Juliana Castelo Branco Brasileiro

Morfologia foliar comparada de *Passiflora* L. (Passifloraceae)

Comparative leaf morphology of *Passiflora* L. (Passifloraceae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências Biológicas, na Área de Botânica.

Orientador(a): Gladys Flávia Albuquerque Melo de Pinna

São Paulo

2014

Brasileiro, Juliana

Morfologia e anatomia comparada de espécies do gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae).

88 páginas.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Anatomia foliar 2. *Passiflora* 3. Glândulas foliares 4. Estípulas I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

_____ _____

Prof(a). Dr(a). Prof(a). Dr(a).

_____

Prof(a). Dr.(a).

Orientador(a)

Aos meus pais, Francisco e Adalgisa, que

sempre me apoiaram e incentivaram.

A FLOR DO MARACUJÁ

"A pois intonce eu lhes conto,
A história que eu vim contar,
Pruque razão nasce roxa, a flor do maracujá.
Maracujá já foi branco,
Eu posso inté lhe jurar,
Mais branco do que a Paiaba,
Mais branco do que o luar.

Quando as fror brotava nele,
Lá pras banda do sertão,
Maracujá parecia,
Um ninho de algodão.

Mas um dia, há muito tempo,
Num mês que inté não me alembro se foi Maio, se foi
Junho, se foi Janeiro se foi Dezembro,
Nosso Senhor Jesus Cristo foi condenado a morrer,
Numa cruz cruchificado,
Longe daqui, como o que,
E havia junto da cruz, aos pé de Nosso Senhor,
Um pé de maracujá,
Carregadinho de frô.
Pregaram Cristo a martelo,
E ao ver tamanha crueza,
A natureza inteira,
Pôs se a chorar de tristeza.
Chorava o vento dos campo,
Chorava as folha das rebera,
Sabiá tombém chorava, saluçava nu gaio da larangêra.

E o sangue de Jesus Cristo,
Sangue pisado de dor,
Nu pé de maracujá,
Tingia todas as fror.
E as frorzinha aos pé da cruz,
Ficavam roxa também,
Como o sangue de Jesus."

(Rolando Boldrin)

Agradecimentos

À minha admirável orientadora, Gladys Flávia Albuquerque Melo de Pinna, que me recebeu de braços abertos sem me conhecer, e me proporcionou o prazer de trabalhar ao seu lado investigando a anatomia de uma linda família. Serei eternamente grata.

Ao CNPQ e a FAPESP pela concessão de bolsa de mestrado e pelo auxílio financeiro dado a este trabalho.

Ao professor Marcelo Dornelas por disponibilizar o material para análise.

Ao professor Armando C. Cervi, a quem tive a honra de conhecer, pelo auxílio na identificação das espécies.

À querida pesquisadora Mariane de Sousa Baena, pelas ricas sugestões durante a aula de qualificação.

Aos técnicos do laboratório Irwandro Pires, pela obtenção das imagens em MEV, Tássia Santos e Gisele Costa pelo auxílio nas atividades de laboratório e pela disponibilidade de toda hora.

Aos colegas e amigos com os quais compartilho o prazer de estudar o incrível grupo do maracujá, Renata e José. Re, obrigada pelas coletas e pelas imagens incríveis produzidas no campo.

Aos demais colegas e amigos de equipe, Rafael Cruz, Aline Siqueira, Fernanda Cordeiro, Marília Duarte, Ligia Keiko, Mário Albino, Cristina Zampieri e Tatiane Maeda, adorei descobrir e participar dessa equipe nota 10. Em especial ao Rafinha, pela eterna paciência e disponibilidade, à Fernanda pela sua fluência na língua francesa, à Marília e Aline por sempre me ouvir e a Tatiane pelo auxílio na confecção das lâminas.

À Thália Gama e Karina Gagliardi, amigas e irmãs que ganhei em São Paulo, e que facilitaram minha vida nessa cidade grande. Obrigada por toda paciência meninas. Vou leva-las por toda vida. São Paulo não é a mesma sem vocês.

Aos demais colegas de laboratório, Yasmim Hirao, Bruna Alonso, Raquel Koch, Keyla Rodrigues, Nelly Araya, Mariana Victorio, Nara Olivog, Luíza Teixeira, Caian Gerolamo,

Marcelo Pace, Julio Majcher, Karen Sasaki, Carolina Bastos, Vitor Barão, Vinicius Rubiano. Foi um enorme prazer conhecer todos vocês e compartilhar momentos maravilhosos, principalmente, na copa do laboratório.

Aos professores Verônica Angyalossy, Gregório Ceccantini pela experiência em disciplinas. À professora Nanuza Menezes a quem tive a honra e o prazer de conhecer, ouvir histórias e aprender como se faz anatomia com amor. Ao professor Diego Demarco pela infinita paciência e disponibilidade. À Dra. Berta Lange de Morretes com quem tive o prazer de aprofundar conhecimentos sobre a influência ambiental na anatomia foliar.

Aos meus admiráveis e primeiros incentivadores, hoje amigos e colegas da Botânica, Ana Paula Lacchia e Iranildo Melo.

Aos meus pais, Francisco Brasileiro e Adalgisa C. B. Brasileiro por tudo. À eles que, mesmo a distância, nunca me deixam só. Há uma canção cujas palavras me emocionam e me faz lembra-los, que diz: "*... ele me disse, filho, às vezes pode parecer escuro, mas a ausência da luz é uma parte necessária, apenas tenha certeza de que você nunca está sozinho, você sempre poderá voltar para casa...*". Aos meus irmãos Alexandre, Andrezza, Andréa e Rebeca e aos meus sobrinhos lindos Victor e Vinicius. Amo-os infinitamente.

Ao meu amigo e namorado José Barboza Neto, mesmo sendo brindado com a distância, me incentivou desde o momento que soube de meus planos. Obrigada pela torcida, pelas horas no telefone e no Skype e por compreender quando eu não tinha essas horas disponíveis. O amo e admiro ainda mais!

Ás minhas eternas amigas, Angelita Lima, Juliana Sales, Laluna Sidnell e Sabrina Cândido, obrigada pela paciência, apoio e pela compreensão da minha ausência. À amiga, colega de profissão, companheira de viagens e desafios, Elisabeth. À Vânia Teixeira, Dulciane "Maria" e a minha irmã Andréa, companheiras no desafio que é a vida em São Paulo. À minha mais nova amiga Annelise Frazão, pelo seu pragmatismo em solucionar os problemas alheios, e que, juntamente com a Thália, teve muita paciência nesses últimos tempos.

Enfim... Muito obrigada!

Sumário

Introdução **8**

Material e métodos **14**

Coleta de material **14**

Microscopia óptica (MO) **16**

Análise morfoanatômica **16**

Análise histoquímica **17**

Microscopia eletrônica de varredura (MEV) **17**

Resultados **18**

Morfologia foliar **24**

Anatomia **29**

Sistema de Revestimento da lâmina foliar **29**

Mesofilo **31**

Sistema vascular da folha **34**

Padrão da venação **36**

Anatomia do pecíolo **38**

Discussão **39**

Considerações finais **60**

Referências bibliográficas **61**

Resumo **65**

Abstract **66**

Figuras **67**

Introdução

Passifloraceae Juss possui ampla distribuição geográfica, ocorrendo entre as regiões tropicais e temperadas do planeta, com cerca de 700 espécies distribuídas entre 16-25 gêneros (Ulmer & MacDougal 2004, Feuillet & MacDougal 2007). É conhecida mundialmente por suas flores exuberantes e frutos comestíveis, e são amplamente empregadas para ornamentação e alimentação (Metcalfe & Chalk 1979, Ulmer & MacDougal 2004). São utilizadas ainda na medicina popular, tendo como um exemplo a *Passiflora capsularis* L., utilizada na Guiana por mulheres para aumentar o fluxo menstrual (Cervi 1981).

De acordo com o sistema de classificação mais recente, *Angiosperm Phylogeny Group* (APG III 2009), foram adicionadas à Passifloraceae *sensu lato* três famílias, entre elas Malesherbiaceae, Passifloraceae *sensu stricto*, e Turneraceae. A inclusão de Turnereceae deve-se ao fato de ambas as famílias compartilharem características semelhantes, tais como a presença de glicosídeos cianogênicos ciclopentanoides, ácidos graxos ciclopentanoides, flores com estames associados ao hipanto e sementes com arilo (APG III 2009, Judd et al. 2008). A inclusão da família Malesherbiaceae é justificada por ambas apresentarem flores com corona (APG III 2009). Tokuoka (2012) realizou uma análise molecular incluindo espécies das três famílias, e baseou-se no DNA plastidial (rbcL, atpB, matK), o resultado sugere o monofiletismo de Passifloraceae *s.l.* Contudo, Passifloraceae *s.s.* é tratada muitas vezes como um grupo monofilético, fortemente suportado pela presença de corona bem desenvolvida nas flores (Wilde 1971 apud Ulmer & MacDougal 2004, Judd et al. 2008).

Segundo alguns autores (Muschner et al. 2003, Ulmer & MacDougal 2004, Judd et al. 2008), na família são reconhecidas duas tribos: Paropsieae DC. e Passifloreae DC. Ambas são

monofiléticas, além disso, são grupo irmãos, dados fortemente sustentados por meio de análises moleculares (Tokuoka 2012).

A tribo Paropsieae é um grupo representado por espécies arbustivas e arbóreas da África, com ausência de gavinhas (Cervi 1997, Muschner et al. 2003) e , segundo Judd et al. (2008), provavelmente, representa um grupo basal. Em contraste, a tribo Passifloreae é um grupo caracterizado pelo hábito lianescente, pela presença de gavinhas axilares e flores modificadas (Muschner et al. 2003, Judd et al. 2008). É ainda a tribo mais representativa no continente Americano, com quatro gêneros ocorrendo no Brasil: *Ancisthrothyrsus* Harms, *Dilkea* Mast., *Mitostemma* Mast. e *Passiflora* L. (Araújo 2009).

Passiflora L. é o mais representativo em número de espécies dentre os gêneros de Passifloraceae, com mais de 525 espécies, destas 140 ocorrem no Brasil (Ulmer & MacDougal, Cervi 2006). A revisão do gênero *Passiflora* realizada por Feuillet & MacDougal (2003), baseada em caracteres morfológicos, reconhece quatro subgêneros: *Astrophea* (DC.) Mast. (57 espécies), *Decaloba* (DC.) Rchb. (214 espécies), *Deidamioides* (Harms) Killip (13 espécies) e *Passiflora* (240 espécies).

Segundo Ulmer & MacDougal (2004) os representantes do subgênero *Astrophea* estão distribuídos principalmente na América Central e América do Sul, geralmente são lianas que possuem lâminas foliares não lobadas com venação pinada, nectários laminares ausentes ou inconspícuos localizados na margem ou próximo desta, um par de nectários peciolares na porção apical, e minúsculas estípulas. Este subgênero inclui duas superseções, *Astrophea* e *Pseudoastrophea* (Harms) Feuillet & MacDougal.

O subgênero *Deidamoides* apresenta distribuição nas América Central e América do Sul e é caracterizado por apresentar espécies liasnescentes com folhas não lobadas, algumas vezes compostas com 3-9 folíolos, nectários laminares ausentes, porém o pecíolo possui um par, as estipulas são reduzidas, e a gavinha é bifurcada ou possui um disco na porção apical

(Ulmer & McDougal 2004). Este subgênero compreende 5 seções, entre as quais está *Deidamioides* (Harms) Feuillet & MacDougal seção que inclui *Passiflora deidamioides* Harms, espécie com ocorrência no sudeste brasileiro.

Como observado, os subgêneros *Decaloba* e *Passiflora* possuem um número maior de espécies se comparados aos demais subgêneros citados. Apesar das diferenças morfológicas como hábito, tamanho das flores, frutos e brácteas, e a distribuição dos nectários entre os representantes dos subgêneros *Decaloba* e *Passiflora*, esses são grupos monofiléticos, sustentados por dados moleculares e morfológicos (Yotoko et al. 2011, Zamberlan 2007, Hansen et al. 2006, Muschner et al. 2003).

Os representantes do subgênero *Decaloba,* distribuídos na América do Norte e Sul e sudeste da Ásia e Austrália são, em sua maioria, trepadeiras ou pequenos arbustos com flores e frutos pequenos, possuem formas variadas de folhas, geralmente, 2-lobadas ou 3-lobadas com o lobo central menor; com nectários entre as nervuras principais e, em poucas espécies, próximos a margem ou estão ausentes; nectários peciolares podem também estar ausentes ou apresentar apenas um par, as estípulas são geralmente filiformes (cilíndricas) ou expandidas (Ulmer & MacDougal 2004).

Já o subgênero *Passiflora* possui espécies distribuídas na América do Norte e América do Sul, são mais abundantes nesta última, caracteriza-se por apresentar espécies lianescentes e herbáceas; flores grandes e coloridas; folhas não lobadas ou 3-7 lobadas, com venação pinada ou palmada, 3-5 nervuras principais. É o grupo com maior variação morfológica das estípulas, que podem ser inconspícuas, reniformes expandidas como folhas, ou segmentadas. Possui entre 2-6 nectários peciolares, e quando presentes na lâmina foliar localizam-se nas margens, especialmente, entre os lobos das folhas trilobadas (Killip 1938, Cervi 1997, Feuillet & MacDougal 2003, Ulmer & MacDougal 2004).

A ampla variação morfológica das folhas e das estípulas em Passifloraceae é reconhecida por vários autores (Killip 1983, Cervi 1997, Ulmer & MacDougal 2004, Feuillet & MacDougal 2007). Especialmente no gênero *Passiflora* a diversidade morfológica da folha deve-se a relação de coevolução existente entre estas e borboletas do gênero *Heliconius* (Gilbert 1975, Ulmer & MacDougal 2004). Segundo Gilbert (1975) muitas espécies de *Passiflora* são hospedeiras específicas dos ovos de *Heliconius,* e sua forma larval causa excessivo dano às plantas devido a alta taxa de herbivoria. As glândulas foliares mimetizam os ovos de *Heliconius,* isso funciona como um mecanismo de autodefesa, pois impede a oviposição pelas borboletas nas folhas, já que as larvas de algumas espécies de *Heliconius* tem comportamento canibal; e tricomas curvos em forma de gancho que lesionam a derme das larvas levando-as a morte (Gilbert 1971, Gilbert 1975, Ulmer & MacDougal 2004, Engler-Chaouat & Gilbert 2007).

Além disso, é possível observar diferentes morfologias em um mesmo indivíduo, devido a uma progressiva mudança na forma das folhas, fenômeno conhecido como heteroblastia (Bell 1991). Segundo Ulmer & MacDougal (2004) a heteroblastia também ocorre devido à relação de coevolução com as borboletas, uma vez que, nas floretas tropicais, as folhas jovens são semelhantes às folhas de outras plantas que estão perto do solo; já as folhas que atingem a copa das árvores apresentam morfologia semelhante às folhas das espécies vegetais que compõem o dossel. Essa organização confunde as borboletas e funciona como mecanismo de defesa. Porém algumas espécies de *Heliconius,* atualmente, possuem um par de patas dianteiras com as quais elas tocam e experimentam, e com isso identificam a folha de Passifloraceae (Ulmer & MacDougal 2004). Muitas vezes a taxa de herbivoria é tão alta que muitos indivíduos não chegam à fase de flor e fruto, diminuindo as chances de serem identificados através desses órgãos (Gilbert 1975).

Apesar da grande diversidade de espécies e, especialmente, na ampla variação morfológica das folhas em Passifloraceae, os estudos sobre anatomia foliar ainda são escassos. Dentre eles Beraldo et al. (2010) realizaram estudos a morfoanatômia das folhas e do caule de *P. edulis* Sims, uma vez que esta espécie é por vezes utilizada como adulterante de amostras comercias de *P. alata* Curtis, as autoras encontraram características anatômicas capazes de distinguir essas espécies como, por exemplo, o contorno da nervura mediana em seção transversal, e a distribuição dos tricomas. Kurtz et al. (2003) estudaram a morfologia e anatomia foliar de *P. actinia* Hooker com a finalidade de contribuir para a identificação da espécies, uma vez que esta é utilizada na medicina popular e por vezes é confundida com outras espécies de *Passilora*. Jáuregui et al. (2002) descreveram a anatomia foliar de quatro espécies, *P. foetida* var. *moritziana* (Planch.) Killip ex Pulle*, P. oerstedii* Mast*., P. suberosa* L. e *P. tuberosa* Jacq. com a finalidade de contribuir na caracterização das espécies e na delimitação dos táxons os quais pertencem essas espécies, para os autores a organização do tecido vascular da nervura central parece ser uma característica importante para a família, devido a diferença encontrada entre as espécies na distribuição dos feixes vasculares. Meruvia et al. (1993a, 1993b) descreveram caracteres anatômicos e morfológicos das folhas de *P. capsularis* L. e *P. campanulata* Mast, no primeiro realizaram uma anatomia descritiva da folha objetivando ampliar o conhecimento da organização estrutural, no seguinte realizaram uma análise comparada entre as duas espécies, no qual observaram diferenças entre a disposição dos feixes vasculares na nervura central e no pecíolo. Metcalfe & Chalk (1979) foram os pioneiros nos estudos anatômicos dessa família, os autores analisaram principalmente a folha e o caule de diversas espécies, incluindo espécies dos gêneros *Passiflora* e *Adenia,* identificaram diversas características distintas e semelhantes na anatomia foliar, entre as quais os estômatos anomocíticos em todas as espécies, e mesofilo por vezes isolateral em espécies de *Adenia* e *Passiflora*.

Caracteres morfológicos foliares são amplamente empregados circunscrição de diversos táxons. Feuillet (2002) ao descrever novas espécies para a Guiana do subgênero *Astrophea,* utilizou diversos caracteres morfológicos foliares, como o comprimento das lâminas foliares para distinguir *P. maguirei* Killip e *P. cardonae* Killip, somado a isto está o comprimento do tubo floral. O autor aponta diferenças nas dimensões, margem, coloração marginal e número de nervuras laterais foliares entre *P. citrifolia* (Juss.) Mast. e *P. quelchii* N. E. Brown.

Imig (2013) realizou um levantamento das espécies de Passifloraceae que ocorrem no Distrito Federal, entre as espécies destaca-se *P. suberosa* que, segundo a autora, apresentou polimorfismo foliar, contudo, características foliares foram amplamente utilizadas para a classificação das espécies, como *P. misera* Kunth e *P. pohlii* Mast., que apesar de possuírem lâminas foliares trilobadas em *P. misera* o lobo central é pouco pronunciado.

Milward-de-Azevedo (2008) descreveu três novas espécies de *Passiflora* entre elas, *P. cervii* Milward-de-Azevedo. Segundo a autora esta espécie é simpátrica com *P. capsularis* L. e alopátrica com *P. rubra* L., por tanto apresentam diversas características morfológicas similares. A autora distinguiu *P. cervii* de *P. capsularis* e *P. rubra* por meio da morfologia foliar, a corona da flor, e o grão de pólen que é esférico, porém achatado nos pólos em *P. cervii*, e esferoide alongado nas demais espécies.

Diante da falta de estudos sobre morfoanatomia foliar em Passifloraceae, o presente estudo teve como objetivos: 1) Descrever morfologica e anatomicamente as folhas de *Passiflora,* a partir de representantes dos quatro subgêneros; 2) Buscar caracteres que auxiliem na identificação das espécies e que possam ser utilizados em futuros estudos filogenéticos.

Material e métodos

Coleta de material

Foram analisadas 43 espécies pertencentes aos subgêneros *Astrophea, Decaloba*, *Deidamioides* e *Passiflora*. Como grupo externo, foram analisadas folhas de *Adenia pechuelii* (Engl.) Harms, espécie que ocorre no deserto da Namíbia. A seleção das espécies de Passiflora foi baseada na proposta filogenética de Yotoko et al. (2011).

Parte do material obtido foi coletado na casa de vegetação no Instituto de Biologia da UNICAMP (Campinas – SP) cedido pelo Prof. Dr. Marcelo Dornelas. Algumas espécies foram coletadas na Embrapa Hortaliças (Brasília – DF) e as demais foram retiradas do campo em diferentes localidades (Tabela 1).

No presente estudo foram considerados os taxa *Passiflora cervii* Milward-de-Azevedo e *Passiflora capsularis* L., seguindo a classificação de Milward-de-Azevedo (2008), sendo coletados indivíduos de *P. cervii* em Rio Claro (SP) e *P. capsularis* São Pedro (SP).

O material testemunho foi depositado no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo (SPF) e no Herbário do Instituto de Biologia da Unicamp (UEC).

Tabela 1. Espécies analisadas e os respectivos locais de coleta.

