a maior quantidade de coletas do grupo de estudo (MBM, ICN, SP, HAS, PACA, SPF, BHCN, HBR, UEC, UPCB, FLOR, HCF, EFC, R, HUCP, ESA, SPSF, VIC, CESJ, FURB, FUEL, HUEFS, MPUC, OUPR, HB, IAN, HFC). Também foram incluídos na lista os herbários das regiões de maior ocorrência das espécies e herbários internacionais, pois há grandes chances de existirem espécimes do grupo sem identificação (HACAM, CGMS, HUCS, HUEM, PEL, CRI, CPAP, CORD, MA, CSIC, HBG).

Serão realizadas coletas de acordo com as técnicas usuais em taxonomia vegetal (Mori et al., 1989) em diferentes tipos vegetacionais do país, em áreas subamostradas e na região sul onde está registrado a maioria de espécies pertencentes a *C. sect. Lamprocroton*. A seleção de algumas localidades a serem visitadas poderá ser baseada nos registros de ocorrência encontrados nos rótulos das exsicatas e em tratamentos taxonômicos. Cada coleta será georreferenciada e as informações levantadas (ex. porte, coloração das peças florais, fenologia) serão anotadas em caderneta de campo. Amostras de flores e frutos, quando possível, serão fixadas em álcool a 70% para auxiliar no estudo morfológico comparativo e nas ilustrações dos táxons. Folhas serão devidamente coletadas e estocadas em sílica gel para posterior extração de DNA. Os exemplares coletados serão herborizados e posteriormente incorporados ao acervo do herbário Professor Vasconcelos Sobrinho (PEUFR) e duplicatas serão enviadas para MBM, SP e HUEFS.

As descrições das espécies serão realizadas a partir da observação dos indivíduos em campo e a partir das coleções de herbário e as terminologias adotadas serão baseadas em Simpson (2010), Webster et al., (1996) e Harris & Harris (2001). Os dados referentes ao hábito, habitat, fenologia, nomes populares e ocorrência das espécies serão compilados a partir das coletas em campo, informações das etiquetas e bancos de dados online como SpeciesLink (www.specieslink.net), Re flora Virtual Herbarium e Global Biodiversity Information Facility (www.gbif.org). Os mapas de distribuição serão produzidos no software Quantum GIS 3.8 (QGIS, 2020). O estado de conservação atual dos táxons será inferido com base no critério “B” proposto pela Lista Vermelha da União Internacional para a Conservação (IUCN), versão 13 (IUCN, 2017). Com base nesse critério, os táxons

serão avaliados para os valores de “Extensão de ocorrência” (EOO) e “Área de ocupação” (AOO) com o uso da ferramenta GeoCAT (BACHMAN *et al.*, 2011).

5.2. FILOGENIA E BIOGEOGRAFIA

O DNA será extraído de folhas secas acondicionadas em sílica gel ou dos espécimes depositados nos herbários. As amplificações serão realizadas via PCR, usando primers específicos. Serão amplificadas as regiões plastidiais e nucleares (ITS e *trnL-F*), baseando-se na literatura para *Croton* (BERRY *et al.*, 2005; VAN EE *et al.*, 2011). As sequências serão editadas em UGENE ou GENEIOUS e alinhadas em MAFFT (KATOH & STANDLEY, 2013). As análises filogenéticas serão inferidas usando Inferência Bayesiana em MrBayes v. 3.1.2. A análise incluirá táxons intimamente relacionados à seção *Lamprocroton*, como espécies da seção *Pedicellati* van Ee & P.E.Berry. O grupo externo será composto por representantes de todos os subgêneros de *Croton*.

A datação molecular será realizada no BEAST (DRUMMOND *et al.*, 2012) utilizando pontos de calibração indireta do mais recente cronograma de *Croton* (ARÉVALO *et al.*, 2017). A reconstrução da área ancestral será conduzida usando o modelo DEC (Dispersal Extinction Cladogenesis) (REE & SMITH 2008) conforme implementado em RevBayes (HÖHNA *et al.*, 2016) e seguindo a abordagem em Masa-Iranzo *et al.* (2021). As áreas geográficas operacionais serão definidas com base na distribuição atual da seção de estudo, na história paleogeográfica da América do Sul e na congruência biogeográfica com outras linhagens de plantas de história e distribuição semelhantes. As análises filogenéticas e biogeográficas serão realizadas no Conselho Superior de Investigações Científicas (CSIC) em Madrid - Espanha, com a colaboração pré-estabelecida da Dr^a. Ricarda Riina.

