Revista Brasileira de Biociências
Brazilian Journal of Biosciences

ISSN 1980-4849 (on-line) / 1679-2343 (print)

REVISÃO

História evolutiva das espécies de *Passiflora* L. de ocorrência no Rio Grande do Sul: aspectos genéticos, estrutura populacional e filogenia

Loreta Brandão Freitas[1]

Disponível on-line em http://www.ufrgs.br/seerbio/ojs/index.php/rbb/article/view/1776

RESUMO: (História evolutiva das espécies de *Passiflora* L. de ocorrência no Rio Grande do Sul: aspectos genéticos, estrutura populacional e filogenia molecular). O gênero *Passiflora* L. é o maior dentro da família Passifloraceae. Apresenta distribuição predominantemente Neotropical e está atualmente dividido em quatro subgêneros. Para o Rio Grande do Sul, são relacionadas 19 espécies, que têm sido amplamente estudadas do ponto de vista evolutivo e genético por nosso grupo de pesquisas. Aqui são apresentados os principais resultados sobre filogenia e estrutura populacional.
Palavras-chave: *Passiflora*, evolução, taxonomia.

ABSTRACT: (Evolutionary history of species of *Passiflora* L. occurring in Rio Grande do Sul: genetics, population structure and molecular phylogeny). *Passiflora* L. is the largest genus in Passifloraceae family, presents preferentially Neotropical distribution and nowadays is split in four subgenera. Nineteen species are described to Rio Grande do Sul that are deeply studied by our research group about evolutionary relationships and genetic aspects. Here we present the main results on phylogeny and population structure.
Key words: *Passiflora*, evolution, taxonomy.

INTRODUÇÃO

O gênero *Passiflora* L. é o maior representante da família Passifloraceae em número de espécies e se caracteriza por uma ampla variedade de formas morfológicas. Atualmente, são descritas mais de 530 espécies e aproximadamente 400 híbridos produzidos artificialmente (Ulmer & MacDougal 2004). A distribuição geográfica deste gênero ocorre entre os trópicos de Capricórnio e Câncer, estando o Rio Grande do Sul localizado no extremo sul desta distribuição. Na América do Sul, podem ser encontrados mais de 90% das espécies do gênero, sendo a maior diversidade observada na região Andina (Deginani 2001). À medida que a distribuição avança para o sul e para o norte desta região, observa-se uma gradual diminuição do número de espécies encontradas.

A taxonomia do gênero *Passiflora* é bastante complexa. Em 1938, E. P. Killip publicou uma complexa proposição de classificação infragenérica para *Passiflora*, dividindo o grupo em 22 subgêneros, compostos por várias seções e séries. Escobar (1989) adicionou mais um subgênero a esta classificação.

Como alternativa para estes 23 subgêneros (Killip 1938, Escobar 1989), Feuillet & MacDougal (2003) sugeriram o agrupamento das espécies de *Passiflora* em apenas quatro subgêneros: *Astrophea* (DC.) Mast., *Deidamioides* (Harms) Killip, *Decaloba* (DC.) Rchb. e *Passiflora* L. Estas proposições são baseadas, exclusivamente em caracteres morfológicos e ecológicos. Trabalhos recentes de sistemática filogenética, utilizando marcadores moleculares, corroboraram total ou parcialmente a nova classificação infragenérica do gênero (Muschner *et al.* 2003, Yockteng & Nadot 2004, Muschner 2005, Hansen *et al.* 2006, 2007, Zamberlan 2007). Yockteng & Nadot (2004) reconheceram os quatro subgêneros propostos e sugeriram a manutenção dos subgêneros *Polyanthea*, *Dysosmia* e *Tetrapathea* de Killip (1938). Três dos subgêneros propostos por Feuillet & MacDougal (2003) são fortemente sustentados nas diversas análises realizadas por Muschner *et al.* (2003), Muschner (2005) e Zamberlan (2007): *Passiflora*, *Decaloba* e *Astrophea*. Nos trabalhos de Hansen *et al.* (2006, 2007), é aceito como válido o subgênero *Deidamioides*, embora este tenha se apresentado polifilético em todas as análises, inclusive nas de outros autores (Muschner *et al.* 2003, Yockteng & Nadot 2004, Muschner 2005, Zamberlan 2007).

As espécies encontradas até o momento no Rio Grande do Sul pertencem a dois subgêneros, *Passiflora* e *Decaloba*, sendo estes os de distribuição geográfica mais ampla e os mais numerosos do gênero (Ulmer & MacDougal 2004).

De acordo com Cervi (2006), foram descritas para o Brasil 140 espécies de *Passiflora*. A revisão mais recente publicada sobre a ocorrência de espécies de *Passiflora* no Rio Grande do Sul é de Mondin (2001), que relata 14 espécies nativas e uma subespontânea. Milward-de-Azevedo (2008) realizou a revisão taxonômica das espécies do subgênero *Decaloba* para o Brasil e reconheceu outras três espécies para o estado, sendo duas delas novas para a ciência, todas na região da Serra do Sudeste. Mäder *et al.* (2009) relatam a ocorrência de *Passiflora urnifolia* Rusby. (subgênero *Decaloba*), na região noroeste do

1. Laboratório de Evolução Molecular, Departamento de Genética, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). Cx. Postal 15053, CEP 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
E-mail: loreta.freitas@ufrgs.br

estado, e de *P. urubiciensis* Cervi (subgênero *Passiflora*), na região de Morro Reuter, elevando para 19 o número de espécies nativas do estado.

