



**HAL**  
open science

# Diversité, écologie et distribution des espèces de la série Laurifoliae du genre *Passiflora*

Maxime Rome

► **To cite this version:**

Maxime Rome. Diversité, écologie et distribution des espèces de la série Laurifoliae du genre *Passiflora*. Ecologie, Environnement. Université Grenoble Alpes [2020-..], 2021. Français. NNT : 2021GRALV023 . tel-03674745

**HAL Id: tel-03674745**

**<https://theses.hal.science/tel-03674745>**

Submitted on 21 May 2022

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## THÈSE

Pour obtenir le grade de

### DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ GRENOBLE ALPES

Spécialité : Biodiversité-Ecologie-Environnement

Arrêté ministériel : 25 mai 2016

Présentée par

**Maxime ROME**

Thèse dirigée par **François MUNOZ**, Professeur, Université Grenoble Alpes

préparée au sein du **Laboratoire Laboratoire d'ECologie Alpine**  
dans **l'École Doctorale Chimie et Sciences du Vivant**

### **Diversité, écologie et distribution des espèces de la série Laurifoliae du genre Passiflora**

### **Diversity, ecology and distribution of species of the Laurifoliae series in the genus Passiflora**

Thèse soutenue publiquement le **28 mai 2021**,  
devant le jury composé de :

**Madame SOPHIE NADOT**

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, UNIVERSITE PARIS-SACLAY,  
Rapporteure

**Monsieur PETE LOWRY**

DIRECTEUR DE RECHERCHE, MISSOURI BOTANICAL GARDEN,  
Rapporteur

**Madame ROXANA YOCKTENG BENALCAZAR**

CHARGE DE RECHERCHE, AGROSAVIA, Examinatrice

**Monsieur GEO COPPENS D'ECKENBRUGGE**

CHERCHEUR HDR, CIRAD, Co-directeur de thèse

**Monsieur FRANÇOIS MUNOZ**

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES,  
Directeur de thèse

**Monsieur JEROME MUNZINGER**

CHERCHEUR, IRD, Examineur

**Monsieur FRANÇOIS POMPANON**

PROFESSEUR DES UNIVERSITES, UNIVERSITE GRENOBLE ALPES,  
Président



## Remerciements

Ce travail de longue haleine, mené principalement en parallèle de mes activités professionnelles a été propice à de nombreuses rencontres qui ont façonné mon intérêt pour la botanique, m'ont fait grandir, m'ont aidé à avancer et atteindre mon but, d'un jour, défendre une thèse en botanique. Ainsi, je souhaiterais remercier celui qui m'a initié à la botanique et aidé durant ces longues années, Geo Coppens. Je remercie également ma famille, qui m'a toujours soutenu dans ce projet parfois compliqué, et notamment mes grands-pères Lucien Rome & Roger Himbert qui m'ont donné la passion des plantes. En espérant faire une liste exhaustive des compagnons de terrain, amis et rencontres professionnelles qui ont participé de près ou de loin à cette aventure, j'aimerais remercier Matthew Rees (RHS, Londres), qui a partagé avec moi deux missions de terrain (Equateur, Panama), Chloé Perez qui m'a suivi au Costa Rica et en Guyane Française, Christian Houel pour son aide également sur le terrain, Jean-Jacques Degranville, qui, depuis mes débuts en Guyane m'a soutenu et encouragé dans cette voie, Michel Boudrie pour son aide et sa bonne humeur dans la jungle de la Montagne d'Or, Eddy et Audrey, pour les bons moments passés en Guyane, Laurence Pascal, Laurent Legendre pour m'avoir permis de faire ce premier stage en Guyane Française qui a transformé ma vision de la botanique, François Munoz d'avoir accepté de se lancer dans ce projet fou de soutenance de thèse, l'Ecole Doctorale de Grenoble représentée par Guy Royal, Christelle Breton, Magalie Pourtier d'avoir cru en mon projet, la Société Linnéenne de Lyon pour leurs conseils et le financement d'une partie de ce projet, Rafaël Govaerts pour ses précieux conseils en nomenclature botanique, les collègues spécialistes qui ont relu mon travail et avec qui j'ai longuement échangé, Christian Feuillet (Smithsonian institute), John MacDougal (Missouri Botanical Garden), Ana Carolina Mezzonato (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro), Michaele Alvim Milward-de-Azevedo (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro), John Ocampo (International Center for Tropical Agriculture CIAT, Colombie), Boris Esquerre-Ibañez (Pérou), Harlan Svoboda (U.S. National Arboretum), les collègues des jardins botaniques et herbiers nationaux et internationaux que j'ai fortement sollicités durant ma thèse, David Scherberich et Frédéric Danet (Jardin Botanique de Lyon), Frédéric Pautz (Jardin Botanique de Nancy), Jim Solomon (Missouri Botanical Garden), Rebecca Hilgenhof (Kew Garden), Rosa Meneses (Herbario Nacional de Bolivia), Mireya Correia (Herbario Nacional de Panamá), Ingrid Lin (Smithsonian Institute), Véronique Andro et Marc Jeanson (MNHN), Isabel Larridon (Herbier de l'Universiteit Gent, Belgique), Hajo Esser (Botanischer Garten München-Nymphenburg, Allemagne), Marc Reynders (Jardin Botanique de Meise), Sylvia Mota de Oliveira (Naturalis Center), Katya Romoleroux et Daniela Cevallos (Herbario de la Universidad Pontificia de Quito, Equateur), les deux stagiaires qui ont travaillé sur mes données, Emmanuelle Dormia et Arthur Sanguet, Dephine Rioux (LECA) qui a réalisé les analyses en génétique (AFLP), les collègues botanistes et amateurs de passiflores, Andrew Adair (Australie), Luiz Otacio Adão Texeira (Brésil), Miguel Molinari (Vénézuéla), Reinaldo Aguilar (Costa Rica), Alexey Kirillov (Russie), ...Et enfin mes amis qui m'ont supporté dans cette aventure, Marco, Pierrick, Vincent, Ingrid, Célia, Val, Ju, Thib, Clem, Lolo, Camille, Jean Paul, Laura,....et enfin Serge, parti beaucoup trop tôt et à qui je dédie ce travail.

# **Diversité, écologie et distribution des espèces de *Passiflora* série *Laurifoliae* (Passifloraceae)**

*Diversity, ecology and distribution of species of the Passiflora series Laurifoliae (Passifloraceae)*

OOOO

**Mots clés :** taxonomie, biogéographie, génétique, morphométrie, Néotropiques, domestication.

*Keywords:* taxonomy, biogeography, genetics, morphometry, Neotropics, domestication.

## **Résumé**

Le genre *Passiflora* compte près de 600 espèces dont la majorité est répartie en Amérique Centrale et du Sud. La dernière classification propose cinq sous-genres, eux-mêmes divisés en supersections, sections et séries (Feuillet et MacDougal 2003 ; Krosnick et *al.*, 2009). Ces dernières montrent souvent une variation morphologique limitée autour d'un patron relativement bien défini. Une des plus homogènes est *Passiflora* série *Laurifoliae* (sous-genre *Passiflora*, Supersection *Laurifolia*), qui comprend une vingtaine d'espèces distribuées dans toute l'Amérique tropicale, surtout sous des conditions chaudes et humides. Elles sont appréciées pour leur fruit moyen, avec une pulpe douce comestible et plusieurs d'entre elles sont cultivées (Yockteng et *al.*, 2011). Leur surprenante homogénéité morphologique et, apparemment, écologique, rend leur distinction particulièrement ardue et pose question sur les mécanismes de spéciation au sein de la série. La thèse s'attache à réviser la taxonomie de ce groupe difficile, par une caractérisation morphologique, génétique et une étude de la distribution de ses espèces et de leur écologie. Il s'agit de combiner ces différentes approches afin de mieux appréhender le concept d'espèce dans ce groupe difficile. Au-delà de l'étude systématique d'un groupe particulièrement intéressant en termes de ressources génétiques fruitières, la thèse abordera la biogéographie et l'écologie de ces espèces en prenant en compte le climat et le sol, ainsi que leur phénologie dans un contexte de sympatrie, afin d'appréhender l'importance de ces facteurs dans l'évolution et le maintien de leur