Espécies	Locais de coleta	Coletor
Gênero *Adenia*		
Adenia pechuelii (Engl.) Harms	Deserto da Namíbia	Melo-de-Pinna, G.F.A., 225
Gênero *Passiflora*		
Subgênero *Astrophea*		
P. haematostigma Mart. ex Mast.	Embrapa Cerrados/Planaltina - DF	Lemos, R.C.C., 07
Subênero *Decaloba*		
P. biflora Lam.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 118
P. cervii Milward-de-Azevedo	Rio Claro - SP	Melo-de-Pinna, G.F.A., 230
P. capsularis L.	São Pedro - SP	Melo-de-Pinna, G.F.A., 231
P. citrina J. M. MacDougal	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 120
P. coriaceae Juss.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 121
P. ferruginea Mast.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 122
P. leptoclada Harms	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 123
P. misera Kunth	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 124
P. micropetala Mart. Ex Mast.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 125
P. morifolia Mast.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 119
P. organensis Gardner	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 126
P. rubra L.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 127
P. sanguinolenta Mast. & Linden	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 128
P. suberosa L.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 117
P. tricuspis Mast.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 129
Subgênero *Deidamioides*		
P. deidamioides Harms	Biritiba Mirim - SP	Lemos, R.C.C., 30
Subgênero *Passiflora*		
P. actinia Hook.	Biritiba Ussu - SP	Lemos, R.C.C., 35
P. alata Curtis	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 131
P. caerulea L.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 105
P. coccinea Aubl.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 104
P. edmundoi Sacco	Biritiba Ussu - SP	Lemos, R.C.C., 31
P. edulis Sims	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 116
P. eichleriana Mast.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 106
P. foetida L.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 130
P. galbana Mast.	Instituto Plantarum/Nova Odessa - SP	Brasileiro, J.C.B., 132
P. gardneri Mast.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 107
P. gibertii N. E. Br.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 108
P. incarnata L.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 109
P. kermesina Link.& Otto	Biritiba Ussu - SP	Lemos, R.C.C., 34
P. laurifolia L.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 110
P. maliformis L.	Embrapa Cerrados/Planaltina - DF	Lemos, R.C.C., 30
P. miersii Mast.	Biritiba Ussu - SP	Lemos, R.C.C., 36
P. mucronata Lam.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 111
P. pilosicorona Sacco	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 113
P. platyloba Killip	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 112
P. racemosa Brot.	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 114
P. sidiifolia M. Roem.	Embrapa Cerrados/Planaltina - DF	Lemos, R.C.C., 17
P. subrotunda Mast.	Embrapa Cerrados/Planaltina - DF	Lemos, R.C.C., 23
P. tenuifila Killip	Unicamp/Campinas - SP	Brasileiro, J.C.B., 115
P. villosa Vell.	Biritiba Ussu - SP	Lemos, R.C.C., 32
P. vitifolia Kunth	Embrapa Cerrados/Planaltina - DF	Lemos, R.C.C., 21

Microscopia óptica (MO)

Análise morfoanatômica: a partir de 3 indivíduos/espécie em fase adulta, 3-5 folhas expandidas presentes no sétimo nó (visível) foram fixadas em FAA (formaldeído, ácido acético e etanol 50%) por 24h (Johansen 1940) e em seguida estocados em etanol 70%.

Em laboratório, foram isolados o pecíolo, e as regiões da lâmina foliar na porção da nervura central e da margem. Este material foi reidratado e, em seguida, foram realizadas secções transversais à mão. Para a coloração foram utilizados safranina e azul de Astra (Gerlach 1969). Quando necessário, o material foi desidratado em série butílica e incluído em parafina seguindo a metodologia descrita por Ruzin (1999). Secções em séries transversais e longitudinais foram obtidas em micrótomo rotativo, montadas em lâminas histológicas, desparafinadas com acetato de butila e coradas com safranina e azul de Astra (Gerlach 1969), em seguida montadas em lâminas permanentes com resina sintética (Bálsamo do Canadá).

Padrões de vascularização foliar foram determinados a partir de lâminas foliares diafanizadas empregando-se a técnica de Strittmater (1973), na qual o material é fervido por três minutos em etanol 95% e depois fervido por mais três minutos em solução de NaOH 5% e etanol 95%. Em seguida, o material foi lavado em água destilada, clarificado em solução de hipoclorito de sódio a 50%, lavado novamente, desidratado em série etanólica e corado com safranina 1% em etanol 70%, sendo então distendido em placas de vidro, tendo como meio de montagem resina sintética. Para a análise deste material foi adotada a terminologia do "Manual of Leaf Architecture" (Ellis et al. 2009).

O estudo da epiderme em vista frontal foi realizado através de lâminas produzidas a partir da dissociação da epiderme com peróxido de hidrogênio e ácido

acético 1:1 (Franklin 1945), coradas com Safranina e montadas em lâminas semipermanentes.

Análise histoquímica: Amostras do pecíolo a partir de folhas expandidas foram isoladas e fixadas em FAA por 24h (Johansen 1940), sendo em seguida estocados em etanol 70%. Após esta etapa, o material foi reidratado e secções à mão foram obtidas para o teste com Lugol (Jensen 1962) que evidencia amido. O objetivo desta análise é determinar a presença da endoderme diferenciada como bainha amilífera.

Todo o registro fotográfico foi realizado por meio doo Sistema de Digitalização de Imagem IM50 acoplado ao microscópio Leica DMLB do Laboratório de Anatomia Vegetal IB/USP.

Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Folhas expandidas de cada espécie, fixadas em FAA, foram utilizadas para caracterização estrutural das estruturas epidérmicas, como tricomas e estômatos. Amostras foram submetidas à desidratação em série etanólica e ao ponto crítico com gás carbônico (CPD 030, Balzer). Depois de secas, as amostras foram montadas em suportes metálicos (*stubs*) e metalizadas com ouro (Silveira 1989) para observação em Microscópio Zeiss (DSM 940) pertencente ao Laboratório de Microscopia Eletrônica do IB/USP.

Resultados

Os principais resultados obtidos do estudo morfológico e anatômico foliar estão resumidos na Tabela 1, a qual consta de uma matriz de caracteres binários.

Morfologia da Folha

1. Lobação, ausente (0); presente (1)
2. Folhas não lobadas, inteiras (0); denteada (1)
3. Folhas palmadas com lobo mediano de tamanho igual ou maior que os demais, ausente (0); presente (1)
4. Folhas palmadas com lobo mediano mais curto que os demais, ausente (0); presente (1)
5. Folhas bilobadas, ausente (0); presente (1)
6. Ângulo agudo do ápice foliar, ausente (0); presente (1)
7. Ângulo obtuso do ápice foliar, ausente (0); presente (1)
8. Ângulo reflexo do ápice foliar, ausente (0); presente (1)
9. Margem foliar lisa, ausente (0); presente (1)
10. Margem foliar, denteada (0); serreada (1)
11. Glândulas superficial laminar, ausente (0); presente (1)
12. Glândula superficial basilaminar, ausente (0); presente (1)
13. Glândula superficial marginal, ausente (0); presente (1)
14. Glândulas ao longo do pecíolo, ausente (0); presente (1)
15. Glândulas apenas acropeciolar, ausente (0); presente (1)
16. Base da folha, estípula com simetria dorsiventral (0); estípula cilíndrica (1); estípula segmentada (2)
17. Pecíolo em secção transversal, contorno: canaliculado (0); cilíndrico (1); semicilíndrico (2)

Anatomia

Sistema de Revestimento da Folha

18. Tricomas não glandulares: ausente (0); presente (1)
19. Tricomas não glandulares na face adaxial: ausente (0); presente (1)
20. Tricomas não glandulares na face abaxial: ausente (0); presente (1)
21. Distribuição dos tricomas não glandulares, em toda a superfície (0); limitada as regiões das nervuras (1); ampla distribuição na face abaxial e limitado às regiões das nervuras na face adaxial (2)
22. Contorno das células da epiderme em vista frontal na face adaxial: retas (0); sinuosas (1)
23. Contorno das células da epiderme em vista frontal na face abaxial: retas (0); sinuosas (1)
24. Estômato, localização: somente face abaxial (0); ambas as faces (1)

25. Células da epiderme, altura das células adaxiais relativas às abaxiais em seções transversais: maior (0); igual (1)
26. Células papilosas na epiderme: ausente (0); apenas na face aba (1); em ambas as faces (2).
27. Parede periclinal externa espessada nas células da face adaxial: ausente (0); presente (1)

Mesofilo

28. Parênquima paliçádico, número de camadas: uma (0); mais de uma (1)
29. Parênquima paliçádico em seção transversal ocupando: < metade da região total do mesofilo (0); > ou = metade da região total do mesofilo (1)
30. Cristais: ausentes (0); presentes (1).
31. Cristais, tipo: apenas drusa (0), drusa e prismático (1).
32. Cristais contidos: apenas em células parenquimáticas do mesofilo (0); em células parenquimáticas que compõem os feixes vasculares e em células parenquimáticas do mesofilo (1).
33. Cristais distribuídos: apenas na nervura principal (0); apenas nas nervuras laterais (1); em ambos (2).

Sistema Vascular da Folha

34. Nervura central, colênquima em ambas as faces: ausente (0); presente (1)
35. Nervura central, fibras associada aos feixes: ausente (0); presente (1)
36. Nervuras de menor calibre, fibras associadas: ausente (0); presente (1)
37. Nervura central, arranjo dos feixes vasculares: feixe central (0); arco aberto (1)
38. Nervura central, plano: plano-convexo (0); convexo-convexo (1)
39. Estrutura da venação primária: pinada (0); palmada (1)
40. Folha palmada: basal actinódroma (0); palinactinódroma (1)
41. Número de nervuras basais: 1-3 (0); 5-7 (1)
42. Estrutura da nervura secundária maior: chegam até a margem (0); não chegam até a margem (1)
43. Secundária interna: ausente (0); presente (1)
44. Espaçamento da nervura secundária maior: irregular (0); aumentando em direção a base (1)
45. Nervura intersecundária: ausente (0); presente (1)
46. Curso da terciária externa: termina na margem (0); forma “loop” (1).
47. Terminações livres das nervuras: ramificação dicotômica (0); ramificação livre (1).
48. Terminações livres das nervuras: apenas simples (0); apenas idioblastos traqueoidais (1); simples e idioblastos traqueoidais (2)

Anatomia da Base da Folha

49. Pecíolo, contorno das células epidérmicas em seção transversal: poligonal (0); papilosa (1)

50. Espessamento da parede periclinal externa da célula epidérmica: ausente (0); presente (1)
51. Pecíolo, tricomas não glandulares: ausente (0); presente (1)
52. Pecíolo, presença de cristais de drusas no parênquima fundamental: ausentes (0); presentes (1)
53. Pecíolo, cristais no floema: prismáticos (0); drusas (1)
54. Pecíolo, fibras perivasculares: ausente (0); presente (1)
55. Pecíolo, colênquima: ausente (0); presente (1)
56. Endoderme no pecíolo: sem amido (0); com amido (1)

Tabela 1. Matriz de táxons e caracteres morfológicos e anatômicos, com respectivos estados. A codificação "-" indica a não aplicabilidade do caráter.

	1	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**
Gênero *Adenia*																			
Adenia pechuelii (Engl.) Harms	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	1	0	-	-	1	-	0	0
Gênero *Passiflora*																			
Subgênero *Astrophea*																			
P. haematostigma Mart. ex Mast.	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	1	1	0	1	1	1	1
Subgênero *Decaloba*																			
P. biflora Lam.	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	1	1	0	0	0	1	2	1	1
P. cervii Milward-de-Azevedo	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1
P. capsularis São Pedro L.	1	-	-	-	1	0	0	1	1	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1
P. citrina J. M. MacDougal	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	2	1	1
P. coriaceae Juss.	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	1	0	0	1	0	1	2	1	1
P. ferruginea Mast.	0	1	-	-	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1
P. leptoclada Harms	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	1	1	0	0	0	1	1	1	1
P. misera Kunth	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	1	1	0	0	0	1	1	1	1
P. micropetala Mart. Ex Mast.	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	1	1	0	0	0	1	2	1	1
P. morifolia Mast.	1	-	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1
P. organensis Gardner	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	1	0	0	0	0	1	2	1	1
P. rubra L.	1	-	0	1	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1
P. sanguinolenta Mast. & Linden	1	-	0	1	1	0	0	1	1	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1
P. sexflora Juss.	1	-	1	0	0	0	0	1	1	-	1	1	0	0	0	1	2	0	0
P. suberosa L.	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	0	0	0	0	0	1	1
P. tricuspis Mast.	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	1	1	0	0	0	1	0	1	1
Subgênero *Deidamioides*																			
P. deidamioides Harms	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	1	0	1	0	0	0
Subgênero *Passiflora*																			
P. actinia Hook.	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	1	0	0	1	0	-
P. alata Curtis	0	0	-	-	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	0	0	0
P. caerulea L.	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	0	0
P. coccinea Aubl.	0	1	-	-	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
P. edmundoi Sacco	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	1	1	0	-
P. edulis Sims	1	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. eichleriana Mast.	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	0	0
P. foetida L.	1	-	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	2	0	1	1
P. galbana Mast.	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0
P. gardneri Mast.	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	1	1
P. gibertii N. E. Br.	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	0	0
P. incarnata L.	1	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	1
P. kermesina Link.& Otto	1	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	-
P. laurifolia L.	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	0	1	1	0	0	0
P. maliformis L.	0	1	-	-	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0
P. miersii Mast.	0	0	-	-	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	0	-
P. mucronata Lam.	0	0	-	-	0	1	0	0	1	-	0	0	0	1	0	0	0	0	0
P. pilosicorona Sacco	1	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1
P. platyloba Killip	0	0	-	-	0	1	0	0	0	-	0	0	0	1	0	1	1	1	0
P. racemosa Brot.	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	0	1	0	0	1	0	0
P. sidiifolia M. Roem.	1	-	1	0	0	0	1	0	1	-	0	0	1	1	0	0	0	1	1
P. subrotunda Mast.	0	0	-	-	0	0	1	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	0	0
P. tenuifila Killip	1	-	1	0	0	1	0	0	1	-	0	0	1	1	0	0	1	0	0
P. villosa Vell.	1	-	1	0	0	1	-	-	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1
P. vitifolia Kunth	1	-	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
Gênero *Adenia*																			
Adenia pechuelii (Engl.) Harms	0	0	0	0	1	-	2	1	-	-	1	0	0	-	1	0	0	1	1
Gênero *Passiflora*																			
Subgênero *Astrophea*																			
P. haematostigma Mart. ex Mast.	1	0	1	1	0	-	1	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1
Subgênero *Decaloba*																			
Passiflora biflora Lam.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	0
P. cervii Milward-de-Azevedo	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1
P. capsularis São Pedro L.	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1
P. citrina J. M. MacDougal	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	0	1
P. coriaceae Juss.	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	1
P. ferruginea Mast.	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	1
P. leptoclada Harms	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1
P. misera Kunth	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	0	0	1
P. micropetala Mart. Ex Mast.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1
P. morifolia Mast.	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1
P. organensis Gardner	1	0	0	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	1
P. rubra L.	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	2	1	0	0	1	1
P. sanguinolenta Mast. & Linden	1	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
P. sexflora Juss.	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0
P. suberosa L.	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	1	1	0	1
P. tricuspis Mast.	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	1	0	0
Subgênero *Deidamioides*																			
P. deidamioides Harms	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1
Subgênero *Passiflora*																			
P. actinia Hook.	-	-	1	0	0	-	1	0	0	1	1	-	0	1	1	0	0	0	1
Passiflora alata Curtis	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	1
Passiflora caerulea L.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	-	-	-	1	0	0	0	1
P. coccinea Aubl.	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1
P. edmundoi Sacco	-	-	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1
P. edulis Sims	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. eichleriana Mast.	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. foetida L.	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1
P. galbana Mast.	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	-	-	-	1	1	1	1	1
P. gardneri Mast.	1	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	1
P. gibertii N. E. Br.	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. incarnata L.	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. kermesina Link.& Otto	-	-	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1
P. laurifolia L.	0	-	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	2	1	1	1	1	1
P. maliformis L.	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1
P. miersii Mast.	-	-	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. mucronata Lam.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1	1	0	1
P. pilosicorona Sacco	1	2	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. platyloba Killip	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
P. racemosa Brot.	0	-	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	1	1
P. sidiifolia M. Roem.	1	1	0	0	0	-	1	0	0	0	1	1	0	2	1	1	1	1	1
P. subrotunda Mast.	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	1	0	0
P. tenuifila Killip	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	0	0	1
P. villosa Vell.	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	2	1	0	0	1	1
P. vitifolia Kunth	1	2	0	1	0	-	1	0	0	1	1	0	0	2	1	1	1	1	1

	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56
Gênero *Adenia*																		
Adenia pechuelii (Engl.) Harms	0	-	0	1	0	0	1	1	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
Gênero *Passiflora*																		
Subgênero *Astrophea*																		
P. haematostigma Mart. ex Mast.	0	-	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1
Subgênero *Decaloba*																		
Passiflora biflora Lam.	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
P. cervii Milward-de-Azevedo	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	-	0	1	1
P. capsularis São Pedro L.	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	-	0	1	1
P. citrina J. M. MacDougal	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	-	0	1	1
P. coriaceae Juss.	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
P. ferruginea Mast.	0	-	1	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1
P. leptoclada Harms	1	0	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	1	1	1	0	1	0
P. misera Kunth	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	-	0	1	1
P. micropetala Mart. Ex Mast.	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
P. morifolia Mast.	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
P. organensis Gardner	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	-	0	1	1
P. rubra L.	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	-	0	1	1
P. sanguinolenta Mast. & Linden	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	-	0	1	1
P. sexflora Juss.	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
P. suberosa L.	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
P. tricuspis Mast.	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	-	0	1	1
Subgênero *Deidamioides*																		
P. deidamioides Harms	0	-	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Subgênero *Passiflora*																		
P. actinia Hook.	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1
Passiflora alata Curtis	0	-	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
Passiflora caerulea L.	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1
P. coccinea Aubl.	0	-	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1
P. edmundoi Sacco	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1
P. edulis Sims	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1
P. eichleriana Mast.	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. foetida L.	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1
P. galbana Mast.	0	-	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1
P. gardneri Mast.	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1
P. gibertii N. E. Br.	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	1	0	1	1	0	1	1
P. incarnata L.	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0
P. kermesina Link.& Otto	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. laurifolia L.	0	-	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	-	1	1	1
P. maliformis L.	0	-	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0
P. miersii Mast.	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. mucronata Lam.	0	-	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. pilosicorona Sacco	1	0	1	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	1
P. platyloba Killip	0	-	1	1	0	0	1	1	1	2	0	1	0	1	1	0	1	0
P. racemosa Brot.	1	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. sidiifolia M. Roem.	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0
P. subrotunda Mast.	0	-	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0
P. tenuifila Killip	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	1	1
P. villosa Vell.	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1
P. vitifolia Kunth	1	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0

Morfologia foliar

As quarenta e três espécies do gênero *Passiflora* analisadas possuem em comum lâmina foliar peciolada, com filotaxia alterna (Figura 1A). Grande parte delas possuem folhas simples, exceto *Passiflora deidamioides* que possui folhas compostas, trifolioladas (Figura 1B). *Adenia pechuelii*, espécie pertencente ao grupo externo, possui folhas simples e sésseis (Figura 1C).

A morfologia da folha varia consideravelmente podendo apresentar folhas não lobadas ou lobadas, com margem inteira ou denteada (Figura 1C-L). As folhas lobadas, caráter de maior ocorrência dentro do gênero *Passiflora*, são todas palmadas (nas quais as nervuras principais dos lobos são nervuras primárias que partem da base da folha) e variam entre bilobadas, trilobadas e pentalobadas (Figura 1C-H). *Passiflora capsularis,* e *P. sanguinolenta,* pertencentes ao subgênero *Decaloba*, foram as únicas a apresentar lâmina foliar com dois lobos (Figura 1H e K), já que grande parte das espécies desse subgênero apresentam folhas trilobadas (Figura 1D e J). Em alguns estágios *P. coriacea* e *P. cervii* (Figura 1G) também apresentam dois lobos, porém em *P. coriacea* estão voltados para as laterais, enquanto que em *P. cervii, P. capsularis* e *P. sanguinolenta* os dois lobos apontam em direção ao ápice da folha, ou seja, estão direcionados para frente (Figura 1H e K).

Também entre as espécies do subgênero *Decaloba* é frequente a ocorrência de um lobo central mais curto que os demais lobos, como em *P. biflora, P. cervii*, *P. citrina*, *P. leptoclada, P. misera*, *P. micropetala, P. organensis e P. rubra* (Figura 1 D, J e K). O oposto ocorre nas espécies do subgênero *Passiflora*, nas quais todas as lâminas foliares lobadas possuem um lobo central longo ou de tamanho igual aos demais lobos, sendo ausente o caráter de lobo central curto dentro desse subgênero (Figura 1J). Contudo o caráter de lobo central longo ou de tamanho igual, predominante entre as espécies do

subgênero *Passiflora*, é compartilhado com algumas espécies do subgênero *Decaloba*, tais como *P. biflora*, *P. misera*, *P. morifolia, P. organensis, P. suberosa* e *P. tricuspis*.

