

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

VANESSA DE FARIAS

ANATOMIA FOLIAR DE *Passiflora* L. (PASSIFLORACEAE): ASPECTOS
TAXONÔMICOS E EVOLUTIVOS

CURITIBA

2014

VANESSA DE FARIAS

ANATOMIA FOLIAR DE *Passiflora* L. (PASSIFLORACEAE): ASPECTOS
TAXONÔMICOS E EVOLUTIVOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, Área de concentração em Estrutura e Fisiologia do Desenvolvimento Vegetal, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Botânica.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Patricia Soffiatti

Co-orientadoras: Prof^a. Dr^a. Valéria Cunha
Muschner

CURITIBA

2014

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Farias, Vanessa de

Anatomia foliar de *Passiflora* L. (Passifloraceae): aspectos taxonômicos e evolutivos. / Vanessa de Farias. – Curitiba, 2014.
63 f.: il. ; 30cm.

Orientadora: Patricia Soffiatti

Co-orientadora: Valéria Cunha Muschner

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. Passifloraceae 2. Anatomia vegetal I. Título II. Soffiatti, Patricia III. Muschner, Valéria Cunha V. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

CDD (20. ed.) 583.456



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



**“ANATOMIA FOLIAR DE *Passiflora* L.
(PASSIFLORACEAE): ASPECTOS TAXONÔMICOS E
EVOLUTIVOS”**

por

Vanessa de Farias

Dissertação aprovada como requisito parcial
para obtenção do grau de Mestre no Programa
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão
formada pelos Professores

Profª Drª Patricia Soffiatti (UFPR)- PRESIDENTE

Profª Drª Sandra Maria Alvarenga Gomes (UFPR)

Profª Drª Leila Teresinha Maranhão (Universidade Positivo)

Curitiba, 22 de julho de 2014.

Dedico aos meus pais, Darcy e Vera Regina,
por todo o apoio, amor, compreensão e paciência
prestados durante essa jornada!

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal do Paraná e ao programa de Pós-Graduação em Botânica por fornecer essa grande oportunidade.

A toda minha família, pelo amparo e carinho. Aos meus pais Darcy, Vera Regina e ao meu irmão Rodrigo e avós queridos. As minhas tias Silvia, Marisa e Bernadete pelas palavras incentivadoras. Agradeço a todos os meus familiares que me apoiaram das mais variadas formas possíveis e me ajudaram a chegar nesse momento da minha vida.

Agradeço muitíssimo a minha orientadora Patrícia Soffiatti, por sua força, paciência e por acreditar em mim. Muito obrigada à professora Leila Maranhão por seus ensinamentos durante toda a minha graduação e por me incentivar e auxiliar das mais variadas formas. Muito obrigada a Bruna Perissute por seu entusiasmo e paixão tão contagiantes e por sua ajuda desde o início desta pesquisa. Agradeço a Prof^a. Dr^a. Thelma Veiga Ludwig por seu apoio e incentivo.

As Prof^a. Dr^a. Sandra M. A. Gomes (UFPR-PR) e Prof^a. Dr^aLeila Teresinha Maranhão (UP-PR), por aceitarem participar da banca de defesa desta dissertação.

A todos os professores e servidores que contribuíram para a conclusão deste trabalho, especialmente: ao corpo docente e coordenação deste Programa de Pós-Graduação em Botânica. Ao funcionário Nilson pelo apoio, ajudas, conselhos e pelas inúmeras conversas.

A todos que de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho. Deixo aqui meu muito obrigada!

RESUMO

Passifloraceae possui 17 gêneros e cerca de 630 espécies, subdividida nas Tribos Paropsieae e Passifloreae, onde a primeira é considerada um complexo basal parafilético e a segunda, monofilética. O gênero *Passiflora* L., pertencente à Passifloreae, com cerca de 525 espécies, distribuídas nas regiões tropicais do Novo Mundo, Ásia e Austrália. A taxonomia de *Passiflora* baseia-se em diversos caracteres florais e vegetativos, apresentando uma complexa subdivisão taxonômica em subgêneros, seções e séries. *Passiflora* está subdividido em quatro subgêneros (*Astrophea*, *Decaloba*, *Passiflora*, *Deidamioides*). Este trabalho teve por objetivo investigar os padrões de diversificação dos caracteres anatômicos foliares em *Passiflora*, buscando aqueles de valor taxonômico e potenciais sinapomorfias para o grupo, dentro de um contexto filogenético, visando o entendimento de como ocorreu à evolução de alguns caracteres no gênero. Para tanto, foram analisadas quarenta e sete espécies pertencentes à *Passiflora* e grupos externos, selecionadas a partir de estudos sobre filogenia molecular do grupo. Foram estudados de dois a três indivíduos de cada espécie, obtidos a partir das coleções dos herbários do Departamento de Botânica da UFPR (UPCB) e Museu Botânico Municipal (MBM), Curitiba-PR. Foi utilizada a topologia da árvore filogenética publicada para *Passiflora* através da análise combinada de oito regiões codificadoras do DNA (*rbcL*, *rps4*, *trnL* intron e *trnL-trnF*, *nad1 b/c*, *nad5 d/e*, 26S). Para o estudo anatômico, as amostras foram preparadas seguindo técnicas usuais utilizadas em anatomia vegetal. Uma matriz de caracteres foi elaborada com base nas características anatômicas qualitativas observadas e os estados de caráter utilizados nas análises de reconstrução dos estados ancestrais foram definidos com base nestas características, sendo apresentados apenas aqueles informativos. Nove características foram selecionadas para a reconstrução dos estados de caráter ancestrais – oito anatômicas e uma morfológica. As análises de evolução dos caracteres demonstraram a existência de múltiplos surgimentos para muitas características, indicando que há muita convergência e paralelismo no grupo. Nove caracteres se destacaram com valor taxonômico, e potencial de uso na filogenia do grupo, como a presença de flanges cuticulares, a forma do sistema vascular da nervura central e do pecíolo, a presença de cutícula ornamentada, glândulas na face abaxial, a presença de tricomas glandulares. Alguns caracteres de valor diagnóstico foram observados nas espécies estudadas, promissores para a taxonomia do grupo, como: papilas epidérmicas, ocorrência de calotas de fibras isoladas no cortex da nervura e no pecíolo, faixa de esclerênquima contínua no pecíolo, dentre outros. Este estudo comprova a importância da anatomia foliar para a taxonomia e a filogenia do gênero *Passiflora*. Os resultados indicam que estudos mais detalhados sobre a estrutura das papilas epidérmicas, tipos de tricomas glandulares e tectores, e a natureza das secreções possivelmente trarão mais informações para o entendimento das relações entre os subgêneros, especialmente dentro do maior subgênero, *Passiflora*.

PALAVRAS-CHAVE: *Dilkea*, *Mitostemma*, Passifloraceae, sinapomorfia, taxonomia

ABSTRACT

Passifloraceae has 17 genera and ca. 630 species, subdivided in tribes Paropsieae and Passifloreae. The former is considered a paraphyletic basal complex while the latter is monophyletic. The genus *Passiflora* L. belongs to Passifloreae comprising ca. 525 species distributed in tropical regions of the New World, Asia and Australia. The taxonomy of *Passiflora* is based on various vegetative and floral characters, and the genus has a complex taxonomic subdivision into subgenera, sections and series. *Passiflora* is currently subdivided into four subgenera (*Astrophea*, *Decaloba*, *Passiflora*, *Deidamioides*). This study aimed to investigate the patterns of diversification of leaf anatomical characters in *Passiflora*, seeking those of taxonomic value and potential synapomorphies for the group, within a phylogenetic context, aiming to understand the evolution of some selected characters in the genus. Forty-seven species of *Passiflora* and outgroups were selected from the molecular phylogeny of the group. Two to three individuals of each species were studied, obtained from herbarium collections of the Department of Botany UFPR (UPCB) and Municipal Botanical Museum (MBM), Curitiba-PR. The topology of the phylogenetic tree published for *Passiflora* through a combined analysis of eight coding DNA regions (*rbcl*, *rps4*, *trnL* intron e *trnL-trnF*, *nad1 b/c*, *nad5 d/e*, 26S) was used. For the anatomical studies, samples were prepared following the usual techniques used in plant anatomy. All the material was submitted to a rehydration process. A character matrix was elaborated based on observed qualitative anatomical features and the character states used in reconstruction analyzes of ancestral states were defined based on these features. Only those informative are here presented. Nine characters were selected for the reconstruction of ancestral character states - eight anatomical and one morphological. The analysis showed multiple shifts for several analyzed features, indicating that there is a lot of convergence and parallelism in the group. However, nine selected characters stood out with taxonomic value and potential use in group phylogeny, such as the presence of cuticular flanges, the shape of the vascular system of the midrib and petiole, the presence of ornamented cuticle, glands on the abaxial surface, the presence of glandular trichomes. Some characters of diagnose value were observed in this study, promising for the taxonomy of the group, such as epidermal papillae, isolated caps of fibers in the cortex of the midrib and petiole, bands of sclerenchyma in the petiole, among others. This study demonstrates the importance of foliar anatomy for the taxonomy and phylogeny of genus *Passiflora*. The results indicate that a more detailed study focusing on the structure of the epidermal papillae, types of glandular and tector trichomes, and the nature of secretions possibly will bring more relevant information to the understanding of the relationships between subgenera, especially regarding the far largest subgenus *Passiflora*.

Key words: *Dilkea*, *Mitostemma*, Passifloraceae, synapomorphy, taxonomy

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	8
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3 RESULTADOS.....	21
4 DISCUSSÃO.....	39
REFERÊNCIAS	52
Anexo.....	60

1 INTRODUÇÃO

A família Passifloraceae é composta por 17 gêneros e cerca de 630 espécies distribuídas nos paleotrópicos na América do Norte e do Sul, e Nova Zelândia (OCAMPO *et al.*, 2007; VARGAS *et al.*, 2007; SOUZA E LORENZI, 2008; FARIA E STEHMANN, 2010; SOUZA E HOPKINS, 2011; TOKUOKA, 2012).

A monofilia da família é bem sustentada em decorrência da presença de uma coroa filamentosa em suas flores (JUDD *et al.*, 2009), e por dados moleculares (FAY *et al.*, 1997; SOLTIS *et al.*, 2007; TOKUOKA, 2012; CUTRI *et al.*, 2013). Passifloraceae *sensu stricto* está subdividida nas tribos Paropsieae e Passifloreae (FEUILLET E MACDOUGAL, 2007).

A monofilia das duas tribos foi recentemente elucidada pela análise filogenética com dados moleculares (TOKUOKA, 2012), onde Passifloreae e Paropsieae formam clados irmãos. A tribo Paropsieae é caracterizada pelas espécies de hábito arborecente ou arbustivo e gavinhas ausentes (ESCOBAR, 1988; CERVI, 1997; STEVENS, 2001). Já a tribo Passiflorieae contém espécies com hábito trepador provido de gavinhas e flores especializadas (ULMER E MACDOUGAL, 2004; FEUILLET E MACDOUGAL, 2007).

Passifloreae é monofilética (TOKUOKA, 2012) e apresenta como sinapomorfias o hábito escandente, gavinhas axilares e flores altamente especializadas (JUDD *et al.*, 2009). É representada por 11 gêneros e cerca de 700 espécies, distribuídas em todo o Neotrópico, África, Madagascar, Nova Zelândia e Nova Guiné. No Brasil, ocorrem quatro gêneros: *Ancistrothyrus* Harms, *Mitostemma* Mast., *Dilkea* Mast. e *Passiflora* L. (MACDOUGAL, 1994; FEUILLET E

MACDOUGAL, 2003; MUSCHNER *et al.*, 2003; CERVI, 2006; MUSCHNER *et al.*, 2012; BERNACCI *et al.*, 2013).

O gênero *Passiflora* L. é o mais representativo em Passifloraceae, com cerca de 525 espécies, distribuídas nas regiões tropicais do Novo Mundo, ocasionalmente, na Ásia e Austrália (DHAWAN *et al.*, 2004; PACHECO *et al.*, 2012; CUTRI *et al.*, 2013). A maior riqueza de espécies do gênero concentra-se no Brasil e na Colômbia, onde podem ser encontradas desde as regiões costeiras até altitudes de 3800 m nos Andes (PÉREZ, 2007). No Brasil ocorrem, aproximadamente, 140 espécies (CERVI, 1997; VITTA E BERNACCI, 2004; CERVI, 2006; NUNES E QUEIROZ, 2006; SOUZA E LORENZI, 2008).

Estudos moleculares corroboram a monofilia do gênero (MUSCHNER *et al.*, 2003; 2012), mas mesmo assim, a taxonomia de *Passiflora* é complexa e baseia-se em diversos caracteres florais e vegetativos, os quais produzem uma complexa subdivisão taxonômica em subgêneros, seções e séries (FEUILLET E MACDOUGAL, 2003; CERVI, 2006; FREITAS, 2011; CUTRI *et al.*, 2013).

Passiflora tem como principais características florais: a presença flores geralmente grandes, com mais de três centímetros de comprimento e muito coloridas em púrpura, branco, azuis, violetas, vermelho ou misturas dessas cores; tubo floral geralmente conspícuo, corona de filamentos geralmente complexa; opérculo não plicado, algumas vezes filamentosos na parte superior; cinco estames e órgão sexuais elevados em uma coluna conspícua, o androginóforo (CERVI, 1997). O gênero está subdividido atualmente em quatro subgêneros (*Astrophea*, *Decaloba*, *Passiflora*, *Deidamioides*) (ZAMBERLAN, 2007; MUSCHNER *et al.*, 2012).

Passiflora é o maior subgênero, com 236 espécies distribuídas nos Estados Unidos, América Central e América do Sul (ULMER E MACDOUGAL 2004; ZAMBERLAN, 2007; FARIA E STEHMANN, 2010). Está representado por trepadeiras herbáceas, com brácteas inteiras, flores grandes e coloridas, filamentos da corona com duas a várias séries, opérculo encurvado e ovário estreitando-se em direção ao ápice (NUNES E QUEIROZ, 2006).

O subgênero *Astrophea* difere dos demais pelo hábito arbóreo, arbustivo ou lianescente arbustivo dos seus representantes, composto por 57 espécies. Está distribuído na América do Sul e Central. Caracteriza-se por apresentar folhas inteiras com duas glândulas peciolares próximo ao ápice do pecíolo, sésseis ou em forma de cicatriz (ULMER E MACDOUGAL, 2004).

O subgênero *Decaloba* inclui pequenas trepadeiras com folhas variegadas ou bi-lobadas e pequenas flores, contendo cerca de 235 espécies (FEUILLET E MACDOUGAL, 2007; MILWARD-DE-AZEVEDO *et al.*, 2010). Seus representantes ocorrem no Novo Mundo, Sudeste da Ásia, Oceania e Austrália. Caracteriza-se por apresentar: caule cilíndrico, folhas geralmente 3-lobadas, raramente inteiras ou 5-lobadas, glândulas peciolares presentes, 2 ou até 4, lâmina foliar com ocelo próximos a nervura principal, pedúnculos 1 a 20 flores, flores nascidas sobre uma gavinha, pequenas, amarelo-esverdeadas, brancas ou avermelhadas, corona em 1-3 séries de filamentos (FEUILLET E MACDOUGAL, 2003).

O subgênero *Deidamioides* contém apenas 13 espécies, e representa o menor grupo em *Passiflora*, considerado basal no gênero (FEUILLET E MACDOUGAL, 2003). Seus representantes ocorrem na América do Sul e América Central. Caracteriza-se por apresentar estípulas delgadas, glândulas peciolares próximas à junção da lâmina foliar, folhas inteiras a 3-9-folioladas, com margem

inteira, brácteas pequenas, pedúnculo terminando em uma gavinha, uma flor com articulação próxima ou bem abaixo da base da flor e opérculo plicado (ULMER E MACDOUGAL, 2004).

A monofilia dos quatro subgêneros propostos por Feuillet e MacDougal (2003) foi, posteriormente, comprovada por Muschner *et al.* (2003, 2005) e Hansen *et al.* (2006), mediante análise filogenética molecular. Entretanto, Zamberlam (2007) informa que apenas os subgêneros *Astrophea*, *Decaloba* e *Passiflora* são claramente monofiléticos e que a monofilia de *Deidamioides* ainda é incerta.

