

Taxonomie et évolution dans le genre *Passiflora* : synthèse des connaissances actuelles

Maxime Rome¹ et Geo Coppens d'Eekenbrugge^{2,3}

¹Univ. Grenoble Alpes, CNRS, SAJF, F-38000 Grenoble, France - maxime.rome@univ-grenoble-alpes.fr

²CIRAD, UMR AGAP, Avenue Agropolis, 34398 Montpellier, France

³AGAP, Univ Montpellier, CIRAD, INRA, Montpellier SupAgro, Montpellier, France

Résumé. – Originaire d'Amérique tropicale, d'Asie du sud-est et d'Océanie, *Passiflora* L. est le genre le plus important de la famille des Passifloraceae avec 576 espèces. Principalement distribuées sous les néotropiques, des régions côtières à près de 4 300 m d'altitude, elles se sont adaptées à des environnements très variés et ont noué des interactions fortes et nombreuses avec des animaux (herbivorie, mutualismes de pollinisation et protection), donnant lieu à une formidable diversité d'espèces par une évolution et une phylogéographie particulièrement complexes. Dès les premières explorations botaniques du Nouveau Monde et avec la description d'un nombre rapidement croissant d'espèces, les études taxonomiques se sont heurtées à la difficulté d'interpréter la diversité morphologique en termes d'évolution, de nombreux caractères montrant une forte labilité et/ou dispersion à travers le genre. La dernière classification a réduit le nombre de sous-genres de 22 à quatre (*Decaloba*, *Passiflora*, *Astrophea* et *Deidamioides*). Les trois premiers, correspondant à trois niveaux de ploïdie dominants ($2n = 12, 18, \text{ ou } 24$ chromosomes), ont été validés par la phylogénétique moléculaire. En revanche, *Deidamioides* est divisé en deux clades au moins. Enfin, les espèces dioïques au sein du genre constituent un cinquième sous-genre, *Tetrapathea*. Aux niveaux infrasubgénériques, les difficultés dans le classement des espèces et la compréhension de leur évolution restent nombreuses, notamment en relation avec des évolutions indépendantes pour un même trait, des évolutions réticulées, une hérédité paternelle ou biparentale du génome chloroplastique ainsi qu'une variabilité intraspécifique voire intra-individuelle pour certaines séquences génétiques.

Taxonomy and evolution in *Passiflora*: a synthesis of current knowledge

Abstract. – *Passiflora* L. is the most important genus of the family Passifloraceae, native to tropical America, South-East Asia and Oceania. Mainly distributed in the neotropics, from coastal regions to elevations about 4,300 m, its 576 species have adapted to highly diverse environments and forged many strong interactions with animals (herbivory, mutualisms of pollination and protection), giving rise to a formidable species diversity through a particularly complex evolution and phylogeography. Since the first botanical explorations of the New World, taxonomical studies have faced considerable difficulties in interpreting this morphological diversity in terms of evolution, many traits showing lability and/or a wide dispersion throughout the genus. The last classification reduced the number of subgenera from 22 to 4 (*Decaloba*, *Passiflora*, *Astrophea*, and *Deidamioides*). The first three, corresponding to dominant ploidy levels ($2n=12, 18, \text{ and } 24$ chromosomes, respectively), have been validated by molecular phylogenetic studies. The fourth, *Deidamioides*, has been divided in two clades, at least. Moreover, dioecious species formed a fifth subgenus, *Tetrapathea*. At lower levels, there remain many problems in the classification of species and the comprehension of their evolution with independent acquisitions of the same trait, cases of reticulate evolution, paternal or biparental inheritance of the chloroplast genome, as well as intraspecific or even intra-individual variability for certain gene sequences.

INTRODUCTION

Décrite en 1805 par Antoine Laurent de Jussieu, et publiée de manière valide par ROUSSEL (1806), la famille des Passifloraceae a connu, ces dernières années, des transformations notables tant dans sa circonscription que dans son nombre d'espèces. Notamment, les Malesherbiaceae D. Don et les Turneraceae Kunth,

longtemps considérées comme très proches (CRONQUIST, 1981 ; TAKHTAJAN, 1997), sont aujourd'hui regroupées dans les Passifloraceae Juss. ex Roussel. *sensu lato* (Angiosperm Phylogeny Group, 2003 ; Angiosperm Phylogeny Group, 2009). Les Passifloraceae *sensu stricto* (maintenant Passifloroideae Burnett) contiennent deux tribus (Pariopsieae, plutôt arbustives, et Passifloreae, plutôt lianescentes), 17 genres et 700-750 espèces (FEUILLET & MACDOUGAL, 2007). Les Turneraceae (Turneroideae Eaton) présentent 10 genres et environ 200 espèces (ARBO, 2007) tandis que les Malesherbiaceae (Malesherbioideae Burnett) ne sont représentées que par les 24 espèces du genre *Malesherbia* (KUBITZKI, 2007). L'origine africaine de la famille au sens large semble post-gondwanienne, avec une séparation des Turneroideae avant 70 millions d'années et des Passifloroideae vers 65 millions d'années (DAVIS *et al.*, 2005 ; MUSCHNER *et al.*, 2012).

La monophylie des Passifloraceae a été validée par de nombreuses études (CHASE *et al.*, 2002 ; FAY *et al.*, 1997 ; SAVOLAINEN *et al.*, 2000 ; SOLTIS *et al.*, 2000 et 2005), et celle des trois sous-familles et des deux tribus de Passifloroideae l'a été par TOKUOKA (2012), qui montre également une relation plus étroite entre Passifloroideae et Turneroideae. Les espèces de cette famille se distinguent par la présence d'une structure en forme d'hypanthium qui ne porte pas les étamines (SOLTIS *et al.*, 2005), par la production de glucosides cyanogénétiques cyclopentanoïdes (substances de défense hydrolysées par différentes enzymes qui libèrent du cyanure), ainsi que par la présence d'enzymes hydrolytiques de composition chimique similaire (SPENCER & SEIGLER, 1985a et b ; SPENCER, 1988 ; TAKHTAJAN, 1997). Les Passifloroideae, Malesherbioideae et quelques Turneroideae possèdent en outre une couronne de filaments extra-staminale (Fig. 1). Les Passifloroideae et Malesherbioideae partagent un androgynophore et un gynophore, que ne présentent pas les Turneroideae ; enfin, les Passifloroideae et Turneroideae produisent des graines avec un arille (TOKUOKA, 2012).

Passiflora L. est le genre le plus important avec environ 576 espèces, distribuées surtout en Amérique tropicale, mais également en Asie du sud-est et en Océanie (KROSINICK *et al.*, 2013). Il regroupe des lianes avec des vrilles, des arbres et arbustes, ayant des feuilles alternes, des stipules axillaires, des nectaires extra-floraux sur le pétiole et/ou la surface des feuilles, voire des bractées, et des fleurs avec des couronnes de filaments et un androgynophore. Celles-ci présentent une grande variation morphologique qui semble liée à la diversité des habitats occupés ainsi qu'aux relations de coévolution avec un grand nombre d'organismes dont une grande diversité de pollinisateurs parmi les insectes, les oiseaux ou encore les chauves-souris (ULMER & MACDOUGAL, 2004).

Outre ces mutualismes de pollinisation, les passiflores entretiennent des relations écologiques avec des lépidoptères, des fourmis, des coléoptères, des guêpes parasites et beaucoup d'autres insectes spécialistes ou généralistes (KROSINICK *et al.*, 2013). Par exemple, les nectaires extra-floraux disposés sur les bractées, la face extérieure des sépales, les feuilles, les stipules et les pétioles des passiflores interviennent dans leur relation complexe avec les papillons de la tribu des Heliconiini, leurs principaux herbivores qui ont contourné leurs nombreuses défenses chimiques (DE CASTRO

et al., 2017). Ainsi, chez *P. cyanea* Mast. (subg. *Passiflora*), ces nectaires miment les œufs de papillons à la surface des feuilles, dissuadant les femelles d'*Heliconius cydno* Doubleday d'y déposer les leurs (WILLIAMS & GILBERT, 1981). Les nectaires extrafloraux peuvent également attirer des insectes protecteurs comme les fourmis qui réduisent la pression d'herbivorie en échange de l'apport alimentaire de leurs sécrétions (LABEYRIE *et al.*, 2001).