Espécies com lâmina foliar não lobada foram observadas tanto em *Passiflora* – *P. actinia, P. alata, P. coccinea, P. galbana, P. laurifolia, P. maliformis, P. miersii, P. mucronata, P. platyloba, P. racemosa* e *P. subrotunda* – quanto em *Decaloba* – *P. ferruginea* (Figura 1I e L). As espécies dos demais subgêneros, *Astrophea* e *Deidamioides,* e a espécie representante do grupo externo, *Adenia pechuelli* (Figura 1C), também possuem lâmina foliar não lobada.

Grande variação foi verificada em relação à denteação da margem foliar, três estados de carácter foram encontrados, a saber: 1) margem inteira ou não denteada, encontrada em *P. biflora* (subgen. *Decaloba*) e *P. caerulea* (subgen. *Passiflora*); 2) margem denteada, como em de *P. ferruginea* (subgen. *Decaloba*) e *P. foetida* (subgen. *Passiflora*) e 3) margem serreada que contempla apenas representantes do subgênero *Passiflora*, como *P. coccinea, P. incarnata* e *P. platyloba*, entre outras (Figura 2 A-C). As espécies dos subgêneros *Astrophea* e *Deidamioides*, e do gênero *Adenia,* possuem margem inteira.

Algumas espécies do subgênero *Passiflora* apresentaram variação no contorno da margem em uma mesma lâmina foliar. Em *P. eichleriana* e *P. caerulea,* por exemplo, a margem é quase totalmente inteira, porém na base de cada lobo, região onde se encontram as glândulas marginais, a margem torna-se serreada (Figura 2A, D e E). Em *P. incarnata* ocorre o oposto, com a maior parte da margem serreada e apenas a base inteira (Figura 2F e G).

Foi analisado também o ângulo dos ápices das lâminas foliares, ou seja, da porção distal. A terminologia adotada foi: ângulo agudo, para aquelas que apresentaram

o ângulo do ápice menor que 90°; ângulo obtuso, quando o ápice apresentou ângulo entre 90° e 180°; e ângulo reflexo, quando o ápice possui ângulo maior que 180° (Figura 2H-J). O ângulo agudo prevaleceu entre as espécies do subgênero *Passiflora* e o ângulo obtuso entre as espécies de *Decaloba*. Ainda com ângulo obtuso estão *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*), *P. deidamioides* (subgen. *Deidamioides*) e *Adenia pechuelli*. Apenas duas espécies apresentaram ângulo reflexo, *P. capsularis* e *P. sanguinolenta,* ambas pertencentes ao subgênero *Decaloba*.

Glândulas foram observadas em diferentes regiões da folha: margem da lâmina foliar; superfície da lâmina foliar, sobre toda a superfície e/ou na região basal da lâmina, e no pecíolo (Figura 3 A-K). A ocorrência de glândulas na margem da lâmina foliar (Figura 3A, B e D) é comum entre as espécies do subgênero *Passiflora*. Em apenas seis espécies (*P. actinia, P. galbana, P. laurifolia, P. mucronata, P. platyloba* e *P. racemosa*) não foi observado este estado de caráter. Ocorrem também em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*) e estão ausentes em todas as espécies dos subgêneros *Decaloba* e *Deidamioides,* e do gênero *Adenia*.

Porém glândulas distribuídas pela superfície da lâmina foliar são bastante comuns entre as espécies do subgênero *Decaloba* (Figura 3E e F), estando ausente em apenas sete espécies (*P. cervii, P. capsularis, P. citrina, P. morifolia, P. rubra, P. sanguinolenta* e *P. suberosa*).

Em *Passiflora foetida* a distribuição das glândulas é ampla, estando na superfície de ambas as faces (adaxial e abaxial) e em toda margem da lâmina foliar, porém, diferente das espécies de *Decaloba,* possuem um pedúnculo muito alongado com tecido secretor na porção distal (Figura 3B e C).

Outra característica bem marcante das espécies do subgênero *Decaloba* é a presença de um par de glândulas na base da lâmina foliar (glândula basilaminar), na face abaxial (Figura 3 E). *Adenia pechuelli* também possui um par de glândulas com a mesma localização, sendo as únicas glândulas foliares presentes nas folhas analisadas desta espécie (Figura 3G). Nenhuma espécie do subgênero *Passiflora* apresentou este estado de caráter.

Glândulas, quando no pecíolo, podem ser apenas acropeciolares (Figura 3H), caracterizadas como um par na região distal do pecíolo; ou distribuídas ao longo do pecíolo, de forma oposta ou alterna (Figura I e J).

Em *Passiflora edulis, P. incarnata, P. laurifolia* e *P. vitifolia,* há apenas na região acropeciolar, nas demais espécies as glândulas estão distribuídas ao longo do pecíolo, opostas ou alternas. *Passiflora sidiifolia* é a única espécie que apresenta as duas situações. Em *Passiflora coccínea,* foram observadas além das glândulas ao longo do pecíolo, um par de glândulas na base do pecíolo, região proximal (Figura 3K).

Dentro do subgênero *Decaloba* são comuns espécies desprovidas de glândulas, como *P. cervii, P. capsularis, P. citrina, P. rubra* e *P. sanguinolenta*.

Em *Passiflora haematostigma,* espécie representante do subgênero *Astrophea,* a distribuição das glândulas é semelhante ao que ocorre em algumas espécies do subgênero *Passiflora,* presentes na margem da lâmina foliar e ao longo do pecíolo. Em *Passiflora deidamioides* (subgen. *Deidamioides*) as glândulas localizam-se ao longo do pecíolo (Figura 3J), e, além destas, pares de glândulas também estão presentes na região distal dos peciololos dos três folíolos.

Ainda no pecíolo, foi possível observar a variação do seu contorno em secção transversal:1) pecíolo com contorno cilíndrico, 2) pecíolo com contorno semicilíndrico

e 3) pecíolo com contorno canaliculado (possui um canal ou fissura longitudinal) (Figura 4A-C). O caráter cilíndrico (Figura 4A) é mais comum nas espécies do gênero *Passiflora* (quinze espécies), enquanto que o caráter semicilíndrico (Figura 4B) é mais comum entre espécies do subgênero *Decaloba* (seis espécies). A única espécie do subgênero *Astrophea* analisada também possui pecíolo com contorno cilíndrico. O caráter canaliculado (Figura 4C) foi observado no subgênero *Deidamioides* e nos subgêneros *Decaloba* e *Passiflora* (oito e nove espécies, respectivamente).

Passilfora alata é umas das representantes do subgênero *Passiflora* que possui pecíolo com contorno canaliculado, porém na face abaxial o pecíolo possui uma projeção, a qual segue em direção à lâmina foliar sobre a nervura principal (Figura 4D e E) e as nervuras secundárias.

Ainda na região da base da folha estão as estípulas, sempre aos pares, condição comum a todas as espécies estudadas (Figura 5A-G). Elas variam em morfologia, podendo ser cilíndricas ou com simetria dorsiventral. O caráter que ocorre, frequentemente, entre as espécies do subgênero *Passiflora* é o de estípulas com simetria dorsiventral (Figura 5A e B), quinze espécies do total de vinte e cinco. O oposto ocorre no subgênero *Decaloba* onde a maior parte das espécies possuem estípulas cilíndricas (Figura 5E), e apenas duas do total de dezesseis espécies, possuem estípulas com simetria dorsiventral (Figura 5D).

As espécies dos demais subgêneros e de *Adenia pechuelli* possuem estípulas cilíndricas (Figura 5F). *Passiflora foetida* e *P. villosa* (subgen. *Passiflora*) possuem estípulas com morfologia bem particular, visivelmente é um par de estípulas, com base, aparentemente, dorsiventral e cada unidade possui projeções cilíndricas que partem dessa base (Figura 5G).

Anatomia

Sistema de Revestimento da lâmina foliar: A análise do tecido epidérmico teve início a partir de secções transversais obtidas da lâmina foliar expandida, e este, em todas as espécies, apresenta-se com camada única de células (Figura 6A-D). São comuns entre as espécies do subgênero *Passiflora* células epidérmicas com contorno poligonal, e apenas três espécies, *P. actinia*, *P. sidiifolia* e *P. vitifolia*, possuem células epidérmicas papilosas que estão restritas a face abaxial. Entre as espécies do subgênero *Decaloba* é frequente a epiderme papilosa, das dezesseis espécies analisadas apenas seis possuem células com contorno poligonal, entre as dez espécies restantes há duas, *P. micropetala* e *P. organensis*, que possuem epiderme papilosa em ambas as faces (Figura 6B e K). *Passiflora deidamioides* (subgen. *Deidamioides)* e *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*) também possuem células epidérmicas papilosas apenas na face abaxial. *Adenia pechuelli* possui epiderme papilhosa em ambas as faces.

Em muitas espécies, as células epidérmicas da face adaxial possuem maior altura se comparadas as células da face abaxial (Figura 6A). As seis espécies do subgênero *Decaloba* possuem as células epidérmicas da face adaxial com altura maior que as células da face abaxial. Entre as espécies do subgênero *Passiflora* nove apresentam as células das duas faces com altura igual (Figura 6D), e treze possuem as células da face adaxial com altura maior que as da face abaxial (Figura 6A).

Poucas espécies apresentaram as células epidérmicas da face adaxial com a parede periclinal externa espessada (Figura 6A), entre elas *P. biflora, P. coriacea, P. micropetala, P. suberosa*, *P. tricuspis* (subgen. *Decaloba*), *P. galbana, P. gardneri, P. gibertii, P. laurifolia, P. maliformis, P. miersii, P. subrotunda, P. tenuifila, P. villosa* (subgen. *Passiflora*) e *Adenia pechuelli.*

Por meio da técnica de dissociação da epiderme foi possível observar o contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas em vista frontal (Figura 6E, F, I e J). Seis espécies do subgênero *Decaloba* apresentam paredes sinuosas nas faces adaxial e abaxial, que são: *P. cervii, P. capsularis, P. leptoclada, P. misera, P. rubra* e *P. sanguinolenta.* Apenas duas espécies, *P. morifolia* e *P. suberosa*, possuem células epidérmicas com contorno reto na face adaxial e com contorno sinuoso na face abaxial. As demais espécies (total de sete) possuem células com contorno reto nas duas faces.

Já entre as espécies do subgênero *Passiflora* é mais comum células com contorno reto, e apenas quatro espécies, *P. edmundoii, P. foetida*, *P. incarnata* e *P. kermesina,* possuem células com contorno sinuoso nas duas faces. Oito espécies possuem o contorno das células epidérmicas diferentes entre as faces abaxial e adaxial. *P. actinia, P. eichleriana* e *P. subrotunda*, possuem as células epidérmicas da face adaxial sinuosas e na face abaxial estas células possuem contorno reto. O oposto ocorre em *P. galbana, P. gardneri, P. pilosicorona, P. tenuifila* e *P. vitifolia*, nestas as células epidérmicas da face adaxial possuem contorno reto, enquanto que as células da face abaxial possuem contorno sinuoso.

Passiflora haematostigma (subgênero *Astrophea*) possui células epidérmicas com contorno sinuoso em ambas as faces e *P. deidamioides* apenas na face adaxial. *Adenia pechuelli* apresenta células com contorno reto nas duas faces da lâmina foliar.

A técnica de dissociação da epiderme permitiu, também, a classificação dos estômatos quanto ao tipo e distribuição. Em todas as espécies os estômatos são do tipo anomocítico (Figura 6G) e estão localizados, preferencialmente, na face abaxial das lâminas foliares. Oito espécies possuem lâmina foliar anfiestomática, entre estas *Adenia pechuelli, P. organensis* (subgen. *Decaloba*) e *P. foetida* (subgen. *Passiflora*), que

possuem os estômatos da face adaxial distribuídos uniformemente pela superfície (Figura 6H). Nas espécies *P. coccinea, P. eichleriana, P. galbana, P. gardneri* e *P. incarnata* os estômatos da face adaxial estão localizados próximos à nervura central (Figura 6M).

Grande parte das espécies apresentam tricomas tectores, principalmente as espécies do subgênero *Decaloba* (Figura 6L). Entre as espécies do subgênero *Passiflora* a distribuição de tricomas é mais variável, muitas não possuem tricomas, é o caso de *P. actinia, P. alata*, *P. caerulea, P. edmundoii, P. echleriana, P. galbana, P. gibertii, P. kermesina, P. laurifolia, P. miserii, P. mucronata, P. racemosa, P. subrotunda* e *P. tenuifila.* Em grande parte das espécies, os tricomas estão presentes por toda lâmina foliar (faces adaxial e abaxial), como observado em *P. coccinea*, *P. foetida* e *P. villosa*. Em algumas espécies a distribuição dos tricomas é mais complexa, como *P. gardneri* (Figura 6M)*, P. incarnata* e *P. sidiifolia* as quais apresentam tricomas em ambas as faces, porém estão limitados as nervuras de maior calibre. Essa distribuição de tricomas limitados às nervuras de maior calibre, também pode ser encontrada na face adaxial das folhas de *P. pilosicorona* e *P. vitifolia*.

A distribuição dos tricomas em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*) é semelhante às espécies de *Decaloba*, com tricomas ocorrendo em toda lâmina foliar. *Passiflora deidamoides* (subgen. *Deidamioides*) e *Adenia pechuelli* não possuem tricomas na lamina foliar.

<u>Mesofilo:</u> O mesofilo de grande parte das espécies é dorsiventral (ou bifacial), com uma camada de parênquima paliçádico adjacente à face adaxial da e parênquima lacunoso voltado para a face abaxial (Figura 7A e B). Diferentemente, *Adenia pechuelli* possui

parênquima paliçádico, com 3-4 camadas, próximo às faces adaxial e abaxial, conferindo a esta espécie um mesofilo isobilateral (Figura 7C).

Passiflora coriacea (subgênero *Decaloba*) também se destaca como exceção, já que é a única espécie cujo parênquima paliçádico possui duas camadas (Figura 7D).

Poucas espécies apresentam o parênquima paliçádico ocupando menor área no mesofilo, tais como *P, coriacea, P. ferruginea, P. tricuspis* (subgênero *Decaloba*), *P. alata, P. edulis, P. galbana, P. laurifolia, P. racemosa, P. sidiifolia* (subgênero *Passiflora*) e *P. deidamioides* (subgênero *Deidamioides*) (Figura 7E). Na maioria das espécies, o parênquima paliçádico ocupa maior parte ou metade da área do mesofilo (Figura 7F).

Idioblastos com diferentes conteúdos são observados no mesofilo e no tecido vascular de quase todas as espécies. Em *Passiflora coccinea* há um grande número de idioblastos contendo compostos fenólicos, inclusive nas células epidérmicas (Figura 7G). Idioblastos contendo cristais de oxalato de cálcio de dois tipos, cristais tipo drusa e cristais prismáticos (Figura 7H e I), são observados em *P. tricuspis* (subgen. *Decaloba*), *P. platyloba* e *P. sidiifolia* (subgen. *Passiflora*). As demais espécies possuem apenas cristais de oxalato de cálcio (tipo drusas), exceto *P. caerulea* e *P. galbana* (subgen. *Passiflora*).

Os idioblastos com cristais podem variar quanto à localização, podendo estar presente nas células da bainha de feixes vasculares (endoderme) e no parênquima paliçádico ou lacunoso (Figura 7H e I); ou ainda nos tecidos vasculares do xilema e floema (Figura 7K e L). Quanto à distribuição, esses idioblastos podem estar restritos 1) à(s) nervura(s) primária(s); 2) apenas nas nervuras laterais (secundárias, terciárias, quaternárias e quintenárias), ou 3) em todas as nervuras (Figura 7J).

Na região da nervura central, a distribuição dos idioblastos contendo cristais apresenta ampla variação (Tabela 2).

Tabela 2. Distribuição de idioblastos contendo cristais na região da nervura central.

Espécies	Tecido fundamental		Tecido vascular	
	Parênquima fundamental	Endoderme (bainha do feixe)	Xilema	Floema
Gênero *Adenia*				
Adenia pechuelli	-	-	-	-
Gênero *Passiflora*				
Subgênero *Astrophea*				
P. haematostigma	X			X
Subgênero *Decaloba*				
P. biflora	X			
P. capsularis	X			
P. cervii	X	X		
P. citrina	X			
P. coriacea	X	X		X
P. ferruginea	X		X	X
P. leptoclada		X	X	X
P. misera	X	X	X	X
P. micropetala	X			X
P. morifolia		X		
P. organensis	X			
P. rubra	X			
P. sanguinolenta	-	-	-	-
P. suberosa	X			X
P. tricuspis	X		X	X
Subgênero *Deidamioides*				
P. deidamioides		X		
Subgênero *Passiflora*				
P. actinia	-	-	-	-
P. alata	X			X
P. caerulea	-	-	-	-
P. coccinea	X	X	X	X
P. edmundoii	X			X
P. edulis	X	X		X
P. eichleriana	X	X		X
P. foetida	X	X	X	X
P. galbana	-	-	-	-
P. gardneri	X			
P. gibertii	X	X	X	
P. incarnata	X			X
P. kermesina	X			X
P. laurifolia	X			X
P. maliformis	X			X
P. miersii	X			X
P. mucronata	X			X
P. pilosicorona	X			X
P. platyloba	X	X	X	X
P. racemosa	X			
P. sidiifolia	X			
P. subrotunda	X	X		X
P. tenuifila				X
P. villosa	X			X
P. vitifolia	X			X

Adenia pechuelli, P. sanguinolenta, P. caerulea e *P. galbana* são as únicas espécies que não possuem cristais na região da nervura central.

Nas nervuras laterais é comum à ocorrência de cristais apenas na bainha dos feixes vasculares e na extensão da bainha, ou seja, os idioblastos (Figura 7H e I). Esta condição está presente em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*), *P. biflora, P. citrina, P. ferruginea, P. leptoclada, P. misera, P. organensis, P. rubra, P. sanguinolenta, P. suberosa, P. tricuspis* (subgen. *Decaloba*), *P. deidamioides* (subgen. *Deidamioides*), *P. coccinea, P. edulis, P. eichleriana, P. foetida, P. gardneri, P. gibertii, P. incarnata, P. maliformis, P. mucronata, P. pilosicorona, P. racemosa, P. sidiifolia, P. subrotunda, P. tenuifila, P. vitifolia, P. cervii, P. capsularis, P. coriacea, P. alata* e *P. laurifolia* (subgen. *Passiflora*). Em *Adenia pechuelli* os cristais estão apenas nas células parenquimáticas do mesofilo (Figura 7C).

Passiflora ferruginea foi a única espécie na qual são observados cristais nas células parenquimáticas do paliçádico e lacunoso, além de cristais na bainha dos feixes vasculares das nervuras laterais e em sua extensão. *Passiflora sanguinolenta* não possui cristais na nervura central, porém nas nervuras laterais estão em células da bainha dos feixes vasculares e da extensão da bainha. Já em *Passiflora morifolia* não são observados cristais nas nervuras laterais.

<u>Sistema vascular da folha:</u> Por meio de seções transversais da folha madura notou-se que os feixes vasculares da nervura central variaram em sua organização. Entre as espécies do subgênero *Passiflora* é comum a organização em 1) feixes em arco aberto (Figura 8A), ou 2) feixe central, como em *P. actinia, P. caerulea, P. edmundoii, P. foetida, P. kermesina, P. mucronata*, *P. subrotunda* e *P. tenuifila.* Já nas espécies do subgênero *Decaloba,* a maioria apresenta um único feixe central (Figura 8B), e apenas

P. biflora, P, ferruginea, P. micropetala e *P. rubra* apresentam a organização dos feixes em arco aberto. As espécies representantes dos demais subgêneros (*Astrophea* e *Deidamioides*) e a espécie do gênero *Adenia*, possuem os feixes organizados em arco aberto.

Ainda na nervura central, em secção transversal, a maioria das espécies apresenta plano convexo-convexo (Figura 8A e B). Poucas espécies apresentam a superfície com apenas uma das faces convexa, ou seja, plano-convexo, entre elas *P. biflora* (Figura 8C) e *P. tricuspis*, do subgênero *Decaloba*; e apenas *P. subrotunda,* pertencente ao subgênero *Passiflora*.

Na maioria das espécies estuadas, ocorrem fibras associadas às nervuras (Figura 8D e E), como em nove espécies do subgênero *Decaloba*, dez do subgênero *Passiflora* e em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*). Em algumas espécies, as fibras estão associadas apenas aos feixes da nervura central, é o caso de *P. misera e P. morifolia* pertencentes ao subgênero *Decaloba*; e *P. gardneri* pertencente ao subgênero *Passiflora*. Apenas *P. leptoclada* (subgen. *Decaloba*) e *P. subrotunda* (subgen. *Passiflora*) apresentam fibras apenas nos feixes de menor calibre.