Existem poucos estudos anatômicos para o gênero e para a família. A primeira descrição anatômica da folha, para *Passiflora*, foi realizada por Solereder (1908). Posteriormente, Metcalfe e Chalk (1950) confirmaram as descrições propostas. Stern e Brizicky (1958) foram os primeiros a constatar o crescimento anômalo para o caule em *Passiflora multiflora*. Ayensu e Stern (1964) realizaram um amplo estudo para a família ao analisar anatomicamente o caule de 44 espécies em nove gêneros (*Adenia*, *Androsiphonia*, *Barteria*, *Crossostemma*, *Dilkea*, *Mitostemma*, *Paropsia*, *Passiflora*, *Smeathmannia*). Outros estudos podem ser citados, enfocando a anatomia foliar de poucas espécies de *Passiflora*, como *P. campanulata* (MERUVIA *et al.*, 1993a), *P. capsularis* (MERUVIA *et al.*, 1993b), *P. actinia* (KURTZ *et al.*, 2003) e mais recentemente, *P. edulis* (BERALTO E KATO, 2008).

Segundo Alves *et al.* (2002), a grande semelhança entre espécies e a carência de caracteres diagnósticos de fácil visualização tornam a anatomia foliar uma possível ferramenta para melhor definição dos táxons, fornecendo subsídios ao entendimento de suas relações filogenéticas. Nesse contexto, inúmeros estudos demonstram a relevância da anatomia no entendimento das relações entre grupos.

Sajo e Rudall (2002) analisaram sete gêneros da família Vochysiaceae, através de 12 caracteres anatômicos da folha, e descreveram as características anatômicas com maior potencial para a sistemática. Alves *et al.* (2002) analisaram dez espécies de Cyperaceae e verificaram que os caracteres anatômicos da folha corroboram a delimitação entre os gêneros *Hypolytrum* e *Mapania*, porém não foram suficientes para sustentar as categorias infragenéricas para *Hypolytrum*. Gomes e Lombardi (2010, 2013) estudaram a anatomia foliar e floral de uma subfamília de Celastraceae, contribuindo para a taxonomia do grupo e indicando algumas características que foram compartilhadas pela maioria das espécies, o que refletiu a proximidade filogenética entre determinados grupos. Wagner *et al.* (2014) analisaram a anatomia dos tricomas foliares de uma tribo de Asteraceae, corroborando o seu potencial na taxonomia do grupo. Em um estudo abrangente com Myrtaceae, Gomes *et al.* (2009) analisaram a anatomia foliar de 72 espécies da família, com 57 caracteres anatômicos, e discutiram sua utilidade taxonômica e implicações evolutivas. Eles constataram que existem caracteres promissores que podem ser utilizados em análises filogenéticas, porém indicaram a ampliação do número de espécies analisadas.

Em Passifloraceae há poucos trabalhos nessa linha de pesquisa, com enfoque na anatomia das estruturas vegetativas. Pode-se destacar apenas o estudo realizado por Hearn (2004, 2009a, 2009b), o qual analisou, dentro de um contexto filogenético, a evolução de caracteres anatômicos do caule e da raiz no gênero *Adenia*. Os resultados permitiram entender o processo de diversificação estrutural do grupo e determinar seus padrões evolutivos. Para *Passiflora*, os poucos trabalhos existentes analisam poucas espécies e enfocam somente aspectos anatômicos. Já estudos sobre a evolução de estruturas vegetativas são inexistentes para *Passiflora*.

Desse modo, este estudo é o primeiro a relacionar aspectos anatômicos e evolutivos para todos os subgêneros de *Passiflora*, a partir de estruturas vegetativas.

O presente estudo teve por objetivo estudar aspectos taxonômicos e evolutivos em *Passiflora*, através da anatomia foliar de 47 espécies, representantes de quatro subgêneros de *Passiflora*, incluindo duas espécies da família, *Mitostemma brevifilis* e *Dilkea cf johannesii* Barb. Rodr., utilizadas como grupo externo, para:

1. Verificar a ocorrência de caracteres diagnósticos para o grupo;
2. Fornecer subsídios para a taxonomia e a filogenia do gênero;
3. Compreender como ocorreu a evolução de algumas características anatômicas selecionadas.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Quarenta e sete espécies pertencentes à *Passiflora* e grupos externos foram selecionadas a partir da filogenia molecular de Muschner *et al.* (2003, 2012). O material foi obtido a partir da coleção do Herbário do Departamento de Botânica da UFPR (UPCB) e Museu Botânico Municipal (MBM), Curitiba-PR. Os subgêneros utilizados para o estudo foram *Astrophea* (DC.) Mast (2), *Decaloba* (DC.) Rchb. (8), *Passiflora* (34), *Deidamioides* (Harms) Killip (1) e como grupos externos, *Dilkea cf johannesii* e *Mitostemma brevifilis*. Três a cinco indivíduos de cada espécie foram utilizados para o estudo (Tabela 1).

Amostras foliares obtidas a partir do quarto nó foram submetidas ao processo de reidratação de acordo com o método de Smith e Smith (1942), com modificações no tempo de exposição à solução de hidróxido de potássio de acordo com a rigidez da folha. Inicialmente, o material foi fervido por até 5 minutos em água,

com algumas gotas de glicerina e deixado em temperatura ambiente até esfriar. Quando frio, caso o material não estivesse completamente submerso, o processo de fervura foi repetido até a sua completa submersão. As amostras foram então, colocadas em uma solução de hidróxido de potássio a 2%, a temperatura ambiente, por pelo menos 2 horas para as folhas membranáceas e no máximo 5 horas para folhas coriáceas. Posteriormente, o material foi lavado em água destilada por 3 vezes, com intervalos de 1 hora entre cada troca. As amostras foram desidratadas progressivamente a partir de álcool etílico 10 ° GL até a sua estocagem final em álcool etílico 70 ° GL (JOHANSEN, 1940).

Para as análises anatômicas foram utilizadas as porções da nervura mediana do limbo e pecíolo. As amostras foram emblocadas em Historesina (Leica®), de acordo com instruções do fabricante e, posteriormente, seccionadas transversalmente em micrótomo de rotação com cerca de 7 µm de espessura. A seguir as amostras foram coradas com Azul de Toluidina 0,12% em Bórax 5% (FEDER E O'BRIEN, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Verniz Vitral Incolor 500®.

Para o estudo das características da epiderme, amostras da região mediana do limbo foram submetidas à dissociação utilizando hipoclorito de sódio comercial diluído a 20% (KRAUS E ARDUIN, 1997). Posteriormente, as amostras foram coradas com fuccina básica e montadas, entre lâmina e lamínula, utilizando gelatina glicerinada (SASS, 1951).

As imagens foram obtidas em fotomicroscópio Olympus BX-40 com câmera de captura Olympus DB-71.

Tabela 1 – Espécies de *Passiflora* estudadas, representando cada subgênero, com respectivos números de herbário, ocorrência e hábito.

Subgênero	Espécie	Vouchers	Estado	Hábito
Grupo externo	<i>Dilkea johnmensis</i>	52326 (UPCB)	AM	arbusto
	<i>Barb. Rodr.</i>	53643, 42965,		
Grupo externo	<i>Mitostemma brevifilis</i>	37590 (UPCB);	MS, GO, SC	subarbusto, trepadeira
	<i>Gontsch.</i>	185068, 185062 (MBM)		
<i>Astrophea</i>	<i>P. mansoi (Mart.) Mast.</i>	46296, 53642,	TO, MS, MA, MG, TO	arbusto trepador, escandente, arbusto, xilopodífera
		37282 (UPCB); 327693, 377353, 373661 (MBM)		
	<i>P. rhamnifolia Mast.</i>	51093, 51869,	BA, MG, ES	trepadeira, liana, escandente
		69530, 43552 (UPCB)		
<i>Decaloba</i>	<i>P. capsularis L.</i>	64601, 65699,	PR, MG, BA	liana, trepadeira
		64621 (UPCB); 385010, 283213 (MBM)		
		60262, 63455, 43550, 60151 (UPCB); 284353, 284350, 165674, 250671(MBM)		
	<i>P. misera Kunth</i>	51872, 60267,	BA, MS, PE, GO, ES, SP	trepadeira, escandente
		60004 (UPCB); 263716, 179988(MBM)		
	<i>P. morifolia Mast.</i>	60004 (UPCB); 263716, 179988(MBM)	PR, BA, SC, MG	liana, trepadeira, escandente
		<i>P. organensis Gardner</i>	359613, 290972, 272896 (MBM)	SP, MG, BA
	<i>P. pohlii Mast.</i>	60153, 69987,	GO, ES, DF, MS, MG	trepadeira, ervavolúvel
		54686 (UPCB); 354792, 269799, 250705 (MBM)		
	<i>P. suberosa L.</i>	42720, 20502,	RJ, RS, SC, MS	liana, trepadeira

		40709 (UPCB);			
		260292, 350961,			
		376342 (MBM)			
		51415, 43544,			
	<i>P. tricuspis Mast.</i>	53641, 34039	SP, MS, TO		trepadeira, escandente, liana
		(UPCB)			
		42267 (UPCB);			
	<i>P. vespertilio L.</i>	276564, 134825,	AC, PA		trepadeira, escandente, cipo escandente
		71787 (MBM)			
<i>Deidamioides</i>	<i>P. ovalis Vell. Ex M. Roem.</i>	46364, 36514,	ES, PE		trepadeira, cipó em mata de reestinga
		21986 (UPCB)			
		45672, 65187			
	<i>P. actinia Hook</i>	(UPCB);	RJ, SP, PR		escandente, trepadeira, liana
		384999,325299,			
		250673 (MBM)			
	<i>P. acuminata DC.</i>	15980, 18287,	PA, RO, AM		liana
		13243 (UPCB)			
	<i>P. alata Curtis</i>	55043, 43414	PR, SC		trepadeira
		(UPCB)			
	<i>P. ambigua Hemsl.</i>	13077, 15701,	BA, PA		trepadeira, liana
		15979 (UPCB)			
		19469, 19065,			
	<i>P. amethystina Mikan</i>	16124, 16354,	PR, DF		trepadeira, heliofila
<i>Passiflora</i>		17377,17374			
		(UPCB)			
	<i>P. caerulea L.</i>	51707, 45633,	PR, SC		escandente
		24645 (UPCB)			
		53764, 46192,			
	<i>P. cincinnata Mast.</i>	58347 (UPCB);	DF, PE, DF,		trepadeira
		383491, 385705	GO		
		(MBM)			
	<i>P. clathrata Mast.</i>	51801, 40293,	DF, GO		Erva prostrada/heliófito
		16123 (UPCB)			
		43541, 58348,			
	<i>P. edmundoi Sacco</i>	46589, 42527	BA, MG		escandente, trepadeira
		(UPCB)			

<i>P. edulis</i> Sims	59941, 65956, 60268 (UPCB); 283214, 321846, 161127 (MBM) 31871, 65309,	PR, SC, BA, RO, MS	trepadeira
<i>P. eichleriana</i> Mast.	18386 (UPCB); 385006, 226254, 117908 (MBM)	MG, SC, SP, SP	liana, escandente
<i>P. elegans</i> Mast.	40102 (UPCB) 60754, 26348,	RS	trepadeira
<i>P. foetida</i> L.	35836 (UPCB); 383669, 366499, 208804, 284356 (MBM) 51898 (UPCB);	PA, MS, MG, BA, SP, SE	liana, erva voluvel, trepadeira, ascendente, escandente
<i>P. galbana</i> Mast.	337192, 284349, 282717, 276137 (MBM)	MG, BA, ES	trepadeira, escandente, liana
<i>P. incarnata</i> L.	148132, 114820, 96203 (MBM) 42954, 46357,	USA/FLORIDA	trepadeira
<i>P. kermesina</i> Link e Otto	42526 (UPCB); 251988 (MBM) 58581 (UPCB);	MG, ES	liana, trepadeira
<i>P. luetzelburgii</i> Harms	366496, 361674, 268987, 268988 (MBM) 67578, 42951	BA	trepadeira, erva voluvel
<i>P. mendoncae</i> Harms	(UPCB); 74221, 310636, 314938, 301227 (MBM) 20206, 20028,	PR, MG, SP	liana, erva voluvel, trepadeira, escandente
<i>P. miersii</i> Mast. in Mart.	42958 (UPCB); 384994, 385005, 268252 (MBM)	MG, RJ, BA	escandente, liana, trepadeira
<i>P. mixta</i> L. f.	15667 (UPCB);	COLOMBIA,	liana, trepadeira

	165117, 149091, EQUADOR		
	130068 (MBM)		
	65918, 64675,		
	21165 (UPCB);		
<i>P. mucronata Lam.</i>	355024, 283223, ES, BA		liana, planta volúvel
	347920, 276731		
	(MBM)		
	54685, 46301,		
<i>P. nitida Kunth</i>	63449 (UPCB); DF, TO, GO,		trepadeira, liana
	243243, 354795, AM, DF		
	268070 (MBM)		
<i>P. quadrangularis L.</i>	12143 (UPCB); MA		trepadeira (semi-umbrófila), arbusto
	66846 (MBM)		perene
	28120, 46729,		
<i>P. racemosa Brot.</i>	27911 (UPCB); ES, RJ		Trepadeira
	363359 (MBM)		
	58346, 40208		
<i>P. recurva Mast in Mart.</i>	(UPCB); 357351, BA, MG		Trepadeira
	357380, 250706,		
	268248 (MBM)		
	52319, 33484,		
<i>P. riparia Mart.</i>	52330 (UPCB); AC, PA, AC,		trepadeira, liana
	110949, 166030 PERU		
	(MBM)		
	64099, 67367,		
<i>P. setacea DC.</i>	43553 (UPCB); MG, BA, RJ		Erva volúvel, trepadeira, escandente
	3612001, 304527,		
	361199 (MBM)		
	22625, 14640		
<i>P. setulosa Killip</i>	(UPCB); 25133, PR		Trepadeira
	80144, 314936		
	(MBM)		
	64129, 19549,		
<i>P. sidaefolia M. Roemer</i>	51900 (UPCB); MG, SP, RJ,		trepadeira, escandente
	350959, 172498 ES		
	(MBM)		

<i>P. speciosa</i> Gardn.	58571, 53635, 53636 (UPCB); 31864, 48963	MG, MS, MT	liana, trepadeira
<i>P. tenuifila</i> Killip	(UPCB); 234217, 273389 (MBM) 19911, 50844	SP, PR	trepadeira, erva voluvel
<i>P. trintae</i> Sacco	(UPCB); 358316, 105562, 215265 (MBM) 47322, 26052,	MG, BA	liana, trepadeira, escandente
<i>P. villosa</i> Vell.	18875 (UPCB); 385008, 385009, 315775 (MBM) 52309, 52323,	PR, MG, DF	trepadeira, liana
<i>P. watsoniana</i> Mast.	28251 (UPCB); 276135 (MBM)	PE, AC, BA	Trepadeira

Uma matriz de 45 caracteres foi elaborada com base em 73 características anatômicas (para os sistemas de revestimento, fundamental e vascular, Anexo 1) e morfológicas observadas para cada espécie. Os estados de caráter utilizados nas análises de reconstrução dos estados ancestrais foram definidos com base nestas características, sendo apresentados apenas aqueles informativos. Os caracteres foram codificados como binários ou multiestado, e tratados como não ordenados e não polarizados. O mapeamento e a reconstrução dos estados de caráter ancestrais foram realizados no programa Mesquite 2.75.

As árvores filogenéticas foram obtidas a partir da topologia utilizada por Muschner *et al.* (2012) através da análise combinada de sete regiões do DNA (genes *rbcL* e *rps4*, intron *trnL* e espaçador intergênico *trnL-trnF*, do DNA plastidial, introns *nad1 b/c* e *nad5 d/e* do DNA mitocondrial, gene 26S do DNA nuclear). As árvores

filogenéticas apresentadas (Figs. 31 a 35) são um consenso de maioria de 50% das árvores obtidas através da análise bayesiana das sequências das espécies de *Passiflora* estudadas.

Após as análises de reconstrução dos estados ancestrais dos 45 caracteres, apenas nove deles se mostraram informativos: oito anatômicos e um morfológico. Os seguintes caracteres foram selecionados: flanges cuticulares nas células epidérmicas da folha, tricomas glandulares no limbo, presença de medula esclerenquimática na nervura principal, presença de tricomas na nervura principal, tipo de cutícula presente na nervura principal, tipo de cutícula no pecíolo, organização do sistema vascular no pecíolo, forma do sistema vascular da nervura principal, presença de faixa de esclerênquima no córtex do pecíolo, presença de glândulas na face abaxial ou marginais na lâmina. Todos os caracteres foram codificados em dois ou três estados discretos (Tabela 2).