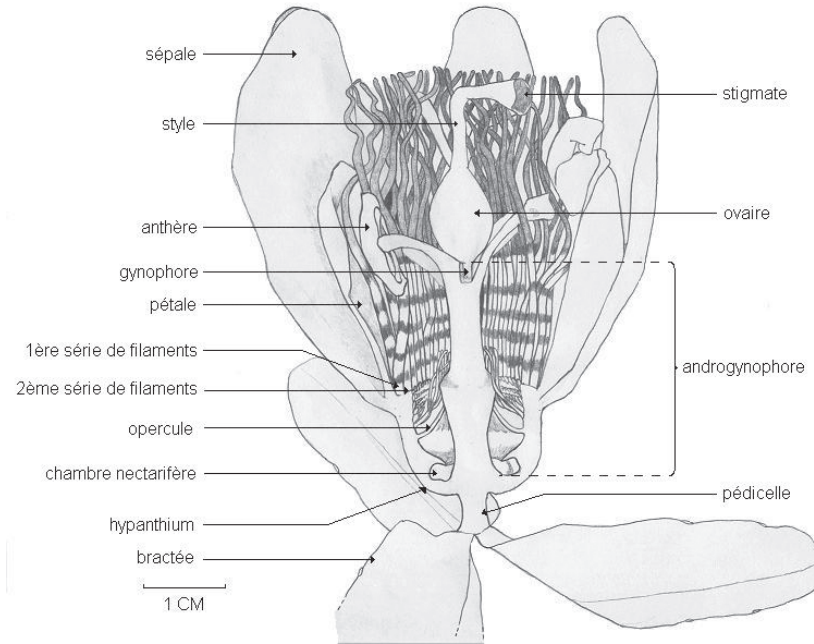


Figure 1. Schéma d'une coupe transversale de fleur de *Passiflora nitida*.

De nombreuses passiflores présentent une importance économique d'un point de vue horticole, médicinal ou ornemental (YOCKTENG *et al.*, 2011). Dans le sous-genre *Passiflora*, on compte environ 65 espèces produisant un fruit comestible de bonne taille dont 25 sont cultivées (OCAMPO *et al.*, 2017). Parmi celles-ci, *P. edulis* Sims, avec ses deux formes botaniques (*f. flavicarpa* Deg. à fruits jaunes et *f. edulis* à fruits pourpres), est de loin la plus cultivée avec une production estimée à 1 300 000 tonnes (FAO, 2011). On peut également citer les espèces de la supersection *Tacsonia* (Juss.) Tr. & Planch. qui présentent des fleurs tubulaires très caractéristiques (Fig. 3C) et un fruit à pulpe douce, particulièrement aromatique, ou encore les espèces de la série *Laurifoliae* Killip ex Cervi avec également une pulpe douce, très appréciée localement, telles que la Granadilla de Quijos, *P. popenovii* Killip, dans le nord des Andes ou encore le Kouzou, *Passiflora nitida* Kunth, en Amazonie et dans le Chocó (Fig. 2).

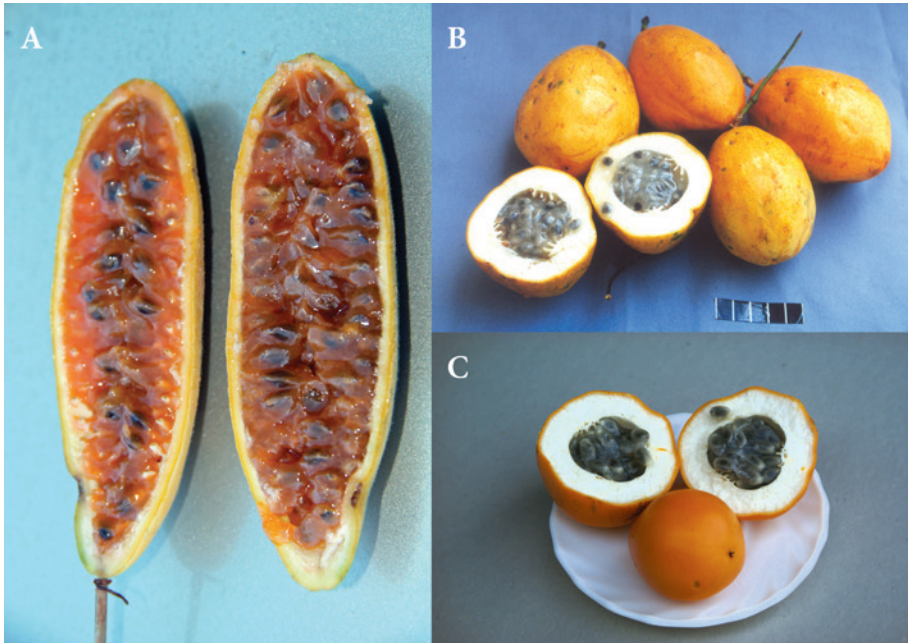


Figure 2. A : fruits de *P. tarminiana* Coppens & Barney (supersection *Tacsonia*), largement cultivée le long de la cordillère des Andes jusqu'au Mexique. B : fruits de *P. popenovii*. C : fruits de *P. nitida*.

HISTOIRE BOTANIQUE ET CLASSIFICATION

Les premiers explorateurs européens du Nouveau Monde ont distingué les passiflores d'un point de vue botanique et même religieux, les missionnaires espagnols établissant un parallèle entre la structure de leurs fleurs et un ensemble de symboles de la Passion du Christ, d'où leur nom de *Flos passionis*. De nombreux botanistes pré-linnéens, tels que Marcgrave, Ray, Piso, Plukenet, Plumier ou encore Tournefort, s'y sont rapidement intéressés. Leurs travaux sont à la base de la description de 24 espèces dans le *Species Plantarum* (1753) où Linné les regroupe dans le genre *Passiflora*, sans donner de description pour ce dernier. En 1787, MEDICUS crée le genre *Cieca* pour les espèces apétales et ajoute les genres *Murucuja* et *Granadilla* mentionnés par Tournefort. En 1789 (*Genera Plantarum* : 398), JUSSIEU ajoute un autre genre de Tournefort, *Tacsonia*, mais ne reconnaît pas *Cieca*.

En 1821, DE CANDOLLE subdivise *Passiflora* en sept sections : *Astrophea*, *Polyanthea*, *Tetrapathea*, *Cieca*, *Decaloba*, *Granadilla* et *Dysosmia* (Tableau I). À cette époque, le genre compte 111 espèces. REICHENBACH (1828) élève au rang de sous-genre les sections de de Candolle sauf *Tetrapathea*. Dans son prodrôme, DE CANDOLLE (1828) rajoute une huitième section, *Tacsonioides*, et maintient les genres *Tacsonia* et *Murucuja*. BENTHAM & HOOKER (1867) reprennent cette classification mais réduisent *Murucuja* à une section de *Passiflora*, et portent le genre à 120 espèces. Ils conservent le genre *Tacsonia*, avec 30 espèces.



Figure 3. A : *Passiflora murucuja* L., espèce de République Dominicaine qui portait le nom de *Murucuja lanata* à l'époque de Medicus. La fleur est notamment caractérisée par une couronne de filaments soudés formant un tube rétréci dans sa partie supérieure. B : Fleur de *Passiflora suberosa* (photo : Markus Varga), espèce apétale anciennement placée dans le genre *Cieca* par Medicus - C : fleur de *Passiflora mixta* L., espèce type de la supersection *Tacsonia*, photographiée près de Quito (Equateur). La longueur de l'hypanthium est liée à la pollinisation des tacsonias par le colibri porte-épée, *Ensifera ensifera* Boissonneau.