Em grande parte as fibras estão associadas à nervura central e às nervuras de menor calibre, como em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*), *P. biflora, P. coriacea, P. ferruginea, P. micropetala, P. suberosa, P. tricuspis* (subgen. *Decaloba*), *P. alata, P. coccinea, P. galbana, P. laurifolia, P. maliformis, P. mucronata, P. platyloba, P. sidiifolia* e *P. vitifolia* (subgen. *Passiflora*) (Figura 8D e E). Apenas *Adenia pechuelli* e *P. deidamioides* não apresentam fibras vasculares.

Tecido colenquimático na região da nervura central (Figura 8E) em ambas as faces ocorre em todas as espécies estudadas.

Padrão da venação: Um grande número de espécies possui folhas palminérveas (Figura 9A), principalmente as folhas lobadas. Poucas possuem folhas peninérveas, a exemplo temos *Adenia pechuelli* e algumas espécies do gênero *Passiflora: P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*), *P. ferruginea* (subgen. *Decaloba*) (Figura 9B), *P. deidamioides* (subgen. *Deidamioides*), *P. alata, P. coccinea, P. galbana, P. laurifolia, P. maliformis, P. mucronata*, *P, platyloba* e *P. subrotunda* (subgen. *Passiflora*).

Grande parte das folhas palmadas são classificadas como palmadas actinódroma, na qual três ou mais nervuras primárias divergem radialmente a partir de um único ponto (Figura 9A, D e E). Apenas *P. foetida* apresenta nervura palmada palináctinodroma, pois três ou mais nervuras primárias divergem em uma série de ramos (Figura 9C).

Frequentemente, mais de uma nervura de amplo calibre – nervuras primárias e secundárias – partem da região basal da folha, do ponto de inserção com o pecíolo. Isso ocorre até mesmo em espécies que possuem a venação pinada, a exemplo temos *P. ferruginea* (subgen. *Decaloba*), *P. galbana, P. mucronata* e *P. subrotunda* (subgen. *Passiflora*). Entre as espécies do gênero *Passiflora* é bastante comum um número entre 5 e 7 de nervuras de maior calibre partindo desse ponto (Figura 9D), poucas possuem entre 1 e 3 (Figura 9A - C).

Nas regiões mais próximas a margem, as nervuras secundárias formam “loop”, dessa forma não chegam até a margem (Figura 10A). Entretanto, algumas espécies têm as nervuras secundárias chegando até a margem, entre elas *P. ferruginea* e *P. morifolia,* pertencentes ao subgênero *Decaloba*, e *P. coccinea, P. edmundoi, P. edulis, P. foetida, P. villosa* e *P. vitifolia,* pertencentes ao subgênero *Passiflora* (Figura 10B).

Nervura secundária interna é frequente em folhas que apresentam venação palmada (Figura 10C), embora algumas das espécies analisadas possuam a venação palmada, sem nervura secundária interna, como *P. coriacea, P. leptoclada, P. morifolia, P. suberosa, P. tricuspis* (subgen. *Decaloba*), *P. caerulea, P. edulis, P. eichleriana, P. foetida, P. gardneri, P. gibertii, P. incarnata, P. racemosa, P. tenuifila* e *P. vitifolia* (subgen. *Passiflora*).

Em grande parte das espécies analisadas ocorrem nervuras intersecundárias, (Figura 10D). Poucas espécies não possuem nervuras intersecundárias, entre elas *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*), *P. cervii, P. micropetala, P. sanguinolenta, P. tricuspis* (subgen. *Decaloba*), *P. foetida, P. racemosa*, *P. sidiifolia* e *P. subrotunda* (subgen. *Passiflora*).

O espaçamento entre as nervuras secundárias adjacentes varia entre irregular (Figura 9A e E, 10A), regular como em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*) (Figura 9B), ou aumentando em direção à base da folha como em e *P. racemosa* (subgen. *Passiflora*) (Figura 9D).

As nervuras terciárias foram também analisadas, e as terciárias externas, que chegam até a margem, apresentaram maior variação. Na espécie do gênero *Adenia*, e espécies dos subgêneros *Astrophea, Decaloba* e *Deidamioides*, esse grupo de nervuras terciárias formam "loop" na margem da lâmina foliar (Figura 10E). Entre as espécies do subgênero *Passiflora* esse padrão é bem representado, porém em *P. edulis, P. foetida, P. incarnata, P. pilosicorona* e *P. vitifolia*, as nervuras terciárias chegam até a margem.

As ramificações das nervuras seguem até quaternárias ou quinternárias. E estas delimitam as aréolas – são os menores espaços de lâmina foliar completamente cercados por nervuras – que foram classificadas como pouco desenvolvidas (Figura 10F).

As terminações das nervuras são todas ramificadas, classificadas como dicotômicas ou livres (Figura 10F e G)., sendo este último foi o mais comum. Apenas a espécie do gênero *Adenia, P. sanguinolenta* do subgênero *Decaloba*, e *P. actinia, P. edmundoii, P. miersii, P. subrotunda* e *P. villosa* do subgênero *Passiflora* possuem terminações dicotômicas. As terminações variaram de 1) simples, 2) com idioblastos traqueoidais, ou 3) ocorrência simultânea dos dois tipos (Figura 10 F e G). As espécies dos subgêneros *Decaloba* e *Passiflora* apresentam maior variação com terminações dos dois primeiros tipos (mista). Já *Adenia pechuelli* possui terminações simples e as espécies dos subgêneros *Astrophea* e *Deidamioides* apresentam idioblastos traqueoidais em suas terminações. Apenas duas espécies apresentam terminação mista, *P. leptoclada* e *P. platyloba* (subgêneros *Decaloba* e *Passiflora*, respectivamente).

Anatomia do pecíolo: A epiderme das espécies estudadas possui apenas uma camada, e todas têm células com contorno poligonal, em secção transversal. Quanto ao espessamento da parede periclinal externa das células epidérmicas, ocorre em quase todas as espécies do subgênero *Decaloba* e em metade das espécies do subgênero *Passiflora* analisadas (Figura 11B). Já nas espécies dos subgêneros *Astrophea* e *Deidamioides* a epiderme não possui espessamento da parede periclinal externa (Figura 11A).

Entre as células epidérmicas ordinárias do pecíolo verificou-se a ocorrência de tricomas não glandulares em muitas espécies, como *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*) e todas as espécies do subgênero *Decaloba* analisadas (Figura 11C). *Passiflora deidamioides* (subgen. *Deidamioides*) e outras 17 espécies pertencentes ao subgênero *Passiflora*, não possuem tricomas no pecíolo. Em *Passiflora edulis* foram observados tricomas apenas entre o par de glândulas acropeciolares (Figura 11 D e E).

Tecido colenquimático constituído por 2-4 camadas de células ocorre no pecíolo de todas as espécies (Figura 11 A e B), exceto em *P. deidamioides.*

O sistema vascular no pecíolo é representado por dois feixes adaxiais, um central e um número variável de feixes adaxiais (Figura 11F-I). *Passiflora coccinea* foi a única espécie que não apresentou feixe central, e feixes abaxiais estão dispostos em um semicírculo. Em *P. haematostigma* existem dois feixes centrais (Figura 11I e J).

Idioblastos contendo cristais de drusas são observados no parênquima fundamental e nos feixes vasculares de todas as espécies e, assim como na lâmina foliar, podem ser cristais de oxalato de cálcio ou cristais prismáticos.

Fibras vasculares adjacentes ao floema ocorrem em *P. haematostigma* (subgen. *Astrophea*), *P. coriacea* (subgen. *Decaloba*) *P. caerulea P. galbana, P. laurifolia* e *P. platyloba* (subgen. *Passiflora*) (Figura 11J).

As células da endoderme estão bem destacadas no pecíolo, como uma bainha amilífera, de muitas espécies (Figura 11K). Exceto em *P. leptoclada* (subgen. *Decaloba*), *P. incarnata, P. maliformis, P. platyloba, P. sidiifolia, P. subrotunda* e *P. vitifolia* (subgen. *Passiflora*).

Discussão

Apesar da morfologia foliar representar uma importante fonte de caracteres diagnósticos dentro do gênero *Passiflora*, muitas espécies são de difícil delimitação por apresentarem grandes semelhanças morfológicas. Em adição, poucos são os estudos que utilizam a anatomia foliar como uma ferramenta na caracterização das espécies, frente ao grande número de espécies pertencentes a este gênero.

O gênero *Passiflora*, de acordo com a mais atual e completa revisão realizada por Ulmer & MacDougal (2004), está representado por 4 subgêneros: *Astrophea, Decaloba, Deidamioides* e *Passiflora*, os quais estão divididos em 16 superseções e 31 seções. A tabela 3 mostra a lista de espécies estudadas e respectivo posicionamento infragenérico segundo Ulmer & MacDougal (2004).

As espécies dos subgêneros *Decaloba* e *Passiflora* apresentaram apenas folhas simples, porém o número de lobos varia entre 2-5, como no presente estudo. Em certos casos, chegam a possuir até 9 lobos (Ulmer & MacDougal 2004). Folhas bilobadas ocorrem apenas entre espécies do subgênero *Decaloba,* porém muitas vezes elas são descritas como trilobadas devido à presença de um lobo central mais curto.

Roth (1974) ao analisar o desenvolvimento foliar de *P. cuneata* Willd. (seção *Decaloba*, superseção *Decaloba*), verificou a ocorrência de dois subtipos foliares: no primeiro a folha jovem tem os três lobos com alongamento igual, porém na folha adulta os lobos laterais se alongam um pouco mais que o lobo central e este apresenta menor comprimento; no segundo subtipo a folha jovem o lobo central desenvolve bem menos em relação aos laterais, dando origem às folhas adultas bilobadas.

De acordo com Ulmer & MacDougal (2004) a heteroblastia presente em espécies do gênero *Passiflora* funciona como um mecanismo de defesa contra as borboletas do gênero *Heliconius,* uma vez que a forma das folhas faz com que não sejam reconhecidas por algumas espécies desse gênero de borboletas.

Dentre as espécies analisadas no presente trabalho, a heteroblastia é facilmente observada em *P. suberosa*, *P. edulis* e *P. tricuspis*. As folhas de *P. suberosa* são sempre trilobadas, porém em diferentes nós os lobos dessas folhas apresentam tamanhos diferentes entre si: nos primeiros nós o lobo central por vezes é mais curto que os

laterais, mas podem apresentar-se bem mais longos. Em estágios mais avançados os três lobos possuem quase o mesmo tamanho, com predomínio do lobo central. *Passiflora edulis* inicia o desenvolvimento portando apenas folhas não lobadas e logo depois é possível observar folhas trilobadas. *Passiflora tricuspis*, que também possui lâmina foliar trilobada, inicia o desenvolvimento com o lobo central mais curto que os demais, no entanto em estágios mais avançados os lobos possuem semelhante forma e tamanho assim como em *P. suberosa*.

A diversidade foliar existente no grupo é explicada a partir de um ponto de vista evolutivo por Cusset (1970). Segundo o autor as folhas bilobadas e não lobadas com venação palmada, desenvolveram-se a partir de folhas trilobadas, através da redução do lobo central, no caso da folha bilobada, e na redução dos lobos laterais no caso das folhas não lobadas palminérveas. Em seu trabalho, Ulmer & MacDougal (2004), reafirma a relação evolutiva entre folhas trilobadas e bilobadas citado anteriormente.

Roth (1974) estudou o desenvolvimento da folha de três espécies de *Passiflora* pertencentes ao subgênero *Decaloba, P. suberosa, P. kalbreyeri* Mast. e *P. cuneata* Willd. O autor sugere que a folha de *P. kalbreyeri,* a qual possui pequenos lobos quase imperceptíveis, teriam sofrido redução completa. Assim como a folha trilobada de *P. suberosa, P. kalbreyeri* possui três nervuras principais, ou seja, venação palmada. Em *P. cuneata* teria ocorrido redução total do lobo central, pois trata-se de uma folha bilobada que também possui as três nervuras primárias.

Independente da lobação, há uma ampla variedade de formas quanto à margem, que podem ser serreadas, serreada-lobadas, denteadas, denticuladas ou inteiras (Ulmer & MacDougal 2004). Entre as espécies analisadas foram diferenciadas margem foliar lisa (ou inteira), denteada e serreada. Além disso, foi visto que em uma mesma lâmina

foliar o contorno da margem pode variar, como, por exemplo, *P. caerulea* e *P. eichleriana* que possuem a margem quase totalmente inteira, porém na região onde estão localizadas as glândulas marginais, base dos lobos, a margem torna-se serreada. O oposto é observado em *P. incarnata*, cuja margem da lâmina foliar é quase totalmente serreada e a base é lisa.

Por ser o primeiro estudo da morfologia e anatomia foliar envolvendo um grande número de espécies distribuídas entre os quatro subgêneros, os caracteres são discutidos em uma análise comparativa buscando novos dados que possam ser utilizados na caracterização de grupos infragenéricos. Para as espécies pertencentes aos subgêneros *Astrophea* e *Deidamioides*, representadas neste estudo por apenas uma espécie cada, a falta de dados na literatura impossibilitou este tipo de análise comparativa.

1. Subgênero *Decaloba*

O subgênero *Decaloba* é um grupo monofilético, sustentado por meio de análises moleculares (Muschner et al. 2003, Hansen et al. 2006, Zamberlan 2007, Yotoko et al. 2011).

As espécies deste subgênero possuem caracteres morfológicos foliares em comum, dentre eles folhas trilobadas (exceto *P. ferruginea*, espécie não lobada) com lobo central mais curto que os demais; ápice da lamina foliar com ângulo obtuso; margem foliar lisa; glândulas laminares distribuídas na face abaxial e ausentes no pecíolo; estípulas geralmente cilíndricas, e o pecíolo possui, frequentemente, contorno cilíndrico. Características que foram descritas em outras espécies do grupo por Ulmer & MacDougal (2004), Feuillet & MacDougal (2007) e Milward-de-Azevedo et al. (2012). Segundo Ulmer & MacDougal (2004) este grupo apresenta a maior diversidade em

morfologia e coloração foliar, este último deve-se a variegação na superfície adaxial das folhas que muitas espécies podem apresentar na fase juvenil.

Anatomicamente, as espécies desse subgênero apresentam, geralmente, os tricomas distribuídos uniformemente nas faces adaxial e abaxial da lâmina foliar; contorno das células epidérmicas em vista frontal reto ou sinuoso e células epidérmicas papilosas, preferencialmente, na face abaxial. Na nervura central, a maioria das espécies apresenta o sistema vascular organizado em um feixe central. Com relação ao padrão de venação, frequentemente, possuem três nervuras partindo da base (primárias ou secundárias), e nervuras secundárias internas e intersecundárias quase sempre presentes. O pecíolo possui, frequentemente, células epidérmicas com parede periclinal externa espessada, e tricomas amplamente distribuídos.

As células estomáticas apresentam-se ao mesmo nível que as demais células epidérmicas, assim como já descrito em diversos trabalhos (Meruvia et al. 1993a e 1993b, Jáuregui et al. 2002, Kurtz et al. 2003, Beraldo et al. 2010).

1.1.Superseção *Bryonioides* (subgênero *Decaloba*)

A superseção *Bryonioides* é, segundo Zamberlan (2007), um grupo monofilético a partir de dados moleculares. Entre as espécies analisadas apenas *P. morifolia* pertence a este grupo, o qual possui cerca de 20 espécies, que são caracterizadas principalmente pela presença de tricomas em forma de gancho e pelas estípulas conspícuas (Ulmer & MacDougal 2004). Segundo Gilbert (1971) os tricomas em forma de gancho atuam na defesa contra a predação causada pelas larvas de borboletas do gênero *Heliconius,* grupo que mantém uma relação de coevolução com *Passiflora*.

No presente trabalho foi visto que esta espécie difere morfologicamente das demais por apresentar uma lâmina foliar trilobada com o lobo central de maior tamanho

ou igual aos demais lobos; possui margem denteada; ângulo do ápice da folha agudo; um par de glândulas opostas apenas no pecíolo; contorno do pecíolo canaliculado e estípulas com simetria dorsiventral.

Caracteres anatômicos combinados foram diagnósticos para *P. morifolia*, como mesofilo contendo idioblastos com drusas apenas na nervura principal; ausência de fibras associadas aos feixes vasculares centrais e laterais; padrão de venação apresentando cinco nervuras basais entre primárias e secundárias; nervura secundária chegando até a margem; secundária interna ausente e, finalmente, a presença de idioblastos traqueoidais nas terminações livres.

1.2.Superseção *Cieca* (subgênero *Decaloba*)

Zamberlan (2007) ao analisar a superseção *Cieca*, utilizando as mesmas espécies contidas neste trabalho (*P. coriacea* e *P. suberosa*) em adição a *P. xiikzodz* J.M. MacDougal, confirmou a monofilia do grupo, anteriormente sugerida por outros autores (Muschner 2005, Krosnick & Freudenstein 2005). Este grupo é caracterizado morfologicamente pela ausência de pétalas, e possui, em sua totalidade, 18 espécies (Ulmer & MacDougal 2004).

As duas espécies analisadas neste trabalho pertencentes à superseção *Cieca,* possuem folhas com morfologias bem distintas. Apesar de serem trilobadas, o lobo central de *P. suberosa* é maior que os demais, enquanto que *P. coriacea* possui lobo central pouco desenvolvido. Ulmer & MacDougal (2004) descrevem esta última como bilobada ou ainda com um terceiro lobo central pouco desenvolvido. *Passiflora coriacea* possui ainda folha peltada, enquanto que em *P. suberosa* a inserção do pecíolo é na base do limbo. Com relação à distribuição das glândulas, ambas possuem um par de glândulas peciolares e apenas *P. coriacea* possui glândulas laminares. Outra

característica que as distinguem é base da folha, onde *P. coriacea* possui estípulas cilíndricas e o pecíolo com contorno semicilíndrico, enquanto que *P. suberosa* possui estípulas com simetria dorsiventral e o pecíolo com contorno canaliculado. Com relação à distribuição dos tricomas são semelhantes, ambas possuem tricomas nas faces adaxial e abaxial da lâmina foliar, porém os tricomas de *P. coriacea* são visíveis apenas com o auxílio de estereomicroscópio, já em *P. suberosa* podem ser visualizados a olho nu, pois são mais longos e ocorrem em maior quantidade.

Com relação à anatomia foliar, as duas espécies possuem muitas semelhanças, ambas têm as células epidérmicas da face adaxial com contorno reto em vista frontal, apesar de na face abaxial *P. coriacea* possuir contorno reto enquanto que *P. suberosa* possui contorno sinuoso. As células epidérmicas da face adaxial são mais altas que as da face abaxial, diferente do que foi visto para o subgênero, e as células da face adaxial possuem parede periclinal externa espessada. No mesofilo diferem principalmente em relação ao número de camadas do parênquima paliçádico, sendo uma única camada em *P. suberosa* e duas em *P. coriacea*. As duas espécies possuem idioblastos contendo cristais apenas do tipo drusa, na bainha dos feixes e na nervura principal. Quanto aos caracteres analisados de venação, as duas espécies são iguais entre si e seguem quase o mesmo padrão do subgênero, porém diferem das demais uma vez que possuem nervura secundária interna e as terminações livres são apenas do tipo simples. Na anatomia do pecíolo são semelhantes às demais espécies do subgênero, apesar da presença de fibras perivasculares (pericíclicas) em *P. coriacea*.

A presença de grãos de amido na endoderme do pecíolo, observada nas duas espécies, foi descrita por Jáuregui et al. (2002) como um parênquima amilífero próximo ao tecido vascular de *P. suberosa* e *P. oerstedii* Mast.

Dentre os resultados descritos, podemos sugerir como novos dados diagnósticos do grupo as características das células epidérmicas, a distribuição dos idioblastos contendo drusas e o padrão de venação.

1.3. Superseção *Decaloba* (subgênero *Decaloba*)

A monofilia da superseção *Decaloba* também foi confirmada por meio de dados moleculares (Zamberlan 2007, Muschner 2005), porém nas análises realizadas por Zamberlan (2007) para as seções *Xerogona* e *Decaloba*, estas demostraram não se tratar de grupos monofiléticos, uma vez que *P. sexflora* e *P. lutea,* pertencentes à seção *Decaloba* aparecem agrupadas na seção *Xerogona*. Segundo Ulmer & MacDougal (2004) esta possui o maior número de espécies, cerca de 120, e, em particular, apresenta muitas variações com base no plano da superfície bilobada.