Tabela 2 – Caracteres utilizados para as análises de reconstrução dos estados ancestrais e tipo de codificação:

Caracteres	Codificados em:
flanges cuticulares nas células epidérmicas da folha	(0) ausente ou (1) presente
tricomas glandulares no limbo	(0) ausente ou (1) presente
presença de medula esclerenquimática na nervura principal	(0) ausente ou (1) presente
presença de tricomas na nervura principal	(0) ausente ou (1) presente
tipo de cutícula presente na nervura principal	(0) lisa ou (1) ornamentada
tipo de cutícula no pecíolo	(0) lisa ou (1) ornamentada
organização do sistema vascular no pecíolo	(0) cilindro contínuo ou (1) cilindro descontínuo
forma do sistema vascular da nervura principal	(0) em arco, (1) cilindro contínuo ou (2) cilindro descontínuo
presença de faixa de esclerênquima no córtex do pecíolo	(0) ausente, (1) contínuo ou (2) descontínuo
presença de glândulas na face abaxial ou marginais na lâmina foliar	(0) ausente, (1) glândulas na face abaxial ou (2) glândulas marginais na lâmina foliar

3 RESULTADOS

Foram analisadas 45 espécies de *Passiflora* e mais duas pertencentes aos grupos externos representados pelos gêneros *Mitostemma brevifilis* e *Dilkea cf johannesii*, em um total de 47 espécies.

3.1 ANÁLISE MORFOLÓGICA

Folhas inteiras ou trilobadas ocorreram na maioria das espécies estudadas. Folhas bilobadas foram observadas em *P. caerulea*, *P. capsularis*, *P. misera*, *P. organensis*, *P. pohlii*, *P. suberosa* e *P. vespertilio*.

A maioria das espécies estudadas apresentou glândulas no pecíolo ou próximo à base da folha. Foram observadas, também, glândulas laminares, localizadas na porção abaxial da folha, semelhantes a ocelos, além de glândulas marginais na lâmina foliar.

3.2 ANATOMIA

SISTEMA DE REVESTIMENTO

Em vista frontal da lâmina foliar, verificou-se que o contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas variou entre as espécies estudadas. A parede anticlinal é reta (FIG. 1) na maioria das espécies. Algumas espécies apresentaram a parede anticlinal reta em ambas as faces da epiderme. Outras apresentaram esta característica apenas na face adaxial, enquanto na face abaxial a parede anticlinal foi sinuosa (FIG. 2 - 3). Por outro lado, algumas espécies apresentaram parede anticlinal sinuosa em ambas as faces da epiderme.

O tipo do complexo estomático encontrado entre as espécies foi anisocítico (FIG. 4), paracítico (FIG. 5) ou anomocítico. Foi observado em algumas espécies mais de um tipo de complexo estomático, entretanto, um tipo sempre predomina em relação aos demais. Estômatos anisocíticos (FIG. 4) foram observados em *P. alata*, *P. ovalis* e *P. suberosa*.

A maioria das espécies estudadas são hipoestomáticas, com exceção de *P. ambigua* e *P. sidaefolia*, que são anfiestomáticas. Nessas últimas espécies, os estômatos localizados na superfície adaxial da folha são maiores e ocorrem em menor frequência, ao contrário da superfície abaxial, em que eles ocorrem em maior frequência.

Os estômatos, na maioria das espécies, encontram-se no mesmo nível das demais células epidérmicas (FIG. 6), exceto em *P. clathrata*, *P. foetida*, *P. riparia* e *P. suberosa* que se encontram projetados em relação às demais células epidérmicas (FIG. 7). Já em *Mitostemma brevifilis* e *P. organensis* as células subsidiárias posicionam-se logo abaixo das demais células epidérmicas (FIG. 8). Em algumas espécies, a posição dos estômatos variou na mesma lâmina foliar (*P. villosa*) ou entre indivíduos da mesma espécie (*P. edulis*, *P. eichleriana*, *P. mansoi* e *P. racemosa*), ocorrendo às células subsidiárias, ora acima, ora no mesmo nível das demais células epidérmicas.

Observou-se, em secção transversal, que cutícula espessa predomina em todas as espécies analisadas. Essa característica se manteve para o limbo, nervura principal e pecíolo. Contudo, no pecíolo e na região da nervura principal, a cutícula foi visualmente mais espessa do que no limbo, o que permitiu observar em determinadas espécies, nessas regiões, mesmo em microscopia óptica, flanges

cuticulares (FIG. 9) e também ornamentações cuticulares (FIG. 10). Notou-se que apenas os grupos externos (*Dilkea* e *Mitostema*) e as espécies dos subgêneros *Astrophea* e *Deidamioides* apresentaram flanges cuticulares. Ornamentações cuticulares foram observadas apenas nos representantes do subgênero *Decaloba*.

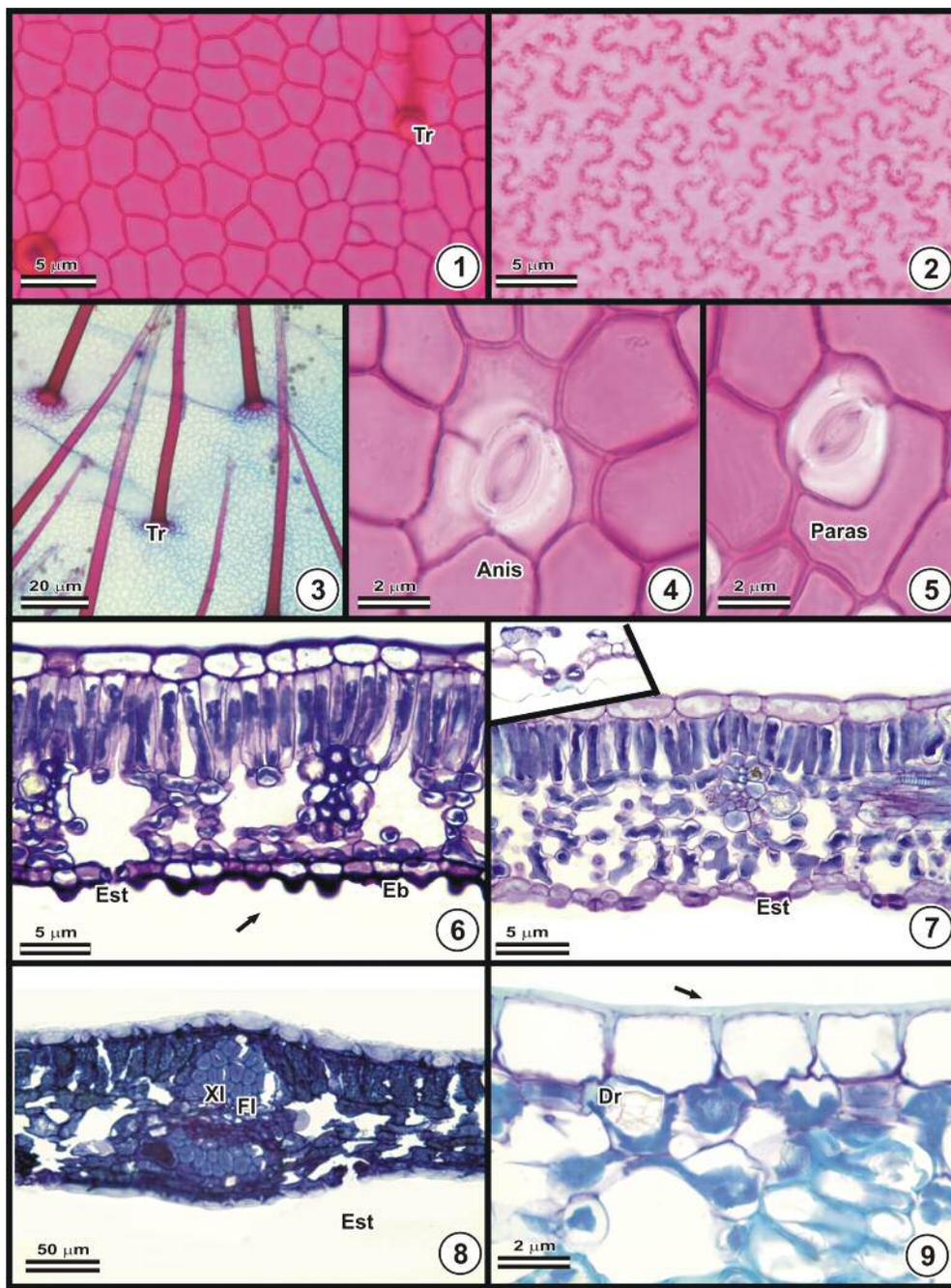


Figura 1 – 9. Epidermes da lâmina foliar em vista frontal (1-5) e lâmina foliar em secção transversal (6-9). 1. Paredes anticlinais retas da face adaxial da epiderme em *Passiflora mansoi*. 2. Paredes

anticlinais sinuosas da face adaxial da epiderme em *P. setulosa*. 3. Detalhe da face adaxial da epiderme de *P. villosa* destacando longos tricomas tectores multicelulares. 4. Estômato anisocítico em *P. rhamnifolia*. 5. Detalhe de estômato paracítico em *P. rhamnifolia*. 6. Face abaxial da epiderme formando papilas epidérmicas (seta) em *P. actinia*. 7. Folha hipoestomática destacando a posição dos estômatos dispostos levemente acima das demais células epidérmicas em *P. foetida*. 8. Detalhe da bainha esclerenquimática envolvendo a nervura de menor porte no mesofilo em *Mitostemma brevifilis*. 9. Presença de flanges cuticulares (seta) na face adaxial da epiderme em *Dilkea cf johannesii*. Anis-Anisocítico, Dr – drusa, Est – Estômato, fl – floema, Paras-Paracítico, Tr- tricoma, Xi – xilema.

Em todas as espécies analisadas a epiderme é unisseriada (FIG 6-13). Geralmente, as células da epiderme na face adaxial são maiores que as da face abaxial (FIG 6-8), exceto em algumas espécies que apresentaram o mesmo tamanho em ambas as faces. Em *P. ovalis* as células epidérmicas são retangulares e alongadas em sentido periclinal (Fig. 19). Além disso, células epidérmicas maiores foram observadas na face adaxial de *P. suberosa*, quando comparadas às células na face abaxial (FIG. 11). O formato das células epidérmicas variou bastante, de quadrado a retangular na face adaxial e oval a quadrado na abaxial.

Na face abaxial da epiderme, em algumas espécies, foi possível observar papilas formadas pelo prolongamento das células epidérmicas e a sua forma variou entre as espécies (FIG. 6 e 12). Em algumas espécies, como em *P. edmundoi* e *P. caerulea*, essas células na face abaxial da epiderme são volumosas, ovais e maiores que as células na face adaxial da epiderme (FIG. 13). Já em *P. actinia*, essas células são pequenas, menores que da face adaxial, e as projeções poderiam ser produzidas por uma maior deposição de cutícula, entretanto, não foram realizados testes histoquímicos para se verificar a sua origem (FIG. 9). Em *P. incarnata*, as células epidérmicas são pequenas e as projeções se estendem, periclinamente, a partir da região mediana da célula.

Tricomas tectores unisseriados (FIG. 3, 14, 15) foram observados, na lâmina foliar, em ambas as faces da epiderme em várias espécies. Em algumas, estes

ocorrem apenas na face adaxial, ou somente na face abaxial. Muitas espécies apresentaram tricomas, principalmente, na região da nervura principal (FIG. 17 e 18) e no pecíolo (Anexo 1).

Tricomas glandulares multicelulares (FIG. 15-16) foram observados em poucas espécies. Em *P. clatratha* eles ocorrem na face abaxial da lâmina foliar e tem um pedúnculo curto (FIG. 16). Em *P. villosa* e *P. foetida* os tricomas glandulares ocorreram em ambas as faces da epiderme, formados por um pedúnculo muito longo e uma cabeça globosa multicelular (FIG. 3, 15).

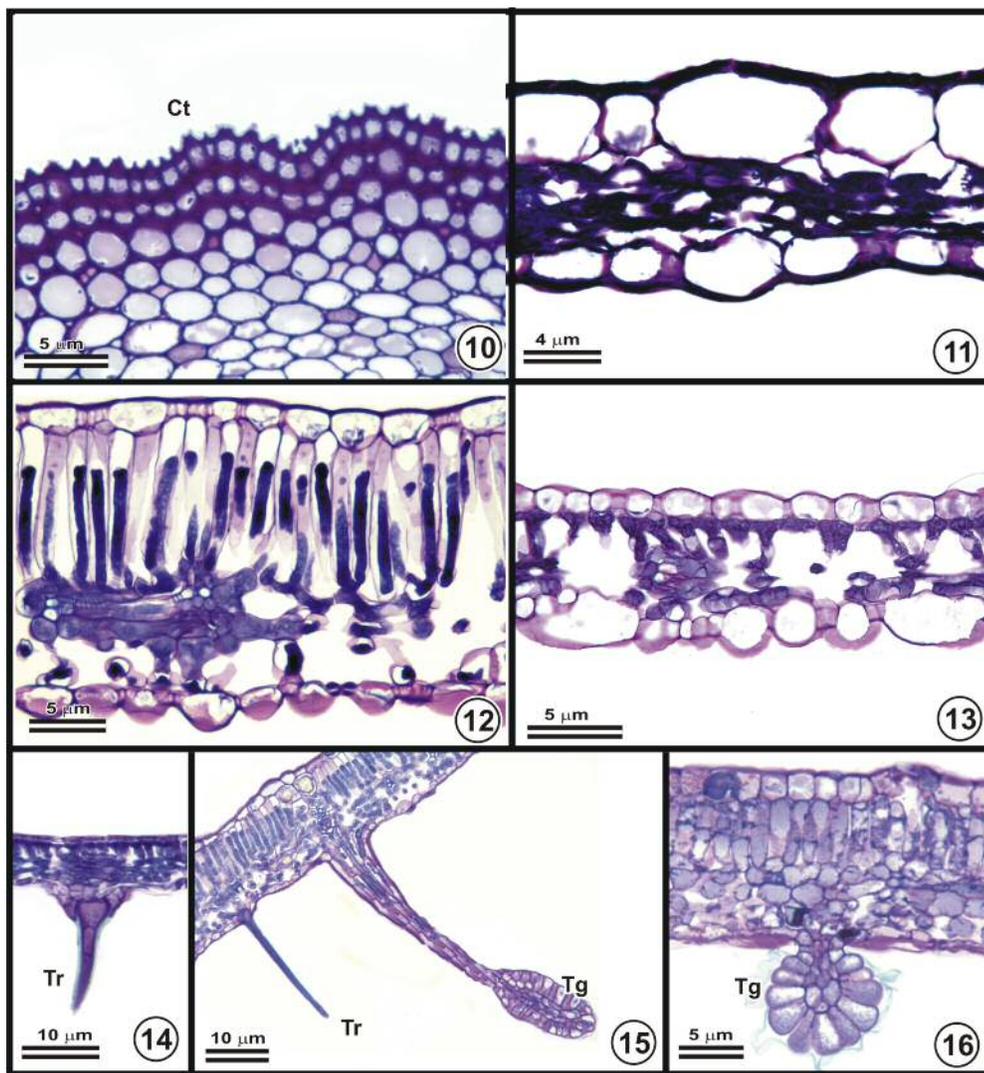


Figura 10-16. 10. Detalhe da cutícula com ornamentações na região da nervura principal em *Passiflora tenuifila*. 11. Grandes células na face adaxial da epiderme em *P. suberosa*. 12. Lâmina foliar em secção transversal de *P. caerulea* com papilas na face abaxial da epiderme. 13. Lâmina foliar de *P. kermesina* com grandes células epidérmicas na face abaxial. 14. Detalhe do tricoma tector multicelular na face abaxial da epiderme em *P. villosa*. 15. Tricoma glandular multicelular com pedúnculo longo e tricoma tector na superfície abaxial da epiderme em *P. foetida*. 16. Tricoma glandular multicelular em *P. clatratha*. Ct – cutícula ornamentada, Tg – tricoma glandular, Tr – tricoma tector.

SISTEMA FUNDAMENTAL

A espessura do parênquima paliçádico e lacunoso, na lâmina foliar, variou entre as espécies analisadas, com relação ao número de camadas celulares. Em todas as espécies o parênquima paliçádico apresentou uma camada de células (FIG. 6, 7, 12, 16), entretanto, estas são mais curtas e retangulares em *Dilkea cf johannesii*, *P. alata*, *P. mansoi* e *P. ovalis* (FIG. 9 e 19). Algumas espécies apresentaram, também, parênquima paliçádico (FIG. 28) na região adaxial da nervura principal (Anexo 1).