	<i>Astrophea</i>	<i>Polyanthea</i>	<i>Tetrapathea</i>	<i>Cieca</i>	<i>Decaloba</i>	<i>Granadilla</i>	<i>Dysosmia</i>
Calice	à 10 lobes	à 10 lobes	à 4 lobes	à 5 lobes	à 10 lobes	à 10 lobes	à 10 lobes
Involucre	absent	nul ou très petit	nul ou très petit	nul ou très petit	nul ou très petit	trois bractées assez grandes, entières ou dentées, non déchiquetées	trois bractées profondément en lobes capillaires terminés par une tête glanduleuse
Autres critères	point de vrilles ; tige en arbres	pédoncles multiflores ; tantôt au nombre de deux avec une vrille intermédiaire ; tantôt rameux, celui du milieu étant prolongé en vrilles	4 étamines ; pédoncles rameux à trois fleurs sans pédicelles	pédoncles uniflores et vrilles simples sortant le plus souvent des mêmes aisselles	pédoncles uniflores et vrilles simples sortant des mêmes aisselles	pédoncles uniflores et grappes simples sortant des mêmes aisselles	pédicelles solitaires et vrilles simples ; fruits presque capsulaires

Tableau I. Délimitation des différentes sections de *Passiflora* selon de Candolle (1821).

Dans sa remarquable étude pour la *Flora Brasiliensis*, MASTERS (1872) décrit 202 espèces. Il maintient la division des passiflores en deux genres, *Passiflora* et *Tacsonia*. Il divise le premier en quatre sous-genres, *Astrophea*, *Plectostemma* (incluant les sections *Cieca*, *Dysosmia* et *Decaloba*), *Murucuja* (incluant les sections *Eumurucuja* et *Psilanthus*) et *Granadilla* ; *Tacsonia* est quant à lui divisé en deux sections, *Bracteogama* (bractées soudées) et *Eutacsonia* (bractées libres).

Dans leur monographie décrivant 66 espèces de Passifloraceae colombiennes, TRIANA & PLANCHON (1873) ne reconnaissent que le genre *Passiflora* qu'ils divisent en cinq sous-genres, *Tacsonia*, *Granadilla*, *Plectostemma*, *Murucuja* et *Astrophea*. Plus de 50 ans plus tard, dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, HARMS (1925) divise le genre *Passiflora* en 21 sections subdivisées en sous-sections et séries, dans une vision globale, non centrée sur les néotropiques. Il en exclut *Tetrapathea* (espèces dioïques à quatre étamines), n'y conservant donc que des espèces monoïques à cinq étamines. Le genre contient alors 400 espèces.

KILLIP (1938) s'appuie sur les travaux de Harms pour entreprendre l'étude la plus large à ce jour. Il y décrit 355 espèces américaines, complétées de 20 autres en 1960. Il les divise en 22 sous-genres, eux-mêmes subdivisés en sections et séries, à partir de l'assemblage d'espèces en petits groupes autour de patrons morphologiques. Il exclut *Tetrastylis* du genre *Passiflora* en le distinguant de ce dernier par la présence d'un gynophore courbé dont les étamines sont en partie soudées (seules les extrémités sont libres) et les styles au nombre de quatre. Il met en évidence l'importance de certains organes comme le pédoncule, les bractées, l'opercule, la présence ou l'absence de glandes au niveau du pétiole, la surface de la graine striée ou réticulée. Il mentionne également la structure générale de la plante (liane vs arbre), la forme des stipules, la marge et la nervation de la feuille, la forme et l'arrangement des éléments de la couronne, l'absence de pétales et la forme du fruit. Cette classification, qui a longtemps fait autorité, a été enrichie en espèces, voire par l'addition d'un nouveau sous-genre et de sections (KILLIP, 1960 ; ESCOBAR, 1988 et 1989 ; HOLM-NIELSEN *et al.*, 1988). Cependant, elle ne prend en compte que les espèces américaines et se trouve dépassée au vu de la forte augmentation du nombre d'espèces décrites (plus de 500 à la fin du XX^e siècle).

En 2003, FEUILLET & MACDOUGAL proposent une nouvelle classification du genre *Passiflora*, incorporant les espèces d'Asie et d'Océanie et répartissant 520 espèces en quatre sous-genres, *Astrophea* (DC.) Masters (inchangé : des arbres et arbustes, plus rarement des lianes), *Decaloba* (DC.) Rchb. (lianes, herbacées ou ligneuses, avec de petites fleurs et de petits fruits, ces derniers généralement noirs), *Deidamioides* (Harms) Killip (groupe morphologiquement mal défini de petites lianes herbacées, avec des pédoncules à deux fleurs, dans lequel sera réintégrée la section *Tetrastylis*) et *Passiflora* (plantes grimpantes herbacées ou ligneuses, avec de grandes fleurs et de grands fruits). Les sous-genres *Passiflora*, *Deidamioides* et *Astrophea* sont strictement américains, avec une distribution essentiellement tropicale, et comprennent respectivement 234, 17 et 57 espèces ; *Decaloba*, avec 204 espèces, est surtout distribué en Amérique mais est aussi représenté en Asie du sud-est et en Australie (ULMER & MACDOUGAL, 2004). Cependant, en l'état, cette classification n'est pas satisfaisante. Sa base morphologique n'est pas claire. Sa version la plus aboutie est très brièvement présentée dans un livre

d'ULMER & MACDOUGAL (2004), qui souligne l'importance taxonomique de la posture de l'apex de la tige, des nectaires extra-floraux, de la taille et la forme des bractées, de l'opercule et des sillons des graines ; mais seuls les traits des bractées et des graines sont spécifiquement mentionnés comme marqueurs du sous-genre, des sections et des séries. Et ces arguments ne sont pas étayés par une évaluation systématique de la diversité dans le genre qui permette sa structuration. Par ailleurs, cette classification est incomplète, puisqu'elle n'est établie que pour les 200 espèces décrites par ULMER & MACDOUGAL (2004). Le placement des nombreuses autres espèces doit être déduit tant bien que mal de la littérature antérieure à la classification. Enfin, la proposition de Feuillet & MacDougal a été présentée comme la dernière classification « prémoderne », car elle ne prend pas en compte les premières études de phylogénie moléculaire.

Plus récemment encore, sur la base des études phylogénétiques de YOCKTENG & NADOT (2004a) et de KROSNICK (2006), KROSNICK *et al.* (2009) restaurent le sous-genre *Tetrapathea* (DC.) P.S. Green, y intégrant les genres monotypiques *Hollrungia* K. Schum. et *Tetrapathea* (DC.) Rchb., et augmentant donc le nombre de sous-genres de *Passiflora* à cinq.

APPORT DE LA GÉNÉTIQUE MOLÉCULAIRE DANS LA COMPRÉHENSION DU GENRE *PASSIFLORA*

Les premières études de la variation génétique dans le genre *Passiflora* sont basées sur des marqueurs RAPD¹, RFLP², AFLP³ et des marqueurs biochimiques (isozymes), et focalisées sur les espèces cultivées et leurs proches parents, dans le sous-genre *Passiflora* principalement (FAJARDO *et al.*, 1998 ; SÁNCHEZ *et al.*, 1999 ; SEGURA *et al.*, 2003 ; OCAMPO *et al.*, 2004 ; SEGURA *et al.*, 2005). Leur but est d'évaluer les distances génétiques entre espèces cultivées et/ou à potentiel agronomique et de mieux connaître les ressources génétiques de ce groupe de plantes présentes en Colombie (pays le plus riche en espèces du genre *Passiflora*). SÁNCHEZ *et al.*, (1999) notent que les chloroplastes de ces espèces présentent une forte variabilité intraspécifique, laquelle devra être prise en compte pour l'analyse taxonomique dans *Passiflora*. La plupart des études montrent que les données génétiques ne suivent pas totalement la classification de Killip alors en vigueur, notamment pour le sous-genre *Tacsonia* qui s'intègre dans le sous-genre *Passiflora*.