Dentre as espécies analisadas, folhas bilobadas foram observadas apenas em *P. capsularis*, espécie pertencente à seção *Xerogona*. Segundo Ulmer & MacDougal (2004) as folhas bilobadas são resultado da redução do lobo central a partir de lâminas trilobadas, somada a isto, muitas espécies possuem glândulas laminares localizadas na face abaxial entre as nervuras principais como ocelos, e ausentes no pecíolo.

1.3.1. Seção *Decaloba* (subgênero *Decaloba*)

Segundo Ulmer & MacDougal (2004) este é o grupo com o maior número de espécies com cerca de 106. Elas possuem brácteas frequentemente linear-subuladas ou cetáceas, raramente ausentes, glândulas peciolares ausentes e sementes sulcadas com pequenas estrias na região superior (Killip 1938).

As espécies da seção *Decaloba,* analisadas neste estudo, possuem a morfologia foliar muito semelhante, em grande parte são folhas trilobadas com lobo central mais

curto que os demais. Todas possuem glândulas distribuídas na superfície abaxial da lâmina foliar, porém ausentes no pecíolo, e estípulas cilíndricas. Contudo, algumas diferenças são registradas como contorno do pecíolo: *P. biflora, P. micropetala* e *P. organensis* possuem contorno semicilíndrico, *P. leptoclada* e *P. misera* possuem contorno cilíndrico, enquanto que *P. tricuspis* possui o pecíolo canaliculado.

Anatomicamente, possuem tricomas amplamente distribuídos como descrito para o subgênero (Ulmer & MacDougal 2004). O contorno das células epidérmicas em vista frontal apresenta variação: apenas *P. leptoclada* e *P. misera* possuem células epidérmicas com contorno sinuoso em ambas as faces, as demais possuem células epidérmicas com contorno reto nas duas faces; todas são hipoestomáticas, assim como grande parte das espécies, exceto *P. organensis* que possui estômatos também na face adaxial. Além desse caráter, esta espécie difere das demais em relação à altura das células epidérmicas, é a única que possui as células epidérmicas da face adaxial maiores que as células da face abaxial.

Entre as espécies é frequente a ocorrência de células epidérmicas papilosas, e apenas *P. organensis* possui estas células nas duas faces. Nas demais como *P. biflora, P. micropetala* e *P. tricuspis*, esse caráter ocorre apenas na face abaxial.

As caraterísticas anatômicas do mesofilo são similares, porém *P. tricuspis* difere em relação à área ocupada pelo parênquima paliçádico, nesta espécie parênquima paliçádico ocupa a mesma área que o lacunoso, nas demais o parênquima lacunoso ocupa uma maior área. Outra característica que distingue *P. tricuspis* das demais espécies do grupo é a presença de idioblastos contendo drusas além dos cristais prismáticos. Com relação à distribuição dos cristais, é possível agrupar *P. biflora* e *P.*

organensis, por apresentarem apenas na endoderme, e as demais espécies, além de estarem presentes na endoderme, os idioblastos também ocorrem no sistema vascular.

Outros caracteres que demonstram uma possível relação entre *P. biflora, P. micropetala* e *P. tricuspis* é o arranjo dos feixes da nervura central em *P. biflora* e *P. micropetala*; plano da nervura central plano-convexo em *P. biflora* e *P. tricuspis*. *Passiflora biflora*, *P. micropetala* e *P. tricuspis* possuem três nervuras basais, enquanto que as demais possuem mais de três nervuras basais entre primárias e secundárias

Segundo Zamberlan (2007) e Ulmer & MacDougal (2004) as espécies *P. biflora* e *P. micropetala* possuem folhas com morfologia similares e são facilmente confundidas. Esta semelhança morfológica também foi verificada neste trabalho além de caracteres anatômicos que muitas vezes são comuns ao grupo. Porém, elas apresentaram diversas diferenças com relação à anatomia, entre as quais a distribuição dos cristais na nervura central, que em *P. biflora* estão apenas em células do parênquima fundamental enquanto que em *P. micropetala* além destas foram observados idioblastos no sistema vascular; o plano da nervura central é convexo-convexo em *P. biflora* e plano-convexo em *P. micropetala;* apenas *P. biflora* possui nervuras intersecundárias e as terminações livres são simples, enquanto que em *P. micropetala* as terminações livres são compostas por idioblastos traqueoidais.

Dessa forma, observa-se que a anatomia foliar contribui na identificação das espécies desse grupo, que, de um modo geral, apresentam morfologia muito semelhante, porém possuem características anatômicas bastante particulares, principalmente no caso de *P. biflora* e *P. micropelata*.

1.3.2. Seção *Xerogona* (subgênero *Decaloba*)

As espécies da seção *Xerogona* podem ser confundidas com muita facilidade, pois possuem folhas com morfologia muito semelhante: lâmina foliar trilobada com lobo central mais curto que os demais, não possuem glândulas e são pubescentes. Apenas *P. capsularis* apresenta folhas bilobadas. Esta seção possui cerca de 13 espécies e é caracterizada pelo fruto em cápsula e pela ausência de glândulas nas brácteas e na lâmina foliar (Ulmer & MacDougal 2004).

Anatomicamente, as espécies analisadas possuem contorno sinuoso das células epidérmicas em vista frontal, exceto *P. citrina* que possui contorno reto em ambas as faces. A altura das células epidérmicas, em corte transversal, das faces adaxial e abaxial é a mesma, exceto *P. cervii e P. sanguinolenta* que possuem as células da face adaxial mais altas.

De acordo com Metcalfe & Chalk (1979) a ocorrência de células epidérmicas papilosas são frequentes em espécies dos gêneros *Adenia* e *Passiflora*. Este tipo celular já foi descrito por Meruvia et al. (1993a, 1993b) em *P. capsularis* e *P. campanulata*. Apesar de observadas entre espécies do subgênero *Passiflora* também, ocorrem com maior frequência no subgênero *Decaloba*, onde apenas *P. rubra* não apresentou este caráter.

Este é o único grupo dentro do subgênero *Decaloba* no qual todas as espécies apresentam células da face adaxial com parede periclinal externa não espessada. Em relação ao mesofilo segue o padrão observado nas demais espécies do subgênero, exceto *P. sanguinolenta* que é a única com idioblastos restritos às nervuras laterais. Na nervura central apenas *P. rubra* possui os feixes organizados em arco aberto.

O padrão de venação é semelhante dentre as espécies do subgênero, mas o número de nervuras basais difere entre as espécies desta seção: apenas *P. sanguinolenta* possui 3 nervuras basais, nas demais esse número é maior; as nervuras intersecundárias estão ausentes em *P. cervii* e *P. sanguinolenta;* e as terminações livres possuem ramificação dicotômica apenas em *P. sanguinolenta* e são compostas por idioblastos traqueoidais. Outro caráter exclusivo de *P. sanguinolenta* é o espessamento da parede periclinal externa das células epidérmicas no pecíolo.

As espécies simpátricas *P. cervii* e *P. capsularis* (Milward-de-Azevedo 2008) apresentaram apenas duas características anatômicas diferentes: a altura das células epidérmicas, em corte transversal, das faces adaxial e abaxial é a mesma em *P. capsularis* enquanto que em *P. cervii* as células da face adaxial são mais altas; e *P. capsularis* apresenta nervuras intersecundárias, que estão ausentes em *P. cervii*.

2. Subgênero *Passiflora*

O subgênero *Passiflora* é um grupo monofilético (Muschner et al. 2003, Hansen et al. 2006, Zamberlan 2007, Yotoko et al. 2011), porém, segundo Zamberlan 2007, as seções e superseções mostraram-se polifiléticas.

A morfologia das folhas variou bastante entre as espécies analisadas no presente trabalho. As folhas podem ser inteiras, trilobadas ou pentalobadas. Todas as folhas lobadas possuem o lobo central com tamanho igual ou maior que os demais lobos e ápice das laminas foliares, frequentemente, com ângulo agudo. Diferente do observado no subgênero *Decaloba*.

As espécies do subgênero *Passiflora* apresentam, em geral, lâminas foliares com margem lisa. Dentre as espécies que não possuem margem lisa, *P. foetida* é a única com margem denteada, as demais possuem margem serreada. As glândulas ocorrem na

margem da lâmina foliar e no pecíolo ou apenas no pecíolo. Grande parte possui estípulas com simetria dorsiventral, mas podem ocorrer estípulas cilíndricas. As folhas são, geralmente, pubescentes, porém os tricomas variam com relação à distribuição, estando presentes 1) apenas na face adaxial ou abaxial e 2) apenas nas nervuras.

Anatomicamente, as espécies desse grupo são caracterizadas por apresentarem células epidérmicas com contorno, geralmente, reto em vista frontal nas faces adaxial e abaxial; em seção transversal as células epidérmicas da face adaxial são frequentemente maiores que as células da face abaxial; ocorrência de algumas espécies anfiestomáticas, apesar da maioria ser hipoestomáticas; nervura central com feixes, frequentemente, organizados em arco aberto; número de nervuras basais, geralmente, maior que três; as nervuras secundárias internas estão frequentemente ausentes; no pecíolo as células epidérmicas, geralmente, apresentam parede periclinal externa não espessada, e os tricomas estão geralmente ausentes, mas podem estar presentes.

2.1. Superseção *Coccinea* (subgênero *Passiflora*)

Pertencentes a superseção *Coccinea* foram analisadas *P. coccinea* e *P. vitifolia*. Segundo Ulmer & MacDougal (2004) são caracterizadas por apresentar estípulas lineares-lanceoladas, flores vermelhas com uma pequena corona e folhas serreadas.

Entre as espécies analisadas, *P. coccinea* possui lâmina foliar não lobada, em contraste a *P. vitifolia* que possui lâmina foliar trilobada, porém ambas possuem margem foliar serreada, sendo este um dos caracteres que definem este grupo (Ulmer & McDougal 2004). As glândulas peciolares de *P. vitifolia* são acropeciolares, enquanto que as glândulas de *P. coccinea* estão distribuídas ao longo do pecíolo, tendo um par de glândulas na base. Ulmer & MacDougal (2004) descrevem a eventual presença de glândulas na base do pecíolo de *P. vitifolia,* como visto em *P. coccinea.*

O pecíolo difere em relação ao contorno, em *P. coccinea* é canaliculado enquanto que *P. vitifolia* possui contorno cilíndrico, porém as estípulas são cilíndricas em ambas as espécies. Com relação aos tricomas, *P. coccinea* apresenta distribuição por toda a superfície de ambas as faces, enquanto *P. vitifolia* tem na face adaxial tricomas restritos às regiões das nervuras de maior calibre.

As duas espécies possuem o contorno das células epidérmicas da face adaxial reto, contudo *P. vitifolia* possui contorno da face abaxial sinuoso, além de serem papilosas. A folha de *P. vitifolia* é hipoestomática, enquanto que em *P. coccinea* é anfiestomática, porém os estômatos da face adaxial estão localizados margeando apenas a nervura central. Folhas hipoestomáticas são descritas por diversos autores (Kurtz et al. 2003, Jáuregui et al. 2002, Meruvia et al. 1993a, Meruvia et al. 1993b Metcalfe & Chalk 1979), sendo este o primeiro registro da ocorrência de estômatos margeando apenas a nervura central na face adaxial em Passifloraceae.

Apesar da pouca representatividade, os caracteres anatômicos demostraram-se insuficientes para a sustentação desse grupo, uma vez que apenas o padrão de venação que apresenta nervura secundária chegando até a margem foi uma característica comum às espécies.

2.2. Superseção *Laurifolia* (subgênero *Passiflora*)

Caracteres morfológicos são bastante variáveis no grupo, exceto para a condição de folha não lobada. A margem serreada acentuada na base da folha ocorre apenas em *P. maliformis;* o ápice da folha pode possuir ângulo obtuso, como em *P. laurifolia* e *P. maliformis* (pertencentes a mesma série *Laurifoliae*) ou agudo como as demais; *P. alata* e *P. maliformis* apresentam glândulas na margem da lâmina foliar e ao longo do pecíolo, e *P. platyloba* e *P. laurifolia* apenas no pecíolo; as estípulas podem ser cilíndricas como

em *P. platyloba* e *P. laurifolia*, ou ainda possuírem simetria dorsiventral, como em *P. maliformis* e *P. alata*; o pecíolo é canaliculado em *P. laurifolia* e *P. alata* e cilíndrico em *P. maliformis* e *P. platyloba*.

As duas espécies da série *Laurifoliae* (*P. laurifolia* e *P. maliformis*) possuem células epidérmicas da face adaxial com parede periclinal externa espessada, apesar de ser, no gênero *Passiflora,* um caráter bastante inconstante.

Apesar de ser um grupo polifilético (Zamberlan 2007), e apresentarem diversas características morfológicas diferentes entre si, este grupo apresentou um conjunto de caracteres anatômicos em comum, como o contorno das células epidérmica reto em vista frontal; células da face adaxial mais altas que as da face abaxial; fibras associadas aos feixes de todas as nervuras; organização da nervura principal em um arco aberto; estrutura da venação primária pinada; nervuras secundárias formando "loop" na margem e terminações das nervuras compostas por ramificações livres.

2.3. Superseção *Passiflora* (subgênero *Passiflora*)

Esta superseção é composta por aproximadamente 19 espécies, que são caracterizadas por apresentarem estípulas lineares a lanceoladas, folhas serreadas, brácteas serreadas livres e flores com uma corona vistosa (Ulmer & MacDougal 2004). Apesar de mostrar que essa seção é um grupo polifilético, nas análises de Zamberlan (2007) *P. edulis* e *P. incarnata* apareceram sempre agrupadas. Dos caracteres observados neste estudo, essas espécies apresentaram em comum 1) ângulo do ápice igualmente agudo; 2) margem laminar serreada células epidérmicas da face adaxial maiores que as da face abaxial; 3) glândulas acropeciolares; 4) estípulas cilíndricas; 5) presença de 3 nervuras basais; 6) nervuras terciárias chegando até a margem e 7) terminações livres compostas por idioblastos traqueoidais.

Contudo, alguns caracteres se mostraram bastantes variáveis no grupo, como tricomas ausentes em *P. racemosa*; *P. edulis* com tricomas apenas na face adaxial, e *P. incarnata* e *P. sidiifolia* com tricomas nas duas faces restritas a região das nervuras.

Em vista frontal as células epidérmicas de *P. incarnata* possuem contorno sinuoso nas duas faces adaxial e abaxial, já as demais possuem células epidérmicas com contorno reto nas duas faces; *P. incarnata* e *P. coccinea* (superseção *Coccinea*) possuem estômatos na face adaxial margeando a nervura central. No mesofilo, apenas *P. incarnata* possui células do parênquima paliçádico ocupando uma região igual ou maior que parênquima lacunoso; *P. sidiifolia* foi a única espécie com idioblastos contendo tipos diferente de cristais, drusa e prismático, além de apresentar a nervura secundária interna.

2.4. Superseção *Stipulata* (subgênero *Passiflora*)

Esta superseção é composta por cinco seções – *Calopathanthus, Dysosmia Granadillastrum, Kermesinae* e *Tacsonioides* – é caracterizada pelas folhas inteiras ou trilobadas, estípulas oblongo-ovadas, brácteas livres (exceto a seção *Dysosmia*), e pelas flores pendentes com uma conspícua corona (exceto as seções *Tacsonioides* e *Kermesinae*) (Ulmer & MacDougal 2004).

2.4.1. Seção *Dysosmia* (subgênero *Passiflora*)

As duas espécies analisadas, *P. villosa* e *P. foetida,* possuem folhas com morfologia similar, ambas são trilobadas, possuem ângulo do ápice agudo e são pubescentes; porém *P. foetida* possui margem laminar denteada e estípulas segmentadas, enquanto que *P. villosa* possui margem laminar serreada e estípulas com simetria dorsiventral. Apesar disso as estípulas *P. villosa* possuem segmentos lineares que partem destas, semelhante ao que ocorre em *P. foetida*. Aparentemente as estípulas de *P. villosa*

apresentam uma condição intermediária entre as estípulas segmentadas de *P. foetida* e estípulas tipicamente dorsiventrais que ocorrem em muitas espécies do subgênero *Passiflora*. Ambas possuem glândulas na margem e no pecíolo, adicionalmente, *P. foetida* possui glândulas distribuídas nas faces adaxial e abaxial da lâmina foliar. O pecíolo de *P. foetida* possui contorno canaliculado, enquanto que o pecíolo de *P. villosa* é cilíndrico. Outros caracteres anatômicos também podem ser utilizados como diagnósticos para as duas espécies estudadas. Em relação ao padrão de venação, *P. foetida* é a única que possui uma folha palmada palinactinódroma, visto que suas nervuras laterais de grande calibre se ramificam; as nervuras terciárias chegam até a margem e não possui secundária internas.

Nas análises anatômicas foi visto que *P. foetida* possui células epidérmicas em vista frontal com contorno sinuoso em ambas as faces, diferente de *P. villosa* que possui contorno reto nas duas faces; em *P. foetida* as folhas são anfiestomática, esta é a única espécie dentro desse subgênero com ampla distribuição de estômatos na face adaxial, porém com menor frequência se comparada a face abaxial. Jáuregui et al (2002) ao analisar *P. foetida* var *moritziana,* só observou estômatos na face abaxial da lâmina foliar.

Apesar de serem espécies com morfologia foliar semelhante, vários caracteres anatômicos foram encontrados neste estudo, em especial aqueles relacionadas ao padrão de venação.

2.4.2. Seção *Granadillastrum* (subgênero *Passiflora*)

Entre os grupos analisados nesse trabalho essa é a seção com a maior amostragem, e por tanto um variado número de morfologias foliares foi comtemplado.

Ulmer & MacDougal (2004) descrevem esse grupo como sendo o mais rico em espécies dentro da superseção *Stipulata*, cerca de 66.

Neste trabalho, ocorrem formas lobadas e não lobadas. Entre as espécies não lobadas destacam-se *P. mucronata* e *P. subrotunda*, pois estas possuem venação palmada, e, segundo Cusset (1970) estas são potencialmente trilobadas devido ao número de nervuras principais. Além disso, esta é, provavelmente, uma forma derivada na qual os lobos laterais teriam sofrido redução ou/e acompanhado o desenvolvimento acentuado do lobo central, a partir de folhas palmadas (Cusset 1970, Ulmer & MacDougal 2004).

Predominantemente, as espécies possuem folhas com ângulo agudo do ápice; todas as espécies possuem a margem lisa; apenas três espécies não apresentam glândulas marginais*, P. actinia, P. galbana* e *P. mucronata*, as demais apresentam glândulas marginais principalmente localizados na porção basal dos lobos e entre eles; as glândulas peciolares ocorrem apenas ao longo do pecíolo; todas têm estípulas com simetria dorsiventral; *P. galbana* e *P mucronata* são as únicas com pecíolo canaliculado as demais possuem pecíolo cilíndrico.

Nas análises anatômicas apenas *P. gardneri* possui tricomas na lâmina foliar em ambas as faces, porém estão limitados a região da nervura. A maioria das espécies apresenta folhas hipoestomáticas, porém *P. eichleriana*, *P. galbana* e *P. gardneri* possuem estômatos apenas margeando a nervura central, como descrito para *P. coccinea* (superseção *Coccinea*) e *P. incarnata* (superseção *Passiflora*); células papilosas na face abaxial foram observadas apenas em *P. actinia,* caráter incomum para o subgênero; em todas as espécies analisadas o parênquima paliçádico ocupa no mesofilo uma região

maior ou igual ao parênquima lacunoso; possuem idioblastos contendo cristais do tipo drusa.

Com relação ao padrão de venação, a maioria possui entre 5-7 nervuras basais, apenas *P. actinia* apresenta entre 1-2; em todas as espécies as nervuras secundárias e terciárias formam "loop" na margem. Apesar de *P. actinia* e *P. sub-rotunda* apresentarem caracteres na venação foliar semelhantes, é possível separa-las pela presença de nervura secundária interna em *P. actinia* e ausência de intersecundárias em *P. subrotunda*. No pecíolo, apenas *P. galbana* (pertencente a este grupo) e *P. laurifolia* (superseção *Laurifolia*) apresentam fibras perivasculares dentro do subgênero.

Ulmer & MacDougal (2004) descrevem, para o grupo, as estípulas como conspícuas, provavelmente devido à simetria dorsiventral que foi observada em todas as espécies, sendo esta, possivelmente, uma característica morfológica diagnóstica para o grupo. Dentre os caracteres anatômicos, estas espécies apresentaram em comum um caráter relacionado ao padrão de venação, que foram as nervuras secundárias e terciárias formando "loop" na margem, além de outros que estão presentes em todo o subgênero.