O parênquima lacunoso apresentou de três a 11 camadas. A maioria das espécies estudadas apresenta grandes espaços intercelulares no mesofilo. Porém, em *P. setaceae*, *P. speciosa* e *P. suberosa* elas estão compactamente arranjadas. Em *Dilkea cf johannesii*, as células do parênquima clorofiliano possuem paredes espessas (FIG. 20).

Idioblastos com cristais na forma de drusas e prismáticos foram observados no mesofilo e na região da nervura principal (FIG. 24 e 30), exceto em *P. misera* e *P. mixta* (Anexo 1). *P. riparia* foi a que apresentou a maior quantidade de drusas, em todos os indivíduos analisados, as quais se localizam no mesofilo e também no sistema vascular.

A região adaxial na nervura mediana é convexa na maioria das espécies (FIG 17, 18, 21). Porém, notou-se que algumas espécies apresentaram a nervura mediana plana na superfície adaxial e convexa na superfície abaxial (FIG. 22).

Na nervura mediana, uma medula parenquimática foi observada em algumas espécies, exceto nos grupos externos, em *Astrophea* e *Deidamioides* e, também, em algumas espécies de *Passiflora*, as quais apresentaram uma medula composta por células com paredes espessas, esclerificadas (FIG. 23 e 24).

No pecíolo, internamente à epiderme, observou-se uma faixa contínua de 3 a 5 camadas colênquima em todas as espécies. O parênquima cortical é formado por três a quinze camadas de células arredondadas; idioblastos contendo drusas foram observados no córtex da maioria das espécies. Cristais prismáticos ocorreram no córtex em apenas cinco espécies (*Dilkea cf johannesii*, *Mitostemma brevifilis*, *P. edmundoi*, *P. tenuifila* e *P. trintae*). Além disso, foram observadas calotas de fibras isoladas somente em *Mitostemma brevifilis*, dispostas no córtex. Já calotas em grupos ocorreram apenas em *Dilkea cf johannesii*. Uma medula esclerenquimática ocorre nos grupos externos, em *P. mansoi* (*Astrophea*) e em *P. luetzelburgii*, *P. nitida* e *P. trintae* (Anexo 1). Idioblastos com compostos fenólicos e drusas foram encontrados na medula de algumas espécies.

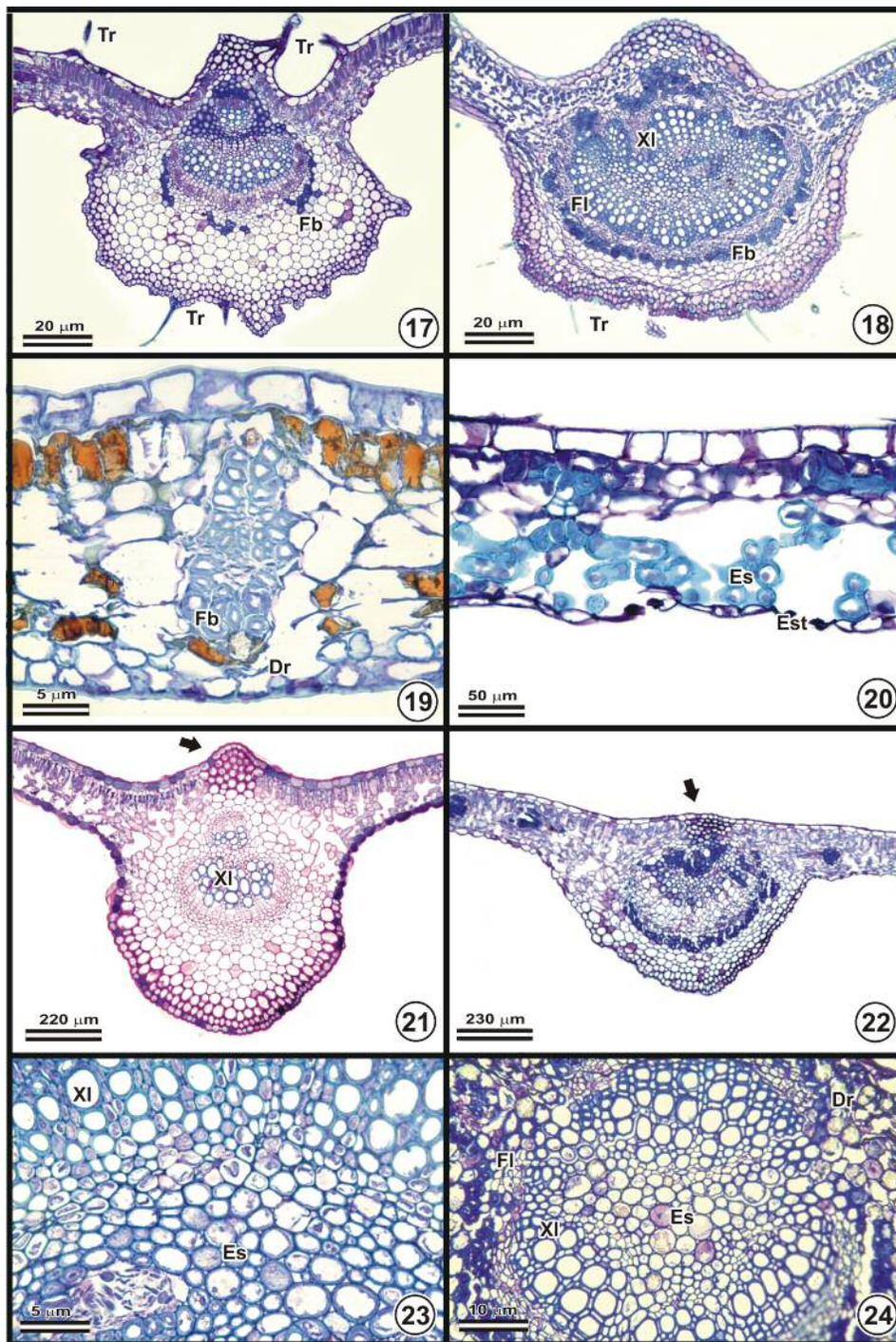


Figura 17 – 24. 17. Região da nervura principal com tricomas tectores e uma faixa descontínua de fibras envolvendo o sistema vascular em *Passiflora villosa*. 18. Sistema vascular formando um cilindro contínuo em *P. mansoi*. 19. Detalhe da epiderme adaxial em *P. ovalis* com paredes alongadas periclinalmente e a presença de compostos fenólicos no mesofilo. 20. Detalhe do mesofilo com as células do parênquima lacunoso com as paredes espessadas em *Dilkea cf johannesii*. 21. Formato biconvexo (seta) da nervura principal em *P. edmundoi*. 22. Formato plano-convexo (seta) da nervura principal em *Passiflora misera*. 23. Detalhe da medula formada por células com paredes espessadas em *P. mansoi*. 24. Sistema vascular na forma de um cilindro contínuo em *P. riparia*. Dr – Drusas, Es – esclerênquima, Est – estômato, Fb – fibras, FI – floema, Tr – tricoma, XI – xilema.

SISTEMA VASCULAR

Em todas as espécies analisadas os feixes vasculares foram colaterais. Os feixes de menor calibre, entretanto, apresentaram variações entre as espécies estudadas apenas com relação à presença de bainha parenquimática, esclerenquimática ou uma calota de fibras abaixo do floema (FIG. 6, 8). Algumas espécies não apresentaram nenhum tecido esclerenquimático associado aos feixes de menor calibre (FIG. 7, Anexo 1). Além disso, observaram-se com frequência, drusas próximas à bainha desses feixes (FIG. 7), exceto em *P. alata*, *P. amenthistina*, *P. moriefolia* e *P. setulosa*.

Na região da nervura mediana e no pecíolo, a maioria das espécies apresentou algum tecido esclerenquimático associado ao sistema vascular, como calotas de fibras isoladas (FIG. 29) ou faixas contínuas ou descontínuas de fibras perivasculares (FIG. 17, 18, 19 e 22). A ausência de fibras e bainha esclerenquimática foram observadas em 16 espécies (FIG. 21, Anexo 1). No pecíolo, uma faixa contínua de fibras perivasculares com paredes espessas ocorreu apenas em *Dilkea cf johannesii* e *P. trintae*.

O sistema vascular da nervura mediana apresentou crescimento secundário (FIG. 18, 24). Na maioria das espécies analisadas o sistema vascular estava organizado na forma de arco (FIG. 17, 21 e 28). Entretanto, observou-se que em algumas espécies este estava disposto na forma de um cilindro contínuo (FIG. 24 e 27) ou, ainda, um cilindro descontínuo.

Na maioria das espécies, o sistema vascular na região da nervura é constituído por apenas um arco ou cilindro vascular central. Porém, em algumas espécies (FIG. 17, 21 e 28), além do sistema vascular central, feixes colaterais

situados lateralmente ao cilindro central podem ocorrer voltados para a face adaxial da epiderme. O número de feixes laterais varia de um a quatro, e quando em maior número, estes podem estar dispostos ao redor do sistema vascular central, ou estar dispostos aleatoriamente pelo tecido fundamental da nervura mediana.

Na região da nervura e no pecíolo foram observados idioblastos contendo drusas no floema (FIG. 24 e 30) da maioria das espécies. Algumas espécies apresentaram, também, drusas no xilema, como em *P. cincinnata*, *P. eichleriana*, *P. galbana*, *P. kermesina*, *P. mucronata*, *P. quadrangularis*, *P. riparia*, *P. tenuifila* e *P. watsoniana*, todas representantes do subgênero *Passiflora*.

O pecíolo da maioria das espécies estudadas apresentou, em secção transversal, formato circular a oval, com dois pequenos lóbulos laterais. Observou-se na porção adaxial do pecíolo, próxima a cada um dos lóbulos, um feixe vascular colateral (FIG. 25 e 26).

O sistema vascular do pecíolo apresenta crescimento secundário e é composto por unidades vasculares, variando de três a 12. Na maioria das espécies analisadas o sistema vascular estava organizado na forma de um cilindro descontínuo (FIG. 25 e 26), exceto em *Dilkea cf johannesii*, *Mitostemma brevifilis*, *P. ovalis* e *P. trintae* (FIG. 27), nas quais este é formado por um cilindro contínuo.

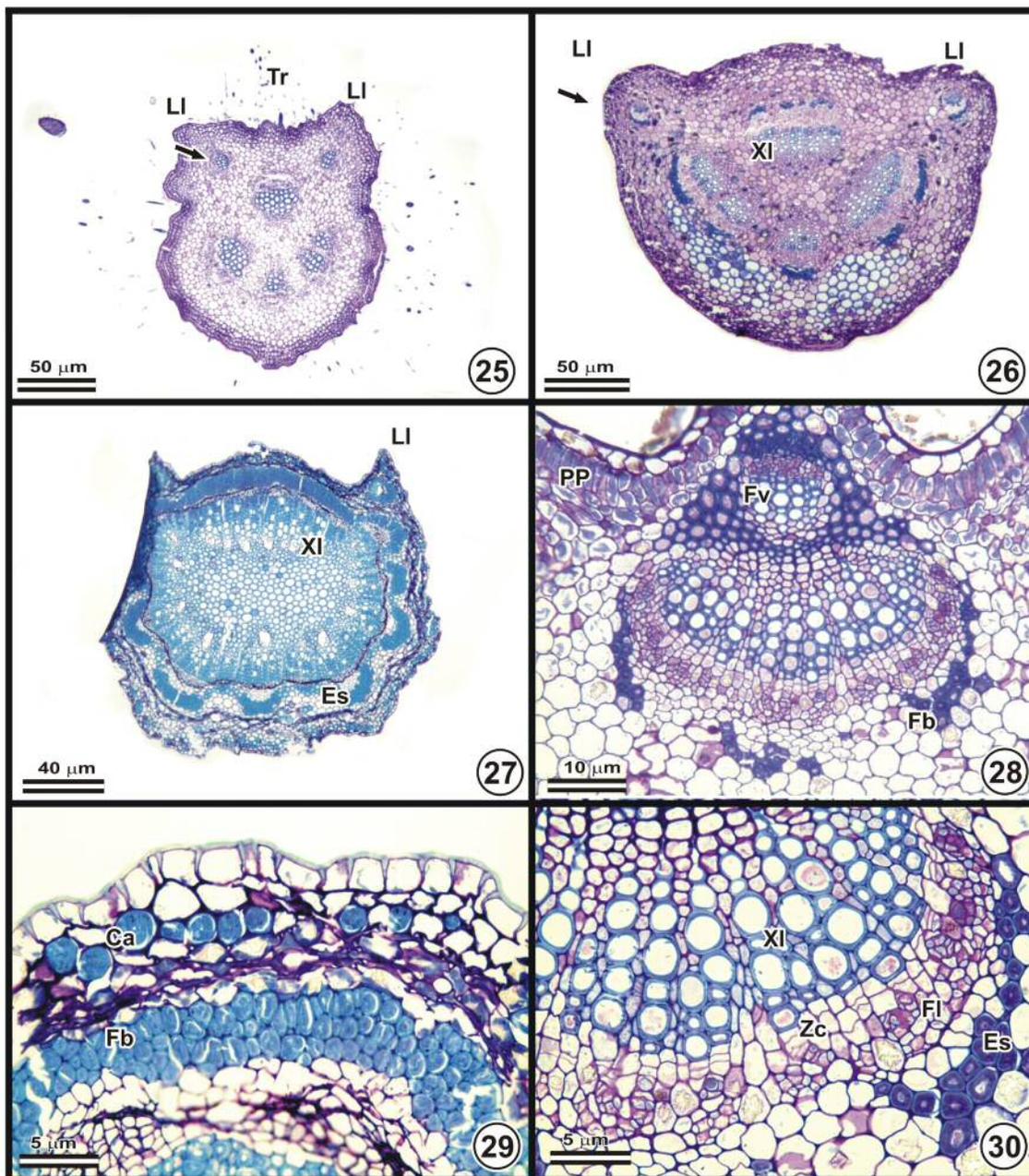


Figura 25-30. Secções transversais do pecíolo (25-27) e da lâmina foliar (28-30). 25. Sistema vascular em *Passiflora foetida* formado por 5 feixes centrais e mais dois feixes laterais (seta) próximo à epiderme. 26. Sistema vascular em *P. clatrata* formando um cilindro descontínuo e dois feixes próximos a cada lóbulo (seta). 27. Sistema vascular em *Dilkea cf. johannesii* formando um cilindro contínuo. 28. Detalhe do sistema vascular em *P. villosa* formado por dois feixes, um próximo à superfície adaxial da folha envolto por fibras e um feixe principal disposto em arco com uma faixa descontínua de fibras. 29. Detalhe do córtex de *Dilkea cf. johannesii* evidenciando fibras dispostas aleatoriamente na camada adjacente à epiderme e uma faixa formada por 2-4 camadas de fibras próxima ao sistema vascular. 30. Detalhe do sistema vascular de *P. villosa* com xilema, floema, zona cambial e tecido esclerenquimático. Ca – calota de fibras, Es – esclerênquima, Fb – Fibras, Fl – Floema, Fv – feixe vascular, LI – lobo lateral, PP – Parênquima paliçádico, Tr – tricoma, XI – Xilema, Zc – Zona cambial.

EVOLUÇÃO DOS CARACTERES FOLIARES

Nove características foram selecionadas para a reconstrução dos estados de caráter ancestrais-oito anatômicas e uma morfológica: flanges cuticulares nas células epidérmicas da folha, tricomas glandulares no limbo, presença de medula esclerenquimática na nervura principal, presença de tricomas na nervura principal, tipo de cutícula presente na nervura principal, tipo de cutícula no pecíolo, organização do sistema vascular no pecíolo, forma do sistema vascular da nervura principal, presença de faixa de esclerênquima no córtex do pecíolo presença de glândulas laminares ou marginais na lamina foliar.