Todas estas espécies vêm sendo estudadas do ponto de vista genético e evolutivo no Laboratório de Evolução Molecular da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, sendo a maior parte dos resultados publicados ou disponíveis em teses e dissertações aprovadas pela Universidade. O objetivo desta revisão é sumarizar os resultados obtidos até agora nesses estudos e contribuir para o entendimento dos aspectos evolutivos que envolvem estas espécies.

FILOGENIA MOLECULAR

O primeiro estudo de filogenia molecular desenvolvido para o gênero *Passiflora* foi de Muschner *et al.* (2003) (Fig. 1). Neste estudo, os autores avaliaram três marcadores moleculares em 61 espécies do gênero e encontraram sustentação para a nova proposição taxonômica do gênero, que passava a contar com apenas quatro subgêneros (Feuillet & MacDugal 2003) e não mais com os 22 ou 23 propostos por Killip (1938) e Escobar (1984), respectivamente. Entre as 61 espécies estudadas por Muschner *et al* (2003), doze eram de ocorrência no estado. Neste estudo, o subgênero *Deidamioides* aparece polifilético, mas como sua amostragem foi menos representativa que a dos demais, os autores não sugeriram sua divisão. As relações evolutivas que emergem desta análise em relação às espécies de ocorrência no estado indicam que *P. actinia* Hook. e *P. elegans* Mast. são espécies muito próximas geneticamente, embora de acordo com a classificação taxonômica de Killip (1938) pertençam a sessões diferentes do subgênero *Passiflora*. Já *P. caerulea* L. e *P. tenuifila* Killip são espécies irmãs na filogenia molecular e pertencem à mesma sessão taxonômica. Estas quatro espécies fazem parte de um único clado na filogenia e, de acordo com a classificação de MacDougal & Feuillet (2004), pertencem a uma mesma Supersessão (*Stipulata*). Neste mesmo clado, podem ser encontradas, ainda, as espécies *P. amethystina* Mikan, *P. eicheriana* Mast. e *P. urubiciensis*, que são mais próximas evolutivamente de outras espécies que não ocorrem no Rio Grande do Sul. Na classificação proposta por Killip (1938), todas estas espécies pertenciam à série *Lobatae*, mas *P. elegans*, *P. eichleriana* e *P. urubiciensis* não foram recombinadas por MacDougal & Feuillet (2004). No caso das espécies do subgênero *Decaloba*, as espécies de ocorrência no estado fazem parte de um mesmo grande clado, tendo *P. morifolia* Mast. como a espécie irmã deste, embora não sejam reproduzidas as relações taxonômicas propostas por Killip (1938) ou por MacDougal & Feuillet (2004).

A partir deste estudo, outros foram publicados relatando as relações evolutivas do gênero a partir de marcadores moleculares. No artigo de Yockteng & Nadot (2004), oito espécies de ocorrência no Rio Grande do Sul foram incluídas mas, da mesma forma que os resultados destas autoras não reproduziram a proposição taxonômica de Feuillet & MacDougal (2003), as relações evolutivas envolvendo estas espécies não foram as mesmas obtidas por Muschner *et al.* (2003). Uma explicação plausível para estas divergências pode ser devida ao fato da predominância de espécies de origem norte-andina no trabalho destas autoras e o reduzido número de espécies brasileiras em relação ao trabalho de Muscher *et al.* (2003). O trabalho de Hansen *et al.* (2006) também incluiu um conjunto de doze espécies de ocorrência no Rio Grande do Sul, diferente daquele analisado por Yockteng & Nadot (2004), tendo obtido as mesmas relações filogenéticas que Muschner *et al.* (2003), quando as mesmas espécies foram estudadas, embora os marcadores genéticos tenham sido diferentes nos dois trabalhos. Aqui também foi reproduzida a divisão em quatro subgêneros como proposto por Feuillet & MacDougall (2003).

A filogenia obtida por Muschner (2005), usando 151 espécies do gênero e oito regiões de DNA dos três genomas vegetais, pela primeira vez incluiu todas as espécies descritas para o estado do Rio Grande do Sul, com exceção de *P. cervii* e *P. transversallis* (espécies novas descritas por Milward-de-Azevedo 2008). Os resultados obtidos por Muschner (2005) reproduziram aqueles já encontrados anteriormente para as espécies estudadas por ela em 2003. Nesta filogenia, destacam-se as relações de proximidade entre *P. actinia* e *P. elegans* e *P. caerulea* e *P. tenuifila,* do subgênero *Passiflora*, já observadas anteriormente, e entre *P. leptoclada* Harms. e *P. misera* Kunth. No caso destas duas últimas, pertencentes ao subgênero *Decaloba,* a distância genética observada no conjunto total de marcadores estudados é bastante pequena e, quando se analisa a taxonomia proposta, verifica-se que ambas pertencem às mesmas Sessão e Série (Killip 1938), sendo diferenciadas basicamente pela pilosidade presente no ovário de *P. leptoclada.* Aqui, com a inclusão de outras espécies do subgênero, *P. morifolia* deixou de ser o grupo irmão das demais espécies.

