



Boletín de la Sociedad
Botánica de México

Boletín de la Sociedad Botánica de México
ISSN: 0366-2128
victoria.sosa@inecol.edu.mx
Sociedad Botánica de México
México

Martínez Gordillo, Martha; Morrone, Juan J.
Patrones de endemismo y disyunción de los géneros de Euphorbiaceae sensu lato: un análisis
panbiogeográfico
Boletín de la Sociedad Botánica de México, núm. 77, diciembre, 2005, pp. 21-33
Sociedad Botánica de México
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=57707702>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

PATRONES DE ENDEMISMO Y DISYUNCIÓN DE LOS GÉNEROS DE EUPHORBIACEAE *SENSU LATO*: UN ANÁLISIS PANBIOGEOGRÁFICO

MARTHA MARTÍNEZ-GORDILLO¹ Y JUAN J. MORRONE²

¹ Herbario "FCME", Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apdo. Postal 70-181, México 04510, D.F., México.

Correo-e: mjmg@hp.fciencias.unam.mx.

² Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apdo. Postal 70-399, México 04510, D.F., México

Correo-e: jjm@hp.fciencias.unam.mx.

Resumen: Se analizaron los patrones de distribución de los géneros de Euphorbiaceae bajo un enfoque panbiogeográfico, empleando el método del análisis de parsimonia de endemismos (PAE). Se obtuvieron cuatro trazos generalizados, que unen las regiones siguientes: (1) Neotropical-Afrotropical (determinado por los géneros *Amanoa*, *Caperonia*, *Conceveiba*, *Manprounea*, *Pogonophora*, *Savia* y *Tetrorchidium*); (2) Australiana Templada-Australiana Tropical-Neoguineana-Oriental (determinado por los géneros *Actephila*, *Baloghia*, *Choriceras*, *Petalostigma* y *Sauropus*); (3) Australiana Templada-Australiana Tropical-Neoguineana-Afrotropical-Neotropical (determinado por los géneros *Acalypha*, *Alchornea*, *Cleidion*, *Drypetes*, *Margaritaria*, *Microstachys*, *Omphalea* y *Phyllanthus*); y (4) Neoguineana-Oriental-Afrotropical (determinado por los géneros *Glochidion*, *Macaranga*, *Microdesmis* y *Shirakopsis*). Dos trazos generalizados se superponen en la región Afrotropical, la cual es identificada como un nodo.

Palabras clave: biogeografía, distribución, endemismo, Euphorbiaceae s. l., PAE, trazos generalizados.

Abstract: Distributional patterns of the genera of Euphorbiaceae were analyzed under a panbiogeographic approach, using the parsimony analysis of endemicity (PAE) method. Four generalized tracks were obtained, joining the following regions: (1) Neotropical-Afrotropical (determined by the genera *Amanoa*, *Caperonia*, *Conceveiba*, *Manprounea*, *Pogonophora*, *Savia* and *Tetrorchidium*); (2) Temperate Australian-Tropical Australian-Neoguinean-Oriental (determined by the genera *Actephila*, *Baloghia*, *Choriceras*, *Petalostigma* and *Sauropus*); (3) Temperate Australian-Tropical Australian-Neoguinean-Afrotropical-Neotropical (determined by the genera *Acalypha*, *Alchornea*, *Cleidion*, *Drypetes*, *Margaritaria*, *Microstachys*, *Omphalea* and *Phyllanthus*); and (4) Neoguinean-Oriental-Afrotropical (determined by the genera *Glochidion*, *Macaranga*, *Microdesmis* and *Shirakopsis*). Two generalized tracks overlap in the Afrotropical region, which is identified as a node.

Key words: biogeography, distribution, endemism, Euphorbiaceae s. l., generalized tracks, PAE.

Las Euphorbiaceae poseen distribución cosmopolita, con excepción de las zonas polares. Sus especies se encuentran principalmente en las regiones tropicales y subtropicales (Radcliffe-Smith, 1987). Constan de cinco subfamilias, 49 tribus, entre 317 y 339 géneros (Webster, 1994; Radcliffe-Smith, 2001) y cerca de 8,100 especies (Mabberley, 1998). Webster (1994) y Radcliffe-Smith (2001) clasifican a las Euphorbiaceae en cinco subfamilias: Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae,

Crotonoideae y Euphorbioideae; las dos primeras poseen dos óvulos por lóculo, mientras que las tres últimas presentan uno solo. La monofilia de las Euphorbiaceae no ha sido confirmada en análisis filogenéticos basados en secuencias de DNA (Savolainen *et al.*, 2000; Soltis *et al.*, 2000; APGII, 2003), por lo que se ha propuesto que sus especies en realidad pertenecerían a tres familias diferentes (APGII, 2003): Euphorbiaceae *sensu stricto*, integrada por las tres subfamilias uniovuladas (Acalyphoideae, Crotonoideae y

Euphorbioideae); Phyllanthaceae, que corresponde a la subfamilia Phyllanthoideae, con especies biovuladas y polen no espinoso; y Picrodendraceae, que corresponde a la subfamilia Olffieldioideae, con especies biovuladas y polen espinoso. Por otro lado, los géneros *Drypetes*, *Lingelsheimia*, *Putranjiva* y *Sibangea*, incluidos en las clasificaciones tradicionales dentro de las Phyllanthoideae, están considerados ahora dentro de una familia distinta: Putranjivaceae, con base en la presencia de glucosinolatos. Si bien la monofilia de las Euphorbiaceae *sensu lato* es dudosa, cabría aclarar que los análisis panbiogeográficos no exigen que los taxones analizados constituyan un grupo monofilético, siendo incluso deseable llevar a cabo los análisis de este tipo con taxones no relacionados entre sí (Morrone, 2004). Más aún, creemos que un análisis de este tipo quizás podría brindar alguna clave para comprender la sistemática de estos taxones.

Los análisis de los patrones de distribución global de la familia son escasos. Bentham (1878) discute el origen de la familia, ubicando a los taxones ancestrales en el Viejo Mundo. Pax (1910) estudia la distribución de la tribu Jatrophae. Croizat (1972) y Leach (1976) analizan la tribu Euphorbieae. Webster (1994) discute algunos aspectos de la distribución de las subfamilias, destacando la importancia de algunos géneros endémicos y disyuntos. De acuerdo con este autor, África y Madagascar son las regiones donde se distribuyen los taxones más plesiomórficos de las Phyllantoideae; América del Sur es la región de la diferenciación inicial de las Crotonoideae y Ofieldioideae; y América del Sur y África son las áreas donde se diversificaron las Acalyphoideae y Euphorbideae.

El método panbiogeográfico fue propuesto inicialmente por Croizat (1958, 1964) para representar objetivamente la distribución geográfica de los taxones, lo que se hace uniendo sus localidades de distribución mediante líneas, llamadas trazos individuales, en los que la distancia entre ellas es la mínima (Craw *et al.*, 1999). La manera más frecuente de orientar los trazos es a partir de una línea de base, la cual se designa de acuerdo con los rasgos geográficos/geológicos de mayor relevancia, como cuencas oceánicas. Sin embargo, las dificultades asociadas con la identificación de líneas de base (u otros criterios de orientación, como centros de masas o información filogenética) hacen que sea aconsejable trabajar con trazos no orientados (Morrone, 2004). Los trazos individuales de diferentes taxones que coinciden determinan trazos generalizados y éstos indican componentes bióticos ancestrales, que fueron fragmentados por eventos tectónicos o climáticos (Morrone y Crisci, 1995; Morrone, 2004). Las áreas donde se unen trazos generalizados diferentes se denominan nodos y representan sitios con alta riqueza taxonómica y de relaciones geográficas y filogenéticas (Morrone y Crisci, 1995).