A árvore filogenética obtida baseando-se em Muschner *et al.* (2012) segue abaixo (Fig. 31):

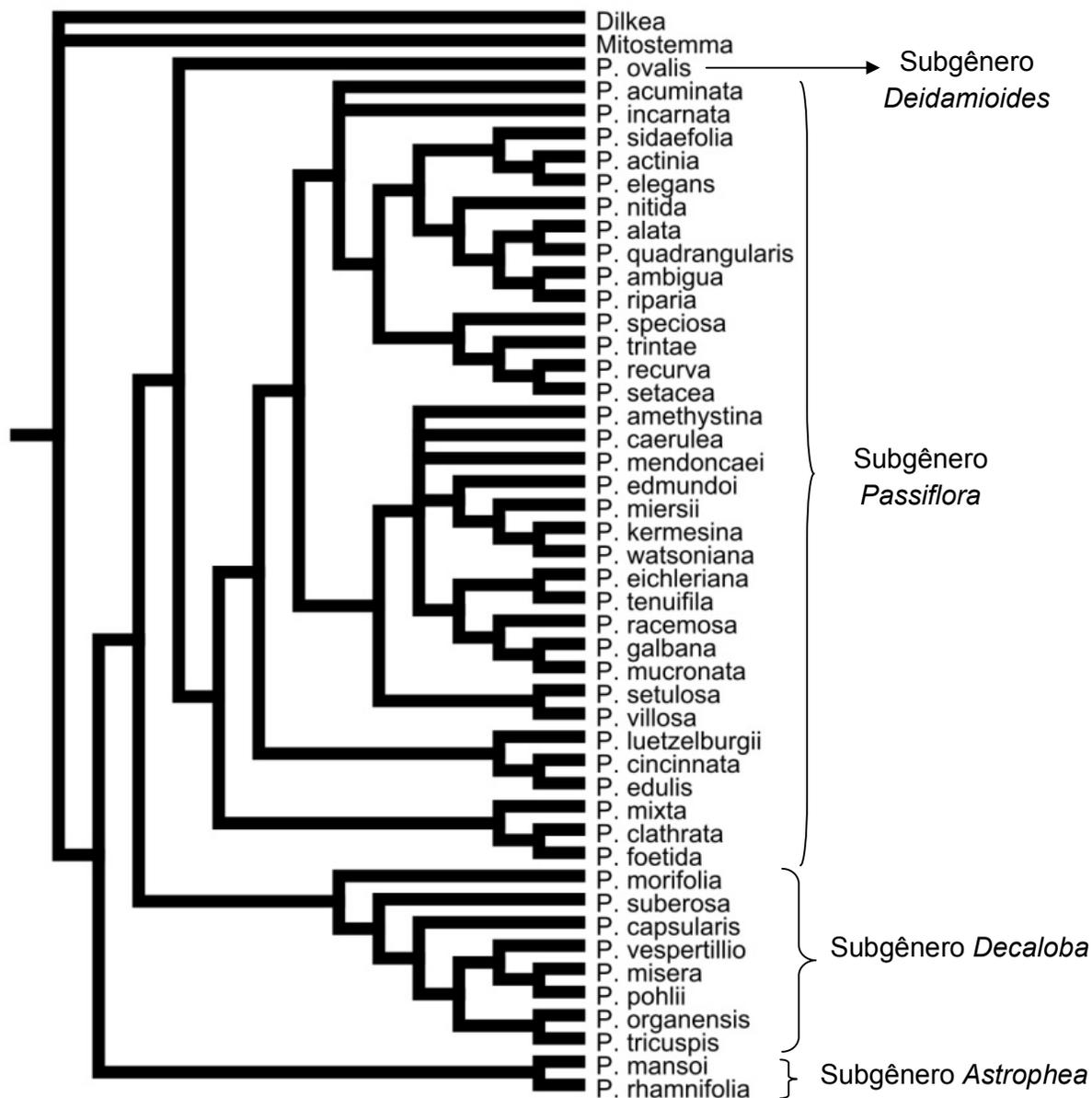
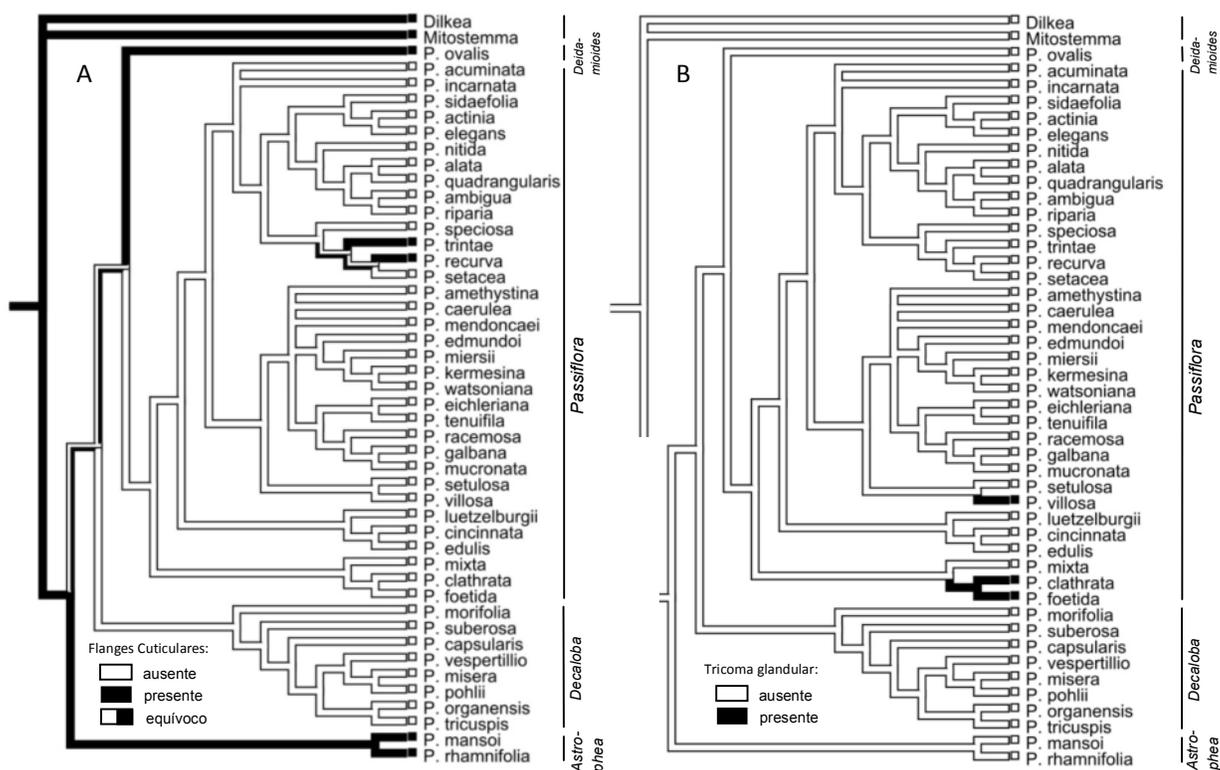


Figura. 31. Árvore de consenso de maioria de 50% das árvores obtidas através de análise Bayesiana combinada de sequências de sete regiões do DNA (*rbcl*, *rps4*, *trnLintron* e *trnL-trnF*, *nad1 b/c*, *nad5 d/e*, 26S) baseada em Muschner *et al.* (2012).

A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “flanges cuticulares” (Fig. 32A) evidenciou que possuir flanges cuticulares é o estado ancestral. A perda desse caráter ocorreu nos subgêneros *Passiflora* e *Decaloba*, entretanto, manteve-

se para o subgênero *Deidamioides* e *Astrophea*. Ocorreu uma reversão em *P. trintae* e *P. recurva*.

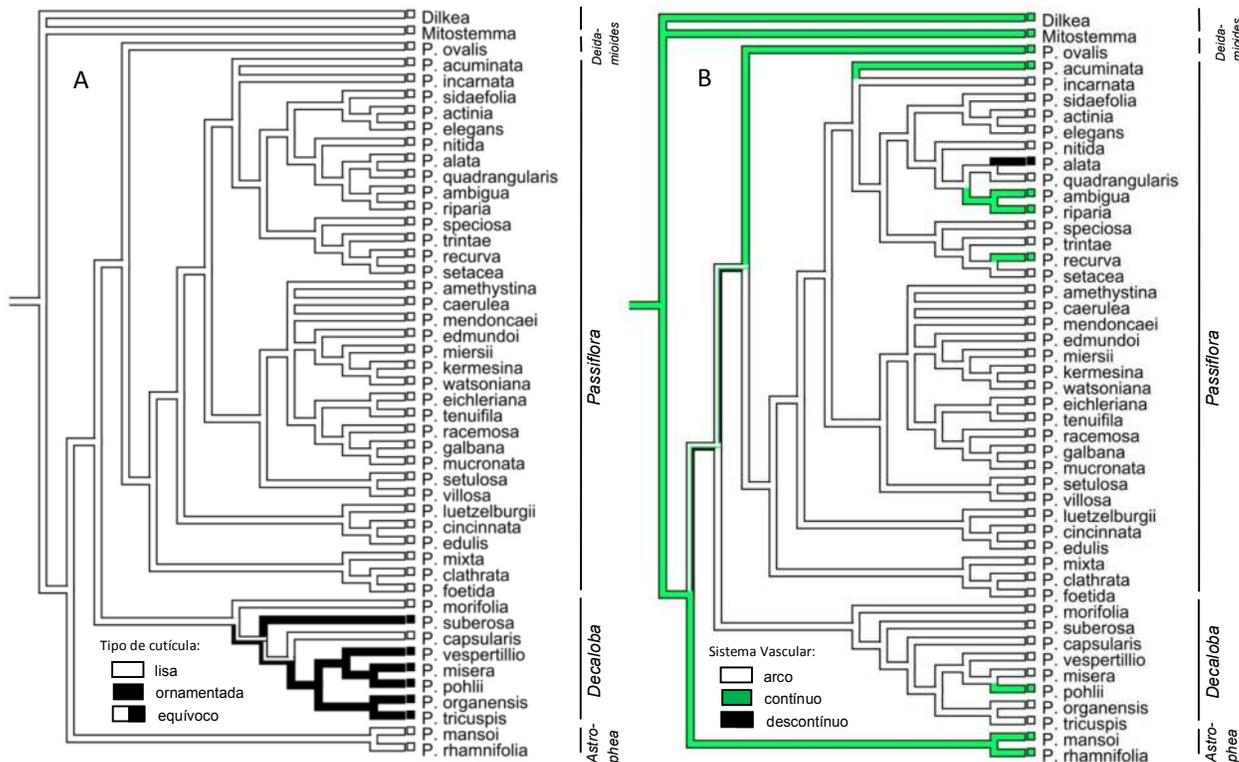
A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “presença de tricomas glandulares no limbo” (Fig. 32B) evidenciou que a sua ausência é o estado ancestral. O estado “presença de tricomas glandulares no limbo” surgiu no grupo, duas vezes, uma em *P. clatratha* e *P. foetida*, e outra de forma independente em *P. villosa*.



Figuras 32. Reconstrução do estado ancestral: A. para o caráter flanges cuticulares; B. tricoma glandular em *Passiflora*.

A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “tipo da cutícula na nervura principal” (Fig.33A) evidenciou que possuir a cutícula lisa é o estado

ancestral. O estado de caráter “cutícula ornamentada” surgiu em *Decaloba*. Duas reversões foram observadas em *P. morifolia* e *P. capsularis*.



Figuras 33: Reconstrução do estado ancestral para o caráter: A. tipo de cutícula na nervura principal; B. tipo do sistema vascular em *Passiflora*.

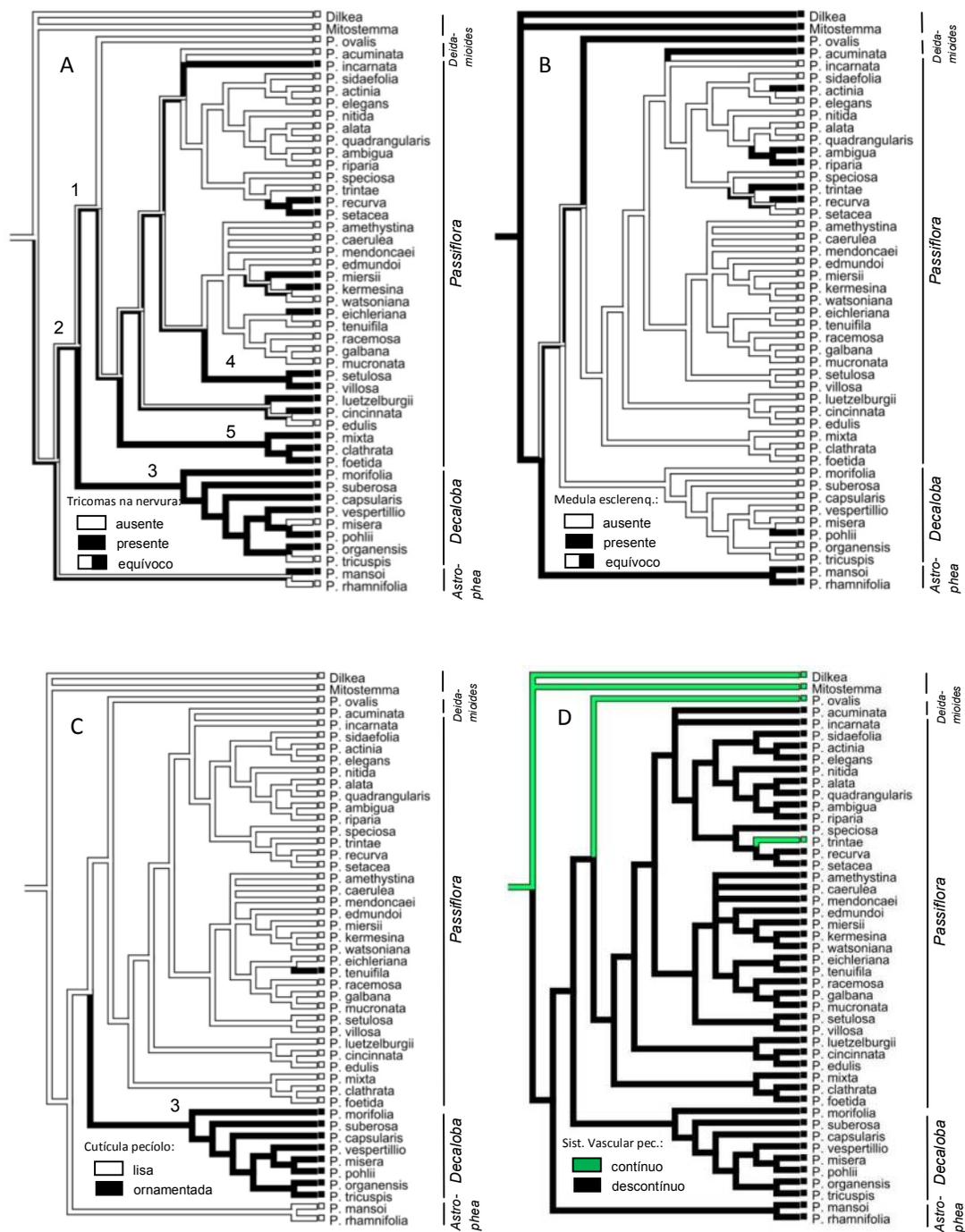
A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “tipo do sistema vascular na nervura principal” (Fig. 33B) evidenciou que possuir o sistema vascular formando um cilindro contínuo é o estado ancestral. O sistema vascular disposto na forma de arco surgiu nas linhagens de *Decaloba* e *Passiflora*. Em *Astrophea* e *Deidamioides* o padrão do sistema vascular é o mesmo do estado ancestral. O padrão de sistema vascular disposto na forma de um círculo descontínuo surgiu apenas em *P. alata*. Algumas reversões para o estado ancestral ocorreram, de forma independente, em *P. ambigua*, *P. riparia*, *P. recurva* e *P. pohlii*.

A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “tricomas na nervura principal” (Fig. 34A) apresenta como equívoco o estado dos cladogramas 1 e 2. A presença de tricomas na nervura ocorreu, principalmente, nos cladogramas 3 (*Decaloba*), 4, 5 e para alguns outros representantes de *Passiflora*, com múltiplas origens e algumas reversões dentro do grupo.