Zamberlan (2007) conduziu um estudo filogenético envolvendo 121 espécies de *Passiflora*, incluindo 16 espécies de ocorrência no Rio Grande do Sul, com a análise de um dos marcadores usados por Muschner *et al.* (2003) e outro usado por Hansen *et al.* (2006), de forma a comparar os dois trabalhos com um mesmo conjunto de espécies. Os resultados obtidos por esta autora permitiram um maior detalhamento nas relações evolutivas internas, inerentes a cada um dos quatro subgêneros. Para as espécies do Rio Grande do Sul, como era esperado, foram replicadas as mesmas posições filogenéticas, mas neste estudo os marcadores usados não foram capazes de diferenciar as espécies *P. misera* e *P. leptoclada*. Com este maior detalhamento das relações evolutivas infra-subgenéricas, pode-se observar que as espécies que colonizaram o Rio Grande do Sul não apresentam um padrão único de diversificação. Em alguns casos, como o de *P. misera* e *P. tricuspis*, que pertencem à Sessão *Decaloba* do subgênero *Decaloba*, mas estão posicionadas em séries diferentes (MacDougal & Feillet 2004), observa-se que as espécies irmãs apresentam distribuição

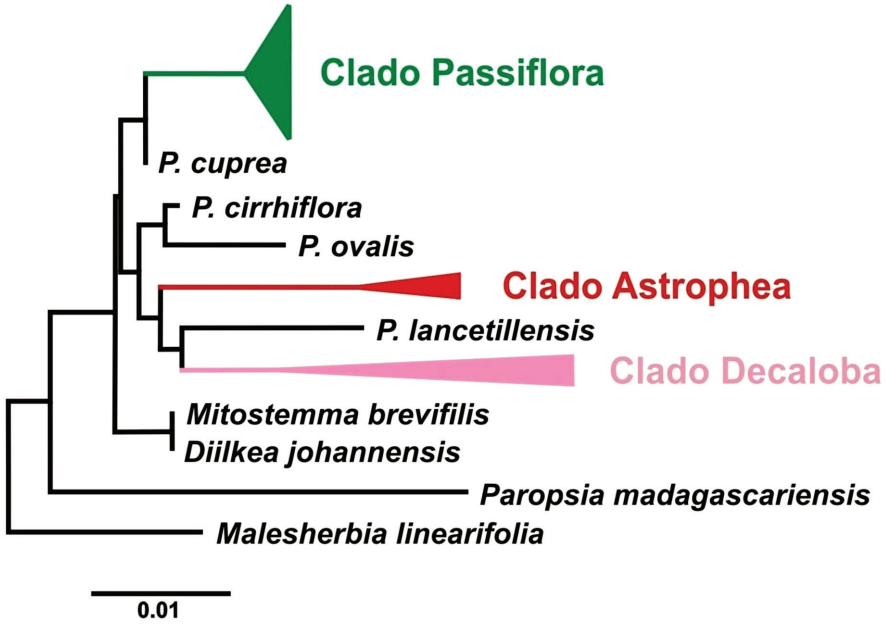

Figura 1. Árvore de *Máxima Verossimilhança* para os marcadores nucleares e plastidiais, destacando três subgêneros de *Passiflora* L. e relação deste gênero com os grupos externos. A escala indica a distância evolutiva. (adaptado de Muschner *et al.* 2003).

geográfica compartilhada, pelo menos em parte. Já em outros, como por exemplo *P. capsularis* L., as espécies irmãs não compartilham a mesma distribuição geográfica. Aqui novamente chama a atenção o caso de *P. actinia* e *P. elegans*, cuja distribuição geográfica é parapátrica, que apresentaram a menor distância evolutiva entre as espécies analisadas, à exceção de *P. misera* e *P. leptoclada* que nesta análise foram idênticas.