diversité. Ainsi, les premiers résultats réduisent la série *Laurifoliae* à 15 espèces dont une majorité est largement distribuée à travers le continent sud-américain, contredisant la perception actuelle d'une mosaïque d'endémismes étroits. Malgré la grande homogénéité morphologique apparente du groupe sont identifiés trois grands types floraux ainsi que les critères discriminants les espèces. Les résultats génétiques sont congruents avec l'analyse morphologique, même si la diversité observée reste complexe, faite de combinaisons non étayées par des traits clairement spécifiques. Une synthèse taxonomique, avec une description, une planche photographique et des informations sur la distribution, l'écologie et l'ethnobotanique, est présentée pour chacune des espèces, et complétée d'une clé de détermination. Une étude de la biogéographie et de l'écologie, réalisée sur les sept espèces les mieux représentées dans notre échantillon, montre que les séparations géographiques et phénologiques entre espèces ne suffisent pas à expliquer le maintien global de cette diversité. Néanmoins, cette analyse permet de proposer des hypothèses quant à l'évolution et la diversification de ce groupe de plantes, en lien avec les événements géologiques qui ont affecté les néotropiques, notamment le soulèvement andin. Enfin, ce travail de thèse rappelle la nécessité d'une taxonomie intégrative, indispensable à la compréhension des écosystèmes néotropicaux.

### **Abstract**

Most of the ca. 600 *Passiflora* species are distributed in Central and South America. The last classification proposes five subgenera, themselves divided into supersections, sections and series (Feuillet et MacDougal, 2003; Krosnick et al., 2009). The latter often show limited morphological variation around a relatively well-defined pattern. *Passiflora* series *Laurifoliae* (subgenus *Passiflora*, supersection *Laurifolia*) is the most homogeneous one, with about 20 species distributed throughout tropical America, especially under hot and humid conditions. They are valued for their medium fruit, with an edible sweet pulp and several of them are cultivated (Yockteng et al., 2011). Their surprising morphological and ecological homogeneity makes their distinction particularly difficult and raises questions about the mechanisms of speciation within the series. The thesis therefore focuses on revising the taxonomy of this difficult group, through a morphological and genetic characterization and a study of the distribution of its species. The idea is to combine these different approaches to apprehend speciation in this difficult group. Beyond the systematic study of a particularly interesting group in terms of fruit genetic resources, the thesis

addresses the biogeography and ecology of these species by taking into account climate and soil, as well as their phenology in a context of sympatry, to understand the importance of these factors in the evolution of this diversity. Thus, the first results reduce series *Laurifoliae* to 15 species, most of which are widely distributed across the South American continent, contradicting the current perception of a mosaic of narrow endemisms. Despite the striking morphological homogeneity of the group, three main floral types are identified, as well as the diagnostic criteria to distinguish the species. The genetic results are congruent with the morphological analyses, although the observed diversity remains complex, made up of combinations not supported by clearly specific traits or genetic markers. A taxonomic synthesis, composed of a determination key with a description, a photographic plate and information on distribution, ecology and ethnobotany, is presented for each species. A study of biogeography and ecology, carried out on the seven best sampled species, shows that the geographical and phenological separations among them are not sufficient to explain their long-term stability. However, this analysis allows building hypotheses on the evolution and diversification of this group of plants. Finally, this thesis work recalls the need for an integrative taxonomy, essential for understanding neotropical ecosystems.

## Avant-propos - Nomina si nescis, perit et cognito rerum

Dans ma famille, nous nous rappelons tous de ce jour où, alors que nous étions à table, ma jeune cousine âgée de quelques années s'était écriée "Papa !!". Voyant son père, elle l'avait nommée. De cet acte suivirent de nombreux autres mots plus ou moins manqués (cela nécessite de l'apprentissage) pour désigner "Maman", "le chat", etc., mots qui d'année en année se complexifièrent, intégrant la notion de classement, pour finalement être capable, par exemple, de discerner ce qui se mange (de ce qui ne se mange pas), ce qui est sucré (de ce qui est salé), etc... Ainsi, se distinguent deux capacités : celle de nommer et celle de classer. A travers cet exemple, on perçoit facilement la nécessité que l'homme a, dans le rapport avec son environnement, à développer ces deux aptitudes qui font appel à "l'acquis". Ce rapport a évolué et évolue encore en lien avec nos connaissances et nos cultures. On comprend aisément que la faculté de différencier les espèces a constitué une condition indispensable à la survie des premiers hommes, tant pour repérer les espèces comestibles que pour éviter les plantes toxiques ou les animaux dangereux (Spichiger et *al.*, 2001).

La botanique vient du grec *botanikos*, qui concerne les plantes. Il s'agit de la science qui étudie les plantes. Comme le rappelle Françoise Brice (2011) dans *Les mots de la botanique*, "la botanique a historiquement donné naissance à de nombreuses disciplines spécialisées : morphologie, anatomie, biologie, physiologie, biochimie, pharmacologie, systématique et taxonomie. Si l'écologie, la palynologie et le génie génétique sont d'autres prolongement plus récents de cette science des plantes, les spécialistes qui se consacrent à ces nouvelles branches ne se considèrent pas botanistes. La particularité du travail des botanistes réside dans le fait de chercher à acquérir une vision globale de la plante et du règne végétal".

Dans cette science, les notions de nommer et classer s'apparentent respectivement à la taxonomie et à la systématique. La première consiste à nommer des organismes vivants suivant leur rang (classe, ordre, genre, espèce, ...) en s'appuyant sur le code international de nomenclature tandis que la seconde consiste en l'étude, la description et la classification des organismes vivants selon un système hiérarchisé en fonction de critères nombreux et divers : morphologiques, anatomiques, reproductifs, génétiques, ... Par leur lien avec notre exemple ci-dessus, on comprend l'importance de ces sciences et la notion de discipline fondamentale dont elles font partie. Conférer un nom aux entités vivantes leur permet d'exister et ainsi d'être examinées, étudiées, décrites et enfin classées. Linné (1736) résume cela par une citation d'Edward Coke : "Nomina si nescis, perit et cognito rerum" (Si tu ignores le nom des choses, tu en perds aussi la connaissance).

## Table des matières

Chapitre 1. Introduction générale au genre <i>Passiflora</i> (Rome et Coppens, 2018) .....	10
1.1 - Histoire botanique et classification.....	13
1.2 - Apport de la phylogénie moléculaire dans la compréhension du genre <i>Passiflora</i> .....	16
1.3 - Apport de la taxonomie numérique.....	21
1.4 - Discussion.....	23
Chapitre 2. Délimitation du sujet d'étude et objectifs.....	26
2.1 - Délimitation de <i>Passiflora</i> série <i>Laurifoliae</i> .....	27
2.1.1 - Création et construction taxonomique de la série <i>Laurifoliae</i> .....	28
2.1.2- Variation morphologique interspécifique au sein de la série <i>Laurifoliae</i> .....	33
2.1.3- Discussion.....	34
2.1.4 – Conclusion .....	35
2.2 - Objectifs et problématiques.....	36
Chapitre 3. Histoire botanique et analyse critique des espèces .....	38
3.1 - Un nouveau lectotype pour <i>Passiflora laurifolia</i> L. (Rome et Coppens, 2018) .....	39
3.2 - Des descriptions imprécises de <i>Passiflora riparia</i> Martius ex Masters ont conduit à des descriptions redondantes comme <i>P. emiliae</i> Sacco, <i>P. crenata</i> Feuillet & Cremers, <i>P. pergrandis</i> Holm-Nielsen & Lawesson et <i>P. fernandezii</i> Escobar (Rome & Coppens 2019).....	40
3.3 - Nouveaux éléments sur la distribution et la diversité de <i>Passiflora cerasina</i> Annonay & Feuillet (Rome et Coppens 2020).....	41
3.4 - Comparaison de la morphologie et de la distribution de <i>Passiflora acuminata</i> DC., <i>P. tolimana</i> Harms, <i>P. gleasoni</i> Killip, <i>P. metae</i> M. Bonilla, C. Aguirre & Caetano, et leur synonymisation (Rome et al. Article soumis en 2021).....	41
3.5 – Discussion générale sur les espèces de <i>Passiflora</i> séries <i>Laurifoliae</i> et hypothèses de recherche.....	41
Chapitre 4. Diversités morphologique et génétique dans <i>Passiflora</i> série <i>Laurifoliae</i> ( <i>Passifloraceae</i> ).....	43
4.1- Matériels et méthodes.....	48
4.1.1 – Collecte de données et matériel végétal.....	48
4.1.2 – Analyse morphologique.....	50
4.1.3 – Analyse des variables quantitatives .....	52
4.1.4 – Analyse de classification sur les variables qualitatives.....	52
4.1.5 – Analyse génétique et procédure AFLP .....	53
4.2 – Résultats .....	53