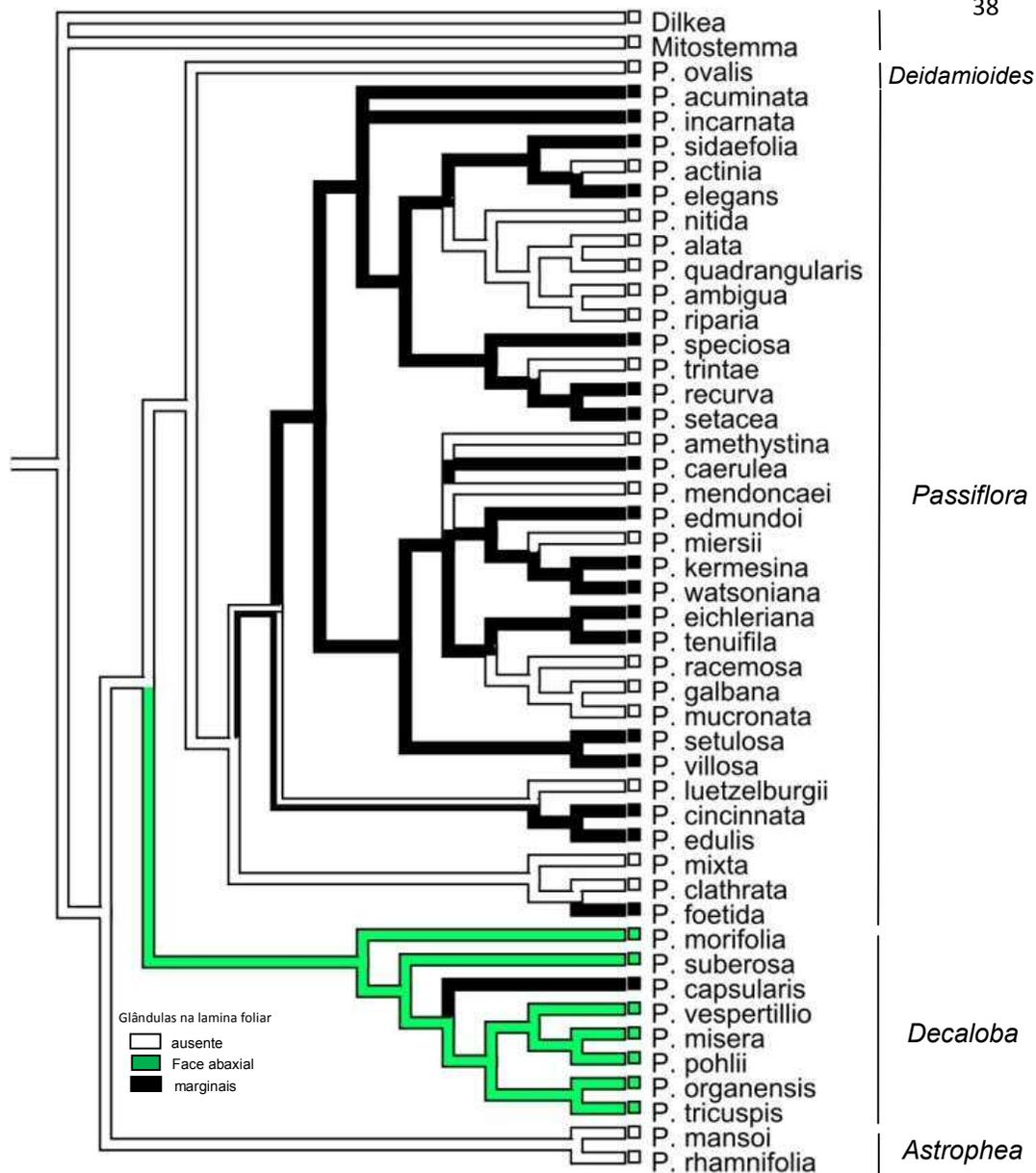
A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “medula esclerenquimática” (Fig. 34B) evidenciou que a sua presença constitui o estado ancestral. Esse caráter foi perdido em *Decaloba* e *Passiflora*, sendo que este último grupo apresentou algumas reversões para o estado ancestral, bem como em *P. pohlii*, do subgênero *Decaloba*.

A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “tipo de cutícula no pecíolo” (Fig. 34C) evidenciou que a cutícula lisa é o estado ancestral. O estado “cutícula ornamentada” no pecíolo surgiu posteriormente duas vezes, de forma independente, uma em *Decaloba* (clado 3) e outra em *P. tenuifila* do subgênero *Passiflora*.

A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “tipo do sistema vascular do pecíolo” (Fig. 34D) evidenciou que um sistema vascular na forma de um cilindro descontínuo é o estado ancestral. O estado “cilindro contínuo” no pecíolo está presente apenas nos grupos externos e no subgênero *Deidamioides*. Ele surgiu, de forma independente, em *P. trintae* do subgênero *Passiflora*.



Figuras 34: Reconstrução do estado ancestral para o caráter: A. tricomas na nervura; B. medula esclerenquimática; C. tipo da cutícula no pecíolo; D. tipo do sistema vascular no pecíolo em *Passiflora*.



Figuras 35: Reconstrução do estado ancestral do caráter tipo de glândulas na folha em *Passiflora*.

A reconstrução dos estados ancestrais para o caráter “presença de glândulas na face abaxial ou marginais na lâmina foliar” (Fig. 35) evidenciou que a ausência de glândulas na folha é o estado ancestral. O caráter “glândulas na face abaxial” surgiu posteriormente no grupo, uma única vez, apenas para *Decaloba*. Já a presença de glândulas marginais na lâmina foliar surgiu, de forma independente, em várias linhagens do gênero.

4 DISCUSSÃO

As espécies estudadas de *Passiflora* e os grupos externos, representados por *Dilkea cf johannesii* e *Mitostemma brevifilis*, apresentaram estrutura anatômica semelhante, corroborando com os padrões anatômicos encontrados para *Passiflora* como um todo (SOLEREDER, 1908; MERCALFE E CHALK, 1950).

Estudos descritivos dos órgãos vegetativos, principalmente da folha, em *Passiflora* confirmam o padrão anatômico descrito por Solereder (1908) e Metcalfe e Chalk (1950). Destes, as espécies mais estudadas foram *P. edulis* e *P. alata* (FREITAS, 1985; PEREIRA *et al.*, 2009), devido a sua grande importância no ponto de vista alimentício e farmacológico. Outras espécies analisadas são *P. suberosa* (JAUREGUI *et al.*, 2002; BARP *et al.*, 2006; GIANI, 2009), *P. edulis* (GLORIA *et al.*, 1999; BERALDO E KATO, 2008; COP *et al.*, 2014), *P. foetida* (JAUREGUI *et al.*, 2002; MACHADO *et al.*, 2008; COSTA, 2013), *P. oerstedii*, *P. suberosa* (JAUREGUI *et al.*, 2002), *P. misera* (GIANI, 2009; COP *et al.*, 2014), *P. kermesina* (COP *et al.*, 2014), *P. campanulata* (MERUVIA *et al.*, 1993a), *P. actinia* (KURTZ *et al.*, 2003), *P. lobata* (CARDOSO, 2008), *P. quadrangularis* (FREITAS, 1985), *P. incarnata* (FREITAS, 1985), *P. amenthystina* (ROCHA *et al.*, 2009) e *P. adenopoda* (GILBERT, 1971).

Sob enfoque taxonômico, destaca-se apenas Brasileiro e Melo-de-Pinna (2013), que utilizaram caracteres anatômicos e morfológicos foliares para delimitar os subgêneros de *Passiflora*. Nesse contexto, compararam os subgêneros *Passiflora* e *Decaloba*, através da análise morfológica e anatômica de 30 espécies, e constataram que a morfologia da margem da lâmina foliar, a presença de glândulas

peciolares, a forma das células epidérmicas e o arranjo dos feixes na nervura central auxiliam na delimitação desses subgêneros.

Na maioria das espécies analisadas, as folhas são hipoestomáticas, o que está de acordo com as descrições realizadas para o gênero (SOLEREDER, 1908; METCALFE E CHALK, 1950). Meruvia *et al.* (1993) e Kurtz *et al.* (2003) observaram folhas hipoestomáticas em *P. campanulata* e *P. actinia*, respectivamente. Por outro lado, no presente estudo, foram observadas também folhas anfiestomáticas em *P. ambigua* e *P. sidaefolia*, sendo que os estômatos localizados na face adaxial da epiderme ocorrem em menor frequência quando comparados aos da face abaxial.

Em um estudo comparativo da anatomia e filogenia em Myrtaceae, realizado a partir de 26 espécies, nas quais a maioria das espécies apresentaram folhas hipoestomáticas, constatou-se a presença de folhas anfiestomáticas nos gêneros mais basais do grupo, o que segundo os autores constituem uma condição plesiomórfica em Myrtaceae (GOMES *et al.*, 2009). No presente estudo, a posição dos estômatos não se mostrou informativa para este fim. Esta característica pode ser considerada de diagnose para as espécies *P. ambigua* e *P. sidaefolia*.

Os complexos estomáticos observados nas espécies em estudo estão dispostos, geralmente, no mesmo nível das demais células epidérmicas e podem ser anomocíticos, paracíticos ou, em menor frequência, anisocíticos. Conforme relatado por Kurtz *et al.* (2003), estômatos anomocíticos ocorrem em *P. actinia*, os quais estão dispostos no mesmo nível das demais células. Além disso, os referidos autores descreveram que os estômatos podem estar rodeados por células com aspecto papiloso. Por outro lado, Meruvia *et al.* (1993a) observaram que em *P. campanulata* os estômatos localizam-se abaixo das demais células epidérmicas e

podem ser também paracíticos. No presente estudo, foram observados estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas na maioria das espécies, corroborando com os resultados obtidos por Kurtz *et al.* (2003) e Meruvia *et al.* (1993a). Contudo, em quatro espécies (*P. suberosa*, *P. clathrata*, *P. foetida* e *P. riparia*) os estômatos localizaram-se levemente acima das demais células. Além disso, em *P. organensis* e *Mitostemma brevifilis* ocorreram estômatos abaixo das demais células epidérmicas.

O valor taxonômico dos tipos de estômatos é comprovado para vários grupos (METCALFE E CHALK, 1979), como Umbeliferae (OSTROUMOVA E LAVROVA, 2008), Dipterocarpaceae (NORAINI E CUTLER, 2009), Celastraceae (GOMES *et al.*, 2005, GOMES E LOMBARDI, 2010), dentre outros. No presente trabalho, o tipo de estômato tem valor diagnóstico para algumas espécies.

Cutícula espessa e lisa predomina na maioria das espécies analisadas. Essa característica já foi descrita em *P. edulis* (BERALDO E KATO, 2008). Porém, em *P. actinia* (KURTZ *et al.*, 2003) foi observada uma cutícula relativamente delgada, levemente estriada e com cera epicuticular com aspecto de escamas. No presente estudo, verificou-se que cutícula espessa predomina em todas as espécies analisadas, porém observou-se, também, que algumas espécies apresentaram maior espessamento cuticular do que outras. Como as espécies estudadas foram obtidas a partir de material herborizado e que nem sempre o local de coleta foi informado corretamente, foi difícil fazer uma correlação da espessura da cutícula com as condições ambientais, visto que estas influenciam no padrão de deposição e espessura da cutícula (HLWATIKA E BHAT, 2002).

Solereder (1908) e Metcalfe e Chalk (1950) citaram, em seus primeiros estudos com *Passiflora*, a presença de projeções cuticulares em várias espécies. Cutícula levemente estriada foi descrita também por Kurtz *et al.* (2003) em *P. actinia*, os quais notaram também a deposição de cera epicuticular em formato de escamas. A ornamentação cuticular pode ser um importante caráter taxonômico e de diagnóstico, podendo ser utilizada para a identificação e delimitação de espécies (SOLEREDER, 1908; METCALFE E CHALK, 1979; CUTTER, 1986; METCALFE E CHALK, 1988; FAHN, 1990; FONTENELLE *et al.*, 1994; BARTHLOTT *et al.*, 1998, KOCSIS *et al.*, 2004; GOMES *et al.*, 2005; MORAES, 2005; MORAES *et al.*, 2009; ARRUDA *et al.*, 2010; ALEXANDRINO *et al.*, 2011; MORAES *et al.*, 2011, LUNA *et al.*, 2013).

Garcia *et al.* (2008) também constataram, ornamentações cuticulares, na forma de retículo, na epiderme adaxial em *Passiflora aff. tiliaefolia*. No presente estudo, algumas espécies apresentaram ornamentações cuticulares, visíveis em microscopia de luz, principalmente na região da nervura principal e no pecíolo. Essas ornamentações foram exclusivas para *Decaloba* e este pode constituir-se em caráter taxonômico, que pode ser utilizado para separar este subgênero dos demais.

Observando-se a reconstrução da evolução do caráter ornamentações cuticulares na nervura principal, nota-se que ocorreu apenas um surgimento no grupo, no clado composto por *P. tricuspis*, *P. organensis*, *P. pohlii*, *P. misera* e *P. vespertilio*, sendo que o estado ancestral é ambíguo para o clado que inclui *P. suberosa* e *P. capsularis*. Este estado de caráter pode ter surgido a partir do ancestral de *P. suberosa*, e ter sido perdido apenas em *P. capsularis*. Na reconstrução do caráter ornamentações cuticulares no pecíolo, percebe-se que este

tem dois surgimentos, em *Decaloba*, podendo constituir-se numa sinapomorfia para o subgênero, e em *P. tenuifila*, do subgênero *Passiflora*.

A presença de flanges cuticulares, presente em cinco espécies aqui estudadas não foi relatada ainda para o gênero *Passiflora*. Elas foram encontradas nas duas espécies pertencentes aos grupos externos de *Passiflora* (*Dilkea* e *Mitostemma*), em *P. mansoi* e *P. rhamnifolia* (subgênero *Astrophea*) e também em *P. ovalis* (subgênero *Deidamioides*), uma espécie que recentemente teve sua classificação e posicionamento alterado, de *Tetrastylis*, para *Passiflora* (VITTA E BERNACCI, 2004). Os resultados aqui sugerem que essa característica está restrita aos grupos mais basais de *Passiflora*, tendo valor diagnóstico para o grupo estudado. O valor diagnóstico desta característica também é reportado em Myrtaceae, presente em algumas espécies (FARIAS *et al.*, 2009).

Das 47 espécies analisadas 24 apresentaram tricomas. A maioria dos tricomas foram tectores, entretanto, tricomas glandulares foram observados em *P. clathrata*, *P. foetida* e *P. villosa*. Como relatado na literatura (METCALFE E CHALK, 1950), podem ocorrer tricomas tectores unisseriados e glandulares, unicelulares ou pluricelulares, com variado grau de espessamento da parede, em *Passiflora*.

Tricomas tectores já foram observados em *P. misera* (LEITE *et al.*, 2013; COP *et al.*, 2014), *P. edulis* (BERALDO E KATO, 2008; LEITE *et al.*, 2013), *P. campanulata* (MERUVIA *et al.*, 1993a), *P. suberosa* (BARP *et al.*, 2006; LEITE *et al.*, 2013) em *P. alata*, *P. capsularis*, *P. cincinnata*, *P. foetida*, *P. mansoi*, *P. porophylla*, *P. silvestris*, e *P. watsoniana* (LEITE *et al.*, 2013). Meruvia *et al.* (1993a) descreveu também tricomas tectores, pluricelulares e unisseriados, de paredes estriadas e lignificadas em *P. campanulata* (MERUVIA *et al.*, 1993a), corroborando com os

resultados do presente estudo. Também foram observados tricomas multicelulares na forma de escamas na superfície adaxial de *P. guazumaefolia* (GARCIA *et al.*, 2008).

Solereder (1908) citou a ocorrência de tricomas glandulares em *P. clathrata* Mast., *P. foetida* Linn, *P. lepidota* Mast. e *P. villosa* Vell. (METCALFE E CHALK, 1950; DHAWAN *et al.*, 2004; COSTA, 2013). Durkee *et al.* (1984) informaram que *P. foetida* é a única espécie do gênero que secreta resina. As análises realizadas nesse estudo com *P. clathrata*, *P. foetida* e *P. villosa* corroboram as descrições dos autores supracitados para presença de tricomas glandulares. A presença de tricomas glandulares compartilhados por *P. clathrata* e *P. foetida* corrobora com análises filogenéticas, nas quais essas espécies formam um grupo fortemente sustentado (MUSCHNER *et al.*, 2012). Vários estudos demonstram a importância taxonômica da presença e dos tipos de tricomas, como Noraini e Cutler (2009), para o gênero *Parashorea* (Dipterocarpaceae); em Rubiaceae, Kocsis *et al.* (2004), para o gênero *Rondeletia*, e Moraes *et al.* (2011) para *Psychotria*; Gomes *et al.* (2009), para algumas espécies de Myrtaceae.

Na reconstrução do estado ancestral, a presença de tricomas glandulares surge duas vezes no subgênero *Passiflora*, uma na linhagem *P. clathrata* e *P. foetida*, podendo representar uma sinapomorfia para este clado, e outra em *P. villosa*.

Quanto à ocorrência de tricomas tectores na nervura principal, observou-se que ocorreram vários surgimentos em *Passiflora*, ausente somente no subgênero Deidamioides, representado por *P. ovalis*. A maioria dos representantes de *Decaloba* possui essa característica, perdida em *P. misera* e *P. tricuspis*, bem como houve

vários surgimentos no subgênero *Passiflora*. *Astrophea*, representado neste estudo por *P. mansoi* e *P. rhamnifolia*, apresenta um surgimento em *P. mansoi*. Os grupos externos não apresentaram tricomas tectores ou glandulares. Embora seja um caráter que apresenta muita convergência, com vários surgimentos no grupo, este pode constituir uma sinapomorfia para *Decaloba*, e para o clado composto por *P. mixta*, *P. clathrata* e *P. foetida*.