Muschner (2005) realizou um estudo envolvendo taxas evolutivas e tempo de diversificação para as espécies de *Passiflora*. A separação do gênero *Passiflora* de outros da família parece ter ocorrido há 44 milhões de anos atrás (Mya), tendo os eventos de diversificação iniciado há 42 Mya. Os subgêneros *Decaloba* e *Passiflora*, que apresentam representantes no Rio Grande do Sul, iniciaram seus eventos de especiação há 35 e 30 milhoes de anos, respectivamente, podendo-se observar um segundo evento de diversificação há 24 milhoes de anos, no subgênero *Passiflora*, que permitiu sua estruturação em quatro clados internos maiores. Estes resultados estão de acordo com o fato da origem do gênero ter ocorrido nos Andes e sua diversificação pode estar associada aos padrões de migração e especiação da flora Neotropical influenciados pelo Quaternário, como proposto por Rull (2008) para outras espécies. Com relação ao clado interno do subgênero *Passiflora,* onde se posicionam as espécies que apresentam distribuição geográfica atingindo o limite sul da distribuição do gênero (no caso, o Rio Grande do Sul e mesmo o território Uruguaio e parte do sul da Argentina), este foi o penúltimo grupo a diversificar. Outro achado importante neste estudo foi o fato que as espécies do subgênero *Passiflora* parecem ter sofrido um padrão de radiação mais acelerado que aquelas de *Decaloba*.

O nosso grupo de pesquisa vem desenvolvendo, atualmente, estudos que visam identificar os estados ancestrais de diversos caracteres não moleculares através das filogenias. Para isto, um mesmo conjunto de espécies (incluindo 16 descritas para o Rio Grande do Sul) foi estudado quanto à variabilidade em determinados caracteres e para os marcadores moleculares. Aqui foram escolhidos quatro marcadores plastidiais que apresentaram sinal filogenético robusto e foram capazes de diferenciar todas as espécies. Até o momento, já foram analisadas características como conteúdo de DNA, nível de ploidia e número cromossômico, agentes polinizadores e tamanho médio das flores. Diversos outros estudos que analisaram estes caracteres indicaram que eles são informativos evolutivamente, pelo menos, em nível de subgênero. O padrão que emerge desta abordagem é concordante com aquele obtido na datação do gênero, estando os caracteres mais basais presentes, em sua maioria, no subgênero *Decaloba*, enquanto que os mais derivados estão nas espécies do subgênero *Passiflora*.

PADRÕES FILOGEOGRÁFICOS

Os estudos filogeográficos buscam evidências sobre a história da divergência entre populações, examinando as relações genealógicas das sequências dentro de um contexto geográfico. O objetivo da filogeografia é desvendar os processos atuais e históricos que influenciaram a variação genética observada atualmente nas populações (Avise 2000).

Neste tipo de estudo, são utilizados marcadores moleculares que apresentam variabilidade em nível individual e, quando o objetivo é estudar os padrões filogeográficos

que governaram a distribuição de uma espécie, ambientes representando toda a área de distribuição geográfica que ela ocupa devem ser amostrados.

Por outro lado, estas metodologias de análise podem ser usadas para avaliar os padrões de relacionamento das populações em áreas definidas da distribuição. Desta forma, um estudo populacional foi conduzido comparando as espécies *P. caerulea* e *P. tenuifila* ao longo de toda sua distribuição no estado (Mega 2002). O objetivo deste estudo foi comparar a variabilidade morfológica e genética encontrada em cada uma destas espécies, associando-a as diferentes regiões fitofisionômicas de sua ocorrência. O autor encontrou diferenças marcantes entre as duas espécies no que se refere ao tamanho de suas populações, suas distribuições geográficas e associação com condições climáticas e edáficas. Aparentemente, as populações de *P. tenuifila* são menores e a espécie ocorre preferencialmente em locais onde as condições climáticas são mais estáveis, quando comparada com *P. caerulea*. Quanto à variabilidade genética observada, ambas as espécies parecem seguir o modelo de ilhas na estruturação se suas populações.

Longo (2003) realizou um extenso estudo sobre a variabilidade genética e a dinâmica populacional de *P. misera*, comparando exemplares coletados no sul do Brasil, inclusive Rio Grande do Sul, que são diplóides, com outros coletados em estados da Região Nordeste, que são hexaplóides. Nos exemplares que ocorrem aqui no estado, observou-se baixa variabilidade genética e populações estruturadas. A distância genética observada entre os citotipos diplóide e hexaplóide é equivalente à distância genética entre os indivíduos *P. misera* diplóides e a espécie *P. organensis* Gardn. usada para comparação, o que fez a autora sugerir a existência de eventos de alopoliploidia na formação deste citotipo.

Mäder (2005) analisou a variabilidade genética intra-específica de onze espécies do gênero *Passiflora*, entre elas sete ocorrentes no Rio Grande do Sul, ao longo de suas distribuições geográficas, numa tentativa de identificar padrões de estruturação populacional que pudessem ser associados à região geográfica de ocorrência. Para *P. capsularis*, o autor identificou a separação das linhagens evolutivas que ocorrem no Rio Grande do Sul e seu relacionamento evolutivo mais próximo das encontradas no estado do Paraná. Esta espécie, ao longo de toda sua distribuição apresentou um padrão de estruturação das linhagens em forma de gradiente norte-sul de distribuição. Já para *P. organensis,* o autor encontrou um padrão bem diferenciado para as linhagens evolutivas que ocorrem na Região Sul do Brasil em relação às demais, sendo que nesta região as linhagens encontram-se estruturadas num gradiente norte-sul e as do Rio Grande do Sul são as mais diferenciadas neste grupo. Um padrão interessante emergiu da análise de *P. urnifolia*, onde as linhagens evolutivas encontradas para indivíduos do Rio Grande do Sul foram comuns àquelas dos indivíduos desta espécie coletados em Minas Gerais, sendo totalmente diferenciadas daquelas do restante da distribuição da espécie. Neste caso, não existem dúvidas sobre a identificação taxonômica dos indivíduos (Armando C. Cervi, comunicação pessoal) e os marcadores filogenéticos que diferenciam espécies foram testados corroborando estas conclusões. Para as demais espécies do estado não foram encontrados padrões filogeográficos claros.