El análisis de parsimonia de endemismos (PAE) permite construir cladogramas a partir de matrices de presencia-

ausencia de especies y taxones supraespecíficos (Rosen, 1988; Morrone, 1994a, b, 1998, 2004; Escalante y Morrone, 2003). Algunos autores (Craw *et al.*, 1999; Luna Vega *et al.*, 2000; Morrone y Márquez, 2001; Morrone, 2004) han propuesto utilizar este método para llevar a cabo análisis panbiogeográficos, donde los clados sustentados por dos o más taxones son considerados equivalentes a trazos generalizados. De acuerdo con lo propuesto por Luna-Vega *et al.* (1999) y García-Barros *et al.* (2002), una vez que se obtienen los cladogramas más parsimoniosos, se “desconectan” los taxones que sustentan los diferentes clados y se analiza la matriz nuevamente para buscar clados sustentados por otros. Los pasos seguidos en el análisis de parsimonia de endemismos (Morrone, 2004) son los siguientes: (1) construir trazos individuales para taxones diferentes, conectando las localidades donde se distribuyen mediante un árbol de tendido mínimo; (2) construir una matriz de áreas por trazos individuales, en la que la presencia de un taxón en un área se representa con un “1” y la ausencia con un “0”, añadiendo un área “externa” con todos “0”, con el objeto de enraizar el cladograma; (3) analizar la matriz con un algoritmo de parsimonia y conectar las áreas incluidas en cada clado sustentado por al menos dos trazos individuales como parte de un mismo trazo generalizado; (4) “desconectar” los trazos individuales que sustentan los clados obtenidos y analizar nuevamente la matriz para buscar clados sustentados por otros; y (5) indicar en un mapa los trazos generalizados y (si existen) las líneas de base y los nodos.

Los patrones de endemismo y distribución disyunta de los géneros de Euphorbiaceae son importantes para entender su historia evolutiva. Nuestro objetivo fue analizar la distribución de los géneros de la familia, aplicando los métodos de la panbiogeografía, buscando identificar los patrones generalizados de su distribución.

Material y métodos

Los datos de distribución se obtuvieron a partir de estudios de revisión de Müller Argoviensis (1865, 1866), Bentham (1878), Pax (1890), Ferguson (1901), Millspaugh (1916), Standley (1923), Pax y Hoffman (1924, 1931), Leandri (1939, 1969, 1971, 1972a,b), Croizat (1940, 1941, 1944, 1945), Lundell (1940), Standley y Steyermark (1949), Johnston (1959), McVaugh (1961), Johnston y Warnock (1962), Airy Shaw (1971, 1980a,b, 1982), Borhidi y Muñiz (1977), Radcliffe-Smith (1987, 2001), Webster (1987, 1993, 1994), Martínez (1996) y Govaerts *et al.* (2000). También se revisaron ejemplares depositados en las colecciones MEXU, ENCB, MO, XAL y CHAPA. Los 339 géneros analizados (apéndice 1) son los propuestos por Radcliffe-Smith (2001) quien, a diferencia de Webster (1994), considera a géneros como *Crotonopsis*, *Eremocarpus* y *Julocroton*, entre otros, como diferentes.

Se consideraron como unidades del estudio las regiones biogeográficas de Morrone (2002). Cada uno de los géneros de Euphorbiaceae s.l. se consideró como un carácter. Se construyó una matriz de 12 regiones \times 339 géneros, 208 de los cuales no son informativos a este nivel porque se trata de géneros endémicos de una región. Los análisis se hicieron usando Nona 2.0 (Goloboff, 1993) y WinClada 1.00.08 (Nixon, 2002). Se incluyeron todos los caracteres dentro del análisis aunque en realidad sólo 139 fueron informativos. Las topologías se orientaron usando como raíz a un área codificada con ceros. Se construyó un cladograma de consenso estricto. Finalmente, los clados sustentados por dos o más géneros fueron representados en un mapa como trazos generalizados y en la zona de superposición de dos trazos generalizados se ubicó el nodo.

Diversidad y endemismo de Euphorbiaceae sensu lato. La riqueza de géneros de Euphorbiaceae *sensu lato* se presenta en el Cuadro 1, analizando cada subfamilia de acuerdo con las regiones propuestas por Morrone (2002).

La subfamilia Phylanthoideae tiene 10 tribus y 60 géneros (Radcliffe-Smith, 2001); de estos últimos 58.3% es endémico. La región Afrotropical tiene 19 géneros endémicos (*Apodiscus*, *Blotia*, *Centroplacus*, *Keayodendron*, *Leptonema*, *Lingelsheimia*, *Martretia*, *Maesobotrya*, *Pentabracchion*, *Petalodiscus*, *Protomegaparia*, *Pseudolachnostylis*, *Sibangea*, *Spondianthus*, *Thecacoris*, *Uapaca*, *Wielandia*, *Zimmermannia* y *Zimmermanniopsis*), seguida de la región Neotropical con 12 (*Astrocasia*, *Celianella*, *Chascotheca*, *Chonocentrum*, *Didymocistus*, *Discocarpus*, *Gonatogyne*, *Hieronyma*, *Jablonskia*, *Phyllanoa*, *Richeria* y *Tacarcuna*). Entre los géneros endémicos, los más diversos son *Uapaca* (61 especies) y *Maesobotrya* (20). Esta subfamilia posee 2,110 especies, con el mayor centro de diversidad genérica en la región Afrotropical (61%). Algunos géneros, como *Amanoa*, *Drypetes*, *Margaritaria*, *Meineckia* y *Phyllanthus*, tienen

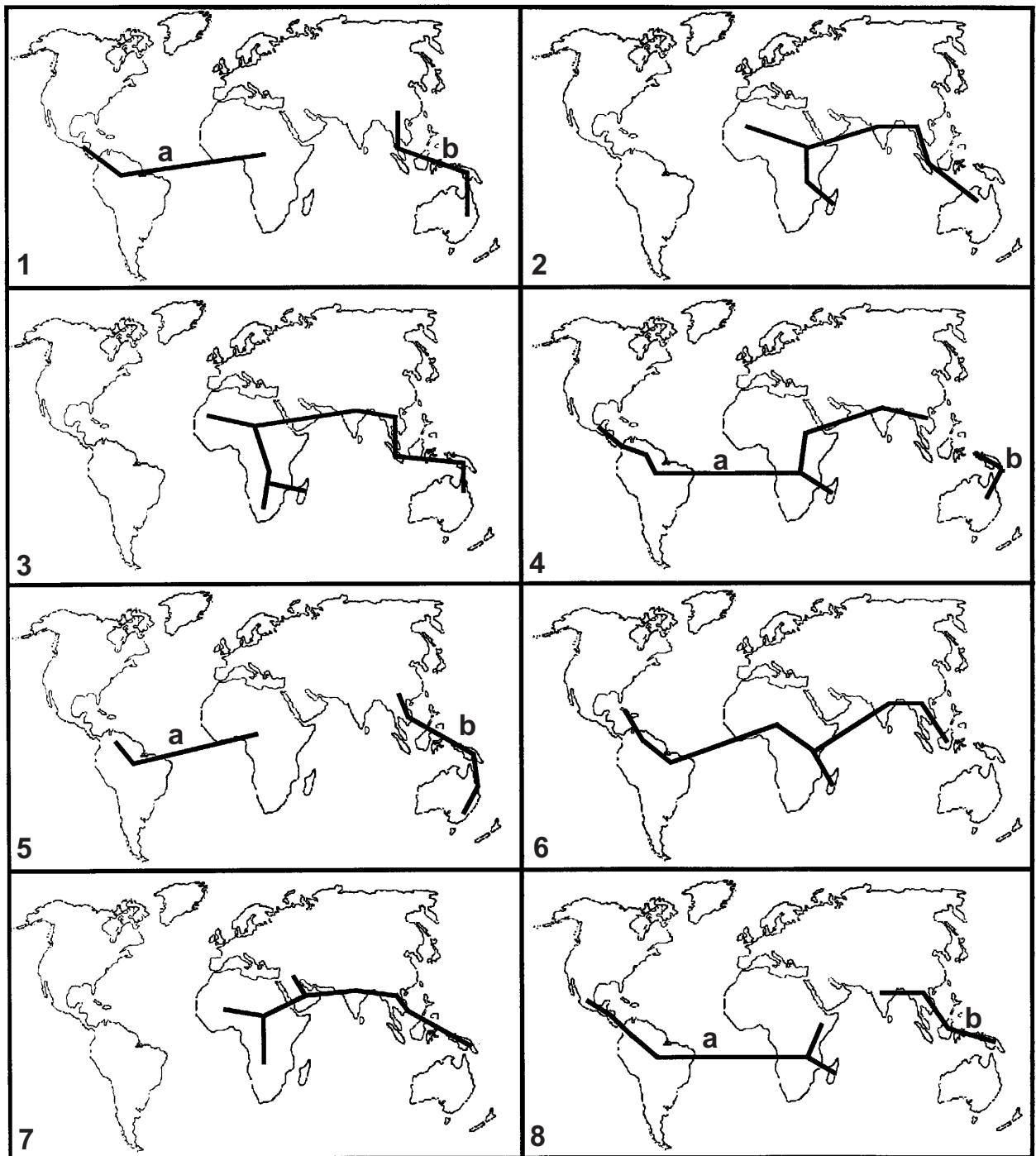
distribución disyunta en América del Sur y África (Webster, 1994). Los géneros más diversos son *Phyllanthus* (800 especies), *Glochidion* (300), *Antidesma* (170) y *Drypetes* (200). Ejemplos de distribución disyunta son los géneros *Amanoa* (figura 1a), *Actephila* (figura 1b), *Bridelia* (figura 3), *Cleistanthus* (figura 2) y *Meineckia* (figura 4a).