4.2.1 – Variation quantitative.....	53
4.2.2 – Analyse en composantes principales sur les traits quantitatifs végétatifs .....	56
4.2.3 – Catégorisation des variables quantitatives végétatives .....	57
4.2.4 – Sélection des variables qualitatives végétatives .....	59
4.2.5 – Composantes principales sur les traits floraux quantitatifs .....	60
4.2.6 – Catégorisation des traits quantitatifs floraux.....	61
4.2.7 – Sélection des variables florales qualitatives.....	64
4.2.8 - Observations sur les fruits.....	67
4.2.9 – Analyse de classification sur les marqueurs morphologiques qualitatifs et catégorisés .....	67
4.2.10 – Analyse de classification basée sur les marqueurs AFLP.....	70
4.3 – Discussion .....	73
4.3.1 – Diversité morphologique et classification interspécifique.....	73
4.3.2 – Le cas de <i>Passiflora nitida</i> : une structure morphologique et génétique forte, avec une composante géographique.....	76
4.3.3 - <i>Passiflora riparia</i> et les espèces associées .....	76
4.3.4 - Structure génétique observée chez <i>Passiflora laurifolia</i> .....	77
4.4 – Conclusion .....	78
Chapitre 5. Révision de <i>Passiflora</i> série <i>Laurifoliae</i> (sous-genre <i>Passiflora</i> ).....	79
5.1 – Matériels & méthodes.....	82
5.2 – Morphologie .....	82
5.3 - Traitement taxonomique .....	86
Chapitre 6. Biogéographie et écologie de <i>Passiflora</i> série <i>Laurifoliae</i> dans les Néotropiques.....	152
6.1- Matériel et méthodes .....	155
6.1.1- Données d'occurrences.....	155
6.1.2 - Variables environnementales.....	156
6.1.3 - Zones biogéographiques .....	157
6.1.4 - Méthodes et analyses .....	157
6.2 - Résultats .....	159
6.2.1 - Répartition des espèces et recouvrement géographique entre espèces .....	159
6.2.2 - L'influence de la biogéographie .....	160
6.2.3 - Analyse des niches et de leur chevauchement .....	161
6.2.5 - Variables environnementales influençant la distribution des espèces.....	165

6.2.6 - Phénologie des espèces .....	168
6.3 – Discussion .....	169
6.3.1 – Distribution géographique et biogéographie .....	169
6.3.2 - Différentiation écologique .....	171
6.3.3 – La différenciation phénologique peut-elle expliquer le maintien d'espèces en sympatrie ?	174
6.4 – Conclusion .....	175
Discussion générale .....	177
7.1 – Déterminants éco-évolutifs de la diversification du groupe .....	179
7.1.1 – Une diversification liée au sol et/ou au climat ? .....	179
7.1.2 – Rôle de la dispersion et de la vicariance .....	180
7.1.3 - Morphologie florale et interaction plante-pollinisateur .....	180
7.1.4 – D'autres pistes pour expliquer la géographie et l'évolution de ces espèces ? .....	181
7.2 - Limitations et contraintes de l'étude .....	182
7.2.1 – Un échantillonnage disparate.....	182
7.2.2 – Marqueurs génétiques .....	183
7.2.3 - Temps versus argent .....	183
7.3 - Perspectives .....	184
7.3.1 – Acquisition de nouvelles données sur <i>Passiflora</i> et futurs axes de travail .....	184
7.3.2 – Relations entre diversités morphologique et génétique.....	185
7.3.3 - Centrer l'effort de recherche sur le sous genre <i>Passiflora</i> .....	186
7.3.5 - Le genre <i>Passiflora</i> : vers un modèle liane ? .....	186
7.4 - L'importance de la taxonomie dans la compréhension des écosystèmes néotropicaux.....	189
Références.....	191

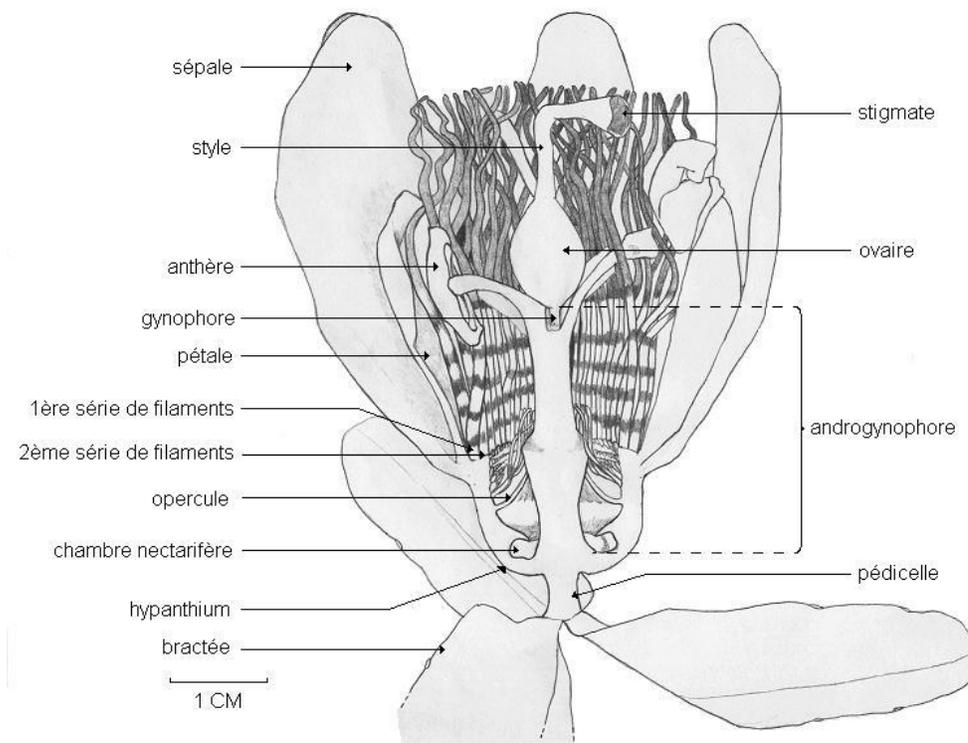
## Chapitre 1.

### Introduction générale au genre *Passiflora* (Rome et Coppens, 2018)

Décrite par Antoine Laurent de Jussieu en 1805, et publiée de manière valide par Roussel en 1806, la famille des Passifloraceae a connu, ces dernières années, des transformations notables tant dans sa circonscription que dans son nombre d'espèces. Notamment, les *Malesherbiaceae* D. Don et les *Turneraceae* Kunth, longtemps considérées comme très proches (Cronquist, 1981 ; Takhtajan, 1997), sont aujourd'hui regroupées dans les *Passifloraceae* Juss. ex Roussel. *sensu lato* (APG III, 2009). Les *Passifloraceae sensu stricto* (maintenant Passifloroideae Burnett) contiennent deux tribus (*Pariopsieae* DC, plutôt arbustives, et *Passifloreae*, plutôt lianescentes), avec 17 genres et 700-750 espèces (Feuillet et MacDougal, 2007). Les *Turneraceae* (*Turneroideae* Eaton) présentent 10 genres et environ 200 espèces (Arbo, 2007) tandis que les *Malesherbiaceae* (*Malesherbioideae* Burnett) ne sont représentées que par les 24 espèces du genre *Malesherbia* (Kubitzki, 2007). L'origine africaine de la famille au sens large semble post-gondwanienne, avec une séparation des *Turneroideae* avant 70 millions d'années AP et des *Passifloroideae* vers 65 millions d'années AP (Davis *et al.*, 2005 ; Muschner *et al.*, 2012).