Lorenz-Lemke *et al.* (2005) realizaram um estudo filogeográfico com *P. actinia* e *P. elegans*, envolvendo amostragem de toda a distribuição geográfica das duas espécies. O motivador deste estudo foram os resultados de similaridade genética e ecológica observada entre elas e sua distribuição parapátrica. Neste estudo os autores concluíram que a variabilidade genética encontrada em *P. actinia* está estrutura ao longo de um gradiente norte--sul de sua distribuição. Esta espécie é característica de Mata Atlântica e tem como limite sul de sua distribuição a porção nordeste do Rio Grande do Sul. Já *P. elegans*, uma espécie típica de matas de galeria do interior do estado, tem como limite norte de sua distribuição a área limítrofe à distribuição de *P. actinia*. O padrão filogeográfico encontrado para esta espécie sugere ocorrência de um forte efeito de gargalo, seguido de expansão recente e para as duas espécies pode-se associar suas histórias evolutivas a eventos do Quaternário. As linhagens evolutivas presentes em *P. elegans* foram derivadas a partir de linhagens de *P. actinia* encontradas nos indivíduos coletados nas populações do Rio Grande do Sul. A ocorrência de um híbrido natural entre as duas espécies, na zona de maior proximidade geográfica entre suas distribuições reforça a similaridade evolutiva entre elas (Fig. 2).

Passiflora alata Curtis, embora sendo uma espécie subespontânea no Rio Grande do Sul (Mondin 2001), foi estudada em detalhes por Koehler-Santos *et al.* (2006a,b). Nestes estudos, observa-se que de todas as províncias geomorfológicas descritas por Teixeira *et al.* (1986), *P. alata* só não foi ainda encontrada na Campanha. Estes autores acompanharam o avanço da colonização por *P. alata* durante quatro anos e analisaram um total de 224 indivíduos da espécie coletados no estado, além de 66 outros provenientes do restante da distribuição da espécie onde ela é nativa. Os resultados morfológicos e ecológicos deste estudo indicaram que não existem diferenças significativas na dinâmica de polinização, floração e frutificação da espécie na comparação dos indivíduos pertencentes à área de ocorrência subespontânea e da área de ocorrência natural. Entre os indivíduos dentro de cada área, observa-se uma pequena variação entre os pontos de coleta, mas esta também não é estatisticamente significativa. No estado do Rio Grande do Sul, verifica-se o avanço de *P. alata* em regiões impactadas pela ação humana e encontramos que a dispersão das sementes está sendo feita por, pelo menos, uma espécie de marsupial e outra de pequenos roedores, comuns no estado e de alta frequência nos campos e beiras de estrada. Nos diversos pontos onde *P. alata* foi encontrada, não foi observada a ocorrência em simpatria com outras espécies do gênero aqui no estado. Os resultados por nós obtidos não permitem inferir que esta espécie possa

estar deslocando outras de ocorrência nativa, uma vez que os ambientes observados já estavam impactados pela ação do homem (o que poderia ter sido a causa inicial do desaparecimento das demais espécies). Os resultados obtidos indicaram claramente que *P. alata* está se reproduzindo e dispersando de forma independente do cultivo pelo homem e colonizando todo o território do estado. A avaliação da variabilidade molecular nesta espécie, tendo sido considerados indivíduos dispersos em toda a área de ocorrência, subespontânea e natural, indicou uma alta variabilidade genética na espécie, que é comum a todas as localidades analisadas. Isto indica que foram múltiplas introduções que trouxeram a espécie para o estado (Fig. 3). Não houve um agrupamento preferencial entre as linhagens evolutivas encontradas, não existindo associação com a distribuição geográfica, o que sugere amplo fluxo gênico entre as diferentes populações analisadas, tanto no estado quanto nas regiões de ocorrência natural da espécie. Algumas linhagens evolutivas presentes no estado são compartilhadas com outras localidades, especialmente dos estados de São Paulo e Santa Catarina, sugerindo que possam ter sido introduzidas a partir de lá. Dentro da amostragem de localidades de distribuição natural da espécie, observou-se o agrupamento preferencial de linhagens de ocorrência na Bahia, Minas Gerais e Espírito Santo, formando gradiente norte-sul de distribuição.