MUSCHNER *et al.* (2003) réalisent la première étude de phylogénie moléculaire du genre, sur l'ADN ribosomal (ITS-1 et ITS-2⁴), l'ADN chloroplastique *trnL-F*⁵ (espaceurs intergéniques) et *rps4*⁶ (gènes plastidiens) de 61 espèces qui représentent

1 - RAPD : amplification aléatoire d'ADN polymorphe, à partir d'amorces courtes de séquence arbitraire. Cette technique ne nécessite pas de connaissance préalable de l'ADN cible.

2 - RFLP : polymorphisme de longueur de fragments de restriction. Technique fiable (répétable) mais lourde à mettre en œuvre.

3 - AFLP : polymorphisme de longueur des fragments amplifiés, technique fondée sur la mise en évidence conjointe de polymorphisme de site de restriction et de polymorphisme d'hybridation d'une amorce de séquence arbitraire. Comme les RAPD, les AFLP permettent de générer un nombre très important de marqueurs.

4 - ITS⁴ : (pour Internal Transcribed Spacer) est une région de l'ADN ribosomique, non codante et hautement polymorphe, très fréquemment utilisée pour étudier les relations génétiques au niveau infragénérique.

5 - *trnL-F* : région intergénique de l'ADN du chloroplaste, également utilisée au niveau infragénérique.

6 - *rps* : gène chloroplastique, codant pour la protéine 4 de la petite sous-unité ribosomale. Son évolution moins rapide permet de l'utiliser dans des études plus larges.

11 des 23 sous-genres de KILLIP (1938) et ESCOBAR (1988). Les trois phylogrammes obtenus montrent trois clades majeurs, correspondant à trois des quatre sous-genres proposés par FEUILLET & MACDOUGAL (2003), c'est-à-dire le « clade *Passiflora* » composé d'espèces à $2n = 18$ ou 20 chromosomes, le « clade *Decaloba* », composé d'espèces à $2n = 12$ chromosomes, et le « clade *Astrophea* » composée d'espèces à $2n = 24$ chromosomes. La sous-structure des deux clades comprenant le plus d'espèces, *Passiflora* et *Decaloba*, n'apparaît pas cohérente avec les classifications taxonomiques. Au sein du clade *Passiflora*, les valeurs de bootstrap sont faibles et il n'y a pas de structure claire qui corresponde à des sections ou séries, même si quelques associations sont reconnaissables entre espèces étroitement liées dans l'arbre ITS, mais pas dans l'arbre trnL-trnF. Une autre incohérence concerne le placement des groupes externes dans les différents phylogrammes. *Adenia keramanthus* Harms est clairement positionnée comme groupe frère du clade *Passiflora*, tandis que *Mitostemma brevifilis* Gontsch. est placée comme sœur des clades *Decaloba* et *Astrophea* dans l'arbre ITS, les deux espèces divergeant des espèces du genre *Passiflora* dans l'arbre trnL-trnF. En outre, *Mitostemma brevifilis* apparaît dans une position inattendue à la base des clades *Passiflora* et *Astrophea* dans l'arbre rps4. Plusieurs arbres indiquent que le genre *Passiflora* ne serait pas monophylétique. MUSCHNER *et al.* (2003) concluent que l'étude doit être approfondie pour élucider la question, et que les incohérences entre les résultats obtenus avec différents marqueurs peuvent être liées à l'hérédité paternelle ou biparentale des génomes chloroplastiques dans la famille.

L'année suivante, YOCKTENG & NADOT (2004a) publient une étude phylogénétique sur 91 espèces représentant 17 des 23 sous-genres de KILLIP (1938) et ESCOBAR (1988), sur la base de séquences du gène nucléaire de la glutamine synthase exprimé dans le chloroplaste (*ncpGS*). Leur phénogramme montre également trois clades majeurs, avec des différences significatives dans la longueur des introns. Ces résultats supportent trois des quatre sous-genres (*Passiflora*, *Decaloba*, *Astrophea*) définis par FEUILLET & MACDOUGAL (2003) mais indiquent que trois sous-genres de Killip, *Polyanthea*, *Dysosmia* et *Tetrapathea*, doivent être maintenus. Comme dans l'étude de MUSCHNER *et al.* (2003), le clade *Decaloba* montre une structure plus forte. Plusieurs sous-groupes de troisième ordre apparaissent, dominés par des groupes morphologiques particuliers, mais trop d'exceptions empêchent une interprétation cohérente. La forte dispersion des espèces de la série très homogène *Laurifoliae* fournit le meilleur exemple de cette situation. Le même échantillon a été étudié pour les gènes chloroplastiques *matK* (YOCKTENG & NADOT, 2004b). Les résultats sont cohérents dans la définition de trois clades, malgré quelques divergences dans leurs positions relatives, mais la résolution à l'échelle de la section et de la série reste décevante.

HANSEN *et al.* (2006) analysent des séquences chloroplastiques *rpoC1*⁷ et *trnL/trnT* de 136 espèces du genre *Passiflora*, obtenant encore trois clades majeurs avec des problèmes de résolution et de congruence aux niveaux des sections et séries et des cas surprenants d'incongruence avec la classification morphologique, notamment la proximité entre *P. microstipula* L.E. Gilbert & J.M. MacDougal, du

7 - *rpoC1* : gène chloroplastique responsable de la synthèse de la sous-unité b' d'une ARN polymérase, particulièrement utile pour l'étude des relations intrafamiliales au sein des Passifloraceae. Cet intron est absent chez les espèces à 12 chromosomes et présent chez celles à 18 chromosomes.

sous-genre *Decaloba*, et *P. nitida*, du sous-genre *Passiflora*, cas extrême de capture de chloroplastes sur lequel nous reviendrons. Les clades majeurs sont cohérents avec la classification de Feuillet & MacDougal, mais le placement du genre *Dilkea* Mast. près du sous-genre *Tetrapathea*, formant un petit clade frère du groupe *Decaloba-Deidamioides*, jette un nouveau doute sur la monophylie du genre *Passiflora*. La trop faible résolution ne permet pas de poursuivre l'évaluation de la classification de Feuillet & MacDougal aux niveaux infra-subgénériques.

MUSCHNER *et al.* (2012) s'intéressent à la phylogénie et à la biogéographie du genre *Passiflora* à partir de sept régions des ADN chloroplastique, mitochondrial et nucléaire et avec un échantillonnage comprenant 106 espèces de Passifloraceae. Leurs résultats, comme ceux de HEARN (2006), indiquent que le genre *Passiflora* serait apparu en Afrique il y a environ 40,5 millions d'années (Eocène) et se serait diversifié en plusieurs étapes. Cependant, les auteurs n'expliquent pas sa distribution actuelle. Ils envisagent deux hypothèses : des ponts de terres reliant l'Afrique à l'Amérique du Sud et l'Amérique du Sud à l'Australie jusqu'à l'Oligocène ou une migration des espèces via les régions de l'hémisphère nord durant l'Eocène (période la plus chaude pour ce continent) suivie d'une extinction partielle à partir de l'Oligocène (lors du refroidissement de l'hémisphère nord), avec migration des espèces restantes dans des zones plus australes et chaudes. Cette seconde hypothèse semble plus conforme avec la distribution des données les plus fiables de la paléontologie, avec une présence du genre en Europe au Miocène et en Colombie au moins à la fin de l'Eocène (MARTÍNEZ, 2017). D'après l'étude de MUSCHNER *et al.* (2012), le genre *Passiflora* apparaît monophylétique, mais le genre *Dilkea*, qui posait problème dans l'étude de HANSEN *et al.* (2006), n'y est pas représenté. Les sous-genres *Astrophea*, *Decaloba* et *Passiflora* sont bien supportés, au contraire du sous-genre *Deidamioides* dont *P. tryphostemmatoides* Harms diverge nettement, cette espèce apparaissant proche du sous-genre *Astrophea*, comme dans l'étude de YOCKTENG & NADOT (2004a).