La subfamilia Oldfieldioideae tiene cuatro tribus, 27 géneros y 100 especies (Radcliffe-Smith, 2001) y es la menor de todas. Los centros de mayor diversidad genérica se encuentran en las regiones Neoguineana y Australiana Templada, con nueve géneros cada una. Existe un alto endemismo genérico (74.1%), resaltando las regiones Neotropical y Afrotropical, donde todos los géneros son endémicos (seis y cinco, respectivamente). De todos los géneros, 10 son monotípicos. El género más diverso es *Austrobuxus* (20 especies). *Austrobuxus* (figura 5b) y *Choriceras* (figura 4b) son ejemplos de distribuciones disyuntas.

La subfamilia Acalyphoideae tiene 21 tribus, 120 géneros (Radcliffe-Smith, 2001) y 2,584 especies. El centro con mayor diversidad se encuentra en la región Oriental (46.7% de las especies). Los géneros más diversos son *Acalypha* (450 especies), *Dalechampia* (110), *Macaranga* (280) y *Tragia* (150). El endemismo genérico es de 50.3%, con la mayor concentración en las regiones Neotropical y Afrotropical. En la primera son endémicos *Acidoton*, *Adenophaedra*, *Alchorneopsis*, *Angostylis*, *Aparisthium*, *Argythamnia*, *Astrocooccus*, *Caryodendron*, *Chiropetalum*, *Ditaxis*, *Dysopsis*, *Eleutherostigma*, *Enriquebeltrania*, *Gavarretia*, *Gitara*, *Haematostemon*, *Lasiocroton*, *Leucocroton*, *Pera*, *Philyra*, *Platygyna*, *Polyandra*, *Romania* y *Vigia*; mientras que en la segunda lo son *Amyrea*, *Argomuellera*, *Bossera*, *Cephalocroton*, *Cephalocrotonopsis*, *Claoxylopsis*, *Cordemoya*, *Crotonogynopsis*, *Cyttaranthus*, *Discoclaoxylon*, *Discoglypremma*, *Erythrococca*, *Droceloncia*, *Lobanilia*, *Mareya*, *Mareyopsis*, *Necepsia*, *Orfilea*, *Panda*,

Cuadro 1. Número de géneros (gén.) y endemismos (endem.) de las subfamilias de Euphorbiaceae, en las regiones propuestas por Morrone (2002), excluyéndose la región Antártica en la cual no se registran especies de esta familia. AFR: Afrotropical, AND: Andina, AUE: Australiana Templada, AUT: Australiana Tropical, CAP: Capense, NEA: Neártica, NEC: Neozelandesa, NEG: Neoguineana, NEO: Neotropical, ORI: Oriental, PAL: Paleártica.

Subfamilias	NEA	PAL	NEO	AFR	ORI	AUT	AND	CAP	NEG	AUE	NEC	Total gén./ endem.
Phylanthoideae	2/1	5/0	20/12	37/19	20/0	10/0	1/0	3/1	17/1	12/0	2/1	60/35
Oldfieldioideae	1/0	0	6/6	5/5	2/1	2/0	0	1	9/4	9/4	0	27/20
Acalyphoideae	3/0	10/1	38/24	46/24	56/12	8/1	1/1	4/0	39/1	12/0	0	120/64
Crotonoideae	3/2	5/0	23/19	27/17	23/6	7/3	1/0	2/0	22/4	8/0	1/0	74/51
Euphorboideae	8/1	6/1	32/20	25/12	16/2	7/0	3/1	4/0	13/1	7/0	3/0	58/38
Totales	17/4	26/2	119/81	140/77	117/21	34/4	6/2	14/1	100/11	48/4	6/1	339/208



Figuras 1-8. Trazos individuales de géneros de Euphorbiaceae. **1.** (a) *Amanoa*; (b) *Actephila*; **2.** *Cleistanthus*; **3.** *Bridelia*; **4.** (a) *Meineckia*; (b) *Choriceras*; **5.** (a) *Pogonophora*; (b) *Austrobuxus*; **6.** *Chaetocarpus*; **7.** *Microdesmis*; **8.** (a) *Caperonia*; (b) *Agrostistachys*.

Pseudagrostistachys, *Paranecepsia*, *Pycnocoma*, *Sphaerostylis* y *Tragiella*. De los géneros endémicos, los más diversos son *Ditaxis* (60 especies), *Leucocroton* (30) y *Pera* (40). Como ejemplos de distribuciones disyuntas se hallan *Agrostistachys* (figura 8b), *Caperonia* (figura 8a), *Chaetocarpus* (figura 6), *Microdesmis* (figura 7) y *Pogonophora* (figura 5a).

La subfamilia Crotonoideae tiene 12 tribus, 74 géneros y 1,436 especies (Radcliffe-Smith, 2001). Es predominantemente tropical, con su mayor centro de diversificación en la región Afrotropical (36.5% de los géneros). Entre los géneros más diversos se encuentran *Croton*, con más de 1,000 especies, y *Jatropha*, con 175 (Govaerts *et al.*, 2000). El endemismo genérico alcanza 68.9%, concentrado principalmente en la regiones Neotropical y Afrotropical, la primera con 19 géneros (*Acidocroton*, *Anomalocalyx*, *Cunuria*, *Cnidoscolus*, *Ditta*, *Dodecastigma*, *Garcia*, *Glycydendron*, *Joannesia*, *Julocroton*, *Manihot*, *Micrandra*, *Micrandropsis*, *Moacroton*, *Ophellantha*, *Pausandra*, *Sagotia*, *Sandwithia* y *Vaupesia*) y la segunda con 17 (*Benoistia*, *Cavacoa*, *Cladogelonium*, *Crotonogyne*, *Cyrtogonone*, *Domohinea*, *Grossera*, *Klaineanthus*, *Leeuwenbergia*, *Manniophytion*, *Mildbraedia*, *Neobuoutonia*, *Neoholstia*, *Parapantadenia*, *Ricinodendron*, *Schinziophyton* y *Tannodia*). Ejemplos de distribuciones disyuntas son los géneros *Dalechampia* (figura 9), *Endospermum* (figura 10) y *Suregada* (figura 11).