Magnus (2008) realizou um estudo comparativo entre quatro espécies do gênero *Passiflora*, sendo duas delas pertencentes ao subgênero *Decaloba* e outras duas a *Passiflora*. A autora analisou as sequências de dois marcadores moleculares, um nuclear e outro plastidial, em indivíduos de populações encontradas em todas as regiões fitoecológicas do estado propostas por Teixeira *et al.* (1986). Os resultados obtidos pela autora indicaram não haver estruturação populacional que possa ser correlacionadas às regiões fitoecológicas. Além disso, foi encontrada, também, uma diferença significativa entre os subgêneros em relação ao grau de variabilidade genética encontrado, sendo esta bastante mais elevada nas espécies de *Passiflora* que nas de *Decaloba*, quando o marcador nuclear é considerado.

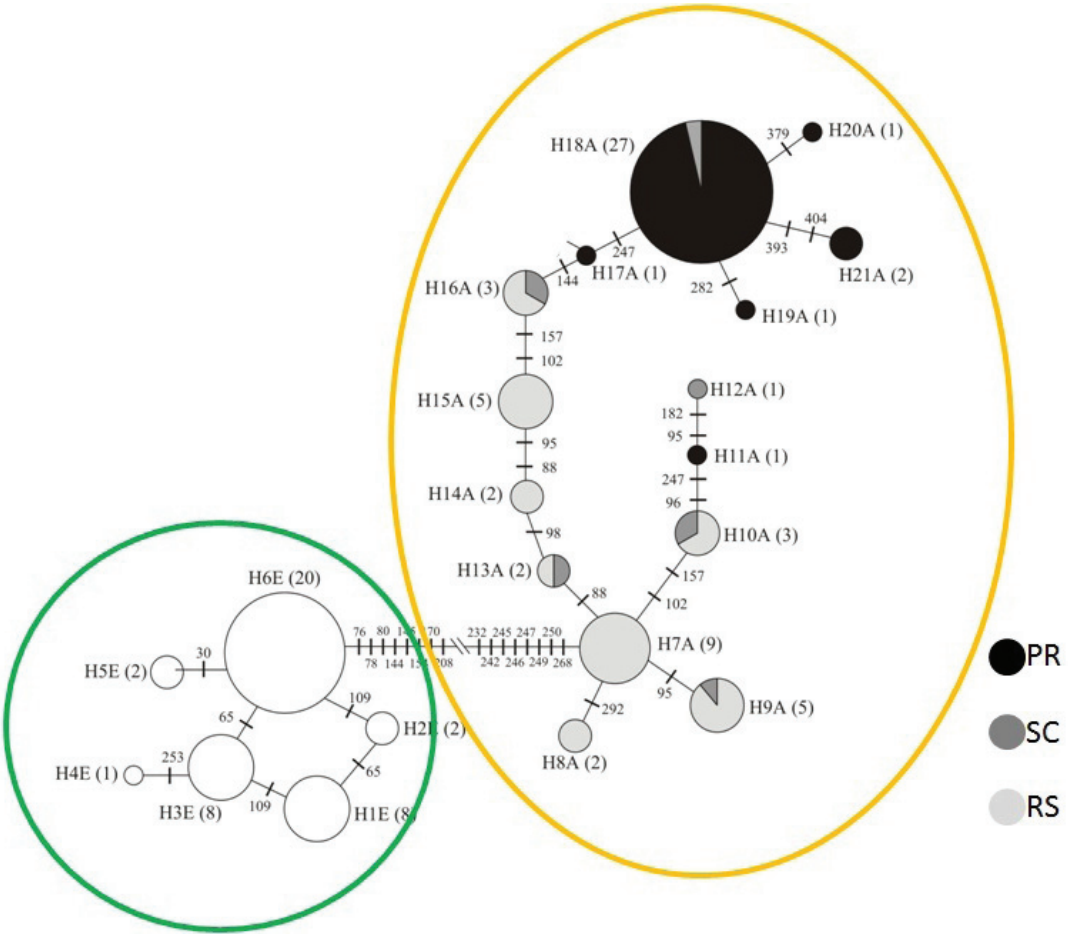

Figura 2. Rede de haplótipos obtida pelo método de neighbor joining network para as espécies *P. actinia* (destaque em laranja) e *P. elegans* (destaque em verde) indicando o relacionamento evolutivo entre elas e entre as diferentes populações de cada uma. Os círculos representam os haplótipos (H) e seu diâmetro corresponde à frequência em cada espécie (A ou E, respectivamente para *P. actinia* e *P. elegans*). As barras diagonais representam as mutações e os números entre parênteses o número de indivíduos com cada haplótipo. As cores na legenda da figura correspondem aos estados brasileiros onde as plantas foram coletadas (adaptado de Lorenz-Lemke *et al.* 2005).