6. JUSTIFICATIVA / RELEVÂNCIA CIENTÍFICA

Croton abrange um grande número de espécies economicamente, culturalmente e socialmente importantes além de ser um dos maiores gêneros de Euphorbiaceae e um dos mais representados no Brasil em todas as regiões e domínios fitogeográficos. Por essa razão, é um dos grupos mais estudados da família. Contudo, a complexidade taxonômica, morfológica e nomenclatural implica em inúmeros problemas de identificação nos herbários, dificuldades na delimitação das espécies bem como de algumas de suas categorias infragênicas. Com a realização desta proposta prevemos conhecer melhor a *Croton* sect. *Lamprocroton* e fornecer subsídios para melhorar o conhecimento do gênero no Brasil, bem como entender a delimitação das espécies das subseções e aprimorar o conceito de *Croton* sect. *Lamprocroton* e, até mesmo, propor alterações em sua circunscrição com a resolução dos problemas nomenclaturais e, possíveis novas espécies descobertas. Além de atualizar o conhecimento sobre a distribuição geográfica e fazer inferências sobre a conservação de suas espécies. Acreditamos que levantamentos intensivos abordando diferentes áreas ainda não exploradas no país, irão revelar um número bem maior de espécies além de novos táxons para a ciência. Nesse contexto, os resultados produzidos contribuirão para ampliar a base de dados sobre a diversidade do gênero como um todo no país proporcionando aporte a outras linhas de pesquisa e expansão de conhecimento para o estabelecimento de políticas públicas de conservação para o grupo e ambiente onde ocorrem. A filogenia incluirá um maior número de espécies e abrangerá a diversidade morfológica e de distribuição geográfica da seção, o que provavelmente resultará num melhor entendimento das relações filogenéticas do grupo, além de testar o

monofiletismo da seção e verificar a circunscrição do grupo. Espera-se que o estudo biogeográfico recupere a possível área de ancestralidade e os eventos de diversificação que deram origem à distribuição atual das espécies e, por fim, reconhecer os padrões de distribuição.

7. RESULTADOS ESPERADOS

Com os resultados deste projeto pretende-se enriquecer o conhecimento sobre a taxonomia da seção *Lamprocroton*, propor uma circunscrição consistente, esclarecer as relações intraespecíficas e apresentar propostas para resolver problemas nomenclaturais. Além de indicar novas características para a circunscrição da seção, bem como testar se são potenciais sinapomorfias. Também serão enriquecidas as coleções botânicas e proporcionaremos uma identificação confiável das coleções depositadas nos herbários. Espera-se produzir descrições morfológicas, ilustrações com características diagnósticas, comentários taxonômicos e mapas com a distribuição geográfica das espécies de *C. seção Lamprocroton*; assim como o estabelecimento do status de conservação das espécies o que ajudará no estabelecimento de políticas públicas de conservação para o grupo e ambiente onde as espécies ocorrem. Como produtos da tese, espera-se a publicação de no mínimo três artigos: a) Revisão taxonômica de *Croton* seção *Lamprocroton* (Plants Systematic and Evolution, Qualis A4), b) Filogenia de *Croton* sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) (Taxon, Qualis A3), c) Biogeografia de *Croton* sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) (Journal of Biogeography, Qualis A1). Como atividade de inserção social será prevista a participação no dia da ciência em feiras de conhecimento para alunos de ensino médio e a comunidade em geral, onde será feita uma socialização do trabalho e serão entregues folders com imagens das espécies.