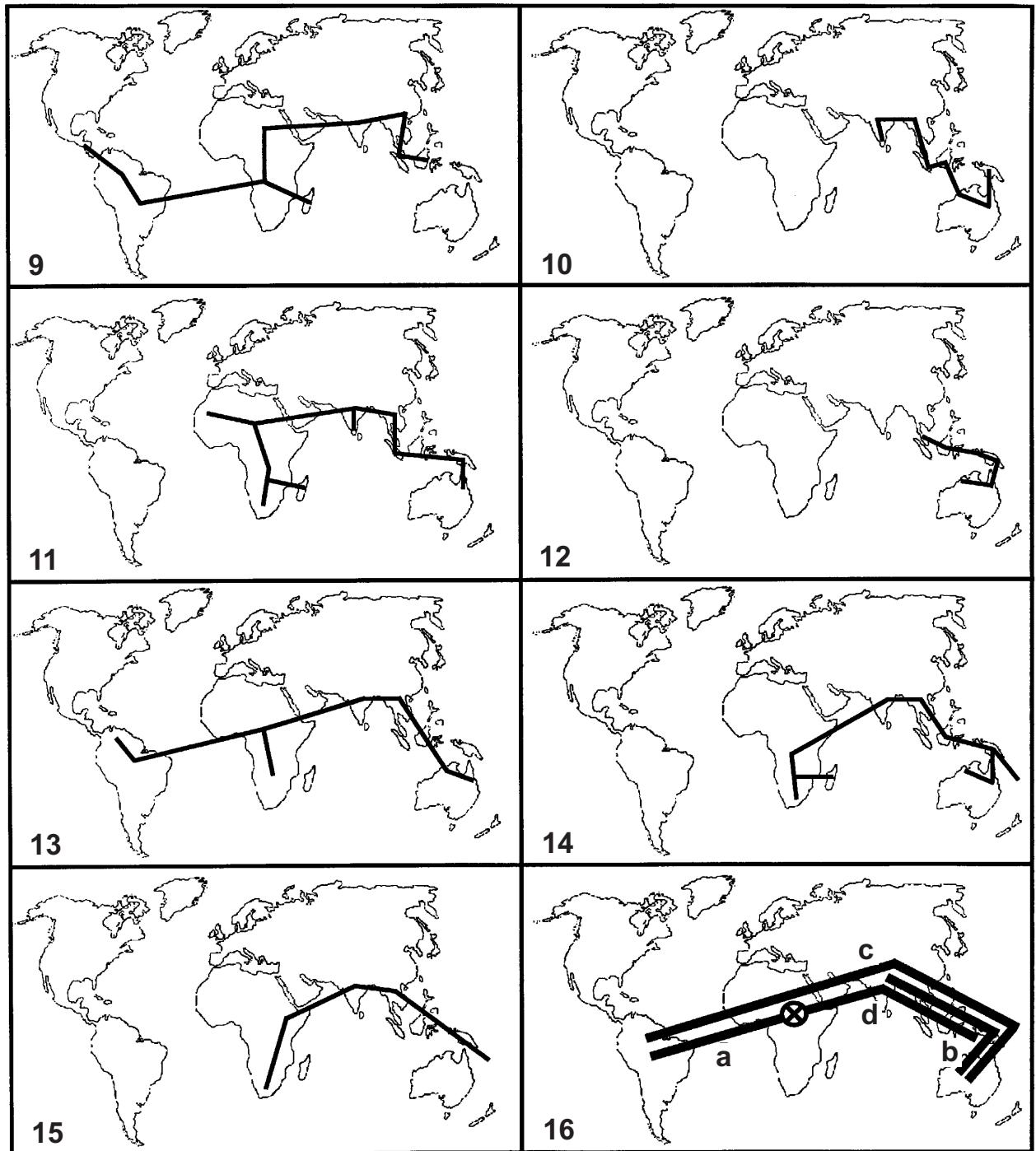
La subfamilia Euphorbioideae es la que presenta el mayor número de apomorfías. Consta de cinco tribus, 46 géneros y 1,810 especies (Radcliffe-Smith, 2001). Su mayor centro de diversificación se encuentra en la región Neotropical (55.2% de los géneros). En esta subfamilia se encuentra el género más diverso, *Euphorbia sensu stricto*, el cual posee alrededor de 1,000 especies. Otros géneros con diversidad considerable son *Chamaesyce* (250 especies) y *Sapium* y *Sebastiania* (100 especies cada uno). Los géneros presentan 63.0% de endemismo, con las regiones Neotropical y Afrotropical con el mayor número: 20 en la primera (*Actinostemon*, *Adenopeltis*, *Algernonia*, *Bonania*, *Colliguaja*, *Cubanthus*, *Dalembertia*, *Dendrocousinsia*, *Dendrothrix*, *Dichostemma*, *Grimmeodendron*, *Mabea*, *Nealchornea*, *Ophthalmoblapton*, *Pachystroma*, *Peudosenefeldera*, *Rhodothrysus*, *Senefelderopsis* y *Tretrapandra*) y 12 en la segunda (*Afrotrewia*, *Anomostachys*, *Anthostema*, *Chlamydojatropa*, *Conosapium*, *Elaeophorbia*, *Endadenium*, *Hamilcoa*, *Monadenium*, *Plagiostyles*, *Sclerothroton* y *Synadenium*). Ejemplos de distribuciones disyuntas son los géneros *Excoecaria* (figura 14), *Microstachys* (figura 13), *Pimelodendron* (figura 12) y *Shirakopsis* (figura 15).

La familia Euphorbiaceae *sensu lato* se distribuye en 11 regiones biogeográficas y presenta su mayor diversificación en las zonas tropicales. La subfamilia más diversa es

Acalyphoideae, con 36.6% de los géneros de la familia y un endemismo total de alrededor de 74%. La región Neotropical presenta el mayor número de géneros (35%) y el endemismo genérico más acentuado (68.1%). Dentro de ella se localizan dos áreas importantes por su endemismo: la subregión Amazónica (Morrone, 2000), con 16 géneros endémicos (*Angostylis*, *Anomalocalyx*, *Astrocooccus*, *Chonocentrum*, *Cunuria*, *Didymocistus*, *Hevea*, *Jablonskia*, *Micrandra*, *Micrandropsis*, *Nealchornea*, *Podocalyx*, *Pseudosenefeldera*, *Polyandra*, *Tetrapandra* y *Vaupesia*), y las Grandes Antillas, con 11 géneros endémicos (*Acidocroton*, *Acidoton*, *Chascotheca*, *Cubanthus*, *Ditta*, *Grimmeodendron*, *Lasiocroton*, *Leucocroton*, *Moacroton*, *Platygyna* y *Picrodendron*, los últimos dos restringidos a Cuba). En la región Afrotropical el área con mayor número de endemismos es Madagascar, con 15 (*Amyrea*, *Anomostachys*, *Benoistia*, *Blotia*, *Bossera*, *Cladogelonium*, *Conosapium*, *Leptonema*, *Lobanilia*, *Petalodiscus*, *Claoxylopsis*, *Parapantadenia*, *Sphaerostylis*, *Stachyandra* y *Voatamalo*). Australia posee 15 géneros endémicos (*Adriana*, *Amperea*, *Beyeria*, *Bertya*, *Caelebogyne*, *Calycopeplus*, *Dissiliaria*, *Hylandia*, *Monotaxis*, *Neoroepera*, *Pseudanthus*, *Ricinocarpos*, *Rockinghamia*, *Sankowskia* y *Whyanbeelia*, seis de ellos confinados a Queensland). Nueva Caledonia, de la región Neoguineana, posee seis géneros endémicos (*Bocquillonia*, *Cocconerion*, *Longetia*, *Myricanthe*, *Neoguillauminia* y *Scagea*).

Análisis panbiogeográfico. El primer análisis permitió obtener 24 cladogramas, de 435 pasos, índice de consistencia de 0.779 e índice de retención de 0.623. Con base en los clados sustentados por más de dos sinapomorfías en el cladograma de consenso estricto se delimitaron dos trazos generalizados. Un trazo generalizado (figura 16a) une las regiones Neotropical y Afrotropical; los trazos individuales que lo sustentan son los de *Amanoa*, *Caperonia*, *Conceveiba*, *Manprounea*, *Pogonophora*, *Savia* y *Tetrorchidium*. La línea de base de este trazo es el Océano Atlántico. El segundo trazo generalizado (figura 16b) une las regiones Australiana Tropical, Australiana Templada, Neoguineana y Oriental, sustentado por los trazos individuales de *Actephila*, *Baloghia*, *Choriceras*, *Petalostigma* y *Sauropus*. La región Oriental se relaciona con la Neoguineana, relación sustentada por los trazos individuales de *Agrostistachys*, *Baccaurea*, *Elateriospermum*, *Homonoia*, *Koilodepas*, *Ptychopyxis*, *Spathiostemon* y *Syndyophyllum*. Los trazos individuales que unen estas dos regiones con Australia son los de *Austrobuxus*, *Dimorphocalyx*, *Fontainea*, *Trigonostemon* y *Wetria*. La línea de base de este trazo es el Océano Índico.