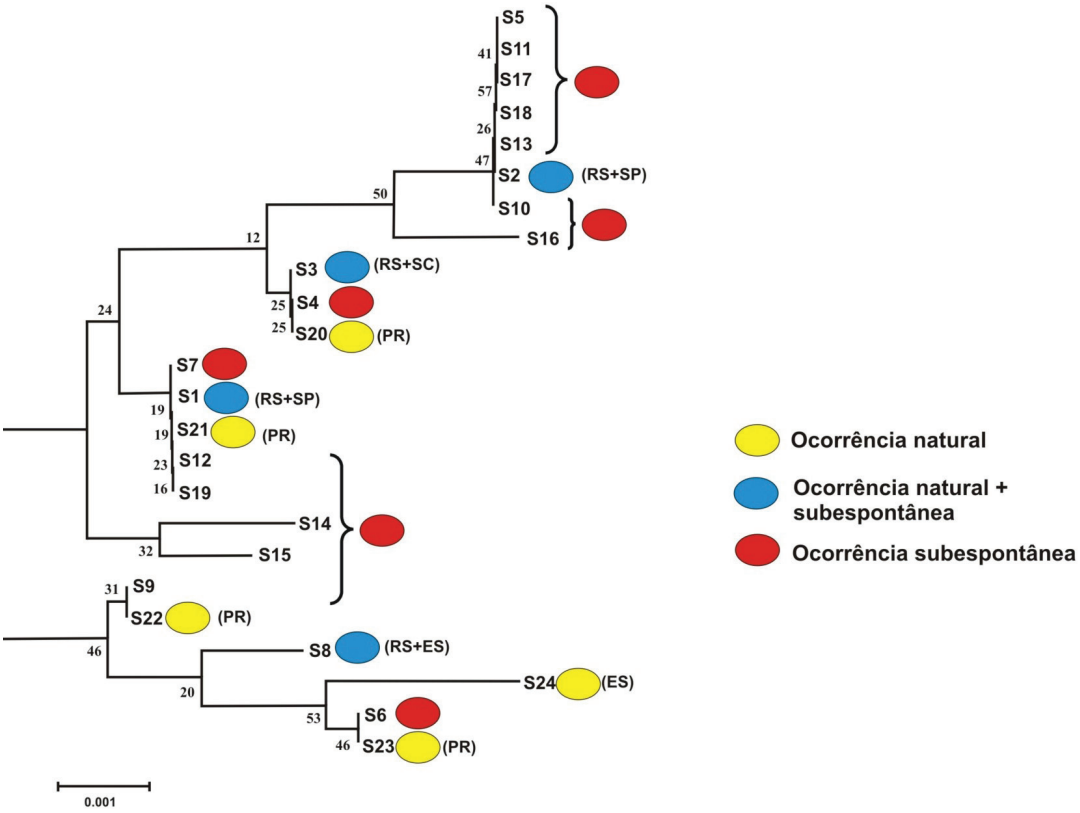

Figura 3. Relacionamento evolutivo obtido a partir dos tipos de sequência de ITS (S1-S24), destacando a proximidade entre sequências de indivíduos provenientes de diferentes pontos da distribuição geográfica de *Passiflora alata* (de acordo com as cores da legenda). Os estados brasileiros onde as plantas foram coletadas encontram-se marcados entre parênteses. Valores sobre os ramos indicam os suportes de bootstrap (adaptado de Koehler-Santos *et al.* 2006)

HERANÇA ORGANELAR

Lorenz-Lemke *et al.* (2005) encontraram um híbrido natural entre as espécies *P. actinia* e *P. elegans*, na região de maior proximidade entre os limites de distribuição das duas espécies. Os resultados da análise dos marcadores moleculares deste indivíduo sugeriram que a herança plastidial nestas espécies seria paterna. Tal fato já havia sido proposto por Harris & Ingram (1991) para *P. edulis* Sims.

Na sequência deste trabalho, foi proposto um experimento baseado em cruzamentos interespecíficos e caracterização molecular das plantas parentais e híbridas descendentes (Muschner *et al.* 2006). Desta forma, ficou comprovada a herança paterna do cloroplasto em espécies do subgênero *Passiflora*, enquanto que esta é materna nas espécies do subgênero *Decaloba*. Já a herança mitocondrial é materna em ambos os subgêneros.

AGRADECIMENTOS

Os resultados obtidos pelo Laboratório de Evolução Molecular (Departamento de Genética, UFRGS) foram financiados com recursos da FINEP, CNPq, FAPERGS e Propesq-UFRGS e os estudantes receberam bolsas do PROTAX, CNPq, CAPES, FAPERGS e Propesq-UFRGS, aos quais agradeço. Agradeço aos colaboradores e co-autores dos artigos, especialmente a todos os estudantes que passaram pelo LEM nos mais diferentes níveis e estágios de sua formação acadêmica e executaram os projetos, ao Dr. Marcelo C. Dornelas (UNICAMP) e ao Dr. Armando C. Cervi (UFPR), pelas valiosas amostras, por repartirem seus conhecimentos sobre as espécies e por compartilharem a paixão pelas passifloras.

REFERÊNCIAS

AVISE, J.C. 2000. *Phylogeography: The history and formation of species*. London: Harvard University Press. 447 p.

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

DEGINANI, N.B. 2001. Las especies argentinas del género *Passiflora* (Passifloraceae). *Darwiniana, 39:* 43-129.