8. METAS

- Revisar cerca de 40 nomes envolvidos com a seção até o primeiro trimestre de 2024;
- Resolver problemas nomenclaturais dentro das espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton*;
- Descrever e ilustrar as cerca de 37 espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton* até o último trimestre de 2025;
- Criar mapas de distribuição para espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton* até o último trimestre de 2025;
- Estimar o status de conservação para as cerca de 37 espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton* até o segundo trimestre de 2025;
- Extrair, sequenciar e amplificar as regiões alvo de DNA de pelo menos 26 espécies que não possuem dados no GenBank até o terceiro trimestre de 2026;

9. CRONOGRAMA

Atividades	2023				2024				2025				2026				2027	
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	
Obtenção de créditos	x	x	x	x	x	x	x	x										
Revisão Bibliográfica	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
Revisão nomenclatural das espécies	x	x	x	x	x	x	x											
Coletas de campo e visitas a herbários		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x							
Identificação, descrição e ilustração dos táxons			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x						
Estágio sanduíche em Madrid, Espanha (CSIC)												x	x					
Extração, amplificação e sequenciamento									x	x	x	x						

Análises filogenéticas e biogeográficas											X	X	X	X	X	X		
Redação da Tese	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Qualificação e Defesa												X						X

10. VIABILIDADE DE EXECUÇÃO

O projeto de pesquisa aqui proposto será desenvolvido nas dependências da Universidade Federal Rural de Pernambuco (UFRPE). As análises morfológicas serão realizadas, no Laboratório de Taxonomia Vegetal (LATAV) do Departamento de Biologia que conta com a infraestrutura básica necessária ao desenvolvimento do projeto. Além do LATAV, o herbário Professor Vasconcelos Sobrinho (PEUFR) também será um espaço em que parte das análises morfológicas e recebimento de materiais de outros acervos serão recebidos e estudados. Além disso, ilustradores científicos produzirão pranchas com detalhes das estruturas morfológicas (vegetativas e reprodutivas) das amostras vegetais e, portanto, colaborarão no âmbito desse projeto. O projeto conta com a colaboração pré-estabelecida da Dr^a. Ricarda Riina, especialista no grupo. E as análises filogenéticas e biogeográficas serão realizadas no Conselho Superior de Investigações Científicas (CSIC) em Madrid – Espanha onde a Dra. Riina é lotada. Este projeto conta com o apoio financeiro proveniente da bolsa de doutorado concedida pela Capes, e dois projetos com recursos financeiros aprovados pela orientadora (FACEPE/APQ-0995-2.03/21) e (CNPq – APQ 405265/2021-2)

11. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ARÉVALO R. *et al.* Force of habit: shrubs, trees and contingent evolution of wood anatomical diversity using *Croton* (Euphorbiaceae) as a model system. **Annals of Botany**, v. 119, p. 563–579. 2017.

BACHMAN, S. *et al.* Supporting red list threat assessments with GeoCAT: Geospatial conservation assessment tool. **ZooKeys**, v. 150, p. 117-126. 2011.

BAILLON, H.E. **Étude générale du groupe des Euphorbiacées**. Librairie de Victor Masson et fils, Paris. p. 684. 1858.

BAILLON, H.E. Species Euphorbiacearum. Euphorbiacées Américaines. Première partie: Amérique austro-orientale. **Adansonia** v. 4, p. 257–377. 1864.

BERRY, P. E. *et al.* 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** v. 92, p. 1520–1534. 2005.

CARUZO, M. B. R.; CORDEIRO, I. Sinopse da tribo Crotonae Dumort.(Euphorbiaceae ss) no Estado de São Paulo, Brasil. **Hoehnea**, v. 34, p. 571-585. 2007.

CARUZO, M.B.R. *et al.* Molecular phylogenetics and character evolution of the “sacaca” clade: novel relationships of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 60, n. 2, p. 193–206. 2011.

DONOGHUE, M. J.; EDWARDS, E. J. Biome shifts and niche evolution in plants. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 45, n. 1, p. 547-572. 2014.

DRUMMOND A. *et al.* Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular Biology and Evolution**, v. 29, p. 1969–1973. 2012

FLORA E FUNGA DO BRASIL Jardim Botânico do Rio de Janeiro 2020. Croton in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB17497>>. Acesso em: 16 jun. 2023.