Luego de eliminadas las sinapomorfías se realizó un segundo análisis en el que se obtuvieron 23 cladogramas de 378 pasos, índice de consistencia de 0.78 e índice de retención



Figuras 9-16. Trazos individuales y generalizados de géneros de Euphorbiaceae. **9.** *Dalechampia*; **10.** *Endospermum*; **11.** *Suregada*; **12.** *Pimelodendron*; **13.** *Microstachys*; **14.** *Excoecaria*; **15.** *Shirakopsis*; **16.** trazos generalizados y nodo (señalado con un círculo con una "X" dentro).

ción de 0.6. A partir de los clados sustentados por dos o más taxones, se identificaron dos trazos generalizados. El primero (figura 16c) une las regiones Australiana Templada, Australiana Tropical, Neoguineana, Afrotropical y Neotropical. Entre los trazos individuales que lo sustentan se encuentran los de *Acalypha*, *Alchornea*, *Cleidion*, *Drypetes*, *Margaritaria*, *Microstachys*, *Omphalea* y *Phyllanthus*. El otro trazo generalizado (figura 16d) une las regiones Neoguineana, Oriental y Afrotropical, y se encuentra sustentada por los trazos individuales de *Glochidion*, *Macaranga*, *Microdesmis* y *Shirakopsis*.

En un tercer análisis se eliminaron de nuevo las sinapomorfías, pero el cladograma de consenso estricto no tuvo resolución alguna.

Dos trazos generalizados se superponen en la región Afrotropical (figura 16), por lo que ésta es identificada como un nodo.

Discusión y conclusiones

En relación con la circunscripción de las Euphorbiaceae *sensu lato*, el análisis no brinda elementos para apoyar su separación en familias diferentes. Los trazos generalizados obtenidos poseen géneros de los distintos grupos analizados, no habiendo “sesgo” alguno en su composición.

De la distribución de los géneros se observa un desarrollo mayor en el reino Holotropical (Morrone, 2002), con centros de diversidad importantes en la región Afrotropical, principalmente en la franja que va de Nigeria y Camerún a Tanzania y Mozambique, y en Madagascar. Cabe destacar que la concentración de diversidad en estas áreas podría hacer pensar, desde una perspectiva dispersalista, en “centros de origen” o “áreas ancestrales”; sin embargo, la búsqueda de éstos está desechada por la perspectiva panbiogeográfica (Morrone y Crisci, 1995; Morrone, 2004). En la región Neotropical destaca la Amazonia; en la región Oriental, la zona de la Península Malaya; y en la Neoguineana, Nueva Guinea. Todas estas regiones pertenecen al reino Holotropical, excepto la última, dando sustento a la afirmación que se trata de una familia predominantemente gondwánica (Raven y Axelrod, 1974). A partir de los trazos generalizados obtenidos creemos que la evolución general de las Euphorbiaceae tuvo lugar en el supercontinente de Gondwana, siendo los principales eventos vicariantes involucrados los que llevaron a su fragmentación en los continentes del hemisferio sur.

Tomando en cuenta lo anterior y observando los principales patrones de distribución del hemisferio sur (SanMartín y Ronquist, 2004), puede verse que el primer trazo generalizado es congruente con el patrón gondwánico tropical (TPG), donde la región Afrotropical se encuentra cercanamente relacionada con la Neotropical, básicamente en la región norte de América del Sur (principalmente la Amazonia), donde se localiza uno de los centros de diver-

sidad de la familia; además, se observa una relación cercana entre la flora de Madagascar y de África tropical (SanMartín y Ronquist, 2004). También puede observarse congruencia del segundo trazo generalizado, que une las regiones Australiana Templada y Tropical con las regiones Neoguineana y Oriental con el patrón gondwánico norte (NGP) de SanMartín y Ronquist (2004). Si bien estos autores han destacado la importancia de los eventos de dispersión para los grupos de plantas que analizaron, éstos no resultan aparentes en nuestro estudio, siendo el patrón básico vicariante.

Es importante puntualizar el alto grado de endemismo genérico regional que presenta la familia (61.3%), lo que habla de una especiación activa y la escasa dispersión a otras regiones, después de los principales eventos vicariantes. Las regiones con mayor diversidad genérica son la Neotropical y la Afrotropical, seguidas de la región Oriental. De las tres, sólo las dos primeras tienen un endemismo alto (68% y 55%, respectivamente).

Agradecimientos

A Germán Carnevali Fernández Concha y un árbitro anónimo por sus útiles sugerencias.

Literatura citada

- Airy Shaw H.K. 1971. The Euphorbiaceae of Siam. *Kew Bulletin* **26**:241-251.
- Airy Shaw H.K. 1980a. The Euphorbiaceae of New Guinea. *Kew Bulletin* **35**:65-73.
- Airy Shaw H.K. 1980b. The Euphorbiaceae Platylobiae of Australia. *Kew Bulletin* **35**:614-624.
- Airy Shaw H.K. 1982. The Euphorbiaceae of Central Malesia (Celebes, Moluccas, Lesser Sunda Is.) *Kew Bulletin* **37**:14-16.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**:399-346.
- Bentham G. 1878. Notes on Euphorbiaceae. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society. Botany* **17**:185-267.
- Borhidi A. y Muñiz O. 1977. Revisión del género *Croton* L. (Euphorbiaceae) en Cuba. *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici* **69**:41-53.
- Craw R.C., Grehan J.R. y Heads M.J. 1999. *Panbiogeography: Tracking the History of Life*. Oxford Biogeography Series 11, Nueva York y Oxford.
- Croizat L. 1940. Thirty-five new species of American *Croton*. *Journal of the Arnold Arboretum* **21**:78-107.
- Croizat L. 1941. Preliminaries for the study of Argentine and Uruguayan species of *Croton*. *Darwiniana* **5**:417-462.
- Croizat L. 1944. Additions to the genus *Croton* in South America. *Darwiniana* **6**:442-468.
- Croizat L. 1945. New or critical Euphorbiaceae from the Americas. *Journal of the Arnold Arboretum* **26**:181-188.
- Croizat L. 1958. *Panbiogeography*. Vol. 1, 2a, y 2b. Publicado por el autor, Caracas.