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

*Passiflora* L. est le genre le plus important avec 576 espèces, distribuées surtout en Amérique tropicale, mais également en Asie du Sud-Est et en Océanie (Krosnick *et al.*, 2013). Il regroupe des lianes avec des vrilles, des arbres et arbustes, ayant des feuilles alternes, des stipules axillaires, des nectaires extra-floraux sur le pétiole et/ou la surface des feuilles, voire des bractées, et des fleurs avec des couronnes de filaments et un androgynophore. Leur grande variation morphologique semble liée à la diversité des habitats occupés ainsi qu'aux relations de coévolution avec un grand nombre d'organismes dont une grande diversité de pollinisateurs parmi les insectes, les oiseaux ou encore les chauves-souris (Ulmer et MacDougal, 2004 ; Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017).

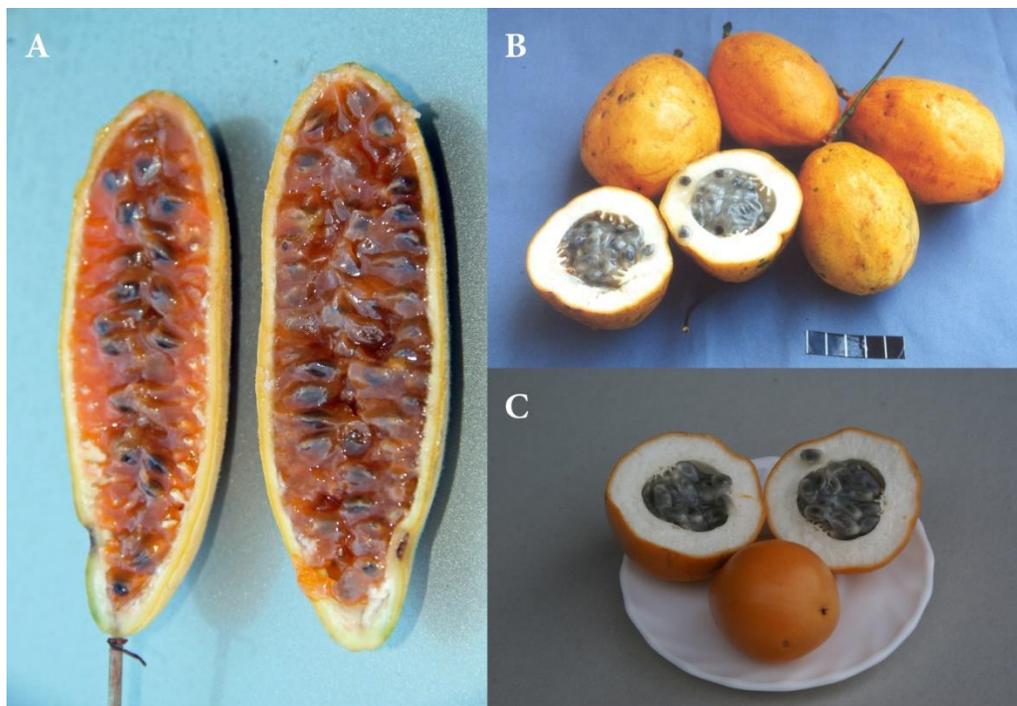


**Figure 1.** Schéma d'une coupe transversale de fleur de *Passiflora nitida*.

Outre ces mutualismes de pollinisation, les passiflores entretiennent des relations écologiques avec des lépidoptères, des fourmis, des coléoptères, des guêpes parasites et beaucoup d'autres insectes spécialistes ou généralistes (Krosnick *et al.*, 2013). Par exemple, les nectaires extra-floraux disposés sur les bractées, la face extérieure des sépales, les feuilles, les stipules et les pétioles des passiflores interviennent dans leur relation complexe avec les papillons de la tribu des Heliconiini, leurs principaux herbivores qui ont contourné leurs nombreuses défenses chimiques (de Castro *et al.*, 2018). Ainsi, chez *P. cyanea* Mast. (subg. *Passiflora*), ces nectaires miment les œufs de papillons à la surface des feuilles,

dissuadant les femelles d'*Heliconius cydno* Doubleday d'y déposer les leurs (Williams et Gilbert, 1981). Les nectaires extrafloraux peuvent également attirer des insectes protecteurs comme les fourmis qui réduisent la pression d'herbivorie en échange de l'apport alimentaire de leurs sécrétions (Labeyrie *et al.*, 2001).

De nombreuses passiflores présentent une importance économique d'un point de vue horticole, médicinal, ou ornemental (Yockteng *et al.*, 2011). Dans le sous-genre *Passiflora*, on compte environ 65 espèces produisant un fruit comestible de bonne taille dont 25 sont cultivées (Ocampo *et al.*, 2017). Parmi celles-ci, *P. edulis* Sims, avec ses deux formes botaniques (f. *flavicarpa* Deg. à fruits jaunes et f. *edulis* à fruits pourpres), est de loin la plus cultivée avec une production estimée à 1.300.000 tonnes (FAO, 2011). On peut également citer les espèces de la supersection *Tacsonia* (Juss.) Tr. & Planch. qui présentent des fleurs tubulaires très caractéristiques (Fig. 3C) et un fruit à pulpe douce, particulièrement aromatique, ou encore les espèces de la série *Laurifoliae* Killip ex Cervi avec également une pulpe douce, très appréciée localement, telles que la Granadilla de Quijos, *P. popenovii* Killip, dans le Nord des Andes ou encore le Kouzou, *Passiflora nitida* Kunth, en Amazonie et dans le Chocó (Fig. 2).



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

## 1.1 - Histoire botanique et classification

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



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

En 1821, De Candolle subdivise *Passiflora* en sept sections : *Astrophea* (DC.) Masters, *Polyanthea* (DC.) Killip, *Tetrapathea* (DC.) Rchb., *Cieca* Medik., *Decaloba* (DC.) Rchb., *Granadilla* Mill. et *Dysosmia* (DC.) M. Roem. (Tableau 1). A cette époque, le genre compte 111 espèces. Reichenbach (1828) élève au rang de sous-genre les sections de De Candolle sauf *Tetrapathea*. Dans son prodrome, de Candolle (1828) rajoute une huitième section, *Tacsonioides*, et maintient les genres *Tacsonia* et *Murucuja*. Bentham et Hooker (1865) reprennent cette classification mais réduisent *Murucuja* à une section de *Passiflora*, et portent le genre à 120 espèces. Ils conservent le genre *Tacsonia*, avec 30 espèces.

**Tableau 1.** Délimitation des différentes sections de *Passiflora* selon de Candolle (1821).

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

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

Dans leur monographie décrivant 66 espèces de *Passifloraceae* colombiennes, Triana et Planchon (1873) ne reconnaissent que le genre *Passiflora* qu'ils divisent en cinq sous-genres, *Tacsonia*, *Granadilla*,

*Plectostemma*, *Murucuja* et *Astrophea*. Plus de 50 ans plus tard, dans *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, Harms (1925) divise le genre *Passiflora* en 21 sections subdivisées en sous-sections et séries, dans une vision globale, non centrée sur les néotropiques. Il en exclut *Tetrapathea* (espèces dioïques à quatre étamines), n'y conservant donc que des espèces monoïques à cinq étamines. Le genre contient alors 400 espèces.

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

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

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

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

## 1.2 - Apport de la Phylogénie moléculaire dans la compréhension du genre *Passiflora*

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

Muschner *et al.* (2003) réalisent la première étude de phylogénie moléculaire du genre, sur l'ADN ribosomal (ITS-1 et ITS-2), l'ADN chloroplastique trnL-F (espaceurs intergéniques) et rps4 (gènes

plastidiens) de 61 espèces qui représentent 11 des 23 sous-genres de Killip (1938) et Escobar (1988). Les trois phylogrammes obtenus montrent trois clades majeurs, correspondant à trois des quatre sous-genres proposés par Feuillet et MacDougal (2003), c'est-à-dire le « clade *Passiflora* » composé d'espèces à  $2n = 18$  ou  $20$  chromosomes, le « clade *Decaloba* », composé d'espèces à  $2n = 12$  chromosomes, et le « clade *Astrophea* » composée d'espèces à  $2n = 24$  chromosomes. La sous-structure des deux clades comprenant le plus d'espèces, *Passiflora* et *Decaloba*, n'apparaît pas cohérente avec les classifications taxonomiques. Au sein du clade *Passiflora*, les valeurs de bootstrap sont faibles et il n'y a pas de structure claire qui corresponde à des sections ou séries, même si quelques associations sont reconnaissables entre espèces étroitement liées dans l'arbre ITS, mais pas dans l'arbre trnL-trnF. Une autre incohérence concerne le placement des groupes externes dans les différents phylogrammes. *Adenia keramanthus* Harms est clairement positionnée comme sœur du clade *Passiflora*, tandis que *Mitostemma brevifilis* Gontsch. est placée comme sœur des clades *Decaloba* et *Astrophea* dans l'arbre ITS, les deux espèces divergeant des espèces du genre *Passiflora* dans l'arbre trnL-trnF. En outre, *Mitostemma brevifilis* apparaît dans une position inattendue à la base des clades *Passiflora* et *Astrophea* dans l'arbre rps4. Plusieurs arbres indiquent que le genre *Passiflora* ne serait pas monophylétique. Muschner *et al.* (2003) concluent que l'étude doit être approfondie pour élucider la question, et que les incohérences entre les résultats obtenus avec différents marqueurs peuvent être liées à l'hérédité paternelle ou biparentale des génomes chloroplastiques dans la famille.