FELIU, D. A. **Análise de terpenóides de espécies de *Croton* sect. *Lamprocroton* (Mull. Arg.) Pax (Euphorbiaceae)**. Dissertação (Mestre em Ciências Biológicas) – Instituto de biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

GRISEBACH, A. H. R. **Flora of the British West Indian Islands**. London: Reeve & Co. 1859

HABER, E. A. *et al.* Phylogenetic relationships of a major diversification of *Croton* (Euphorbiaceae) in the western Indian Ocean region. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 183, n. 4, p. 532-544. 2017.

HARRIS J. G.; HARRIS M. W. Plant Identification Terminology: an illustrated glossary. **Spring Lake Publishing**. Spring Lake. 2001.

HÖHNA S. *et al.* RevBayes: Bayesian phylogenetic inference using graphical models and an interactive model-specification language. **Systematic Botany**, v. 65, p. 726–736. 2016.

IUCN. **Guidelines for using the IUCN Red List Categories and criteria**, Version 13, 2017. Disponível em: /www.iucnredlist.org. Acesso em: 10 janeiro 2023.

KATO H. K.; STANDLEY D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, v 30 n.4, p 772–780. 2013.

LIMA, L. R. *et al.* Pollen morphology of *Croton* sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax (Euphorbiaceae) and its taxonomic implications. **Nordic Journal of Botany**, v. 25, n. 3.4, p. 206-216. 2007.

LIMA, L. R.; PIRANI, J. R. Three new species of *Croton* (Euphorbiaceae) from Brazil. **Kew Bulletin**, v. 63 n. 1, p. 121-129. 2008a.

LIMA, L. R.; PIRANI, J. R. Revisão taxonômica de *Croton* sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax (Euphorbiaceae ss). **Biota Neotropica**, v. 8, p. 177-231, 2008b.

LINNAEUS, C. *Genera Plantarum*. New York: Wheldon & Whesley, v. 2. n. 48. p. 416–487. 1754

LINNAEUS, C. *Species Plantarum*. Stockholm: Facsimile, London, Adland & Son., v. 1, p. 1007. 1753

MASA-IRANZO, I. *et al.* Skipping the dry diagonal: Spatio-temporal evolution of *Croton* section *Cleodora* (Euphorbiaceae) in the Neotropics. **Botanical Journal of the Linnean Society**. v. 197, n. 1, p. 61-84, 2021.

MORI, S. A. *et al.* **Manual de Manejo do Herbário Fanerogâmico**. Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus, Bahia, n. 2, p. 10. 1989.

MÜLLER, J. Croton. in: Martius, C.F.P. von, **Flora Brasiliensis**, Munich, Vienna & Leipzig. v. 11, n. 2, p. 81–274 1873

MÜLLER, J. Euphorbiaceae. In A. de Candolle [ed.], *Prodromus sytematis naturalis regni vegetabilis*, vol. 15, 189–1261. 1866.

MÜLLER, J. Euphorbiaceae. Vorläufige Mittheilungen aus dem für De Candolle's Prodromus bestimmten Manuscript über diese Familie. **Linnaea**, v. 34, p. 1–224. 1865.

MYERS, N. *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853–858. 2000.

PAX, F. Crotonae. Pp. 36 – 41 in *Die Natürlichen Pflanzenfamilien 3 (5)*, eds. H. G. A. Engler and K. A. E. Prantl. Leipzig. 1890.

PEREIRA, A.P.N.; RIINA, R.; CARUZO, M.B.R. A new species of *Croton* section *Lamprocroton* (Euphorbiaceae) from southern Brazil. **Systematic Botany**, v. 42, n. 4, p. 830-834, 2017.

PEREIRA, A.P.N.; RIINA, R.; CARUZO, M.B.R. *Croton* (Euphorbiaceae) of the Brazilian state of Paraná: an annotated checklist, species distribution, and identification key. **Phytotaxa**, v. 570, n. 3, p. 231-274, 2022.