2.4.3. Seção *Kermesinae* (subgênero *Passiflora*)

Esta seção possui quatro espécies (Ulmer & MacDougal 2004), sendo estudadas três neste trabalho. Entre as características morfológicas da folha, todas possuem o ápice com ângulo agudo; glândulas na margem e ao longo do pecíolo; pecíolo com o contorno cilíndrico e são glabras. No entanto, alguns caracteres morfológicos as distinguem: *P. miersii* e *P. edmundoii* têm a margem lisa, enquanto *P. kermesina* tem a margem serreada; *P. edmundoii* e *P. kermesina* são lobadas e *P. miersii* é inteira; *P. edmundoii* possui estípulas cilíndricas e nas demais as estípulas possuem simetria dorsiventral.

Dos caracteres anatômicos, *P. edmundoii* e *P. kermesina* possuem células com contorno sinuoso em vista frontal nas duas faces e *P. miersii* possui contorno reto. No mesofilo, apenas *P. kermesina* apresenta parênquima paliçádico com mais de uma camada. Outra característica que agrupa *P. edmundoii* e *P. kermesina* é a presença de um feixe na nervura central, enquanto que em *P. miersii* é um arco aberto. No entanto, outros caracteres podem ser úteis da delimitação das espécies como 1) 5-7 nervuras basais e ramificação livre em *P. kermesina* ; 2) apenas *P. edmundoii* apresenta nervuras secundárias até a margem e idioblastos traqueoidais.

2.5. Superseção *Tacsonia* (subgênero *Passiflora*)

2.5.1. Seção *Insignes* (subgênero *Passiflora*)

Desta seção foi analisado um único representante, *P. pilosicorona*, dentre as cinco espécies reconhecidas por Ulmer & MacDougal (2004). Segundo os autores, a superseção *Tacsonia* destaca-se, dentro do gênero *Passiflora*, por apresentar as maiores flores pendentes com um longo tubo floral e mais diversamente coloridas, e, especificamente, a seção *Insignes* é caracterizada pelas estípulas pinatilobadas ("pinnatisect") e pela corona filiforme com até 2 cm de comprimento.

De acordo com Ulmer & MacDougal (2004), *P. insignes* (Mast.) Hook. possui folhas não lobadas, diferente do observado, no presente estudo, para *P. pilosicorona*, a qual possui folhas trilobadas.

Tabela 3. Posicionamento das espécies analisadas segundo classificação de Ulmer & MacDougal (2004).

Subgênero *Astrophea*	
Superseção *Pseudoastrophea*	
Seção *Pseudoastrophea*	*P. haematostigma* Mart. ex Mast.
Subgênero *Decaloba*	
Superseção *Bryonioides*	*P. morifolia* Mast.
Superseção *Cieca*	*P. coriaceae* Juss.
	P. suberosa L.
Superseção *Decaloba*	
Seção *Decaloba*	*P. biflora* Lam.
	P. leptoclada Harms
	P. micropetala Mart. Ex Mast.
	P. misera Kunth
	P. organensis Gardner
	P. sexflora Juss.
	P. tricuspis Mast.
Seção *Xerogona*	*P. capsularis* L.
	P. cervii Milward-de-Azevedo
	P. citrina J. M. MacDougal
	P. rubra L.
	P. sanguinolenta Mast. & Linden
Subgênero *Deidamioides*	
Seção *Deidamioides*	*P. deidamioides* Harms
Subgênero *Passiflora*	
Superseção *Coccinea*	*P. coccinea* Aubl.
	P. vitifolia Kunth
Superseção *Laurifolia*	
Seção *Laurifoliae*	*P. laurifolia* L.
	P. maliformis L.
Seção *Quadrangulares*	*P. alata* Curtis
Seção *Tiliifolia*	*P. platyloba* Killip
Superseção *Passiflora*	
Seção *Calopathantus*	*P. racemosa* Brot.
Seção *Passiflora*	*P. edulis* Sims
	P. incarnata L.
	P. sidiifolia M. Roem.
Superseção *Stipulata*	
Seção *Dysosmia*	*P. foetida* L.
	P. villosa Vell.
Seção *Granadillastrum*	*P. actinia* Hook.
	P. caerulea L.
	P. eichleriana Mast.
	P. galbana Mast.
	P. gardneri Mast.
	P. gibertii N. E. Br.
	P. mucronata Lam.
	P. tenuifila Killip
	P. subrotunda Mast.
Seção *Kermesinae*	*P. edmundoi* Sacco
	P. kermesina Link.& Otto
	P. miersii Mast.
Superseção *Tacsonia*	
Seção *Insignes*	*P. pilosicorona* Sacco

Considerações finais

Como visto o gênero Passiflora apresenta uma grande diversidade na morfologia foliar, porém, em alguns casos, diferentes espécies possuem uma morfologia tão similar que podem ser confundidas, fato que ocorre principalmente entre espécies da seção *Xerogona* e da seção *Decaloba.* No primeiro grupo foi visto que apenas dois caracteres são diferentes entre *P. capsularis* e *P. cervii*, já na seção *Decaloba* as espécies *P. biflora* e *P. micropetala* apresentaram um conjunto de caracteres que as diferenciam. Na seção *Kermesina,* grupo amostrado quase totalmente, os caracteres anatômicos em conjunto com caracteres morfológicos contribuíram na delimitação das espécies.

Os caracteres relacionados ao padrão de venação mostraram-se bastante constante em grupos monofiléticos sendo um caráter bastante confiável.

A pequena amostragem de algumas superseções e a escassez de bibliografia sobre anatomia foliar na família são os entraves para uma melhor compreensão da classificação por meio de caracteres anatômicos no grupo, que em adição aos morfológicos devem esclarecer importantes relações entre as espécies.

Referências bibliográficas

APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 161: 105-121.

ARAÚJO, D. A. de. 2009. Passifloraceae. In: RODAL, M. J. N. **Flora de Mirandiba**. Recife – PE: Associação Plantas do Nordeste.

BECK, C.B. 2010. **An Introduction to Plant Structure and Development**. Cambridge University Press, p. 431.

BELL, A. D. 1991. **Na Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology.** Oxford University Press.

BERALDO, J.; KATO, E. T. M. 2010. Morfoanatomia de folhas e caules de *Passiflora edulis* Sims, Passifloraceae. **Brazilian Journal of Pharmacognosy** 20 (2): 233-239.

CERVI, A. C. 2006. **O gênero *Passiflora* L. *(Passifloraceae)* no Brasil, espécies descritas após o ano de 1950**. Real Jardín Botánico.

CERVI, A. C. 1997. **O gênero *Passiflora* L. *(Passifloraceae)* no Brasil, espécies descritas após o ano de 1950**. Fontqueria XLV. Madri.

CERVI, A. C. 1981. Revisão do gênero *Passiflora* L. (Passifloraceae) do estado do Paraná, Brasil. Tese de Doutorado, Universidad de Barcelona, Barcelona, 241p.

CUSSET, G. 1970. Remarques sur des feuilles de dicotylédones. **Boissiera** 16: 1-210.

ELLIS, B.; DALY, D. C.; HICKEY, L. J.; JOHNSON, K. R.; MITCHELL, J. D.; WILF, P. & WING, S. L. 2009. **Manual of Leaf Architecture**. Published in Association with the New York Botanical Garden.

ESAU, K. 1967. **Plant anatomy.** 2 ed. John Wiley & Sons, Inc.

FAHN, A. 1989. **Plant anatomy.** 3 ed. Pergamon Press.

FEUILLET, C. P. 2002. A new series and three new species of *Passiflora* subgenus Astrophes from the Guianas. **Britonia** 54(1): 18-29

FEUILLET, C. P. & MACDOUGAL, J. M. 2007. Passifloraceae. In Kubitzki, K. 2007. **The families and Genera of vascular Plants**. Springer Berlin Heidelberg v9 p 270-281.

FEUILLET, C. P. & MACDOUGAL, J. M. 2003. **A new infrageneric classification of *Passiflora*.** Passiflora 13: 34-38.

GERLACH, G. 1969. **Botanische Mikrotechnik.** Georg Thieme Verlag, Stuttgard.

GILBERT, L. E. 1975. Ecological consequenses of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: GILBERT, L. E. & RAVEN, P. H. (eds) **Coevolution of animals and plants.** Austin: University of Texas Press 210-240.

GILBERT, L. E. 1971. Butterfly-plant coevolution: has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with heliconiine butterflies? **Science** 172: 585-586.

ENGLER-CHAOUAT, H. S. & GILBERT, L. E. 2007. *De novo* Synthesis vs. Sequestation: Negatively correlated metabolic traits and the evolution of host plant specialization in cyanogenic butterflies. **Journal of Chemical Ecology** 33: 25-42.

FRANKLIN, G. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood – resin composites and a new macerating method for wood. Nature 155:51.

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.* **Sistematic Botany** 31(1): 138-150.

IMIG, D. C. 2013. Estudo taxonômico da familia Passifloraceae Juss. no Distrito Federal, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Paraná, Paraná, 102p.

JÁUREGUI, D.; GARCÍA, M.; PEREZ, D. 2002. Morfoanatomia de las glândulas em cuatro especies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) de Venezuela. **Caldasia** 24:33-40.

JENSEN, W. A. 1962. **Botanical histochemistry.** WH Freeman and Co, San Francisco.

JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant Mycrotechnique**. New York: McGraw-Hill Book.

JUDD, W.S., CAMPBELL, C.S., KELLOG, E.A., STEVENS, P.F. & DONOGHUE, M.J. 2008. **Plant Systematics - A phylogenetic approach**. Ed. 3. Sinauer Associates, Sunderland.

KILLIP, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. **Publications of the Field Museum of Natural History** 19: 1-613.

KROSNICK, S. E. & FREUDENSTEIN, J. V. 2005. Monophyly and floral charater homology of old world *Passiflora* (subgenus Decaloba: superseção Disemma). **Systematic Botany** 30(1): 139-152.

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

MERUVIA, M. Y. L.; PALACIOS, V.; CERVI, A. C. 1993a. Anatomia foliar de *Passiflora capsularis* L. (Passifloraceae). **Acta Biológica Paranaense** 22: 31-44.

MERUVIA, M. Y. L.; BONA, C.; CERVI, A. C. 1993b. Anatomia foliar de *Passiflora campanulata* Masters (Passifloraceae). **Acta Biológica Paranaense** 22: 45-62.

METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1979. Passifloraceae. In: **Anatomy of the dicotyledons**. V2. 2 ed. Claredon Press, Oxford.

MILWARD-DE-AZEVEDO, M. A. 2008. Three new species of *Passiflora* subgenus *Decaloba* (Passifloraceae) from Brazil. **Brittonia** 60(4): 310-317.

MILWARD-DE-AZEVEDO, M. A., BAUMGRATZ, J. F., GOLÇALVES-ESTEVES, V. 2012. A taxonmic revision of *Passiflora* subgenus *Decaloba* (Passifloraceae) in Brazil. **Phytotaxa** 53:1-68.

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 Journal of Botany** 90 (8): 1229-1238.

ROTH, I. 1974. Morphología, anatomía, y desarollo de la hoja pinnada y de las glandulas en Passiflora (Pasifloraceae). **Acta Botanica Venezuelica** 9: 363-380.

RUZIN, S. E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. Oxford University Press, New York.

SILVEIRA, M. 1989. **Preparo de amostras biológicas para microscopia eletrônica de varredura.** *In:* SOUZA, W. (ed). Manual sobre técnicas básicas em microscopia eletrônica. v.1. Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica, Rio de Janeiro.

SIMPSON, M. G. 2010. **Plant Systematics**. 2ª ed. Editora Elsevier.

STRITTMATER, C.G.D. 1973. Nueva técnica de diafanización. Boletín **de la Sociedad Argentina de Botanica, Buenos Aires** 15(1): 126-129.

TOKUOKA, T. 2012. Molecular Phylogenetic analysis of Passifloraceae sensu lato (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. **Plant Research.** The Botanical Society of Japan and Springer 125 (4): 487-497.

ULMER, T.; MACDOUGAL, M. J. 2004. ***Passiflora*: Passionflowers of the world.** Timber Press, Inc., Portland.

YOTOKO, K. S. C.; DORNELAS, M. C.; TOGNI, P. D.; FONSECA, T. C.; SALZANO, F. M.; BONATTO, S. L. & FREITAS, L. B. 2011. Does variation in genome sizes reflect adaptive or neutral processes? New clues from *Passiflora.* **Plos One** 6(3): 1-8.

ZAMBERLAN, P. M. 2007. Filogenia de *Passiflora* L. (Passifloraceae): questões infra-subgenéricas. Dissertação de mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, 105p.

Resumo

A família Passifloraceae é conhecida mundialmente por suas flores exuberantes, frutos comestíveis e pelo uso na medicina. Composta por duas tribos, com apenas Passifloreae ocorrendo abundantemente no Brasil, principalmente espécies pertencentes ao gênero *Passiflora*. Este gênero compreende quatro subgêneros, *Astrophea, Decaloba, Deidamioides* e *Passiflora.* Destes *Decaloba* e *Passiflora* são grupos monofiléticos e os mais numerosos em espécies. É ainda o gênero que mais apresenta diversidade morfológica das folhas e estípulas. Apesar do elevado número de espécies, os estudos sobre anatomia foliar em Passifloraceae ainda são escassos, embora muitas revisões taxonômicas utilizem amplamente a morfologia foliar para classificar as espécies. Dessa forma este trabalho teve como objetivo auxiliar na identificação das espécies e contribuir com futuros estudos filogenéticos, a partir das descrições morfológicas e anatômicas das folhas de *Passiflora*. Técnicas usuais de anatomia vegetal foram utilizadas para análise em microscopia óptica. Como principais resultados foram descritos caracteres anatômicos que corroboram a classificação infrasubgenérica já existente, além de acrescentar características particulares ao nível de espécie. O padrão de venação mostrou-se o caráter anatômico bastante seguro. Dentre as superseções analisadas, a superseção *Dacaloba* mostrou-se mais sólida quanto aos caracteres anatômicos estudados. No entanto, na superseção *Stipulata*, outro grupo com boa representação, as características anatômicas não foram constantes entre as espécies.

Palavras-chave: anatomia foliar; estípulas; glândulas foliares; *Passiflora.*

Abstract

Passifloraceae family is worldwide known for its exuberant flowers, edible fruits and for their use in medicine. Composed of two tribes, with only Passifloreae largely distributed in Brazil, especially species belonging to the genera *Passiflora.* This genera comprises four subgenera, *Astrophea, Decaloba, Deidamioides* and *Passiflora.* Within these, *Decaloba* and *Passiflora* are monophyletic groups and the most representative in number of species. Besides, these are the subgenera with the greatest morphological diversity in leaves and stipules. Even with the large number of species, the studies about leaf anatomy in Passifloraceae are still scarce. Several taxonomic reviews widely use leaf morphology to classify the species and group them in taxa. Thus, this study aimed to support the species identification and contribute with future phylogenetic studies, based on the morphological and anatomical descriptions of *Passiflora* leaves. Usual techniques of plant anatomy laboratory were used in optical microscopy. As main results, the anatomical characters described corroborated the infrasugnenera classification already existent, besides adding particular characteristics to the level of species. The venation pattern demonstrated to be a safe anatomical character. Within the analyzed supersections, the supersection *Decaloba* was found to be solid regarding to the anatomical characters studied. Although, in *Stipulata* supersection, another group with good representation, the anatomical characteristics were not persistent within the species.

Keywords: leaf anatomy; leaf glands; *Passiflora*; stipules.

Figura 1. Morfologia geral das folhas de Passifloraceae e filotaxia. **A.** Folhas pecioladas, estipuladas e filotaxia alterna da folha de *P. biflora*. **B.** Folha composta de *P. deidamioides.* **C.** Folha séssil de *Adenia pechuelli*. **D.** Folha trilobada de *P. biflora*. **E**. Folha pentalobada de *P. caerulea*. **F.** Folha trilobada de *P. eichleriana* com lobo central longo. **G.** Folha bilobada de *P. cervii*. **H.** Folha bilobada de *P. capsularis*. **I.** Folha não lobada com margem denteada de *P. ferruginea.* **J.** Folha trilobada de *P. rubra* com lobo central menor. **K.** Folha trilobada de *P. coriacea*. **L.** Folha inteira de *P. subrotunda*.

A
B
5 mm
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L

Figura 2. Diversidade morfológica da margem e do ápice foliar. **A.** Margem inteira de *P. caerulea*, com glândulas na porção basal do lobo. **B.** Folha denteada de *P. morifolia*. **C.** Folha serreada de *P. vitifolia*. **D.** Folha de *P. eichleriana* com margem denteada apenas na base, região onde ocorrem as glândulas. **E.** Folha diafanizada de *P. eichleriana*, nervuras terciárias alcançando as glândulas. **F.** Margem denteada de *P. incarnata*, nervuras terciárias atingindo a margem. **G.** Margem lisa na porção basal entre os lobos de *P. incarnata*. Detalhe de MEV do ápice entumecido da denteação da margem de *P. incarnata*. **H.** Ápice agudo da lâmina foliar de *P. foetida.* **I.** Ápice obtuso da lâmina foliar de *P. micropetala*. **J.** Ápice retuso da lâmina foliar de *P. capsularis*.

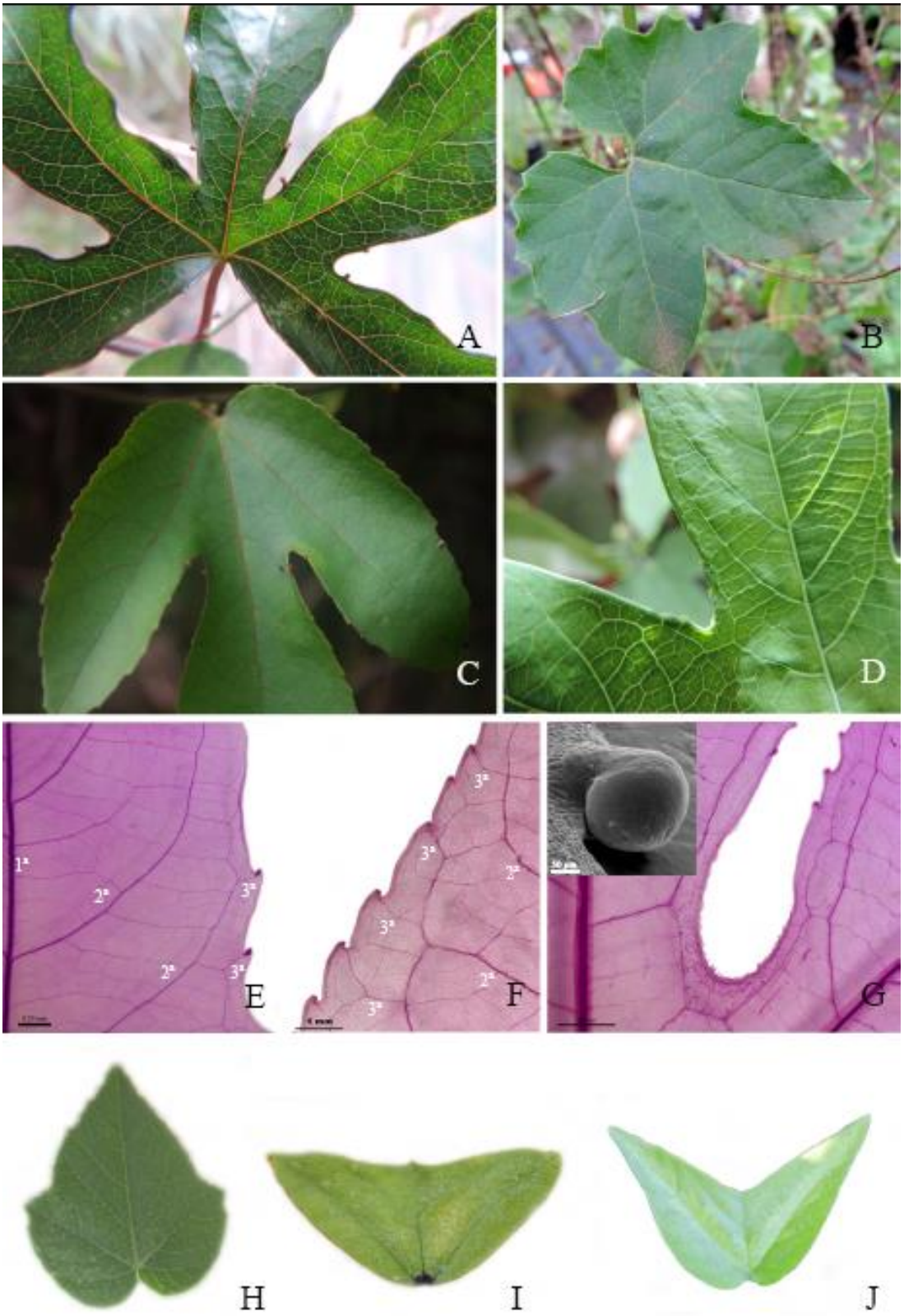

A
B
C
D
1ª
2ª
3ª
E
F
G
H
I
J

Figura 3. Distribuição das glândulas na lâmina foliar e no pecíolo. **A.** Glândula marginal de *P. pilosicorona*. **B.** Glândula marginal de *P. foetida*. **C.** Glândula na superfície adaxial de *P. foetida*. **D.** Glândula marginal de *P. caerulea*. **E.** Glândula basilaminar de *P. biflora*. **F.** Glândula na superfície abaxial de *P. biflora*. **G.** Glândula na base da folha de *Adenia pechuelli*. **H.** Glândula acropeciolar de *P. haematostigma*. **I.** Glândulas opostas ao longo do pecíolo de *P. micropetala*. **J.** Glândulas opostas e alternas ao longo do pecíolo de *P. deidamioides*. **K.** Glândulas na base do pecíolo de *P. coccinea*.