KROSINICK *et al.* (2013) examinent les relations phylogénétiques du sous-genre *Decaloba* avec le reste du genre *Passiflora* en utilisant 148 taxons, dont 139 espèces de *Passiflora*, et en combinant quatre marqueurs génétiques (*nrITS*, *ncpGS*, *cp trnL-F* et *ndhF*⁸). Le sous-genre *Astrophea* apparaît comme basal, tandis que, de nouveau, le sous-genre *Deidamioides* n'apparaît pas monophylétique puisque, comme dans deux des études antérieures, il se divise en deux groupes qui rejoignent les sous-genres *Astrophea* et *Passiflora* (Fig. 4). Une de ses espèces (*P. obovata* Killip) apparaît même positionnée au sein du sous-genre *Decaloba*. Hormis ce cas, le sous-genre *Decaloba* apparaît monophylétique, avec, en son sein, une assez bonne congruence avec la classification infra-subgénérique de FEUILLET & MACDOUGAL (2003). Selon l'étude, la monophylie du genre *Passiflora* est conservée même si les auteurs reconnaissent que l'utilisation de marqueurs chloroplastiques est complexe dans *Passiflora*, à cause du mode d'hérédité du chloroplaste qui peut être maternel, paternel ou biparental (MUSCHNER *et al.*, 2006 ; HANSEN *et al.*, 2007). Cette situation permet l'existence d'une variation intra-individuelle des chloroplastes (ou hétéroplasmie), liée ou non à des événements d'hybridation. En outre, dans le cas du marqueur chloroplastique *ndhF*,

8 - *ndhF* : NADH dehydrogenase F du chloroplaste : gène hautement conservé chez les plantes vasculaires, dont la séquence est utilisée dans des études phylogénétiques à différents niveaux.

les auteurs notent quelques placements problématiques, tels que les « outgroups » *Malesherbia weberbaueri* Gilg et *Adenia heterophylla* (Blume) Koord. qui s'intègrent dans le sous-genre *Decaloba*. Remarquons encore que les auteurs n'ont pas intégré d'espèces du genre *Dilkea* dans cette étude, alors que HANSEN *et al.* (2006) avaient montré que ce dernier occupait une place problématique remettant en cause la monophylie du genre *Passiflora*. De fait, *Dilkea* et les genres *Mitostemma* Mast. et *Ancistrothyrsus* Harms, également absents de l'étude, sont les plus proches de *Passiflora* selon l'étude la plus complète de TOKUOKA (2012).

L'étude de KROSNICK *et al.* (2013) met en évidence une biogéographie très complexe, avec des diversifications multiples, tant dans l'Ancien que dans le Nouveau Monde. En effet, le petit sous-genre *Tetrapathea*, originaire de Papouasie, Australie et Nouvelle Zélande, est frère du vaste sous-genre *Decaloba*, dont les lignages les plus anciens, comme les plus récents, ont une distribution néotropicale, tandis que sa supersection *Disemma* (Labill.) J.M. MacDougal & Feuillet est distribuée de l'Asie du sud-est au Pacifique (Fig. 4).

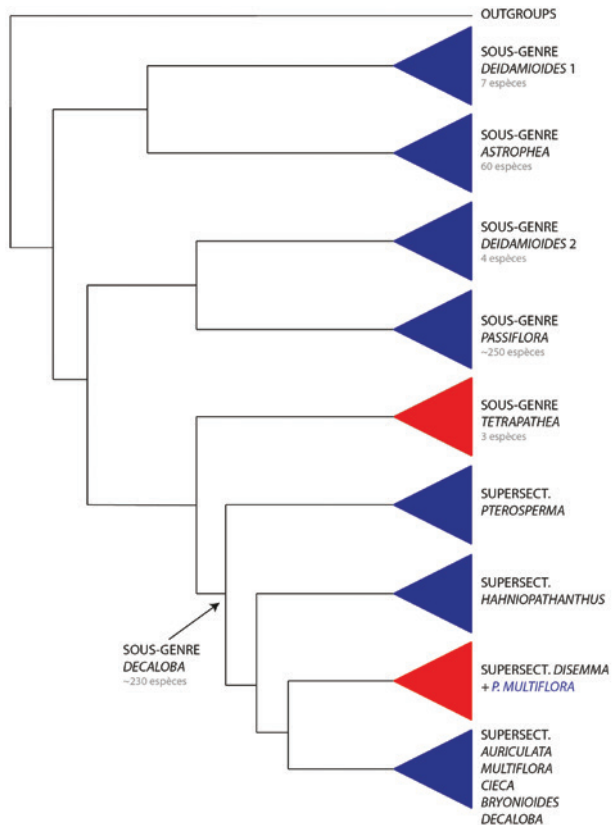


Figure 4. Phylogramme simplifié présentant les liens entre les différents sous-genres de *Passiflora*, réalisé à partir de quatre marqueurs génétiques (*nrITS*, *ncpGS*, *cp trnL-F* et *ndhF*), d'après Krosnick *et al.* (2013). Les triangles rouges correspondent aux taxons du Sud-Est asiatique et d'Océanie tandis que les triangles bleus illustrent ceux du Nouveau Monde (*P. multiflora* L. apparaît liée à la supersection *Disemma* alors qu'il s'agit d'une espèce nord-américaine).

APPORT DE LA TAXONOMIE NUMÉRIQUE

Parmi les approches phénétiques sur données morphologiques, la plus large en terme de représentation du genre *Passiflora* est celle d'OCAMPO & COPPENS D'ECKENBRUGGE (2017) qui ont utilisé une liste de 127 descripteurs morphologiques sur 124 accessions représentant 61 espèces de passiflores, colombiennes pour la plupart, et les quatre sous-genres de Feuillet & MacDougal. Malheureusement, *Astrophea* est insuffisamment représenté par ses seules espèces arborescentes colombiennes (le bassin amazonien comprenant principalement des espèces lianescentes dont plusieurs à périanthe rose, signe d'une adaptation à la pollinisation par les colibris).

Dans son ensemble, l'analyse regroupe les espèces selon leur nombre chromosomique et selon les syndromes de pollinisation. Ainsi, le phénogramme (Fig. 5) oppose les groupes à $2n = 18$ chromosomes (essentiellement le sous-genre *Passiflora*) aux groupes à $2n = 12$ chromosomes (sous-genre *Decaloba*) et $2n=24$ chromosomes (sous-genre *Astrophea*). Dans le sous-genre *Passiflora*, se distinguent clairement les espèces à hypanthium court et couronne développée des supersections *Laurifolia* (Cervi) Feuillet & MacDougal, *Stipulata* Feuillet & MacDougal et *Passiflora*, pollinisées par de grosses abeilles (notamment *Xylocopa* spp.), des espèces andines à longues fleurs tubulaires de la supersection *Tacsonia*, pollinisées