ESCOBAR, L.K. 1989. A new subgenus and five new species in *Passiflora* (Passifloraceae) from South America. *Annals of Missouri Botanical Garden, 76:* 877-885.

FEUILLET, C. & MACDOUGAL, J.M. 2003. A new infrageneric classification of *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Passiflora, 14:* 34-38

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

HANSEN, A.K., ESCOBAR, L.K., GILBERT, L.E. & JANSEN, R.K. 2007. Paternal, maternal, and biparental inheritance of the chloroplast genome in *Passiflora* (Passifloraceae): implications for phylogenetic studies. *American Journal of Botany, 94:* 42-46.

HARRIS, S.A. & INGRAM, R. 1991. Chloroplast DNA and biosystematics: the effects of intraspecific diversity and plastid transmission. *Taxon, 40:* 393-412.

KILLIP, E.P. 1938. The American species of Passiforaceae. *Publication of Field Museum of Natural History, Botanical Series, 19:* 1-613.

KOEHLER-SANTOS, P.; LORENZ-LEMKE, A.P.; SALZANO, F.M. & FREITAS, L.B. 2006a. Ecological-evolutionary relationships in *Passiflora alata* from Rio Grande do Sul, Brazil. *Brazilian Journal of Biology, 66:* 809-816.

KOEHLER-SANTOS, P.; LORENZ-LEMKE, A.P.; MUSCHNER, V.C.; BONATTO, S.L.; SALZANO, F.M. & FREITAS, L.B. 2006b. Molecular genetic variation in *Passiflora alata* (Passifloraceae), an invasive species in southern Brazil. *Biological Journal of Linnean Society of London, 88:* 611-630.

LONGO, D. 2003. Especiação em *Passiflora misera* HBK (Passifloraceae). Dissertação de Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 75 p.

LORENZ-LEMKE, A.P.; MUSCHNER, V.C.; BONATTO, S.L.; CERVI, A.C.; SALZANO, F.M. & FREITAS, L.B. 2005. Phylogeographic inferences concerning evolution of Brazilian *Passiflora actinia* and *P. elegans* (Passifloraceae) based on ITS (nr DNA) variation. *Annals of Botany, 95:* 799–806.

MACDOUGAL, J.M. & FEUILLET, C. 2004. Systematics. In: ULMER, T. & MACDOUGAL, J.M. (ed.), *Passiflora: passionflowers of the world.* Portland Oregon: Timber Press. p. 27-31.

MÄDER, G. 2005. Caracterização populacional de onze espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae) através do marcador molecular ITS. Dissertação de Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 67 p.

MÄDER, G.; LORENZ-LEMKE, A.P.; CERVI, A.C., FREITAS, L.B. 2009. Novas ocorrências e distribuição do gênero *Passiflora* L. no Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Biociências, 7*(4): 364-367.

MAGNUS, T. 2008. Filogeografia comparada e análise da diversidade genética de quatro espécies de *Passiflora* L. (Passifloraceae). Dissertação de Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 48 p.

MEGA, N.O. 2002. Evolução e ecologia de duas espécies de maracujás nativos do Rio Grande do Sul: *Passiflora caerulea e P. tenuifila* (Passifloraceae). Dissertação de Bacharelado em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. 69 p.

MILWARD-DE-AZEVEDO, M.A. 2007. Revisão de *Passiflora* L. subg. *Decaloba* (DC.) Rchb. no Brasil. Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Universidade Federal do Rio De Janeiro. 255 p.

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

MONDIN, C. 2001. *Passiflora organensis* Gardner (Passifloraceae), primeira citação para o Rio Grande do Sul. *Pesquisas Botânica, 51:* 147-150.

MUSCHNER, V.C. 2005. Filogenia molecular, taxas evolutivas, tempo de divergência e herança organelar em *Passiflora* L. (Passifloraceae). Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 162 p.

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

MUSCHNER, V.C.; LORENZ-LEMKE, A.P.; VECCHIA, M., BONATTO, S.L.; SALZANO, F.M. & FREITAS, L.B. 2006. Differential organellar inheritance in *Passiflora*'s (Passifloraceae) subgenera. *Genetica, 128:* 449-453.

RULL, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Terciary-Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology, 17:* 2722-2729.

TEIXEIRA, M.B.; COURA NETO, A.B.; PASTORE, U. & RANGEL FILHO, L.R. 1986 Vegetação, pp. 541-620. *In*: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (ed.) *Levantamento de recursos naturais*. Rio de Janeiro: IBGE.

ULMER, T. & MACDOUGAL, J.M. 2004. *Passiflora:* passionflowers of the world. Portland Oregon: Timber Press. 430 p.

YOCKTENG, R. & NADOT, S. 2004. Phylogenetic relationships among *Passiflora* species based on the glutamine synthase nuclear gene expressed in chloroplast (*ncpGS*). *Molecular Phylogenetics and Evolution, 31:* 379-396.

ZAMBERLAN, P.M. 2007. Filogenia de Passiflora L. (Passifloraceae): questões infra-subgenéricas. Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Biologia Molecular, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 105 p.