- Croizat L. 1964. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat L. 1972. An introduction to the subgeneric classification of *Euphorbia* L. with stress on the South African and Malagasy species. III. *Webbia* **27**:1-221.
- Escalante T. y Morrone J.J. 2003. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? En: Morrone J.J. y Llorente Bousquets J. Eds. *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, pp. 167-172, Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- García-Barros E., Gurrea P., Luciáñez M.J., Cano J.M., Munguira M.L., Moreno J.C., Sainz H., Sanza M.J. y Simón J.C. 2002. Parsimony analysis of endemicity and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography* **29**:109-124.
- Goloboff P. 1999. NONA ver. 2.0. Publicado por el autor. Tucumán. Argentina. <<http://www.cladistics.com>>
- Govaerts R., Frodin D.G. y Radcliffe-Smith A. 2000. *World Checklist and Bibliography of Euphorbiaceae (and Pandanaceae)*. Vols. 1-4. The Royal Botanical Gardens, Kew.
- Johnston M.C. 1959. The Texas species of *Croton*. *Southwestern Naturalist* **3**:175-203.
- Johnston M.C. y Warnock B.H. 1962. The ten species of *Croton* (Euphorbiaceae) occurring in far western Texas. *Southwestern Naturalist* **7**:1-22.
- Leach L.C. 1976. Distributional and morphological studies of the tribe Euphorbiae (Euphorbiaceae) and their classification and possible evolution. *Excelsa* **6**:3-19.
- Leandri J. 1939. Les *Croton* de Madagascar et des îles voisines. *Annales de l'Institut Botanico-Geologique Colonial de Marseille* (Serie 5) **7**:1-100.
- Leandri J. 1969. Sur quelques espèces malgaches de *Croton* (Euphorbiacées). *Adansonia* (Serie 2) **4**:496-500.
- Leandri J. 1971. Evolution morphologique récente des *Croton* malgaches. *Adansonia* (Serie 2) **11**:41-46.
- Leandri J. 1972a. *Croton* nouveaux de l'Ouest de Madagascar (Euphorbiacées). *Adansonia* (Serie 2) **12**:65-71.
- Leandri J. 1972b. Contribution à l'étude des *Croton* malgaches à grandes feuilles argentées. *Adansonia* (Serie 2) **12**:403-408.
- Luna-Vega I., Alcántara O., Espinosa-Organista D. y Morrone J.J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* **26**:1299-1305.
- Luna-Vega I., Alcántara O., Morrone J.J. y Espinosa-Organista D. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* **6**:137-143.
- Lundell C.L. 1940. Noteworthy Spermatophytes from Mexico and Central America. *Phytologia* **1**:449-451.
- Mabberley D.J. 1998. *The Plant-Book*. Cambridge University Press, Cambridge.
- McVaugh R. 1961. Euphorbiaceae novae novo-galicianae. *Brittonia* **13**:145-205.
- Martínez-Gordillo M. 1996. *Contribución al Conocimiento del Género Croton (Euphorbiaceae) en el Estado de Guerrero, México*. Contribuciones del Herbario de la Facultad de Ciencias No. 2, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Martínez-Gordillo M., Jiménez J., Cruz R., Juárez E., García R., Cervantes A. y Mejía R. 2002. Los géneros de la familia Euphorbiaceae en México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **73**:155-281.
- Millspaugh C.F. 1916. Contributions to the North American Euphorbiaceae. *Field Museum of Natural History, Botanical Series* **2**:401-420.
- Morrone J.J. 1994a. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* **43**:438-441.
- Morrone J.J. 1994b. Distributional patterns of species of Rhytirrhinini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecology and Biogeography Letters* **4**:188-194.
- Morrone J.J. 1998. On Udvardy's Insulantarctica province: A test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Journal of Biogeography* **25**:947-955.
- Morrone J.J. 2000. A new regional biogeography of the Amazonian subregion, mainly based on animal taxa. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* **71**:99-123.
- Morrone J.J. 2002. Biogeographic regions under track and cladistic scrutiny. *Journal of Biogeography* **29**:149-152.
- Morrone J.J. 2004. *Homología Biogeográfica: Las Coordenadas Espaciales de la Vida*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Morrone J.J. y Crisci J.V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* **26**:373-401.
- Morrone J.J. y J. Márquez. 2001. Halfter's Mexican Transition Zone, beetle generalised tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* **28**:635-650.
- Müller J. 1865. Euphorbiaceae. Vorläufige Mitteilungen aus dem für De Candolle's Prodromus bestimmten Manuscript über diese Familie. *Linnaea* **43**:1-224.
- Müller J. 1866. *Croton*. En: de Candolle A.P. Ed. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 15(2). París, Estrasburgo y Londres.
- Nixon K.C. 2002. WinClada ver. 1.00.08. Publicado por el autor. Ithaca, Nueva York. <<http://www.cladistics.com>>
- Pax F. 1890. Euphorbiaceae. En: Engler A. Ed. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Erste Auflage*, III **3**:1-119. Leipzig.
- Pax F. y Hoffman K. 1924. Die Phylogenie der Euphorbiaceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **59**:129-182.
- Pax F. y Hoffman K. 1931. *Crotonae*. En: Engler A. y Prantl K. Eds. *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Zweite Auflage*, pp. 83-88, Leipzig.
- Radcliffe-Smith A.R. 1987. *Flora of Tropical East Africa: Euphorbiaceae*. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Radcliffe-Smith A. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Raven P.H. y Axelrod D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden* **61**:539-673.
- Rosen B.R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. En: Myers A.A. y Giller P.S. Eds. *Analytical Biogeography*, pp. 437-481, Chapman and Hall, Londres.
- Rzedowski J. 1991. El endemismo de la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica*

PATRONES DE ENDEMISMO Y DISYUNCIÓN DE GÉNEROS DE EUPHORBIACEAE

- Mexicana* **15**:47-64.
- SanMartín I. y Ronquist F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: Plant versus animal patterns. *Systematic Biology* **53**:216-243.
- Savolainen V., Fay M.F., Albach D.C., Backlund A., van der Bank M., Cameron K.M., Johnson S.A., Lledó M.D., Pintaud J., Powell M., Sheahan M.C., Soltis D.E., Soltis P.S., Weston P., Whitten W.M., Wurdack K.J. y Chase M.W. 2000. Phylogeny of the eudicots: a nearly complete familial analysis based on rbcL gene sequences. *Kew Bulletin* **55**:257-309.
- Soltis D.E., Soltis P.S., Chase M.W., Mort M.E., Albach D.C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W.H., Hoot S.B., Fay M.F., Axtell M., Swensen S.M., Prince L.M., Kress W.J., Nixon K.C. y Farris J.S. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnaean Society* **133**:381-461.
- Standley P.C. 1923. Trees and shrubs of Mexico. *Contributions of the United States National Herbarium* **23**:610-620.
- Standley P.C. y Steyermark J.A. 1949. Flora of Guatemala. *Fieldiana: Botany* **24**:64-81.
- Webster G.L. 1987. The saga of the spurge: a review of classification and relationships in the Euphorbiales. *Botanical Journal of the Linnean Society* **94**:3-46.
- Webster G.L. 1993. A provisional synopsis of the sections of the genus *Croton* (Euphorbiaceae). *Taxon* **42**:793-823.
- Webster G.L. 1994. Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of Missouri Botanical Garden* **81**:33-144.

Fecha de recepción: 2 de septiembre de 2004

Versión corregida: 24 de mayo de 2005

Aceptado: 8 de julio de 2005

MARTHA MARTÍNEZ-GORDILLO Y JUAN J. MORRONE

Apéndice 1. Matriz analizada, con el detalle de los géneros de Euphorbiaceae s. l. Los números junto a los géneros de la lista inferior corresponden a las columnas de la matriz, donde se indican de forma vertical.

Continuación:

Continuación:

PATRONES DE ENDEMISMO Y DISYUNCIÓN DE GÉNEROS DE EUPHORBIACEAE

Continuación:

186. *Acalypha* L.
 241. *Acidocroton* Griseb.
 203. *Acidoton* Sw.
 6. *Actephila* Blume
 315. *Actinostemon* Mart. ex Klotzsch
 145. *Adelia* L.
 143. *Adenochlaena* Boivin ex Baill.
 217. *Adenocline* Turcz.
 296. *Adenopeltis* Bertero ex A.Juss.
 128. *Adenophaedra* (Müll.Arg.) Müll.Arg.
 160. *Adriana* Gaudich.
 337. *Afrotrewia* Pax et K.Hoffm.
 104. *Agrostistachys* Dalzell
 152. *Alchornea* Sw.
 122. *Alchorneopsis* Müll.Arg.
 265. *Aleurites* J.R.Forst. et G.Forst.
 321. *Algernonia* Baill.
 249. *Alphandia* Baill.
 12. *Amanoa* Aubl.
 103. *Amperea* A.Juss.
 125. *Amyrea* Leandri
 24. *Andrachne* L.
 86. *Androstachys* Prain
 192. *Angostylis* Benth.
 230. *Annesjoa* Pax et K.Hoffm.
 272. *Anomalocalyx* Ducke
 312. *Anomostachys* (Baill.) Hurus.
 325. *Anthostema* A.Juss.
 51. *Antidesma* L.
 154. *Aparisthium* Endl.
 44. *Apodiscus* Hutch.
 46. *Aporosa* Blume
 131. *Argomuellera* Pax
 113. *Argythamnia* P.Browne
 83. *Aristogitonia* Prain
 45. *Ashtonina* Airy Shaw
 15. *Astrocasia* B.L.Rob. et Millsp.
 191. *Astrococcus* Benth.
 66. *Austrobuxus* Miq.
 181. *Avellanita* Phil.
 43. *Baccaurea* Lour.
 306. *Balakata* Esser
 246. *Baliospermum* Blume
 231. *Baloghia* Endl.
 281. *Benoistia* H.Perrier et Leandri
 123. *Bernardia* Houst. ex Mill.
 251. *Bertia* Planch.
 250. *Beyeria* Miq.
 57. *Bischofia* Blume
 243. *Blachia* Baill.
 5. *Blotia* Leandri
 132. *Blumeodendron* (Müll.Arg.) Kurz
 155. *Bocquillonia* Baill.
 295. *Bonania* A.Rich.
 254. *Borneodendron* Airy Shaw
 151. *Bossera* Leandri
 135. *Botryophora* Hook.f.
 31. *Breynia* J.R.Forst. et G.Forst.
 14. *Bridelia* Willd.
 153. *Caelebogyne* J.Sm.
 328. *Calycopelus* Planch.
 67. *Canaca* Guillaumin
 110. *Caperonia* A.St.-Hil.
 120. *Caryodendron* H.Karst.
 269. *Cavacoa* J.Léonard
 49. *Celianella* Jabl.
 58. *Centropelacus* Pierre
 142. *Cephalocroton* Hochst.
 141. *Cephalocrotonopsis* Pax
 144. *Cephalomappa* Baill.
 331. *Chamaesyce* Gray
 91. *Chaetocarpus* Thwaites
 17. *Chascotheca* Urb.
 93. *Cheilosa* Blume
 114. *Chiropetalum* A.Juss.
 338. *Chlamydojatrophia* Pax et K.Hoffm.
 107. *Chondrostylis* Boerl.
 9. *Chonocentrum* Pierre ex Pax et K.Hoffm.
 71. *Choriceras* Baill.
 119. *Chrozophora* Neck. ex A.Juss.
 221. *Cladogelonium* Leandri
 140. *Cladogynos* Zipp. ex Span.
 170. *Claoxylon* A.Juss.
 171. *Claoxylopsis* Leandri
 138. *Cleidiocarpon* Airy Shaw
 166. *Cleidion* Blume
 13. *Cleistanthus* Hook.f. ex Planch.
 88. *Clutia* L.
 197. *Cnemone* Blume
 213. *Cnidoscolus* Pohl
 180. *Coccoceras* Miq.
 253. *Coccoconerion* Baill.
 240. *Codiaeum* Rumph. ex A.Juss.
 291. *Colliguaja* Molina
 156. *Conceveiba* Aubl.
 293. *Conosapium* Müll.Arg.
 179. *Cordemoya* Baill.
 61. *Croizatia* Steyermark.
 258. *Croton* L.
 278. *Crotonogyne* Müll.Arg.
 146. *Crotonognopsis* Pax
 259. *Crotonopsis* Michx.
 332. *Cubanthus* (Boiss.) Millsp.
 210. *Cunuria* Baill.
 277. *Cyrtogonone* Prain

-
- | | | |
|--|--|---|
| 106. <i>Cyttaranthus</i> J.Léonard | 190. <i>Haematosemon</i> (Müll.Arg.) Pax et K.Hoffm. | 292. <i>Microstachys</i> A.Juss. |
| 206. <i>Dalechampia</i> Plum. ex L. | 284. <i>Hamilcoa</i> Prain | 255. <i>Mildbraedia</i> Pax |
| 318. <i>Dalembertia</i> Baill. | 211. <i>Hevea</i> Aubl. | 84. <i>Mischodon</i> Thwaites |
| 287. <i>Dendrocousinsia</i> Millsp. | 1. <i>Heywoodia</i> T.R.Sim | 257. <i>Moacroton</i> Croizat |
| 302. <i>Dendrothrix</i> Esser | 52. <i>Hieronyma</i> Allemão | 333. <i>Monadenium</i> Pax |
| 178. <i>Deuteromallotus</i> Pax et K.Hoffm. | 301. <i>Hippomane</i> L. | 102. <i>Monotaxis</i> Brongn. |
| 226. <i>Deutzianthus</i> Gagnep. | 286. <i>Homalanthus</i> A.Juss. | 96. <i>Moultonianthus</i> Merr. |
| 326. <i>Dichostemma</i> Pierre | 189. <i>Homonoia</i> Lour. | 339. <i>Myladenia</i> Airy Shaw |
| 98. <i>Dicoelia</i> Benth. | 324. <i>Hura</i> L. | 252. <i>Myricanthe</i> Airy Shaw |
| 56. <i>Didymocistus</i> Kuhlm. | 65. <i>Hyaenanche</i> Lamb. | 285. <i>Nealchornea</i> Huber |
| 238. <i>Dimorphocalyx</i> Thwaites | 232. <i>Hylandia</i> Airy Shaw | 124. <i>Necepsia</i> Prain |
| 7. <i>Discocarpus</i> Klotzsch | 55. <i>Hymenocardia</i> Wall. ex Lindl. | 280. <i>Neobuoutonia</i> Müll.Arg. |
| 172. <i>Discoclaoxylon</i> (Müll.Arg.) Pax et K.Hoffm. | 42. <i>Jablonskia</i> G.L.Webster | 327. <i>Neoguillauminia</i> Croizat |
| 127. <i>Discoleinidion</i> (Müll.Arg.) Pax et K.Hoffm. | 223. <i>Jatropha</i> L. | 275. <i>Neoholstia</i> Rauschert |
| 121. <i>Discoglypremma</i> Prain | 228. <i>Joannesia</i> Vell. | 76. <i>Neoroepera</i> Müll.Arg. et F.Muell. |
| 68. <i>Dissiliaria</i> F.Muell. ex Baill. | 261. <i>Julocroton</i> Mart. | 94. <i>Neoscortechinia</i> Hook.f. ex Pax |
| 112. <i>Ditaxis</i> Vahl ex A.Juss. | 74. <i>Kairothamnus</i> Airy Shaw | 313. <i>Neoshirakia</i> Esser |
| 311. <i>Ditrysinia</i> Raf. | 22. <i>Keayodendron</i> Leandri | 183. <i>Neotrewia</i> Pax et K.Hoffm. |
| 218. <i>Ditta</i> Griseb. | 215. <i>Klaineanthus</i> Pierre ex Prain | 185. <i>Octospermum</i> Airy Shaw |
| 235. <i>Dodecastigma</i> Ducke | 139. <i>Koilodepas</i> Hassk. | 82. <i>Oldfieldia</i> Benth. et Hook.f. |
| 276. <i>Domohinea</i> Leandri | 8. <i>Lachnostylis</i> Turcz. | 225. <i>Oligoceras</i> Gagnep. |
| 115. <i>Doryxylon</i> Zoll. | 187. <i>Lasiococca</i> Hook.f. | 207. <i>Omphalea</i> L. |
| 130. <i>Droceloncia</i> J.Léonard | 148. <i>Lasiocroton</i> Griseb. | 242. <i>Ophellantha</i> Standl. |
| 34. <i>Drypetes</i> Vahl | 229. <i>Leeuwenbergia</i> Letouzey et N.Hallé | 323. <i>Ophthalmoblapton</i> Allemão |
| 164. <i>Dysopsis</i> Baill. | 163. <i>Leidesia</i> Müll.Arg. | 54. <i>Oreoporanthera</i> Hutch. |
| 330. <i>Elaeophorbia</i> Stapf | 50. <i>Leptonema</i> A.Juss. | 150. <i>Orfilea</i> Baill. |
| 222. <i>Elateriospermum</i> Blume | 16. <i>Leptopus</i> Decne. | 233. <i>Ostodes</i> Blume |
| 194. <i>Eleutherostigma</i> Pax et K.Hoffm. | 149. <i>Leucocroton</i> Griseb. | 320. <i>Pachystroma</i> Müll.Arg. |
| 335. <i>Endadenium</i> L.C.Leach | 33. <i>Lingelsheimia</i> Pax | 205. <i>Pachystylium</i> Pax et K.Hoffm. |
| 219. <i>Endospermum</i> Benth. | 174. <i>Lobanilia</i> Radcl.-Sm. | 101. <i>Panda</i> Pierre |
| 147. <i>Enriquebeltrania</i> Rzed. | 227. <i>Loerzingia</i> Airy Shaw | 236. <i>Pantadenia</i> Gagnep. |
| 136. <i>Epiprinus</i> Griff. | 72. <i>Longetia</i> Baill. | 256. <i>Paracroton</i> Miq. |
| 260. <i>Eremocarpus</i> Benth. | 309. <i>Mabea</i> Aubl. | 64. <i>Paradrypetes</i> Kuhlm. |
| 95. <i>Erismanthus</i> Wall. ex Müll.Arg. | 168. <i>Macaranga</i> Thouars | 126. <i>Paranecepsia</i> Radcl.-Sm. |
| 169. <i>Erythrococca</i> Benth. | 40. <i>Maesobotrya</i> Benth. | 237. <i>Parapantadenia</i> Capuron |
| 329. <i>Euphorbia</i> L. | 177. <i>Mallotus</i> Lour. | 80. <i>Parodioidendron</i> Hunz. |
| 288. <i>Excoecaria</i> L. | 212. <i>Manihot</i> Mill. | 234. <i>Pausandra</i> Radlk. |
| 299. <i>Falconeria</i> Royle | 279. <i>Manniophyton</i> Müll.Arg. | 336. <i>Pedilanthus</i> Neck. ex Poit. |
| 25. <i>Flueggea</i> Willd. | 319. <i>Manprounea</i> Aubl. | 11. <i>Pentabracchion</i> Müll.Arg. |
| 239. <i>Fontainea</i> Heckel | 175. <i>Mareya</i> Baill. | 92. <i>Pera</i> Mutis |
| 100. <i>Galearia</i> Zoll. et Moritzi | 176. <i>Mareyopsis</i> Pax et K.Hoffm. | 4. <i>Petalodiscus</i> (Baill.) Pax |
| 268. <i>Garcia</i> Vahl ex Rohr | 27. <i>Margaritaria</i> L.f. | 73. <i>Petalostigma</i> F.Muell. |
| 204. <i>Gitara</i> Pax et K.Hoffm. | 59. <i>Martretia</i> Beille | 111. <i>Philyra</i> Klotzsch |
| 157. <i>Gavarretia</i> Baill. | 198. <i>Megistostigma</i> Hook.f. | 48. <i>Phyllanoa</i> Croizat |
| 262. <i>Givotia</i> Griff. | 20. <i>Meineckia</i> Baill. | 28. <i>Phyllanthus</i> L. |
| 32. <i>Glochidion</i> J.R.Forst. et G.Forst. | 118. <i>Melanolepis</i> Rchb.f. et Zoll. | 81. <i>Picrodendron</i> Griseb. |
| 214. <i>Glycydendron</i> Ducke | 161. <i>Mercurialis</i> L. | 283. <i>Pimelodendron</i> Hassk. |
| 3. <i>Gonatygne</i> Klotzsch ex Müll.Arg. | 208. <i>Micrandra</i> Benth. | 79. <i>Piranhea</i> Baill. |
| 294. <i>Grimmeodendron</i> Urb. | 209. <i>Micrandropsis</i> Rodr. | 282. <i>Plagiostyles</i> Pierre |
| 270. <i>Grossera</i> Pax | 77. <i>Micranthemum</i> Desf. | 202. <i>Platygyyna</i> P.Mercier |
| 310. <i>Gymnanthes</i> Sw. | 173. <i>Micrococca</i> Benth. | 304. <i>Pleradenophora</i> Esser |
| | 99. <i>Microdesmis</i> Hook.f. ex Hook. | 195. <i>Plukenetia</i> L. |
-