Todas as espécies analisadas apresentaram uma epiderme uniestratificada, o que corrobora com as descrições já realizadas para o grupo (GLORIA *et al.*, 1999). Além disso, algumas espécies apresentam células papilosas na face abaxial da epiderme como algumas espécies de *Decaloba* e várias do subgênero *Passiflora*. A morfologia dessas estruturas variou entre as espécies estudadas, em algumas espécies as células papilosas são volumosas e já em outras espécies as células epidérmicas são pequenas e as papilas formam-se a partir de projeções da cutícula. Para uma melhor compreensão dessas estruturas, faz-se necessário um estudo pormenorizado, a partir de testes histoquímicos e também o uso de microscopia eletrônica de varredura, para a melhor compreensão e classificação das papilas epidérmicas em *Passiflora*, visto que elas foram presentes em cerca de 20% das espécies analisadas e foram encontradas em subgêneros distintos (*Decaloba* e *Passiflora*).

Essa característica foi citada por Metcalfe e Chalk (1950) para *Passiflora* e *Adenia* (Passifloraceae). Papilas na face abaxial da epiderme também já haviam sido reportadas em *P. misera* e *P. watsoniana* (LEITE *et al.*, 2013), *P. actinia* (KURTZ *et al.*, 2003) e *P. campanulata* (MERUVIA *et al.*, 1993a) e foram reconfirmadas pelo presente estudo. De acordo com Fahn (1990) as papilas epidérmicas desempenham um papel na distribuição da luz na superfície foliar.

Metcalfe e Chalk (1979) e Judd *et al.* (2008) apontam que os tipos de papilas são caracteres de importância na taxonomia e sistemática de vários grupos.

O mesofilo apresentou organização dorsiventral em todas as espécies analisadas e está de acordo com os caracteres gerais para *Passiflora* (MERUVIA *et al.*, 1993a; BERALDO E KATO, 2008; LEITE *et al.*, 2013). Solereder (1908) constatou, entretanto, que algumas espécies podem apresentar um mesofilo com estrutura cêntrica, como em *Passiflora mooreana*. e *P. reticulata*. Metcalfe e Chalk (1950) mencionaram que pode ocorrer, também, um mesofilo isobilateral em *Passiflora* ou em outros gêneros da família como em *Adenia*, *Paropsia* e *Tryphostemma*.

Assim como foi observado no presente estudo, o mesofilo é formado, geralmente, por uma camada de células paliçádicas e por cerca de 6-7 estratos compondo o parênquima lacunoso, o que corrobora com o estudo realizado em outras espécies de *Passiflora* (MERUVIA *et al.*, 1993a; GLORIA *et al.*, 1999; BARP *et al.*, 2006; BERALDO E KATO, 2008; LEITE *et al.*, 2013).

Kurtz *et al.* (2003) e Beraldo e Kato (2008) descreveram a presença de cristais de oxalato de cálcio, na forma de prismas ou drusas, na lâmina foliar de *P. actinia* e *P. edulis*, respectivamente. No presente estudo, ao se estudar *P. actinia* e *P. edulis*, foram observados apenas cristais na forma de drusas no parênquima paliçádico, floema e medula da nervura principal, mas não foram encontrados cristais prismáticos.

Os feixes vasculares de pequeno porte, situados no mesofilo, são colaterais em todas as espécies analisadas. Eles podem apresentar, também, uma bainha que envolve o feixe (parenquimática ou esclerenquimática) ou fibras localizadas somente

abaixo do floema. Os resultados obtidos estão de acordo com as descrições para o gênero, pois Solereder (1908) informa que os feixes vasculares em *Passiflora* podem ou não serem acompanhados por esclerênquima. Gloria *et al.* (1999) também observaram em *P. edulis f. flavicarpa* feixes vasculares colaterais limitados por uma bainha parenquimática. Já Kurtz *et al.* (2003) descreveu que os feixes vasculares de pequeno porte em *P. actinia* são colaterais e apresentam uma calota de fibras perivasculares, aposta ao floema, sendo que uma bainha parenquimática envolve o feixe vascular, o que está de acordo com os resultados obtidos no presente estudo. Garcia *et al.*, (2008) observaram tecido esclerenquimático associados as nervuras de menor porte em em *P. guazumaefolia* e *P. aff. tiliaefolia*.

Nas espécies estudadas a nervura principal, em secção transversal, teve geralmente formato biconvexo, o que corrobora com outros estudos publicados para o gênero (KURTZ *et al.*, 2003; BARP *et al.*, 2006; GARCIA *et al.*, 2008; BERALDO E KATO, 2008). Entretanto, algumas espécies apresentaram a face adaxial da nervura quase planas, como em *P. caerulea*, *P. galbana*, *P. mucronata*, *P. sidaefolia*, *P. trintae* e *P. watsoniana*.

O sistema vascular da nervura principal, das espécies analisadas, variou bastante. Algumas espécies apresentaram um sistema vascular formado por xilema e floema organizados na forma de um arco, enquanto outras apresentaram vários feixes vasculares dispostos próximos ou ao redor do sistema vascular principal, ou até um cilindro vascular contínuo, com medula parenquimática ou esclerênquimática. Crescimento secundário na nervura principal é uma condição predominante no grupo estudado. Vários autores relatam que o sistema vascular em *Passiflora* pode estar disposto em arco ou formando um cilindro descontínuo na nervura principal (FREITAS, 1985; MERUVIA *et al.*, 1993a; BARP *et al.* 2006; GARCIA *et al.* 2008;

BERALDO E KATO, 2008). Ao realizar a análise anatômica em *P. guazumaefolia* e *P. aff. tiliaefolia*, Garcia *et al.* (2008) observaram vários feixes, dispostos em círculo, formando o sistema vascular. Feixes vasculares colaterais formando um círculo descontínuo foram também observados em *P. edulis*, o que corrobora com as análises realizadas no presente estudo para essa espécie (FREITAS, 1985; BERALDO E KATO, 2008). Por outro lado, em *P. suberosa* e algumas outras espécies estudadas, o sistema vascular foi constituído por apenas um arco, conforme já relatado por Barp *et al.* (2006). Já Meruvia *et al.*, (1993a) relata que a nervura principal em *P. campanulata* é formada por um feixe vascular disposto em arco, acompanhado por um feixe colateral menor, posicionado acima e na região central do arco, o que também foi observado em 16 espécies analisadas nesse estudo.

O sistema vascular do pecíolo tem formato de um cilindro descontínuo na maioria das espécies estudadas, o que corrobora com as descrições realizadas em *P. guazumaefolia* e *P. aff. tiliaefolia* (GARCIA *et al.*, 2008) e *P. edulis* (BERALDO E KATO, 2008). Vários autores mencionam a relevância da formato sistema vascular, principalmente no pecíolo, para fins taxonômicos, como ressaltado por Martinez-Cabrera *et al.* (2008) para Rubiaceae, Gomes e Lombardi (2010) para espécies de Celastraceae, e no caso do formato do sistema vascular da nervura mediana, verificou-se sua importância para espécies de Myrtaceae (GOMES *et al.*, 2009).

Na reconstrução do estado ancestral para o caráter tipo de sistema vascular na nervura principal, observa-se que o tipo de sistema vascular predominante nos grupos basais é o cilindro contínuo, sendo que há múltiplos surgimentos independentes do mesmo nas outras linhagens: surge uma vez em *Decaloba*, em *P. pohlii*, e três vezes no subgênero *Passiflora*. Apenas em *P. alata* observou-se o tipo

descontínuo. Para o tipo de sistema vascular do pecíolo, observou-se que há dois surgimentos para o cilindro contínuo: nos grupos externos e na linhagem de *Deidamioides*, representada por *P. ovalis*. O cilindro do tipo descontínuo surge uma única vez e predomina nos demais subgêneros de *Passiflora*.

Quanto à presença de medula esclerenquimática, a reconstrução revelou que a presença deste caráter ocorre nos grupos externos e nas linhagens mais basais (*Deidamioides* e *Astophea*), tendo ocorrido um único surgimento em *Decaloba*, em *P. pohlii*, e múltiplos surgimentos em *Passiflora*.

Embora historicamente a folha seja considerada um órgão muito plástico, que responde rapidamente às condições do ambiente (DICKISON, 2000), o valor taxonômico dos caracteres morfológicos e anatômicos foliares é reconhecido para inúmeros grupos (METCALFE E CHALK, 1979). No presente trabalho, várias características gerais já descritas para outras espécies de *Passiflora*, foram observados, como epiderme unisseriada, mesofilo dorsiventral, estômatos anomocíticos, paracíticos ou anisocíticos, folha hipoestomática, parênquima paliçádico composto por 1-2 camadas de células, feixes vasculares colaterais e, ocasionalmente, a presença de uma epiderme abaxial papilosa.

Embora tenha sido constatada uma grande convergência para a maioria das características anatômicas analisadas no grupo estudado, algumas características observadas, entretanto, são restritas a algumas linhagens, podendo constituir-se em caracteres de valor taxonômico e potencialmente filogenéticos.

Como caracteres diagnósticos em *Passiflora* podem-se citar:

- ✓ a presença de flanges cuticulares e o sistema vascular da nervura central formando um cilindro contínuo presentes nos grupos externos e nos subgêneros *Astrophea* e *Deidamioides*;
- ✓ a presença de cutícula ornamentada e glândulas na face abaxial, presentes apenas em representantes de *Decaloba*, que podem representar sinapomorfias para este subgênero;
- ✓ a presença de tricomas glandulares, que pode ser uma sinapomorfia para o clado representado por *P. foetida* e *P. clathrata*;
- ✓ o sistema vascular descontínuo no pecíolo é praticamente uma constante para os subgêneros de *Passiflora*, podendo representar uma sinapomorfia para o gênero;
- ✓ o tipo de sistema vascular na nervura principal em arco predomina em *Passiflora*.

Como caracteres promissores para a taxonomia do grupo foram encontrados:

- ✓ papilas epidérmicas em *P. misera*, *P. tricuspis*, *P. vespertillio* (*Decaloba*) e em *P. caerulea*, *P. edmundoi*, *P. incarnata*, *P. mendoncaeii*, *P. sidaefolia* e *P. watsoniana* (*Passiflora*);
- ✓ calota isoladas de fibras no cortex da nervura e no pecíolo, observados em *P. mansoi* e *P. ovalis*;
- ✓ faixa de esclerenquima contínua no pecíolo, constatado em *P. trintae* e *Dilkea cf johannesii*.

Pode-se verificar que alguns caracteres são úteis e podem ser utilizados para avaliar a evolução do grupo, como a presença de uma cutícula ornamentada na nervura principal e no pecíolo; glândulas na face adaxial da epiderme que constituem sinapormofias em *Decaloba*.

A investigação mais aprofundada das papilas epidérmicas pode trazer resultados interessantes para a ocorrência dessa característica, que se mostrou variada no grupo especialmente no subgênero *Passiflora*. Além dessa característica, o estudo dos tipos de secreção e tipos de tricomas glandulares e tectores também são caracteres com grande potencial taxonômico e filogenético para o gênero *Passiflora* como um todo, especialmente para o subgênero *Passiflora*.

REFERÊNCIAS

- ALEXANDRINO, C.R.; MORAES, T.M.S.; CUNHA, M. Micromorfologia e Anatomia Foliar de Espécies de Rubiaceae do Parque Nacional de Itatiaia-RJ. **Floresta e Ambiente**, v. 18, n. 3, p. 275-288, 2011.
- ALVES, M.; ESTELITA, M.E.M.; WANDERLEY, M.G.L.; THOMAS, W.W. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n. 1, p. 1-9, 2002.
- ARRUDA, R.C.O.; GOMES, D.M.S.; MAGALHÃES, M.L.; AZEVEDO, A.C. E GOMES, M. Leaf anatomy and micromorphology of six *Posoqueria Aublet* species (Rubiaceae). **Rodriguésia**, v.61, p. 505-518, 2010.
- AYENSU, A.S.; STERN, W.L. Systematic Anatomy And Ontogeny Of The Stem In Passifloraceae. **Contr. U.S. Natl. Herb.**, v. 34, p. 45-73, 1964.
- BARP, E.A.; SOARES, G.L.G.; GOSMANN, G.; MACHADO, A.M.; VECCHI, C.; MOREIRA, G.R.P. Phenotypic Plasticity in *Passiflora suberosa* L. (Passifloraceae): induction and reversion of two morphs by variation in light intensity. **Braz. J. Biol.**, v. 66, n. 3, p. 853-862, 2006.
- BARTHOLOTT, W.; NEINHUIS, C.; CUTLER, D.; DITSCH, F.; MEUSEL, I.; THEISEN, I. E WILHELMI, H. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 126, p. 227-236, 1998.
- BERALTO, J.; KATO, E.T.M. Morfoanatomia de folhas e caules de *Passiflora edulis* Sims, Passifloraceae. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 20, n. 2, p. 233-239, 2008.
- BERNACCI, L.C.; CERVI, A.C.; MILWARD-DE-AZEVEDO, M.A.; NUNES, T.S.; IMIG, D.C.; MEZZONATO, A.C. Passifloraceae In: **Lista de espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro .2013. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil>. Acesso em: 06/02/2013.
- BRASILEIRO, J.C.B.; MELO-DE-PINNA, G.F.A. 2013. Morfoanatomia Foliar comparada de espécies dos subgêneros *Passiflora* e *Decaloba*, Gênero *Passiflora* (Passifloraceae). 64° Congresso Nacional de Botânica, Belo Horizonte, 10-15 de Novembro de 2013.
- CARDOSO, M.Z Herbivore Handling of a Plant's Trichome: The Case of *Heliconius charithonia* (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae) and *Passiflora lobata* (Killip) Hutch. (Passifloraceae). **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 3, p. 247-252, 2008.
- CERVI, A. C. Estudo do gênero *Passiflora* L., Subgênero *Passiflora*. Departamento de Botânica. Universidade Federal do Paraná. Passifloraceae do Brasil. Fontqueria XLV, Madrid. P. 4-6, 1997.

CERVI, A.C. O gênero *Passiflora* (Passifloraceae) no Brasil, espécies descritas após o ano de 1950. **Adumbrationes ad Summae Editionem**, v. 16, p. 1-5, 2006.

COP, J.G.; MOTTA, N.A.; DUTRA, R.M.; LIMA, R.S. Preparação de Lâminas Histológicas a Partir de Espécies Vegetais Ocorrentes na Mata Atlântica e na Caatinga. XI Encontro de Iniciação à Docência. UFPB-PRG. Disponível em: http://www.prac.ufpb.br/anais/xenex_xienid/xi_enid/monitoriapet/RESUMOS/Area5/5CCENDSEMT05-P.pdf. Último acesso em 02 de Fevereiro de 2014.

COSTA, P.R. Morfometria, Germinação In Vitro e Ex Vitro e Adequação Metodológica do Teste de Tetrazólio em Sementes de *Passiflora foetida* var. *glaziovii* Killip (Passifloraceae). Tese (Mestrado em Agricultura Tropical). Pós-graduação em Agricultura Tropical, Universidade Federal do Espírito Santo. São Mateus, Espírito Santo. 2013.

CUTRI, L.; NAVE, N.; AMI, M.B.; CHAYUT, N.; SAMACH, A.; DORNELAS, M.C. Evolutionary, genetic, environmental and hormonal-induced plasticity in the fate of organs arising from axillary meristems in *Passiflora* spp. **Mechanisms of development**, v. 130, p. 61–69, 2013.

CUTTER, E.G. **Anatomia Vegetal Partell: Órgãos-Experimentos e Interpretação**. São Paulo: Ed. Roca, 1986.

DHAWAN, K.; DHAWAN, S.; SHARMA, A. *Passiflora*: a review update. **Journal of Ethnopharmacology**, v. 94, p. 1–23, 2004.

DICKSON, W.C. **Integrative Plant Anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DURKEE L., BAIRD CH, COHEN P. Light and electron microscopy of resin glands of *Passiflora foetida* (Passifloraceae). **American Journal of Botany**, v. 71, p. 596-602, 1984.

ESCOBAR, L.K. **Flora de Colombia - Passifloraceae**. Universidade Nacional da Colômbia, 138p., 1988.

FAHN, A. **Plant Anatomy**. Oxford: Pergamon Press; 1990. 558 p.