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

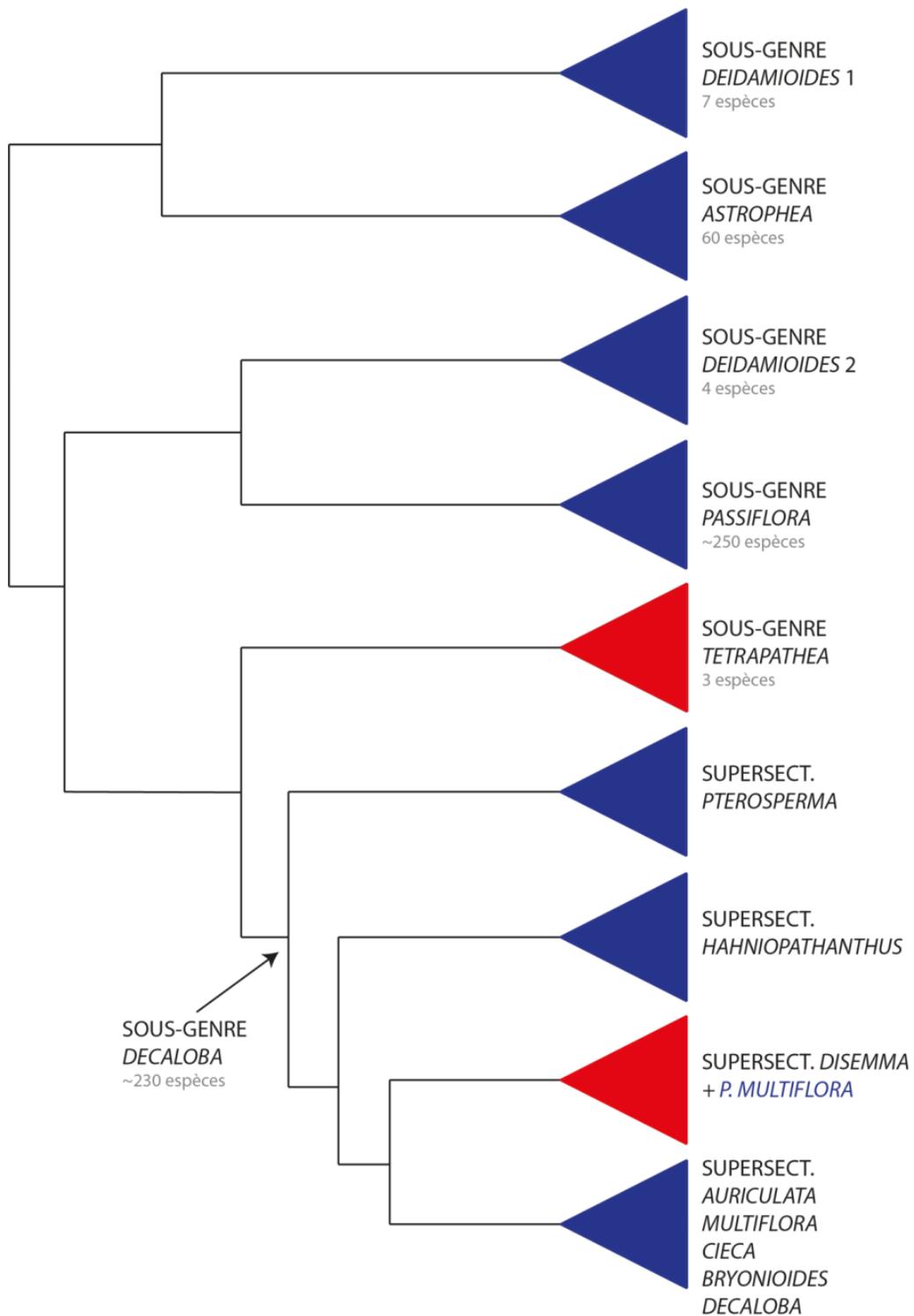
Hansen *et al.* (2006) analysent des séquences chloroplastiques *rpoC1* et *trnL/trnT* de 136 espèces du genre *Passiflora*, obtenant encore trois clades majeurs avec des problèmes de résolution et de congruence aux niveaux des sections et séries et des cas surprenants d'incongruence avec la classification morphologique, notamment la proximité entre *P. microstipula* L.E. Gilbert & J.M. MacDougal, du sous-genre *Decaloba*, et *P. nitida*, du sous-genre *Passiflora*, cas extrême de capture de chloroplastes sur lequel nous reviendrons. Les clades majeurs sont cohérents avec la classification de Feuillet & MacDougal, mais le placement du genre *Dilkea* Mast. près du sous-genre *Tetrapathea*, formant un petit clade sœur du groupe *Decaloba-Deidamioides*, jette un nouveau doute sur la monophylie du genre *Passiflora*. La trop faible résolution ne permet pas de poursuivre l'évaluation de la classification de Feuillet & MacDougal aux niveaux infra-subgénériques.

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

Krosnick *et al.* (2013) examinent les relations phylogénétiques du sous-genre *Decaloba* avec le reste du genre *Passiflora* en utilisant 148 taxons, dont 139 espèces de *Passiflora*, et en combinant quatre marqueurs génétiques (*nrITS*, *ncpGS*, *cp trnL-F* et *ndhF*). Le sous-genre *Astrophea* apparaît comme basal, tandis que, de nouveau, le sous-genre *Deidamioides* n'apparaît pas monophylétique puisque, comme

dans deux des études antérieures, il se divise en deux groupes qui rejoignent les sous-genres *Astrophea* et *Passiflora* (Fig. 4). Une de ses espèces (*P. obovata* Killip) apparaît même positionnée au sein du sous-genre *Decaloba*. Hormis ce cas, celui-ci apparaît monophylétique, avec, en son sein, une assez bonne congruence avec la classification infra-subgénérique de Feuillet et MacDougal (2003). Selon l'étude, la monophylie du genre *Passiflora* est conservée même si les auteurs reconnaissent que l'utilisation de marqueurs chloroplastiques est complexe dans *Passiflora*, à cause du mode d'hérédité du chloroplaste qui peut être maternel, paternel ou biparental (Muschner *et al.*, 2006, Hansen *et al.*, 2007). Cette situation permet l'existence d'une variation intra-individuelle des chloroplastes (ou hétéroplasmie), liée ou non à des événements d'hybridation. En outre, dans le cas du marqueur chloroplastique *ndhF*, les auteurs notent quelques placements problématiques, tels que les « outgroups » *Malesherbia weberbaueri* Gilg et *Adenia heterophylla* (Blume) Koord. qui s'intègrent dans le sous-genre *Decaloba*. Remarquons encore que les auteurs n'ont pas intégré d'espèces du genre *Dilkea* dans cette étude, alors que Hansen *et al.* (2006) avaient montré que ce dernier occupait une place problématique remettant en cause la monophylie du genre *Passiflora*. De fait, *Dilkea* et les genres *Mitostemma* Mast. et *Ancistrothyrsus* Harms, également absents de l'étude, sont les plus proches de *Passiflora* selon l'étude la plus complète de Tukuoka (2012).