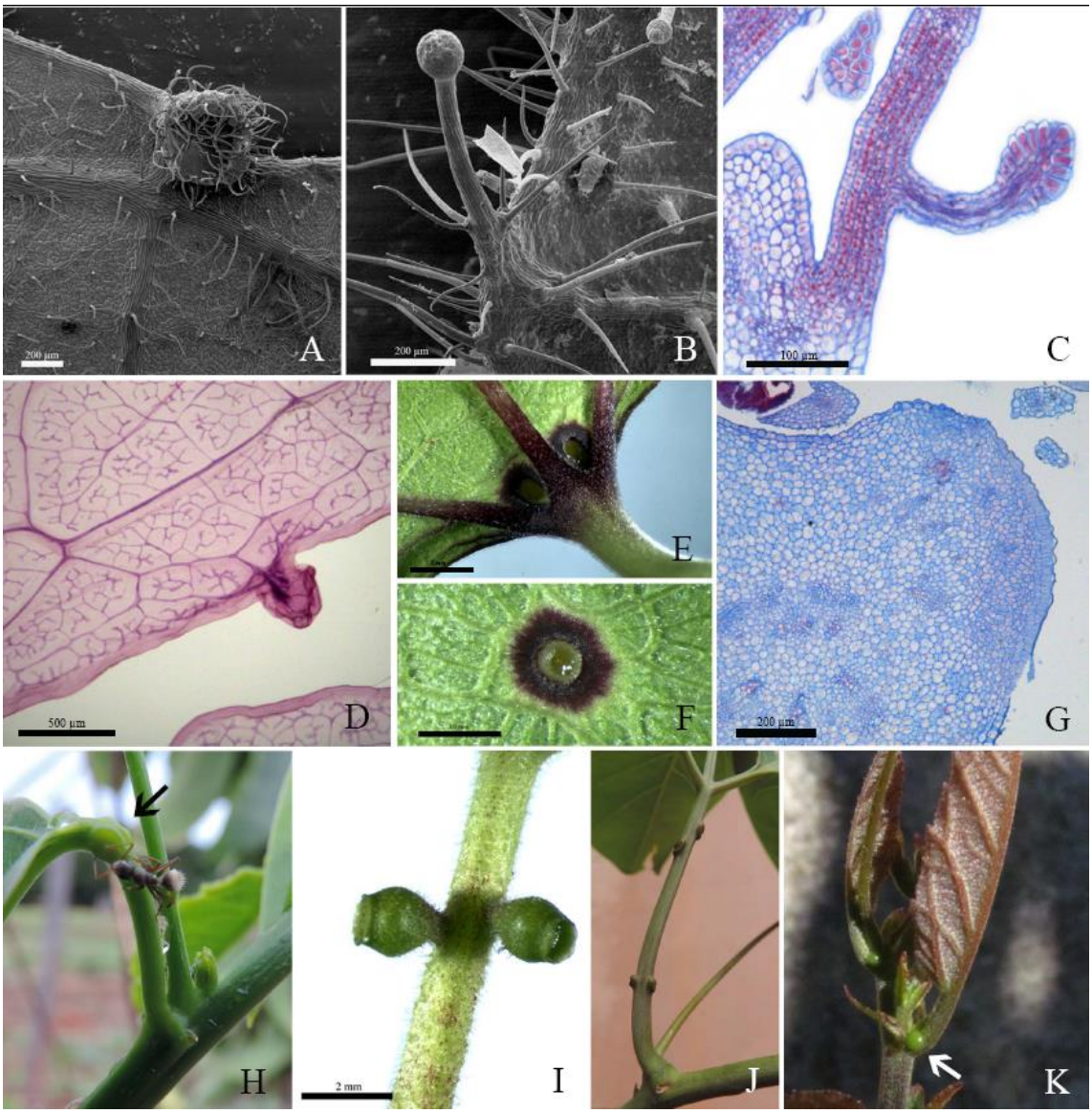

A
200 µm
B
200 µm
C
100 µm
D
500 µm
E
F
G
200 µm
H
I
2 mm
J
K

Figura 4. Secção transversal da base da folha, diversidade morfológica do contorno do pecíolo. **A.** Pecíolo cilíndrico de *P. racemosa*. **B.** Pecíolo semicilíndrico de *P. coriacea*. **C.** Pecíolo canaliculado de *P. edulis.* **D.** Pecíolo canaliculado de *P. alata*, projeção na face abaxial. **E.** Secção transversal da região da nervura central da lâmina foliar de *P. alata*, continuidade da projeção que ocorre na face adaxial do pecíolo.

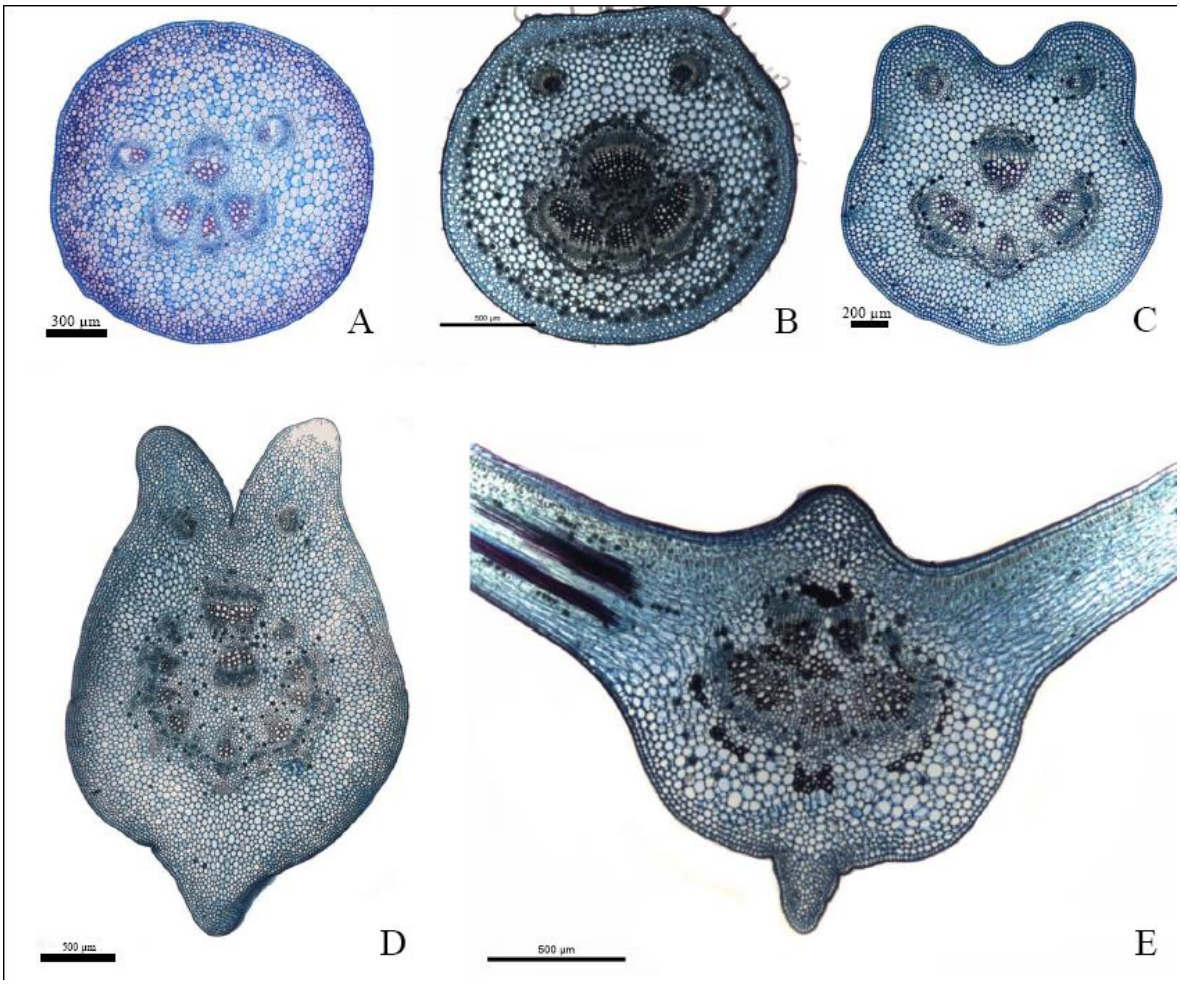

300 µm
A
B
200 µm
C
300 µm
D
500 µm
E

Figura 5. Base da folha, diversidade morfológica das estípulas. **A.** Estípula com simetria dorsiventral de *P. eichleriana*. **B.** Estípula dorsiventral de P. morifolia. **C.** Estipula cilíndrica de *P. maliformis*. **D.** Estípula dorsiventral de *P. suberosa*. **E.** Estípula cilíndrica de *P. edulis*. **F.** Secção transversal da base da folha de Adenia pechuelli, estípulas na seta. **G.** Estípula segmentada de *P. foetida.*

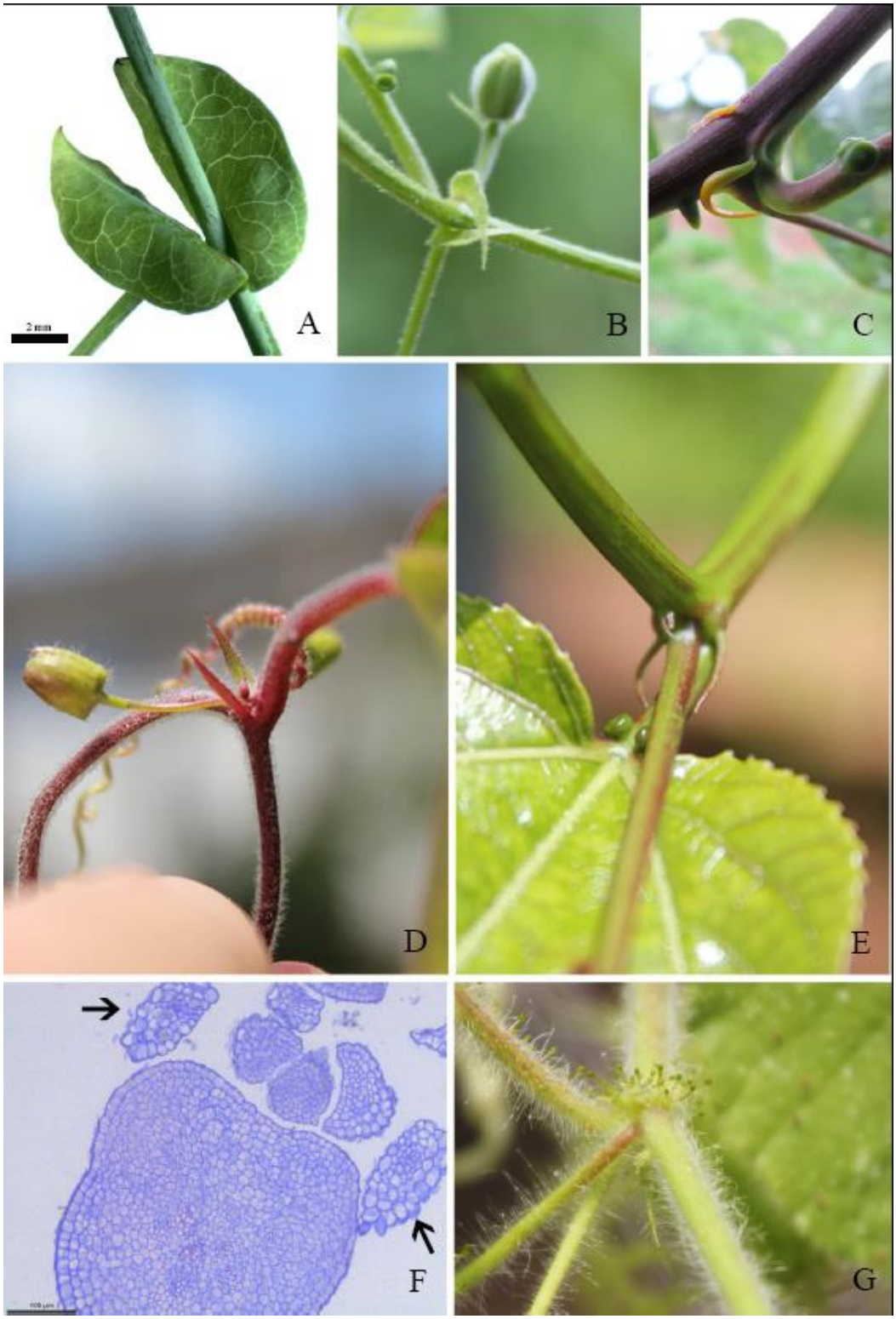

2 mm
A
B
C
D
E
F
G

Figura 6. Epiderme. **A.** Seção transversal da lâmina foliar de *P. maliformis*, evidenciando a camada única de parênquima paliçádico, as células epidérmicas da face adaxial maiores que as células da face abaxial, e parede periclinal externa espessada das células epidérmicas da face adaxial. **B.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. organensis,* células das faces adaxial e abaxial papilosas; **C.** Secção transversal de *P. tricuspis*, apenas as células da face abaxial são papilosas. **D.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. caerulea*, células epidérmicas das faces adaxial e abaxial com a mesma altura. **E.** Epiderme abaxial em vista frontal de *P. haematostigma*, células com contorno sinuoso. **F.** Epiderme adaxial de *P. caerulea* em vista frontal, células com contorno reto. **G.** Epiderme abaxial de *P. incarnata,* evidenciando o estômato do tipo anomocítico. **H.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. foetida*, folha anfiestomática, estômatos nas setas. **I.** MEV da superfície adaxial de *P. eichleriana* evidenciando o contorno sinuoso das células epidérmicas em vista frontal. **J.** MEV da superfície adaxial de *P. gibertii*, evidenciando o contorno reto das células epidérmicas em vista frontal. **K.** MEV da superfície abaxial de *P. micropetala*, células epidérmicas papilosas. **L.** MEV da superfície adaxial de *P. ferruginea*, ampla distribuição dos tricomas. **M.** MEV da superfície adaxial de *P. gardneri*, estômatos margeando a nervura central (seta), tricomas localizados apenas na região da nervura central.

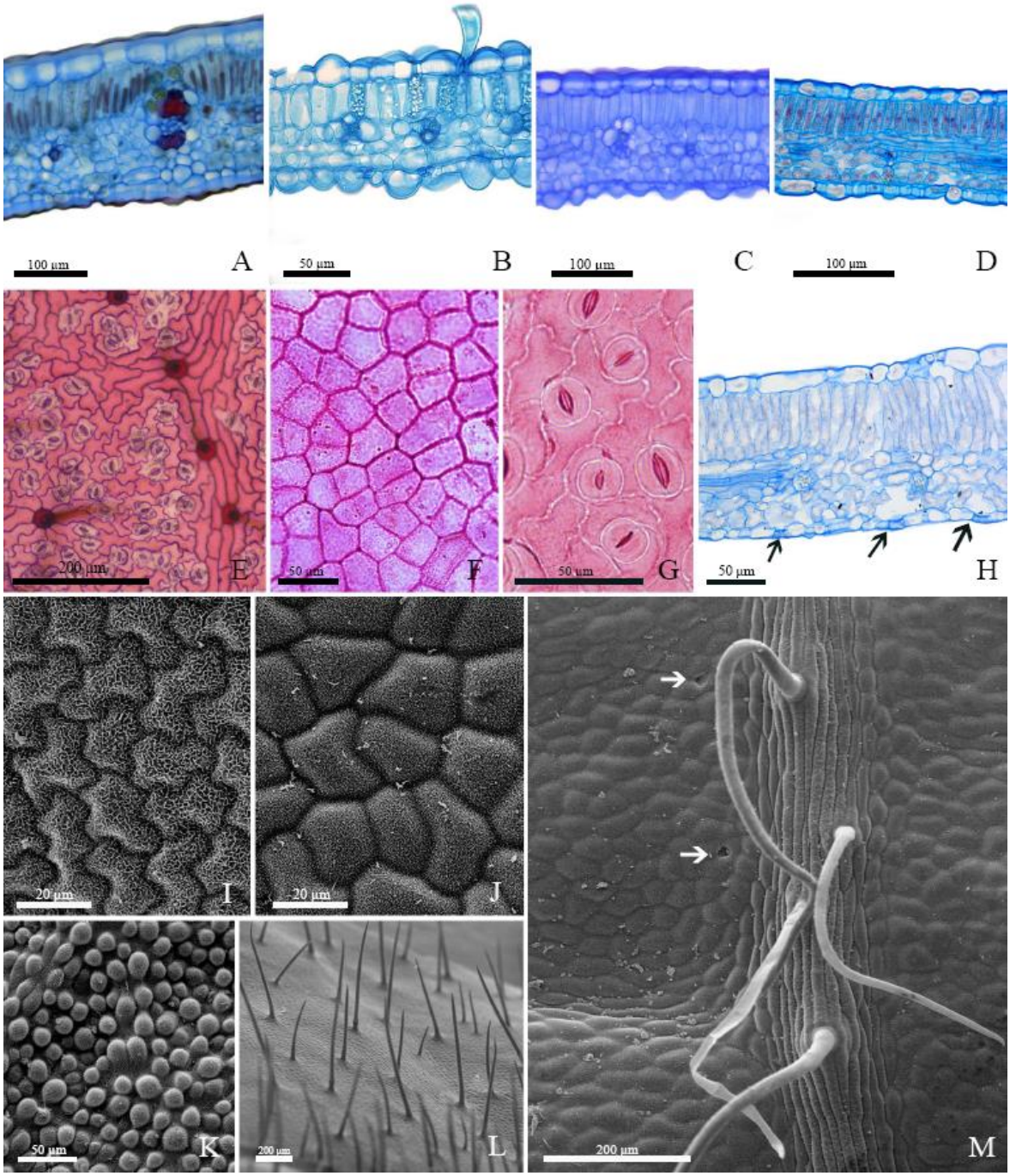

100 µm
A
50 µm
B
100 µm
C
100 µm
D
200 µm
E
50 µm
F
50 µm
G
50 µm
H
20 µm
I
20 µm
J
50 µm
K
200 µm
L
200 µm
M

Figura 7. Mesofilo. **A.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. cervii* com camada única de parênquima paliçádico. **B.** Secção transversal da lâmina foliar *de P. capsularis,* também com camada única de parênquima paliçádico. **C.** Secção transversal da lâmina foliar de *Adenia pechuelli* com mesofilo isolateral. **D.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. coriacea* com dupla camada de parênquima paliçádico. **E.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. vitifolia*, parênquima paliçádico ocupando área igualmente ao parênquima lacunoso. **F.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. deidamioides,* parênquima paliçádico ocupando menor área que o parênquima lacunoso. **G.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. coccinea*, evidenciando os idioblastos contendo compostos fenólicos. **H.** Secção transversal da região da nervura central da folha de *P. gardneri*, evidenciando os cristais do tipo drusa. **I.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. sexflora*, evidenciando os cristais prismáticos. **J.** Folha diafanizada de *P. subrotunda* evidenciando os cristais em todas as nervuras. **K.** Região da nervura central de *P. maliformis* em secção transversal, idioblastos contendo cristais no parênquima fundamental e entre as células do floema. **L.** Porção detalhada de parte do feixe vascular da nervura central de *P. coccinea*, idioblastos contendo cristais participando do tecido vascular. **M.** Secção transversal da lâmina foliar de *P. ferruginea*, idioblastos contendo drusas entre as células do parênquima paliçádico.