FARIA, F.S.; STEHMANN, J.R. Biologia reprodutiva de *Passiflora capsularis* L. e *P. pohlii* Mast. (Decaloba, Passifloraceae). **Acta bot. bras.** v. 24, n. 1, p. 262-269, 2010.

FARIAS, V.; ROCHA, L.D.; PREUSSLER, K.H.; MARANHO, L.T. Organização estrutural da folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L.R. Landrum, Myrtaceae. **Acta bot. bras.**, v. 23, n. 2, p. 398-406, 2009.

FAY, M.F.K.M.; CAMERON, G.T.; PRANCE, M.D.; LLEDÓ, M.W.; CHASE. Familial relationships of *Rhabdodendron* (Rhabdodendraceae): plastid *rbcL* sequences indicate a caryophyllid placement. **Kew Bulletin**, v. 52, p. 923-932, 1997.

- FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles new methods. **American Journal of Botany**, v. 55, p. 123-142, 1968.
- FEUILLET C.P.; MACDOUGAL, J.M. A new infrageneric classification of *Passiflora*. **Passiflora**, v. 13, p. 34–38, 2003.
- FEUILLET, C.; MACDOUGAL, J. M. Passifloraceae. In: Kubitzki, K. (ed.). **The families and genera of vascular plants**, v. IX. Berlin: Springer. pp. 270-281. 2007.
- FONTENELLE, G.B.; COSTA, C.G.; MACHADO, R.D. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Botanical Journal of Linnean Society**, v.115, p. 111-133, 1994.
- FREITAS, L.B. História evolutiva das espécies de *Passiflora* L. de ocorrência no Rio Grande do Sul: aspectos genéticos, estrutura populacional e filogenia. **Revista Brasileira de Biociências**, v.9, p. 41-47. 2011.
- FREITAS,P.C.D. **Estudo Farmacognóstico Comparativo de Espécies Brasileiras do Gênero *Passiflora* L.** 141 f. Dissertação (Mestrado em Fármaco e Medicamentos) - . Universidade de São Paulo, São Paulo, 1985.
- GARCÍA, M.;JÁUREGUI, D.; PÉREZ, D. Anatomía Foliar De *Passiflora guazumaefolia* Juss. Y *Passiflora aff. tiliaefolia* L. (Passifloraceae) Presentes En Venezuela. **Ernstia**, v. 18, n. 2, p. 165-176, 2008.
- GIANI, E.J.M. Análise morfológica dos fragmentos foliares de *Passiflora suberosa* LINNAEUS e *Passiflora misera* HUMBOLD, BONPLAND & KUNTH (PASSIFLORACEAE) na digestão de larvas de *Heliconius eratophyllis*. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal). Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2009.
- GILBERT, L.E. Butterfly-Plant Coevolution: Has *Passiflora adepoda* won the selectional Race with Heliconiine Butterflies? **Science**, v. 172, p. 585-586, 1971.
- GLORIA, B.A.; VIEIRA, M.L.C.; DORNELAS, M.C. Anatomical Studies Of In Vitro Organogenesis Induced In Leaf-Derived Explants Of Passionfruit. **Pesq. agropec. bras.**, Brasília, v.34, n.11, p.2007-2013, nov, 1999
- GOMES, S.M.; SOMAVILLA, N.S.D.N.; GOMES-BEZERRA, K.M.; MIRANDA, S.C.; DE-CARVALHO, P.S.; GRACIANO-RIBEIRO, D. Anatomia Foliar De Espécies De Myrtaceae: Contribuições à Taxonomia e Filogenia. **Acta Botânica Brasileira**, v. 23, N. 1, P. 223-238, 2009.
- GOMES, S.M.A.; SILVA, E.A.M; LOMBARDI, J.A.; AZEVEDO, A.A.; VALE, F.H.A.V. Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no Sudeste do Brasil. **Acta Bot. Bras.** , v. 19, n.4, p. 945-961, 2005.
- GOMES, S.M.A; LOMBARDI, J.A. Leafanatomy as a contribution to the taxonomy of Salacioideae N. Hallé ex Thorne e Reveal (Celastraceae).**Plant. Syst. Evol.**, v.289, p. 13-33, 2010.

GOMES, S.M.A; LOMBARDI, J.A.. Anatomy of the floral nectaries of some neotropical Salacioideae (Celastraceae). **Plant. Syst. Evol.**, v. 299, p. 515-528, 2013.

HANSEN,A.K.; GILBERT,L.E.; SIMPSON,B.B.; DOWNIE,S.R.; CERVI,A.C. ; JANSEN,R.K. Phylogenetic relationships and chromosome number evolution in *Passiflora*.**Systematic Botany**, v. 31, n. 1, p. 138-150, 2006.

HEARN, D.J. 2004. Growth Form Evolution in *Adenia* (Passifloraceae) and a model of the evolution of succulence. Tese (Doutorado em Filosofia). Department de Ecology and Evolutionary Biology. The University of Arizona, USA, 2004

HEARN, D.J. Descriptive Anatomy and Evolutionary Patterns of Anatomical Diversification in *Adenia* (Passifloraceae). *A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, v 27, n. 1, p. 13-38, 2009a.

HEARN, D.J. Developmental Patterns in Anatomy are shared among separate evolutionary origins of stem succulent and storage root-bearing growth habits in *Adenia* (Passifloraceae). *American Journal of Botany*, v 96, n 11, p. 1941-1956, 2009b.

HLWATIKA, C.N.M.; BHAT R.B. An Ecological Interpretation of the Difference in Leaf Anatomy and its Plasticity in Contrasting Tree Species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Annals of Botany*, v. 89, p. 109-114, 2002.

JÁUREGUI, D; GARCÍA, M.; PÉREZ, D. Morfoanatomía de las Glándulas en Cuatro Especies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) de Venezuela. **Caldasia**, v. 24, n. 1, p. 22-40, 2002.

JOHASEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.

JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOG, E. A., STEVENS, P. F. e DONOGHUE, M. J. **Sistemática Vegetal: Um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed, 2009.

JUDD, W.S.; CAMPBELL, C.S.; KELLOG, E.A.; STEVENS, P.F.; DONOGHUE, M.J. **Plant systematics: A phylogenetic approach**. Sunderland: Sinauer Associates Inc. Publishers, 2008.

KOCSIS, M; DAROK, J.; BORHIDI, A. Comparative leaf anatomy and morphology of some neotropical *Rondeletia* (Rubiaceae) species. **Plant Syst. Evol.** v. 248, p. 205–218, 2004

KRAUS, J. E. E ARDUIN, A. Manual Básico De Métodos Em Morfologia Vegetal. Rio De Janeiro: Seropédica, 1997.

KURTZ, S.M.T.F.; SANTOS, C.A.M.; DUARTE, M.R.; SATO, M.E.O. Morfo-anatomia de folhas de maracujá: *Passiflora actinia* Hooker, Passifloraceae. **Acta. Farm. Bonaerense**, v. 22, n. 2, p. 105-112, 2003.

LEITE, S.M.S.; FRANÇA, E.S; COFFANI-NUNES, J.V. Morfoanatomia de Folha e Pecíolo e sua Aplicação Taxonômica em *Passiflora* (PASSIFLORACEAE). In: Congresso Nacional de Botânica, 64, 2013. Belo Horizonte. **Anais....**Rio de Janeiro, 2013.

LUNA, B.N; CARRIJO, T.T; FREITAS, M.F. E BARROS, C.F. Comparative leaf anatomy of neotropical Stylogyne species (Myrsinoideae – Primulaceae). **Rodriguésia**, v. 64, n. 4, p.717-726, 2013.

MACDOUGAL, J.M. Revision of *Passiflora* subgenus Decaloba section *Pseudodysosmia* (Passifloraceae). **Systematic Botany Monographs**, v. 41, p. 1–146, 1994.

MACHADO, S.R.; MORELLATO, L.P.C.; SAJO, M.G.; OLIVEIRA, P.S. Morphological patterns of extrafloral nectaries in Woody plant species of the Brazilian cerrado. **Plant Biology**, v. 10, p. 660-673, 2008.

MARTINEZ-CABRERA, D.; TERRAZAS, T.; FLORES, H.; OCHOTORENA, H. Morphology, Anatomy, and Taxonomic Position of *Plocaniophyllon brandegeei* (Rubiaceae), a Monospecific Genus Endemic to Mesoamerica. *Taxon*, v. 57, n. 1, p. 33-42, 2008.

MERUVIA, M.Y.L.; BONA, C.; CERVI, A.C. Anatomia foliar de *Passiflora campanulata* Masters (Passifloraceae). **Acta Biol. Par**, Curitiba, v. 22, n. 1,2,3,4, p. 45-62, 1993a.

MERUVIA, M. Y, L.; PALACIOS, V. & CERVI, A. C. Anatomia foliar de *P. capsularis* L. (Passifloraceae). **Acta Biológica Paranaense**, v. 22, n. 1,2,3,4, p. 31-44, 1993b.

METCALFE C.R., CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press. 1950. v. 2.

METCALFE CR, CHALK L. **Anatomy of the Dicotyledons**. Oxford: Clarendon, 1988. v. 1.

METCALFE,C.R. E CHALK,L. **Anatomy of dicotyledons**. Systematic anatomy of the leaf and stem with a brief history of the subject. 2nd ed. Oxford University Press: Oxford. 1979.

MILWARD-DE-AZEVEDO, M.A. ; SOUZA, F.C.; BAUMGRATZ, J.F.A.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V. Palinotaxonomia de *Passiflora* L. subg. *Decaloba* (DC.) Rchb. (Passifloraceae) no Brasil. *Acta bot. Bras*, v. 24, n. 1, p. 133-145, 2010.

MORAES, T.M.S. **Aspectos anatômicos e ultraestruturais da lâmina foliar de espécies de *Simira* e *Bathysa* (Rubiaceae) da floresta Atlântica do estado do Rio de Janeiro**. 75 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas). Campos dos Goytacazes, Universidade Estadual do Norte Fluminense, 2005.

MORAES, T.M.S.; BARROS, C.F.; SILVA NETO, S.J.; GOMES, V.M.; DA CUNHA, M. Leaf blade anatomy and ultrastructure of six *Simira* species (Rubiaceae) from the Atlantic Rain Forest, Brazil. **Biocell**, v. 33, p. 155-165, 2009.

MORAES, T.M.S; RABELO, G.R.; ALEXANDRINO, C.R.; NETO, S.J.S; CUNHA, M. Comparative leaf anatomy and micromorphology of *Psychotria* species. (Rubiaceae) from the Atlantic Rainforest. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 1, p. 178-190, 2011.

MUSCHNER, V.C. **Filogenia Molecular, Taxas Evolutivas, Tempo De Divergência E Herança Organelar Em *Passiflora* L. (Passifloraceae)**. Tese (Doutorado em Genética e Biologia Molecular). Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.

MUSCHNER, V.C., LORENZ, A.P.; CERVI, A.C.; BONATTO, S.L.; SOUZA-CHIES, T.T.; SALZANO, F. M.; FREITAS. L.B. A first molecular phylogenetic analysis of *Passiflora* (Passifloraceae). **American Journal of Botany**, v. 90, p. 1229–1238, 2003.

MUSCHNER, V.C; PRISCILLA M. ZAMBERLAN, SANDRO L. BONATTO, LORETA B. FREITAS. 2012. Phylogeny, biogeography and divergence times in *Passiflora* (Passifloraceae). **Genetics and Molecular Biology**, v. 35, n. 4, p. 1036-1043, 2012.

NORAINI, T; CUTLER, D.F. Leaf anatomical and micromorphological characters of some Malaysian *parashorea* (Dipterocarpaceae) **Journal of Tropical Forest Science**, v. 21, n. 2, p. 156–167, 2009.

NUNES, T. S.; QUEIROZ, L. P. Flora da Bahia: Passifloraceae. Sitientibus, Série Ciências Biológicas, Feira de Santana, v. 6, n. 3, p. 194-226, 2006.

OCAMPO, J.P.; COPPENS D'EECKENBRUGGE, G.; RESTREPO, M.; JARVIS, A.; SALAZAR, M.; CAETANO, C. Diversity of Colombian Passifloraceae: biogeography and an updated list for conservation. **Biota Colombiana**, v. 8, n.1, p. 1- 45, 2007.

OSTROUMOVA, T. A. ;LAVROVA, T. V. . Stomatal types in the Umbelliferae and their taxonomic value Tribe Apiaea, subtribe Foeniculinae. **J. of Bot Tax and Geobot**, v. 102, n. 5-6, p. 385-394, 2008.

PACHECO, G.; GARCIA, R.; LUGATO, D.; VIANNA, M.; MANSUR, E. Plant regeneration, callus induction and establishment of cell suspension cultures of *Passiflora alata* Curtis. **Scientia Horticulturae**, v. 144, p. 42–47, 2012.

PEREIRA, C.S., KURITA, H.; VEJA, R.; JIMÉNEZ, M.; MOLINAS, C.; BENÍTEZ, B.F. Evaluación de la morfo-anatomía foliar de *Passiflora alata* Curtis y *Passiflora edulis* Sims. **Steviana**, v. 1, p. 38-45, 2009.

PÉREZ, J.O. **Study of the diversity of genus *Passiflora* L. (Passifloraceae) and its distribution in Colombia**. Tese (Doutorado em Ciências Agrônômicas), Ecole National e Supérieur e Agronomique de Montpellier, France. 2007.

ROCHA, D.I; SILVA, L.C.S; VALENTE, V.M.M.; FRANCINO, D.M.T; ALVES MEIRA, R.M.S.A. Morphoanatomy and development of leaf secretory structures in *Passiflora*

amethystina Mikan (Passifloraceae). **Australian Journal of Botany**, v. 57, p. 619–626, 2009.

SAJO, M.G.; RUDALL, P.J. Leaf and Stem Anatomy of Vochysiaceae in Relation to Subfamilial and Suprafamilial Systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 138, p. 339-364, 2002.

SASS, J. E. **Botanical Microtechnique**. Ames: Iowa State College Press, 1951.

SMITH, F.H.; SMITH, E.C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbia*. **Am. J. Bot.**, v. 29, p. 464-471, 1942.

SOLEREDER, H. **Systematic Anatomy of the Dicotyledons**. London: The Clarendon Press, Oxford, 1908.

SOLTIS, D.E.; GILZENDANNER, M.A., SOLTIS, P.S. 567-taxon data set for angiosperms: the challenges posed by Bayesian analyses of large data sets. **International Journal of Plant Sciences**, v. 168, p. 137-157, 2007.

SOUZA, M.A.D.; HOPKINS, M.J.G. *Passiflora fissurosa*, uma nova espécie de Passifloraceae para o Amazonas, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 41, n. 4, p. 449 – 452, 2011.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II**. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2008.

STERN, W. L.; BRIZICKY, G. K THE WOODS AND FLORA OF THE FLORIDA KEYS. PASSIFLORACEAE. **Trop. Woods**, v. 109, p. 45–53, 1958.

STEVENS, P.F. **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 12. July 2012. 2001 Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Último acesso em 26/03/2014.

TOKUOKA, T. Molecular Phylogenetic analysis of Passifloraceae sensu lato (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. **Plant Research. The Botanical Society of Japan and Springer**, v. 125, p. 487-497, 2012.

ULMER, T.; MACDOUGAL. *Passiflora*: Passion flowers of the world. Portland: Timber Press, 2004.

VARGAS, A.J.; GEREMIAS, D.S.; PROVENSÍ, G.; FORNARI, P.E.; REGINATTO, F.H.; GOSMANN, G.; SCHENKEL, E.P.; FRÖD, E.T.S. *Passiflora alata* and *Passiflora edulis* spray-dried aqueous extracts inhibit inflammation in mouse model of pleurisy. **Fitoterapia** v. 78, p. 112 – 119, 2007.

VITTA, F.A.; BERNACCI, L.C. A new species of *Passiflora* in section *Tetrastylis* (Passifloraceae) and two overlooked species of *Passiflora* from Brazil. **Brittonia**, v. 56, n. 1, p. 89-95, 2004.

ZAMBERLAN, P.M. **Filogenia de *Passiflora* L. (Passifloraceae): questões infra-subgenéricas**. 105 f. Dissertação (Mestrado em Genética e Biologia Molecular). Departamento de Genética, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

WAGNER, M.A; LOEUILLE, B.F.P.; SINISCALCHI, C.M.; MELO-DE-PINNA, G.F.; PIRANI, J.R. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) and taxonomic implications. **Plant Syst Evol**, v. 300, p. 1219–1233, 2014.

Anexo

ANEXO 1 – TABELA DE CARACTERES QUALITATIVOS, ANATÔMICOS E MORFOLÓGICOS, EM <i>Passiflora</i>	61
--	----