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

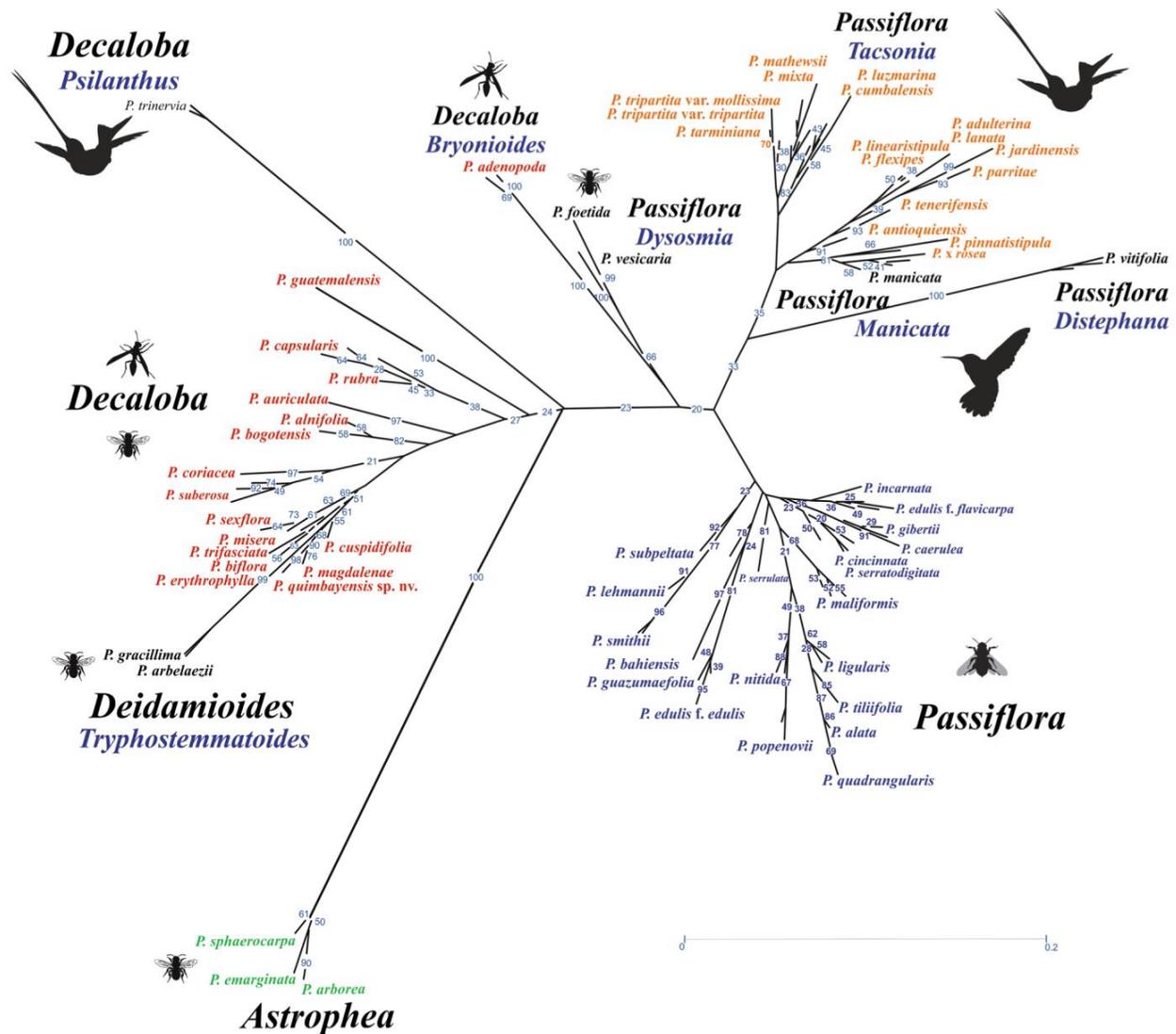


**Figure 4.** Phylogramme simplifié présentant les liens entre les différents sous-genres de *Passiflora* d'après Krosnick *et al.* (2013). Les triangles rouges correspondent aux taxons du Sud-Est asiatique et d'Océanie tandis que les triangles bleus illustrent ceux du Nouveau Monde (*P. multiflora*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

### 1.3 - Apport de la taxonomie numérique

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

Dans son ensemble, l'analyse regroupe les espèces selon leur nombre chromosomique et selon les syndromes de pollinisation. Ainsi, le phénogramme (Fig. 5) oppose les groupes à  $2n = 18$  chromosomes (essentiellement le sous-genre *Passiflora*) aux groupes à  $2n = 12$  chromosomes (sous-genre *Decaloba*) et  $2n = 24$  chromosomes (sous-genre *Astrophea*). Dans le sous-genre *Passiflora*, se distinguent clairement les espèces à hypanthium court et couronne développée des supersections *Laurifolia* (Cervi) Feuillet & MacDougal, *Stipulata* Feuillet & MacDougal et *Passiflora*, pollinisées par de grosses guêpes (notamment *Xylocopa* spp.), des espèces andines à longues fleurs tubulaires de la supersection *Tacsonia*, pollinisées par le colibri porte-épée *Ensifera ensifera*, ou encore les espèces amazoniennes à fleurs rouges de la supersection *Distephana*, pollinisées par d'autres colibris, au bec moins long. De même, mais de manière plus exceptionnelle, *P. trinervia* (Juss.) Poir. se distingue dans le sous-genre *Decaloba* par ses longues fleurs tubulaires, pollinisées également par *Ensifera ensifera*. Les sous-genres *Astrophea* et *Deidamioides* ne sont représentés que par trois et deux espèces respectivement. Alors que le premier est très fortement individualisé dans le phénogramme, le second se démarque moins nettement du sous-genre *Decaloba*. En revanche, dans l'analyse factorielle, les deux sont clairement séparées de *Passiflora* et *Decaloba* par l'axe 3, associé aux caractères du pédoncule et reflétant la relation phylogénétique détectée par l'étude de Krosnick *et al.* (2013) entre *Astrophea* d'une part et, d'autre part, *P. gracillima* Killip et *P. arbelaezii* L Uribe. Ainsi, dans ses grands traits, l'étude phénétique permet de comparer et dissocier les effets de l'évolution du génome de ceux de coévolutions plus récentes, concernant surtout les syndromes de pollinisation. En ce sens, elle valide les niveaux hiérarchiques de la dernière classification où l'évolution du génome est traduite dans les sous-genres tandis que les adaptations plus récentes et spécifiques s'illustrent au niveau des supersections.



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

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

## 1.4 - Discussion

Actuellement, cinq sous-genres sont formellement reconnus dans le genre *Passiflora* : *Passiflora*, *Astrophea*, *Decaloba*, *Deidamioides* et *Tetrapathea*. Le premier, riche de plus de 250 espèces, est caractérisé par de grandes fleurs avec plusieurs séries de couronnes de filaments et constitue le groupe de passiflores le plus diversifié en Amérique du Sud. Le sous-genre *Astrophea* comprend environ 60 espèces de lianes ligneuses et d'arbres de taille variable, distribuées également en Amérique tropicale. Le sous-genre *Deidamioides* n'est pas monophylétique. Ses 14 espèces, toutes néotropicales, sont de fait morphologiquement et génétiquement disparates. Ainsi, dans les études phylogénétiques, les espèces de sa section *Tryphostemmatoides* se rapprochent d'*Astrophea*, à la base du genre, tandis que les sections *Polyanthea*, *Deidamioides*, et *Tetrastylis* forment un second clade bien supporté, mais dont le placement varie entre les études. Ainsi ce sous-genre, défini par Killip (1938) comme regroupant des lianes herbacées avec des pétioles portant de deux à quatre glandes, des feuilles trifoliées, des pédoncules à deux fleurs se terminant par une vrille et un opercule plissé, ne peut être conservé en l'état, d'autant que la classification de Feuillet et MacDougal y a intégré plusieurs autres sous-genres de Killip, sans en donner pour autant une nouvelle définition. Avec environ 230 espèces, le sous-genre *Decaloba* présente une suite de caractères unique avec des fleurs relativement petites (généralement inférieures à 4 cm de diamètre), un opercule plissé et membraneux et deux à trois séries de couronnes de filaments (vs. généralement quatre ou plus). Ce sous-genre est américain, à l'exception de sa supersection *Disemma*, distribué de l'Asie du Sud-Est au Pacifique Sud. Enfin, *Tetrapathea* est le plus petit sous-genre avec seulement trois espèces dioïques, formant un clade sœur de *Decaloba* et distribuées au Nord-est de l'Australie, en Papouasie Nouvelle Guinée et en Nouvelle Zélande (Krosnick *et al.*, 2013). Sa monophylie est incertaine, bien que ses espèces partagent des caractères rares, comme la dioécie et un nombre plus élevé de carpelles (Krosnick *et al.*, 2013). La présence de deux sous-genres dans la région Indo-Pacifique montre une phylogéographie complexe (Fig. 4). L'hypothèse la plus plausible pour expliquer l'importance du genre aux Amériques, est une colonisation par l'Amérique centrale avec une diversification rapide à partir de 40.5 millions d'années. Dans ce processus, on observe une évolution des formes de vie passant de formes arborées ou arbustives (chez *Astrophea*) à des formes herbacées (bien représentées chez *Decaloba*).