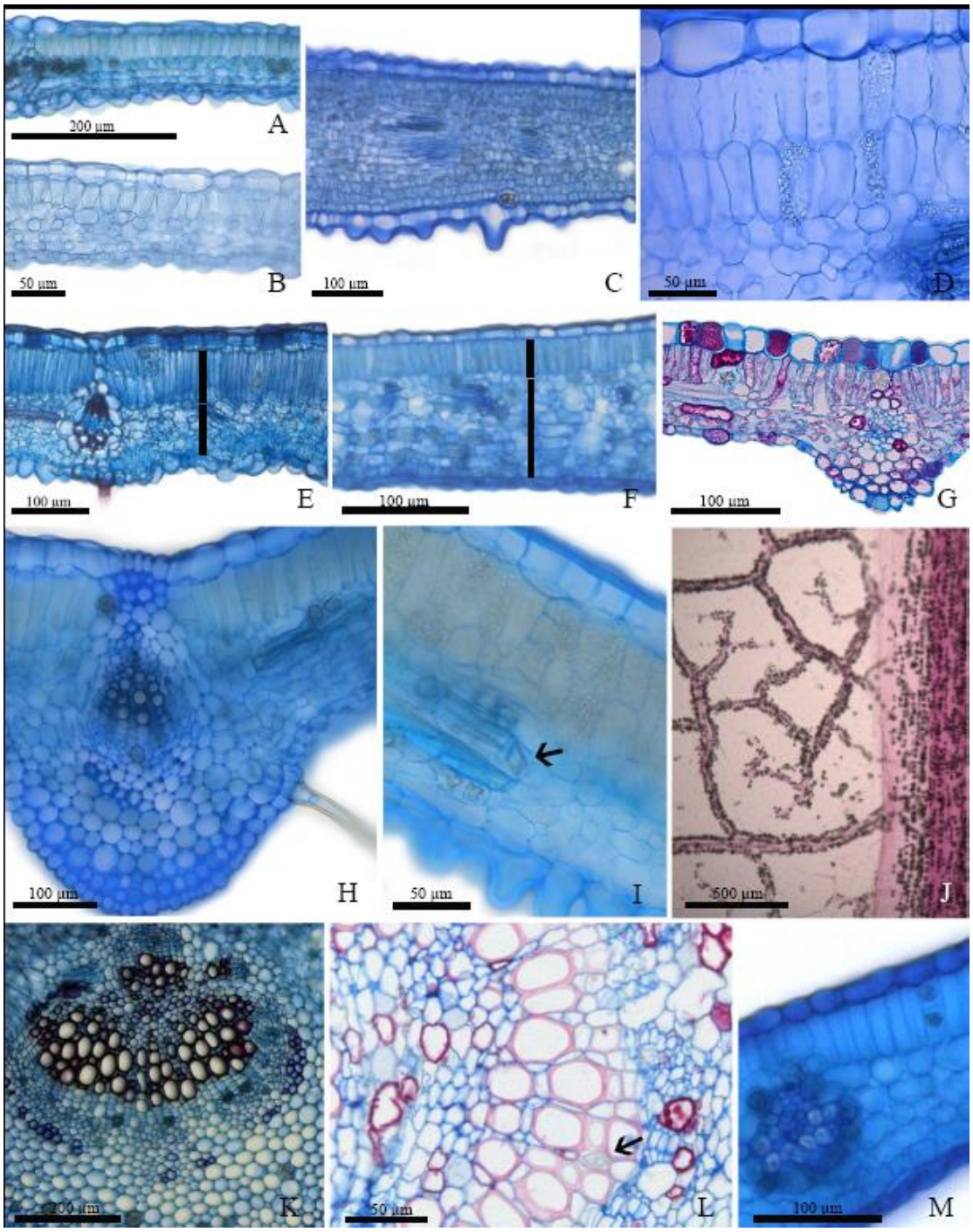

200 µm
A
50 µm
B
100 µm
C
50 µm
D
100 µm
E
100 µm
F
100 µm
G
100 µm
H
50 µm
I
500 µm
J
200 µm
K
50 µm
L
100 µm
M

Figura 8. Secção transversal da lâmina foliar. **A.** Nervura central de *P. gibertii,* feixes organizados em um arco aberto. **B.** Nervura central de *P. suberosa,* superfície convexo-convexo, organização do sistema vascular em feixe central. **C. N**ervura central de *P. biflora*, superfície plano-convexo. **D.** Nervura lateral de *P. biflora,* fibras associadas aos feixes vasculares. **E.** Nervura central de *P. galbana*, na seta fibras associadas aos feixes vasculares.

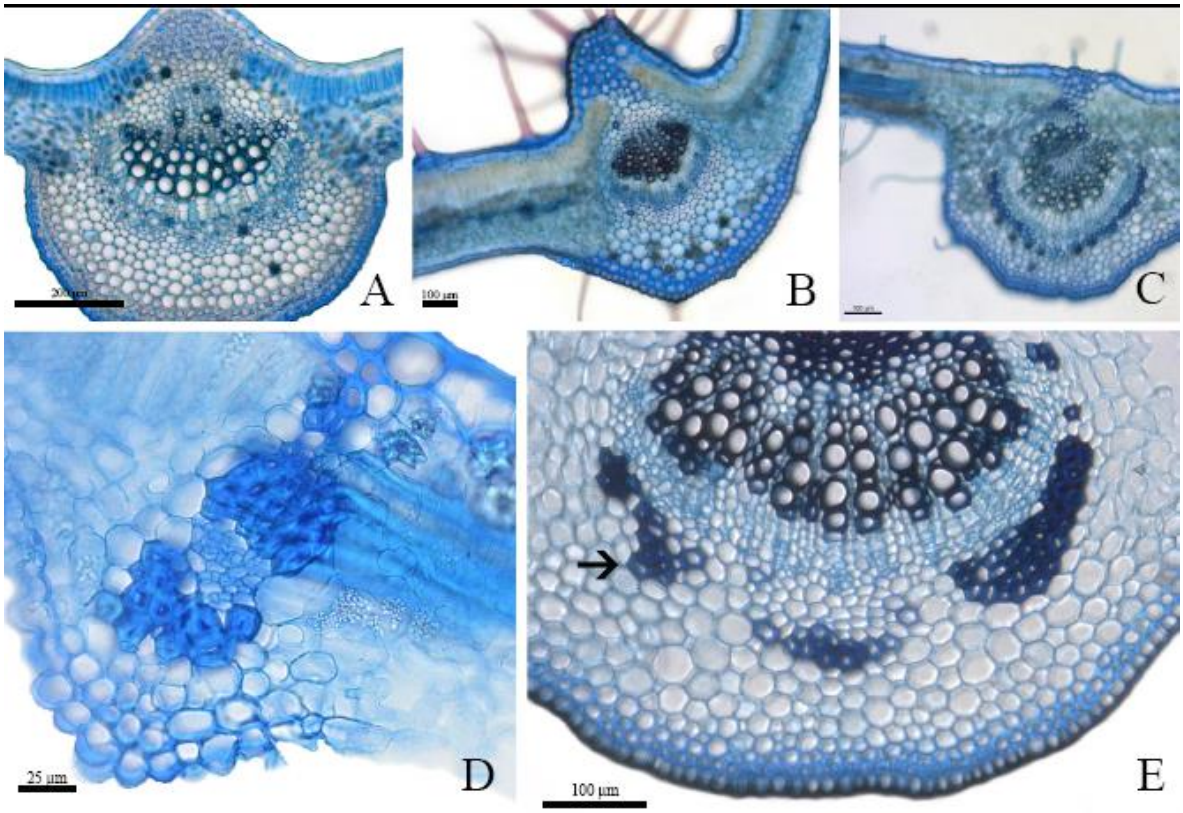

A
B
C
D
E
25 µm
100 µm

Figura 9. Ilustrações esquemáticas da morfologia foliar e padrão de venação considerando as nervuras primárias e secundárias. **A.** Folha trilobada, palminérvea de *P. cervii*, padrão da venação basal actinódroma, com espaçamento irregular entre as nervuras secundárias. **B.** Folha não lobada, peninérvea de *P. haematostigma*. **C.** Folha trilobada com venação palinactnódroma de *P. foetida.* **D.** Folha não lobada palminérvea de *P. racemosa,* com cinco nervuras basais e espaçamento entre as nervuras secundárias aumentando em direção à base. **E.** Folha trilobada de *P. edulis* com três nervuras basais.

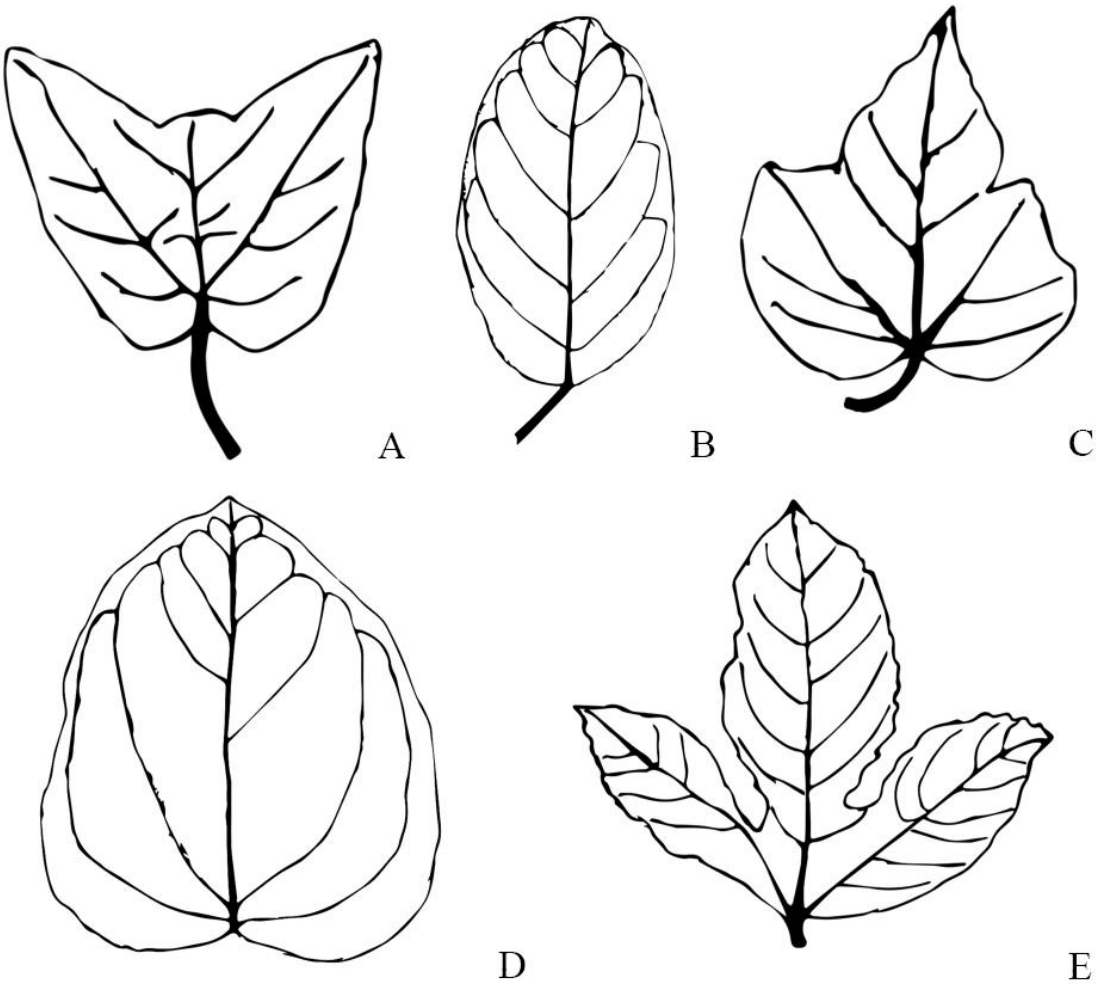

A
B
C
D
E

Figura 10. Diafanização da lâmina foliar, análise do padrão de venação considerando apenas as nervuras laterais. **A.** *P. caerulea*, nervuras secundárias terminando em "loop" na margem da folha (seta). **B.** *P. edulis*, nervuras secundárias e terciárias chegando até a margem (seta). **C.** *P. organensis*, nervura secundária interna (seta). **D.** *P. edulis*, nervura intersecundárias (seta). **E.** *P. caerulea*, nervura terciária formando "loop" na margem. **F.** *P. caerulea*, aréola pouco desenvolvida, terminação em ramificação livre (elipse), idioblasto traqueoidal (seta). **G.** *P. subrotunda,* nervuras com terminações dicotômicas e traqueoides simples (elipse).

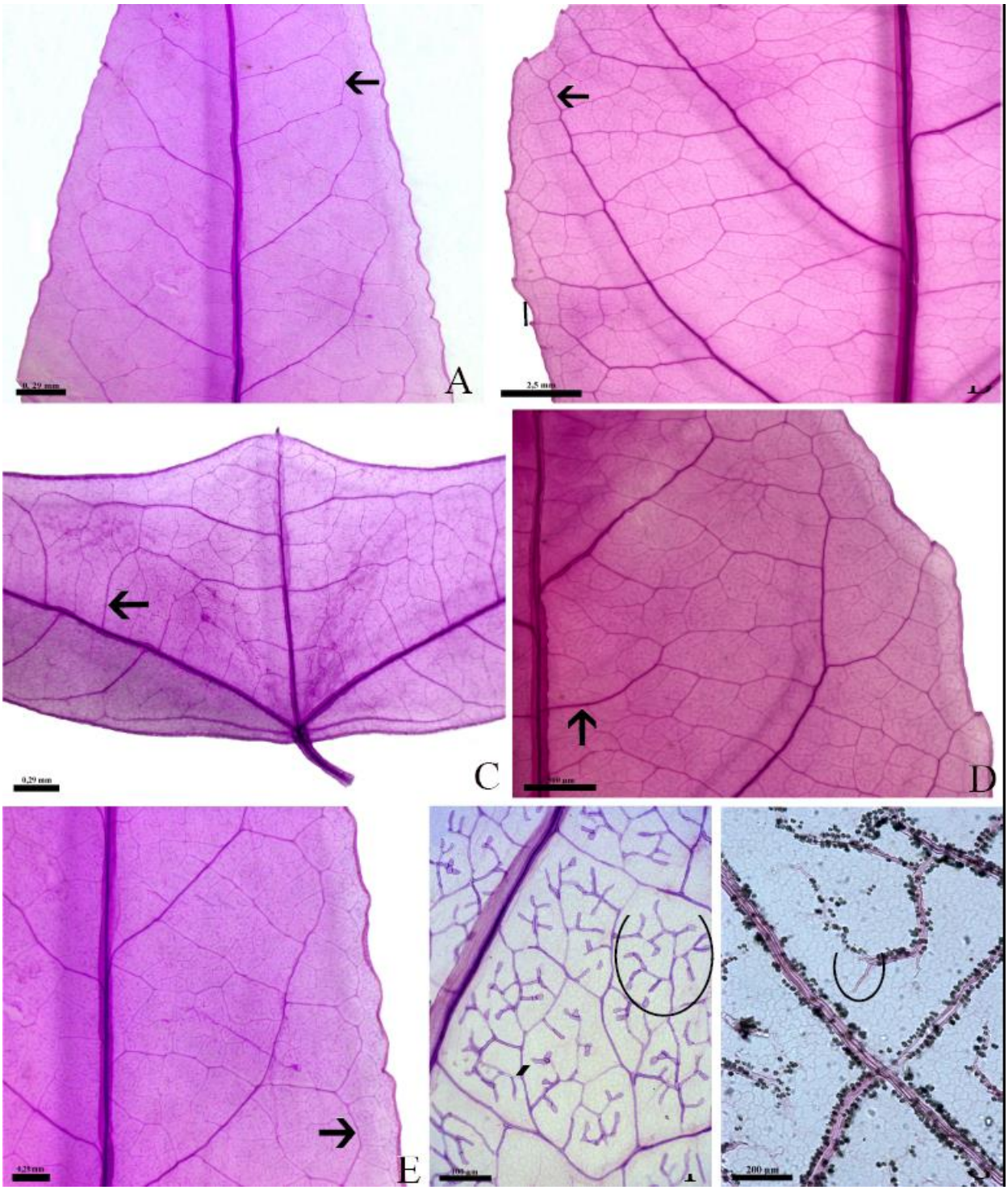
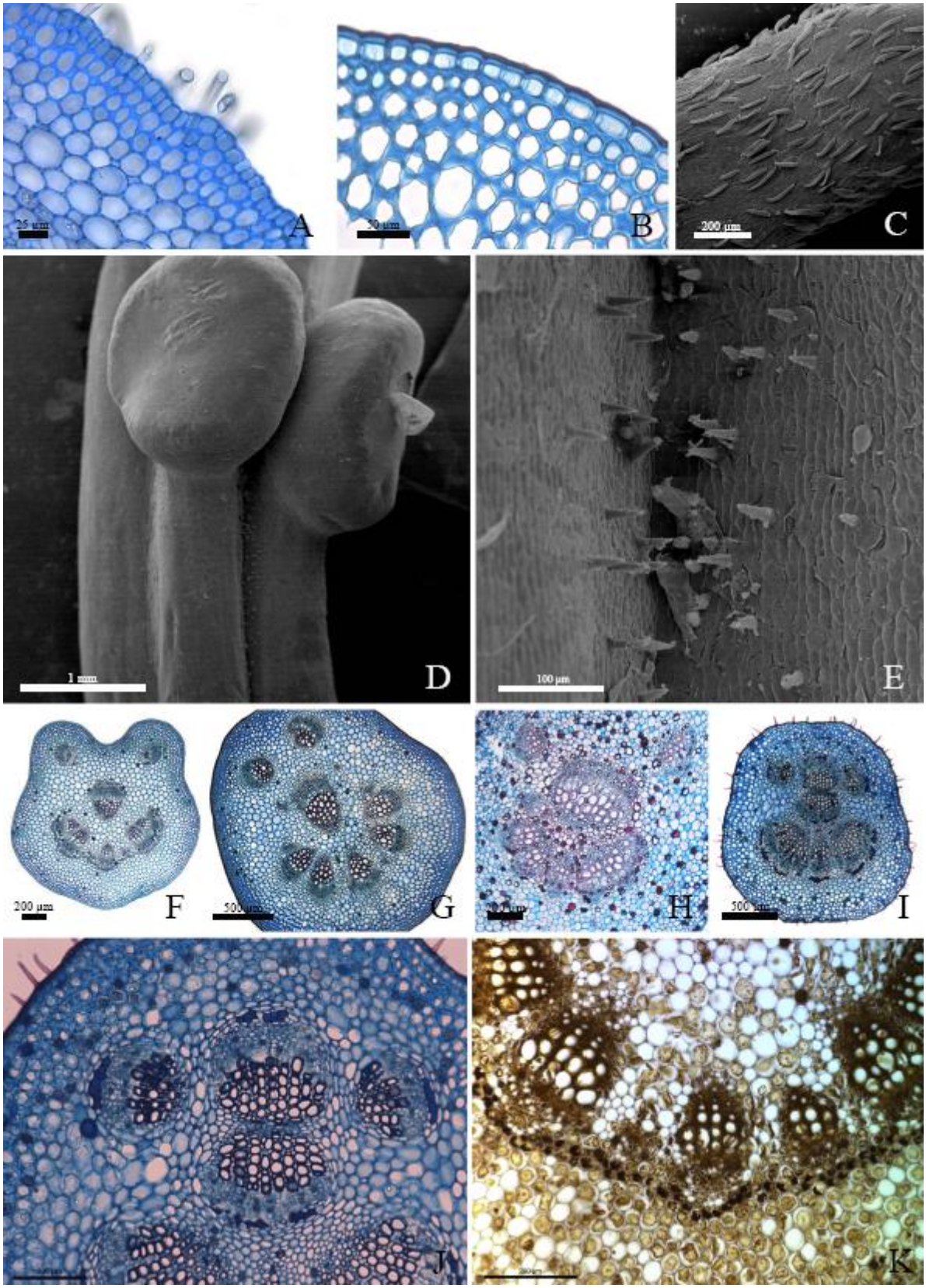

A
C
D
E
200 µm

Figura 11. Pecíolo. **A.** Secção transversal do pecíolo de *P. cervii*, células epidérmicas com parede periclinal externa não espessada. **B.** Secção transversal do pecíolo de *P. maliformis*, epiderme com parede periclinal externa espessada. **C.** MEV do pecíolo de *P. organensis* coberto por tricomas. **D.** MEV do pecíolo de *P. edulis*, tricomas entre as glândulas. **E.** Detalhe da região entre as glândulas peciolares de *P. edulis* apresentando tricomas. **F.** Secção transversal do pecíolo de *P. edulis*, sistema vascular composto por dois feixes adaxiais, um feixe central e três feixe abaxiais. **G.** Secção transversal do pecíolo de *P. maliformis*, sistema vascular composto por dois feixes adaxiais, um feixe central e cinco feixe abaxiais. **H.** Secção transversal do pecíolo de *P. coccinea*, sistema vascular composto por dois feixes adaxiais e feixe abaxiais dispostos em um semicírculo. **I.** Secção transversal do pecíolo de *P. haematostigma*, sistema vascular composto por dois feixes adaxiais, dois feixes centrais e três feixes abaxiais. **J.** Secção transversal do pecíolo de *P. haematostigma*, evidenciando fibras perivasculares e cristais no floema e no parênquima fundamental. **K.** Teste com lugol evidenciando amido nas células da endoderme do pecíolo de *P. edulis*.


A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K