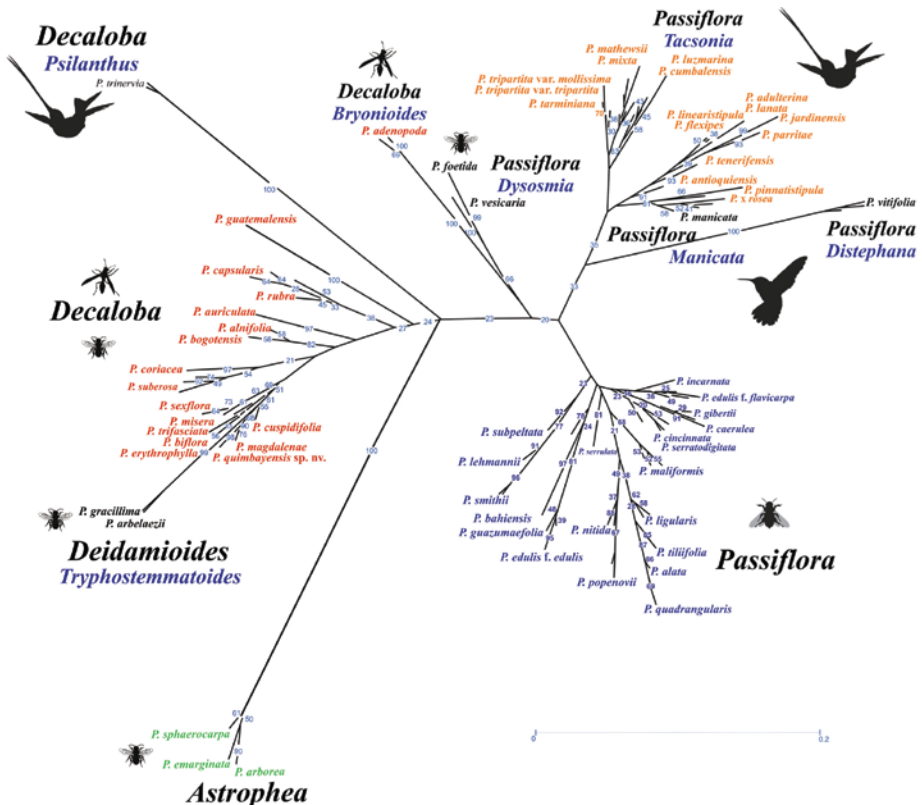


Figure 5. Dendrogramme issu de l'étude morpho-phénétique d'Ocampo & Coppens d'Eckenbrugge (2017).

par le colibri porte-épée *Ensifera ensifera*, ou encore les espèces amazoniennes à fleurs rouges de la supersection *Distephana*, pollinisées par d'autres colibris, au bec moins long. De même, mais de manière plus exceptionnelle, *P. trinervia* (Juss.) Poir. se distingue dans le sous-genre *Decaloba* par ses longues fleurs tubulaires, pollinisées également par *Ensifera ensifera*. Les sous-genres *Astrophea* et *Deidamioides* ne sont représentés que par trois et deux espèces respectivement. Alors que le premier est très fortement individualisé dans le phénogramme, le second se démarque, moins nettement du sous-genre *Decaloba*. En revanche, dans l'analyse en composantes principales, les deux sont clairement séparées de *Passiflora* et *Decaloba* par l'axe 3, associé aux caractères du pédoncule et reflétant la relation phylogénétique détectée par l'étude de KROSINICK *et al.* (2013) entre *Astrophea*, d'une part et, d'autre part, *P. gracillima* Killip et *P. arbelaezii* L Uribe. Ainsi, dans ses grands traits, l'étude phénétique permet de comparer et dissocier les effets de l'évolution du génome de ceux de coévolutions plus récentes, concernant les syndromes de pollinisation. En ce sens, elle valide les niveaux hiérarchiques de la dernière classification où l'évolution du génome est traduite dans les sous-genres tandis que les adaptations plus récentes et spécifiques s'illustrent au niveau des supersections.

Les niveaux infra-subgénériques n'en sont pas toujours validés pour autant. Au sein du sous-genre *Decaloba*, plusieurs sous-groupes sont cohérents avec certaines supersections ou sections, à l'exception notable de la supersection *Decaloba*. Pour la supersection *Tacsonia*, les sous-groupes correspondent à plusieurs sections, suggérant une sur-classification artificielle dans la taxonomie actuelle. De même, pour les espèces entomophiles du sous-genre *Passiflora*, seule la supersection *Laurifolia* et ses séries sont clairement validées. Nombre d'espèces ne suivent pas de patron morphologique aussi précis et sont difficiles à classer de manière cohérente. Mais faut-il vraiment que chaque espèce soit glissée dans une section ou série ? Ne vaut-il pas mieux se limiter à souligner les affinités les plus évidentes ?

DISCUSSION

Actuellement, cinq sous-genres sont formellement reconnus dans le genre *Passiflora* : *Passiflora*, *Astrophea*, *Decaloba*, *Deidamioides* et *Tetrapathea*. Le premier, riche de plus de 250 espèces, est caractérisé par de grandes fleurs avec plusieurs séries de couronnes de filaments et constitue le groupe de passiflores le plus diversifié en Amérique du Sud. Le sous-genre *Astrophea* comprend environ 60 espèces de lianes ligneuses et d'arbres de taille variable, distribuées également en Amérique tropicale. Le sous-genre *Deidamioides* n'est pas monophylétique. Ses 14 espèces, toutes néotropicales, sont de fait morphologiquement et génétiquement disparates. Ainsi, dans les études phylogénétiques, les espèces de sa section *Tryphostemmatoides* se rapprochent d'*Astrophea*, tandis que les sections *Polyanthea*, *Deidamioides* et *Tetrastylis* forment un second clade bien supporté, mais dont le placement varie entre les études. Ce sous-genre, défini par KILLIP (1938) comme regroupant des lianes herbacées avec des pétioles portant de deux à quatre glandes, des feuilles trifoliées, des pédoncules à deux fleurs se terminant par une vrille et un opercule plissé, ne peut être conservé en l'état, d'autant que la classification de FEUILLET &

MACDOUGAL (2003) y a intégré plusieurs autres sous-genres de KILLIP (1938), sans en donner pour autant une nouvelle définition. Avec environ 230 espèces, le sous-genre *Decaloba* présente une suite de caractères uniques avec des fleurs relativement petites (généralement inférieures à 4 cm de diamètre), un opercule plissé et membraneux et deux à trois séries de couronnes de filaments (vs généralement quatre ou plus). Ce sous-genre est américain, à l'exception de sa supersection *Disemma*, distribué de l'Asie du sud-est au Pacifique sud. Enfin, *Tetrapathea* est le plus petit sous-genre avec seulement trois espèces dioïques, formant un clade frère de *Decaloba* et distribuées au nord-est de l'Australie, en Papouasie-Nouvelle-Guinée et en Nouvelle-Zélande (KROSNICK *et al.*, 2013). Sa monophylie est incertaine, bien que ses espèces partagent des caractères rares, comme la dioécie et un nombre plus élevé de carpelles (KROSNICK *et al.*, 2013). La présence de deux sous-genres dans la région indo-pacifique montre une phylogéographie complexe (Fig. 4). L'hypothèse la plus plausible pour expliquer l'importance du genre aux Amériques est une colonisation par l'Amérique centrale avec une diversification rapide à partir de 40,5 millions d'années. Dans ce processus, on observe une évolution des formes de vie passant de formes arborées ou arbustives (chez *Astrophea*) à des formes herbacées (bien représentées chez *Decaloba*).

La taxonomie du genre *Passiflora* est encore très largement construite sur des bases morphologiques, mais ses auteurs successifs n'ont pu s'appuyer en amont sur l'histoire évolutive des caractères morphologiques utilisés. Malgré les études phylogénétiques qui ont suivi immédiatement la dernière classification, les connaissances ont progressé insuffisamment pour améliorer significativement cette situation. En effet, les difficultés sont nombreuses.

La première tient à la grande diversité des espèces, particulièrement dans de vastes régions relativement difficiles d'accès, comme les Andes et les forêts denses d'Amérique du Sud, avec des espèces très polymorphes distribuées sur des aires/distances considérables (par ex. *P. foetida* L., *P. mixta*, *P. suberosa* L.) et, inversement, des aires plus fragmentées, favorables aux vicariances et/ou endémismes étroits. Il en résulte une grande difficulté à rassembler des échantillons d'espèces suffisamment représentatifs qui permettent d'éviter les biais liés au sous-échantillonnage de certains groupes.