PATRONES DE ENDEMISMO Y DISYUNCIÓN DE GÉNEROS DE EUPHORBIACEAE

- | | | |
|--|--|--|
| <p>89. <i>Pogonophora</i> Miers ex Benth.</p> <p>158. <i>Polyandra</i> Leal</p> <p>53. <i>Poranthera</i> Rudge</p> <p>39. <i>Protomegabaria</i> Hutch.</p> <p>105. <i>Pseudagrostistachys</i> Pax et K.Hoffm.</p> <p>78. <i>Pseudanthus</i> Sieber ex Spreng.</p> <p>21. <i>Pseudolachnostylis</i> Pax</p> <p>314. <i>Pseudosenefflera</i> Esser</p> <p>134. <i>Ptychopyxis</i> Miq.</p> <p>36. <i>Putranjiva</i> Wall.</p> <p>129. <i>Pycnocoma</i> Benth.</p> <p>266. <i>Reutealis</i> Airy Shaw</p> <p>29. <i>Reverchonia</i> A.Gray</p> <p>317. <i>Rhodothrysus</i> Esser</p> <p>41. <i>Richeria</i> Vahl</p> <p>26. <i>Richeriella</i> Pax et K.Hoffm.</p> <p>248. <i>Ricinocarpus</i> Desf.</p> <p>263. <i>Ricinodendron</i> Müll.Arg.</p> <p>159. <i>Ricinus</i> L.</p> <p>184. <i>Rockinghamia</i> Airy Shaw</p> <p>193. <i>Romanoa</i> Trevis.</p> <p>245. <i>Sagotia</i> Baill.</p> <p>167. <i>Sampantaea</i> Airy Shaw</p> <p>273. <i>Sandwithia</i> Lanj.</p> <p>69. <i>Sankowskia</i> P.I.Forst.</p> <p>300. <i>Sapium</i> Jacq.</p> <p>30. <i>Sauropolis</i> Blume</p> | <p>2. <i>Savia</i> Willd.</p> <p>75. <i>Scagea</i> McPherson</p> <p>264. <i>Schinziophyton</i> Hutch. ex Radcl.-Sm.</p> <p>305. <i>Sclerocteron</i> Hochst.</p> <p>290. <i>Sebastiania</i> Spreng.</p> <p>23. <i>Securinaga</i> Comm. ex Juss.</p> <p>162. <i>Seidelia</i> Baill.</p> <p>316. <i>Senefeldera</i> Mart.</p> <p>303. <i>Senefelderopsis</i> Steyerl.</p> <p>308. <i>Shirakopsis</i> Esser</p> <p>35. <i>Sibangea</i> Oliv.</p> <p>188. <i>Spathiostemon</i> Blume</p> <p>298. <i>Spegazziniophytum</i> Esser</p> <p>109. <i>Speranskia</i> Baill.</p> <p>199. <i>Sphaerostylis</i> Baill.</p> <p>108. <i>Sphyrantha</i> Hook.f.</p> <p>289. <i>Spirostachys</i> Sond.</p> <p>37. <i>Spondianthus</i> Engl.</p> <p>87. <i>Stachyandra</i> J.-F.Leroy ex Radcl.-Sm.</p> <p>297. <i>Stillingia</i> Garden ex L.</p> <p>244. <i>Strophioblachia</i> Boerl.</p> <p>116. <i>Sumbaviopsis</i> J.J.Sm.</p> <p>220. <i>Suregada</i> Roxb. ex Rottler</p> <p>137. <i>Sympyllum</i> Baill.</p> <p>334. <i>Synadenium</i> Boiss.</p> | <p>97. <i>Syndyophyllum</i> K.Schum. et Lauterb.</p> <p>60. <i>Tacarcuna</i> Huft</p> <p>274. <i>Tannodia</i> Baill.</p> <p>271. <i>Tapoides</i> Airy Shaw</p> <p>63. <i>Tetracoccus</i> Engelm. ex Parry</p> <p>322. <i>Tetraplandra</i> Baill.</p> <p>216. <i>Tetrorchidium</i> Poepp.</p> <p>47. <i>Thecacoris</i> A.Juss.</p> <p>117. <i>Thyrsanthera</i> Pierre ex Gagnep.</p> <p>201. <i>Tragia</i> Plum. ex L.</p> <p>200. <i>Tragiella</i> Pax et K.Hoffm.</p> <p>182. <i>Trewia</i> L.</p> <p>307. <i>Triadica</i> Lour.</p> <p>90. <i>Trigonopleura</i> Hook.f.</p> <p>247. <i>Trigonostemon</i> Blume</p> <p>38. <i>Uapaca</i> Baill.</p> <p>224. <i>Vaupesia</i> R.E.Schult.</p> <p>267. <i>Vernicia</i> Lour.</p> <p>196. <i>Vigia</i> Vell.</p> <p>85. <i>Voatamalo</i> Capuron ex Bosser</p> <p>165. <i>Wetria</i> Baill.</p> <p>70. <i>Whyanbeelia</i> Airy Shaw et B.Hyland</p> <p>10. <i>Wielandia</i> Baill.</p> <p>18. <i>Zimmermannia</i> Pax</p> <p>19. <i>Zimmermanniopsis</i> Radcl.-Sm.</p> |
|--|--|--|
-