REE R.H., SMITH S.A. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. **Systematic Botany**, v. 57, p. 4-14. 2008.

REZENDE, C. L. *et al.*, From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. **Perspectives in ecology and conservation**, v. 16, n. 4, p. 208-214, 2018.

RIBEIRO, M. C., *et al.*, The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141-1153, 2009.

RIINA, R., P. E. BERRY & B. W. VAN EE. Molecular phylogenetics of the dragon's blood *Croton* section *Cyclostigma* (Euphorbiaceae): A polyphyletic assemblage unraveled. **Systematic Botany**, v. 34, n. 2, p. 360-374, 2009.

RIINA, R., *et al.*, The Neotropical *Croton* sect. *Geiseleria* (Euphorbiaceae): classification update, phylogenetic framework, and seven new species from South America. **Annals of the Missouri Botanical Garden** v. 106, n. 1, p. 111-166, 2021.

SÁ-HAIAD, B. **Subsídios estruturais à taxonomia de Croton L., Brasiliocroton P. Berry & I. Cordeiro e Astraea Klotzsch (Euphorbiaceae s.s., Malpighiales)**. Ph.D. Thesis, Botany. Museu Nacional, Univ. Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brazil. 2008.

SCARANO, F. R.; CEOTTO, P. Brazilian Atlantic Forest: impact, vulnerability, and adaptation to climate change. **Biodiversity and Conservation**, v. 24, n. 9, p. 2319-2331, 2015.

SILVA, J. M. C.; CASTELLETTI, C. H. Areas of endemism for passerine birds in the Atlantic Forest, South America. **Global Ecology and Biogeography**, v. 13, n. 1, p. 85-92, 2004.

SIMPSON, M. G. Plant systematics: an overview. In: **Plant systematics**, Academic, 2010.

SUZAKI, V. J. **Filogenia e biogeografia do complexo *Croton pallidulus* (Euphorbiaceae), inferidas por sequências de DNA e marcadores AFLP**. Dissertação (Mestre em Ciências Biológicas) – Instituto de biociências. Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

VAN EE, B. W. *et al.* Phylogeny and biogeography of *Croton alabamensis* (Euphorbiaceae), a rare shrub from Texas and Alabama, using DNA sequence and AFLP data. **Molecular Ecology**, v. 15, n. 10, p. 2735-2751, 2006.

VAN EE B. W, BERRY P. E. *Croton* Section *Pedicellati* (Euphorbiaceae), a Novel New World Group, and a New Subsectional Classification of *Croton* Section *Lamprocroton*. **Systematic Botany**, v. 36, n. 1, p. 88-98, 2011.

VAN EE, B. W. *et al.* Molecular phylogenetics and biogeography of the Caribbean-centered *Croton* subgenus *Moacroton* (Euphorbiaceae ss). **The Botanical Review**, v. 74, p. 132-165, 2008.

VAN EE, B. W.; RIINA, R.; BERRY, P. E. A revised infrageneric classification and molecular phylogeny of New World *Croton* (Euphorbiaceae). **Taxon** v. 60, p. 791–823. 2011

VITARELLI, N. C. **Anatomia foliar como subsídio para a sistemática de *Croton* L. (seções *Cleodora* e *Lamprocroton*), Euphorbiaceae**. Tese (Doutorado em Scientiae). Programa de Pós-Graduação em Botânica. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2013.

VITARELLI, N. C. *et al.* Foliar secretory structures in Crotonae (Euphorbiaceae): diversity, anatomy, and evolutionary significance. **American Journal of Botany**, v. 102, n. 6, p. 833-847. 2015.

WEBSTER, G. L. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* L. (Euphorbiaceae). **Taxon**, v. 42, p. 793–823. 1993

WEBSTER, G. L.; DEL-ARCO-AGUILLAR, M. J.; SMITH, B. A. Systematic distribution of foliar trichome types in *Croton* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 121, p. 41–57. 1996

ZIZKA, A. *et al.*, Transitions between biomes are common and directional in Bombacoideae (Malvaceae). **Journal of Biogeography**, v. 47, n. 6, p. 1310-1321, 2020.