Une seconde difficulté provient (1) de la diversité intraspécifique, voire intra-individuelle, (2) des types d'évolution et (3) des modes d'hérédité des différents génomes utilisés dans les études phylogénétiques. Ainsi, les séquences ribosomales ITS, largement utilisées pour les phylogénies du genre, peuvent montrer une diversité intraspécifique appréciable avec des patrons géographiques particuliers, et des hybridations entre lignages peuvent aboutir à la présence de différentes séquences ITS chez un même individu (LORENZ-LEMKE *et al.*, 2005 ; MÄDER *et al.*, 2010). Un problème analogue, et probablement plus gênant, se pose pour les séquences chloroplastiques, en relation avec la fréquence de l'hérédité paternelle ou biparentale dans le genre, voire dans la famille (SHORE & TRIASSI, 1998 ; MUSCHNER *et al.*, 2003 ; HANSEN *et al.*, 2007), favorisant les captures de chlorotypes et l'hétéroplasmie. Ainsi, dans l'étude de HANSEN *et al.* (2006), *P. microstipula* se positionnait soit dans le sous-genre *Decaloba*, soit dans le sous-genre *Passiflora*, très près de *P. nitida*, lorsque les accessions étudiées provenaient d'une population donnée, suggérant fortement un

cas de capture de chloroplaste entre espèces éloignées. Étant donné la fréquence des hybridations interspécifiques dans le genre, la combinaison d'évolution réticulée et d'hétéroplasmie constitue un cocktail problématique pour les études phylogénétiques. L'inclusion de plusieurs accessions par espèce devrait être envisagée autant que possible pour limiter leur incidence, ou tout au moins repérer une partie des anomalies qui en résultent.

Une troisième difficulté, mise en avant par KROSNICK *et al.* (2013), est la forte labilité des caractères morphologiques chez *Passiflora*, avec de multiples transitions à tous les niveaux taxonomiques. KROSNICK *et al.* (2013) citent la dispersion des pédoncules ramifiés entre les différents groupes, l'extrême variabilité dans les bractées florales, la dispersion des opercules plissés, qui seraient apparus indépendamment au moins trois fois, et la distribution des nectaires extrafloraux. Les variations observées ont évidemment été influencées par les nombreuses co-évolutions avec pollinisateurs et herbivores. L'étude phénétique d'OCAMPO & COPPENS D'ECKENBRUGGE (2017) a notamment montré comment les différenciations causées par les co-évolutions avec les pollinisateurs se sont superposées à celles, plus fortes et anciennes, liées à l'évolution des génomes. D'une manière plus générale, l'ensemble des études de diversité, par la phylogénie comme par la phénétique, montrent l'importance de la cytogénétique dans la compréhension du genre et de son évolution. Face à la diversité et la complexité du genre *Passiflora*, un important effort pluridisciplinaire doit être fait pour appréhender cette évolution complexe en liant étroitement les approches morphologiques, génétiques (moléculaire et cytogénétique), et écologiques.

Remerciements. – Nous tenons à remercier la Société Linnéenne de Lyon pour sa contribution financière à ce travail de recherche, ainsi que les relecteurs qui ont pris le temps d'examiner notre article. Merci également à Markus Vargas pour nous avoir permis d'utiliser sa photo de *Passiflora suberosa*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARBO M.M., 2007. Turneraceae. In: K. Kubitzki (ed.), *The families and genera of vascular plants*, Vol. IX. Springer, Berlin: 458-466.
- Angiosperm Phylogeny Group, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical J. Linnean Society*, 141: 399-436.
- Angiosperm Phylogeny Group, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical J. Linnean Society*, 161: 105-121.
- BENTHAM G. & HOOKER J.D., 1867. *Genera plantarum*. Reeves, London, vol. 1(3): 810-811.
- DE CANDOLLE A.P., 1821. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, vol. 1 : 434-436.
- DE CANDOLLE A.P., 1828. Enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 3 : 1-491.
- DE CASTRO E.C.P., ZAGROBELNY M., CARDOSO M.Z. & BAK S., 2017. The arms race between heliconiine butterflies and *Passiflora* plants – new insights on an ancient subject. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 93(1): 555-573.
- CHASE M.W., ZMARZTY S., LLEDÓ M.D., WURDACK K.J., SWENSEN S.M. & FAY M.F., 2002. When in doubt, put it in *Flacourtiaceae*: a molecular phylogenetic analysis based on plastid rbcL DNA sequences. *Kew Bulletin*, 57: 141-181.
- CRONQUIST A., 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Pr., New York, 1262 p.
- DAVIS C.C., WEBB C.O., WURDACK K.J., JARAMILLO C.A. & DONOGHUE M.J., 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist*, 165(3): 36-65.

- ESCOBAR L.K., 1988. Passifloraceae. *Passiflora*. Subgéneros: *Tacsonia*, *Rathea*, *Manicata* and *Distephana*. *Flora de Colombia*, Monografía N°10. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 138 p.
- ESCOBAR L.K., 1989. A new subgenus and five new species in *Passiflora* (Passifloraceae) from South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 76: 877-885.
- FAJARDO D., ANGEL F., GRUM M., TOHME J., LOBO M., ROCA W.M. & SÁNCHEZ I., 1998. Genetic variation analysis of the genus *Passiflora* L. using RAPD markers. *Euphytica*, 101(3): 341-347.
- FAY M.F., SWENSEN S.M. & CHASE M.W., 1997. Taxonomic affinities of *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae). *Kew Bulletin*, 52: 111-120.
- FAO, 2011. Committee on commodity problems, intergovernmental group on bananas and tropical fruits, Yaounde (Cameroon). Tropical Fruits Compendium.
- FEUILLET C. & MACDOUGAL J.M., 2003. A new infrageneric classification of *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Passiflora*, 13: 34-38.
- FEUILLET C. & MACDOUGAL J.M., 2007. Passifloraceae. In: K. Kubitzki (ed), *The families genera of vascular plants*. Springer, Berlin: 270-281.
- HANSEN A.K., GILBERT L.E., SIMPSON B.B., DOWNIE S.R., CERVI A.C. & JANSEN R.K., 2006. Phylogenetic relationships and chromosome number evolution in *Passiflora*. *Systematic Botany*, 31: 138-150.
- HANSEN A.K., ESCOBAR L.K., LAWRENCE E., GILBERT E. & JANSEN R.K., 2007. Paternal, maternal and biparental inheritance of chloroplast genome in *Passiflora* (Passifloraceae). *American J. Botany*, 94 (1): 42-46.
- HARMS H., 1925. Passifloraceae. In: Engler A. & Prantl K. (eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 2nd ed., Vol. 21. Engelmann, Leipzig: 470-507.
- HEARN D.J., 2006. *Adenia* (Passifloraceae) and its adaptive radiation: phylogeny and growth form diversification. *Systematic Botany*, 31: 805-821.
- HOLM-NIELSEN L.B., JØRGENSEN P.M. & LAWESSON J.E., 1988. Passifloraceae. In: Harling & L. Andersson (eds.), *Flora of Ecuador*, 31: 1-130.
- JUSSIEU A.L., 1789. *Genera Plantarum*. Herissant et Theophilum Barrois, Paris, 498 p.
- JUSSIEU A.L. 1805. Premier mémoire sur quelques espèces du genre *Passiflora*, et sur la nécessité d'établir une famille des passifloracées. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle*, 6 : 102-116.
- KILLIP E.P. 1938. *The American species of Passifloraceae*. Field Museum Natural History, Chicago, Botanical Series 19: 613 p.
- KILLIP E.P., 1960. Supplemental notes on the American species of Passifloraceae with descriptions of new species. *Contributions from the United States National Herbarium*, 35(1): 1-23.
- KROSINICK S.E., 2006. *Phylogenetic relationships and patterns of morphological evolution in the Old World species of Passiflora (subgenus Decaloba: supersection Disemma and subgenus Tetrapathea)*. PhD, Ohio State Univ.
- KROSINICK S.E., FORD A.J. & FREUDENSTEIN J.V., 2009. Taxonomic revision of *Passiflora* subgenus *Tetrapathea* including the monotypic genera *Hollrungia* and *Tetrapathea* (Passifloraceae) and a new species of *Passiflora*. *Systematic Botany*, 34(2): 375-385.
- KROSINICK S.E., PORTER-UTLEY K.E., MACDOUGAL J.M., JØRGENSEN P.M. & MCDADE L.A., 2013. New insights into the evolution of *Passiflora* subgenus *Decaloba* (Passifloraceae): phylogenetic relationships and morphological synapomorphies. *Systematic Botany*, 38(3): 692-713.
- KUBITZKI K., 2007. Malesherbiaceae. In: Kubitzki K. (ed.), *The families and genera of vascular plants*. Springer, Berlin: 247-249.
- LABEYRIE E., PASCAL L., DELABIE J., ORIVEL J., DEJEAN A. & HOSSAERT-McKEY M., 2001. Protection of *Passiflora glandulosa* (Passifloraceae) against herbivory: impact of ants exploiting extrafloral nectaries. *Sociobiology*, 38: 317-321.
- LORENZ-LEMKE A.P., MUSCHNER V.C., BONATTO S.L., CERVI A.C., SALZANO F.M. & FREITAS L.B., 2005. Phylogeographic inferences concerning evolution of Brazilian *Passiflora actinia* and *P. elegans* (Passifloraceae) based on ITS (nrDNA) variation. *Annals of Botany*, 95: 799-806.
- MÄDER G., ZAMBERLAN P.M., FAGUNDES N.J.R., MAGNUS T., SALZANO F.M., BONATTO S.L. & FREITAS L.B., 2010. The use and limits of ITS data in the analysis of intraspecific variation in *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Genetics and Molecular Biology*, 33: 99-108.
- MARTÍNEZ C., 2017. Passifloraceae seeds from the late Eocene of Colombia. *American J. Botany*, 104 (12): 1857-1866.
- MASTERS M.T., 1872. Passifloraceae. In: K.F.P. Martius, *Flora Brasiliensis*. R. Oldenbourg, Munich & Leipzig, 13(1): 529-628.