La taxonomie du genre *Passiflora* est encore très largement construite sur des bases morphologiques, mais ses auteurs successifs n'ont pu s'appuyer en amont sur l'histoire évolutive des caractères

morphologiques utilisés. Malgré les études phylogénétiques qui ont suivi immédiatement la dernière classification, les connaissances ont progressé insuffisamment pour améliorer significativement cette situation. En effet, les difficultés sont nombreuses.

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

Une seconde difficulté provient de la diversité intraspécifique, voire intra-individuelle ; des types d'évolution ; et des modes d'hérédité des différents génomes utilisés dans les études phylogénétiques. Ainsi, les séquences ribosomales ITS, largement utilisées pour les phylogénies du genre, peuvent montrer une diversité intraspécifique appréciable avec des patrons géographiques particuliers, et des hybridations entre lignages peuvent aboutir à la présence de différentes séquences ITS chez un même individu (Lorenz-Lemke *et al.*, 2005 ; Mäder *et al.*, 2010). Un problème analogue, et probablement plus gênant, se pose pour les séquences chloroplastiques, en relation avec la fréquence de l'hérédité paternelle ou biparentale dans le genre, voire dans la famille (Muschner *et al.*, 2003 ; Hansen *et al.*, 2007 ; Shore & Triassi 1998), favorisant les captures de chlorotypes et l'hétéroplasmie. Ainsi, dans l'étude de Hansen *et al.* (2006), *P. microstipula* se positionnait soit dans son sous-genre, *Decaloba*, soit dans le sous-genre *Passiflora*, très près de *P. nitida*, lorsque les accessions étudiées provenaient d'une population donnée, suggérant fortement un cas de capture de chloroplaste entre espèces éloignées. Etant donné la fréquence des hybridations interspécifiques dans le genre, la combinaison d'évolution réticulée et d'hétéroplasmie constitue un cocktail problématique pour les études phylogénétiques. L'inclusion de plusieurs accessions par espèce devrait être envisagée autant que possible pour limiter leur incidence, ou tout au moins repérer une partie des anomalies qui en résultent.

Une troisième difficulté, mise en avant par Krosnick *et al.* (2013), est la forte labilité des caractères morphologiques chez *Passiflora*, avec de multiples transitions à tous les niveaux taxonomiques. Krosnick *et al.* (2013) citent la dispersion des pédoncules ramifiés entre les différents groupes, l'extrême variabilité dans les bractées florales, la dispersion des opercules plissés, qui seraient apparus indépendamment au moins trois fois, et la distribution des nectaires extrafloraux. Les variations observées ont évidemment été influencées par les nombreuses co-évolutions avec pollinisateurs et

herbivores. L'étude phénétique d'Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge (2017) a notamment montré comment les différenciations causées par les coévolutions avec les pollinisateurs se sont superposées à celles, plus fortes et anciennes, liées à l'évolution des génomes. D'une manière plus générale, l'ensemble des études de diversité, par la phylogénie comme par la phénétique, montrent l'importance de la cytogénétique dans la compréhension du genre et de son évolution. Face à la diversité et la complexité du genre *Passiflora*, un important effort pluridisciplinaire doit être fait pour appréhender cette évolution complexe en liant étroitement les approches morphologiques, génétiques (moléculaire et cytogénétique), et écologiques.

## Chapitre 2.

### Délimitation du sujet d'étude et objectifs

Les héli-épiphytes et lianes constituent une part importante de la diversité végétale amazonienne (généralement 25 %), et jusque 44 % pour les lianes (Schnitzer et Brongers, 2002). Elles montrent une grande plasticité adaptative, et participent très activement à la dynamique de la forêt. Au-delà des arbres qui les supportent, elles s'associent avec un grand nombre d'organismes, notamment leurs pollinisateurs (insectes/colibris/chauves-souris), disperseurs (oiseaux et mammifères, dont chauves-souris), herbivores et symbiontes de protection (fourmis).

Le genre *Passiflora* est constitué d'environ 593 espèces, distribuées surtout en Amérique tropicale, mais également en Asie du Sud-Est et en Océanie (Vanderplank et King, 2020). Il regroupe des lianes avec des vrilles, des arbres et arbustes, ayant des feuilles alternes, des stipules axillaires, des nectaires extra-floraux sur le pétiole et/ou la surface des feuilles, voire des bractées, et des fleurs avec des couronnes de filaments et un androgynophore. Celles-ci présentent une grande variation morphologique qui semble liée à la diversité des habitats occupés ainsi qu'aux relations de coévolution avec un grand nombre d'organismes dont une grande diversité de pollinisateurs dont les colibris, les insectes et les chauves-souris (Ulmer et MacDougal, 2004).

Comme mentionné dans le chapitre 1, la dernière classification de Feuillet et MacDougal (1999) est considérée comme "prémoderne", divisant le genre *Passiflora* en quatre sous-genres, *Passiflora*,

*Astrophea*, *Decaloba* et *Dedamioides*, sur des bases principalement morphologiques. Krosnick (2013) ajoute un cinquième sous-genre, *Tetrapathea* (originnaire d'Océanie et proche du sous genre *Decaloba*).

Le sous-genre *Passiflora*, riche de plus de 265 espèces exclusivement lianescentes, est caractérisé par de grandes fleurs avec plusieurs séries de couronnes de filaments et constitue le groupe de passiflores le plus diversifié des néotropiques. Il est actuellement divisé en six supersections : *Passiflora*, *Stipulata* Feuillet & J. M. MacDougal, *Laurifolia* (Cervi) Feuillet & J. M. MacDougal, *Coccinea* Feuillet & J. M. MacDougal, *Distephana* (DC) Feuillet & J. M. MacDougal, et *Tacsonia* (Juss) Feuillet & J. M. MacDougal.

Malgré une absence de définition claire de la part de ses auteurs, la supersection *Laurifolia*, semble morphologiquement très homogène (Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017). Elle est découpée en quatre séries : *Quadrangulares* Feuillet & J.M. MacDougal, *Laurifoliae* Killip ex Cervi, *Tiliifoliae* Feuillet & J.M. MacDougal et *Marginatae* Killip ex Cervi sur des bases morphologiques (Feuillet et MacDougal, 2003).

Dans ce chapitre sont présentés le travail de délimitation de la série *Laurifoliae* sur des bases morphologiques (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017) ainsi que les objectifs de ce travail de thèse.

## 2.1 - Délimitation de *Passiflora* série *Laurifoliae* (extrait de Rome et Coppens, 2017)

Dans la supersection *Laurifolia* (sous-genre *Passiflora*), la série *Laurifoliae* apparaît comme la plus morphologiquement uniforme des séries, ce qui lui a valu d'être qualifiée par Killip (1938) de groupe excessivement difficile. A première vue, elle apparaît aussi relativement uniforme dans son écologie générale et sa distribution en Amazonie, dans le Chocó biogéographique ainsi que dans les piémonts andins, associées avec des climats de forêts humides chauds à modérément frais, entre 0 et environ 2000 m d'altitude. Les fruits des *Laurifoliae* sont jaunes verdâtres à orange jaune et contiennent une pulpe translucide grise, comestible, de saveur douce et aromatique, appréciée localement. Plusieurs espèces sont cultivées pour leurs fruits. *Passiflora nitida* Kunth est communément cultivée dans les Guyanes. *Passiflora laurifolia* L. est principalement cultivée dans les Antilles ; curieusement, elle n'est pas cultivée en Guyane Française où elle a été rapportée comme poussant à l'état sauvage (obs. pers.). La Granadilla de Quijos, *P. popenovii* Killip est hautement prisée dans les Andes du sud de la Colombie et de l'Equateur. Ainsi, les espèces de la série *Laurifoliae* présentent un potentiel particulier en termes de

ressources génétiques pour la diversification des cultures et le développement économique (Yockteng et al., 2011).