- MEDICUS F.C., 1787. *Ueber einige künstliche Geschlechter aus der Malven-Familie, denn der Klasse der Monadelphien*. In der neuen Hof und akademischen Buchandlung, Mannheim, 158 p.
- MUSCHNER V.C., LORENZ A.P., CERVI A.C., BONATTO S.L., SOUZA-CHIES T.T., SALZANO F.M. & FREITAS L.B., 2003. A first molecular phylogenetic analysis of *Passiflora* (Passifloraceae). *American J. Botany*, 90: 1229-1238.
- MUSCHNER V.C., LORENZ-LEMKE A.P., VECCHIA M., BONATTO S.L., SALZANO F.M. & FREITAS L.B., 2006. Differential organellar inheritance in *Passiflora* (Passifloraceae) subgenera. *Genetica*, 128: 449-453.
- MUSCHNER V.C., ZAMBERLAN P.M., BONATTO S.L. & FREITAS L.B., 2012. Phylogeny, biogeography and divergence times in *Passiflora* (Passifloraceae). *Genetics and Molecular Biology*, 35: 1036-1043.
- OCAMPO J., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., OLANO C. & SCHNELL R., 2004. AFLP analysis for the study of genetic relationships among cultivated *Passiflora* species of the subgenera *Passiflora* and *Tacsonia*. *Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture*, 47: 72-76.
- OCAMPO J. & COPPENS D'ECKENBRUGGE G., 2017. Morphological characterization in the genus *Passiflora* L.: an approach to understanding its complex variability. *Plant Systematics and Evolution*, 303(4): 531-558.
- REICHENBACH H.G.L., 1828. Passifloraceae. In: *Conspectus regni vegetabilis*. Carl Cnobloch, Leipzig, 132 p.
- ROUSSEL H.F.A., 1806. *Flore du Calvados et terrains adjacents, composée suivant la méthode de Jussieu*. Poisson, Caen, 250 p.
- SÁNCHEZ I., ANGEL F., GRUM M., DUQUE M.C., LOBO M., TOHME J. & ROCA W., 1999. Variability of chloroplast DNA in the genus *Passiflora* L. *Euphytica*, 106(1): 15-26.
- SAVOLAINEN V., CHASE M.W., HOOT S.B., MORTON C.M., SOLTIS D.E., BAYER C., FAY M.F., BRUUN A.Y., SULLIVAN S. & QIU Y.L., 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* gene sequences. *Systematic Biology*, 49: 306-362.
- SEGURA S.D., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., OCAMPO C.H. & OLLITRAULT P., 2003. Isozyme variation in *Passiflora* subgenera *Tacsonia* and *Manicata*. Relationships between cultivated and wild species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50(4): 417-427.
- SEGURA S.D., COPPENS D'ECKENBRUGGE G., OCAMPO C.H. & OLLITRAULT P., 2005. Isozyme variation in *Passiflora* subgenus *Tacsonia*: geographic and interspecific differentiation among the three most common species. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52(4): 455-463.
- SHORE J.S. & TRIASSI M., 1998. Paternally biased CpDNA inheritance in *Turnnera ulmifolia* (Turneraceae). *American J. Botany*, 85(3): 328-332.
- SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., CHASE M.W., MORT M.E., ALBACH D.C., ZANIS M., SAVOLAINEN V., HAHN W.H., HOOT S.B., FAY M.F., AXTELL M., SWENSEN S.M., PRINCE L.M., KRESS W.J., NIXON K.C. & FARRIS J.S., 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcL*, and *atpB* sequences. *Botanical J. Linnean Society*, 133: 381-461.
- SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ENDRESS P.K. & CHASE M.W., 2005. *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Oxford Univ. Pr., Sunderland, MA, 370 p.
- SPENCER K.C., 1988. *Chemical mediation of coevolution*. Acad. Pr., San Diego, 626 p.
- SPENCER K.C. & SEIGLER D.S., 1985a. Cyanogenic glycosides of *Malesherbia*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 13: 421-431.
- SPENCER K.C. & SEIGLER D.S., 1985b. Cyanogenetic glycosides and systematics of the Flacourtiaceae. *Biochemical Systematics and Ecology*, 13: 433-435.
- TAKHTAJAN A., 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia Univ. Pr., New York, 620 p.
- TOKUOKA T., 2012. Molecular phylogenetic analysis of Passifloraceae *sensu lato* (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *J. Plant Research*, 125: 489-497.
- TRIANA J. & PLANCHON J.E., 1873. Prodromus florae novo-granatensis, XIX – Passifloraceae Juss. *Annales de Sciences Naturelles et de Botanique*, sér. 5, 17 : 122-186.
- ULMER T. & MACDOUGAL J.M., 2004. *Passiflora*: passionflowers of the world. Timber Pr., Portland, 432 p.
- WILLIAMS K.S. & GILBERT L.E., 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg-laying by butterflies. *Science*, 212: 467-469.
- YOCKTENG R. & NADOT S., 2004a. Phylogenetic relationships among *Passiflora* species based on the glutamine synthetase nuclear gene expressed in chloroplast (ncpGS). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 379-396.
- YOCKTENG R. & NADOT S., 2004b. Infrageneric phylogenies: a comparison of chloroplast-expressed glutamine synthetase, cytosol-expressed glutamine synthetase and cpDNA maturase K in *Passiflora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 397-402.
- YOCKTENG R., COPPENS D'ECKENBRUGGE G. & SOUZA-CHIES T.T., 2011. *Passiflora*. In: Kole C. (ed.), *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Springer, Berlin & Heidelberg: 129-171.