Des séries morphologiquement claires sont utiles pour comprendre les radiations dans le genre *Passiflora*. Certaines séries, comme les *Tiliifoliae*, correspondent à la diffusion d'un modèle morphologique clair à travers différents environnements, avec des représentants dans les plaines humides et les forêts sèches aussi bien que dans les forêts de montagne. Malgré une distribution géographique bien plus large, les espèces de la série *Laurifoliae* suivent un modèle morphologique encore plus homogène, sous des conditions plus uniformes (forêts humides de basse à moyenne altitude), sans indication claire de fragmentation de leur habitat. Ainsi, la série *Laurifoliae* fournit un modèle particulier pour l'étude de la relation entre la spéciation et l'adaptation écologique. En préliminaire à la révision de cette série, nous proposons ici de réexaminer sa délimitation morphologique, essentiellement à partir de données de la littérature, en confrontant leurs descriptions originales aux critères morphologiques qui définissent la série selon différents auteurs. Les descriptions de *Passiflora acuminata* DC. et *P. guazumaefolia* Juss. ont été complétées par l'examen de plusieurs spécimens (Annexe).

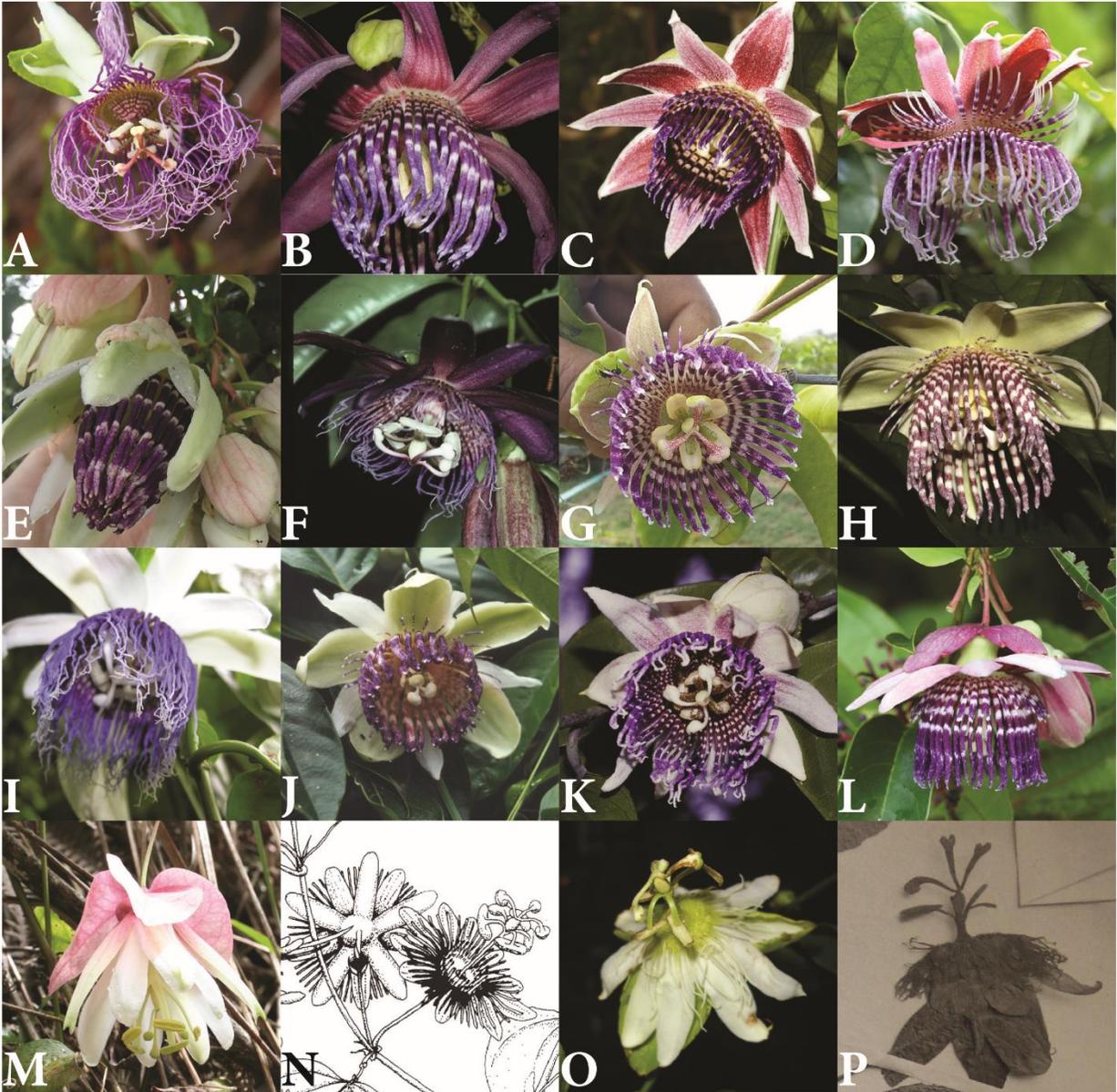
### 2.1.1 - Création et construction taxonomique de la série *Laurifoliae*

A sa création, en 1938, la série *Laurifoliae* comprenait 13 espèces : *Passiflora laurifolia*, *P. gleasonii* Killip, *P. tolimana* Harms, *P. nitida*, *P. capparidifolia* Killip, *P. riparia* Martius ex Masters, *P. popenovii*, *P. ambigua* Hemsley, *P. guazumaefolia*, *P. ischnoclada* Harms (avec des réserves de la part de Killip, dues au mauvais état du type et de la ressemblance des feuilles et des bractées avec des espèces de la série *Simplicifoliae*), *P. odontophylla* Harms ex Glaziou, *P. acuminata*, et *P. nigradenia* Rusby. Elles présentent des tiges rondes à angulaires, non ailées (vs. ailées pour la série *Quadrangulares*), des bractées distinctes à la base (vs. unies au moins à la base dans les séries *Digitatae* et *Tiliaefoliae*), et des stipules linéaires ou sétacées, généralement décidues (vs. stipules foliacées, semi-ovales à semi-oblongues, attachées d'un côté au-dessus de la base, apparaissant souvent réniformes, dans les séries *Kermesinae*, *Imbricatae*, *Simplicifoliae*, *Lobatae* et *Menispermifoliae*). Leurs feuilles sont simples (contre 3-7 lobées ou composées dans les séries *Setaceae*, *Pedatae*, *Incarnatae* et *Palmatisectae*), leurs bractées de plus de 1 cm de long, arrondies à l'apex, foliacées et oblongues ou oblongues-lancéolées, de plus de 2,5 cm de largeur et leurs pétioles biglandulaires (vs. bractées foliacées de moins de 1 cm de longueur, aigües,

lancéolées, de moins de 2,5 cm de largeur, et pétiole sans glande dans la série *Marginatae*). Enfin, d'après Killip (1938), les espèces de la série *Laurifoliae* n'ont pas d'indument sur leurs parties végétatives, ce qui les sépare des plantes pubescentes de la série *Serratifoliae*.

Killip (1938) distinguait deux sous-groupes principaux dans la série, l'un « avec la série de filaments la plus externe beaucoup plus courte que la suivante », et « l'autre avec les filaments les plus externes égalant ou dépassant ceux de la série suivante ». Plus généralement les distinctions entre espèces suivent des combinaisons particulières de ces caractères et d'autres caractères communément variables : la pubescence de l'ovaire, la position des glandes nectarifères sur le pétiole (près du sommet, près du milieu ou au-dessous du milieu), et la structure de l'opercule (membraneuse ou filamenteuse). Peu de caractères paraissent propres à certaines espèces : la forme de la bractée (petite et étroite, acuminée chez *P. gleasonii*), l'apex de la feuille (arrondi chez *P. capparidifolia*), la longueur du pédoncule (8-10 cm chez *P. popenovii*) et l'épaisseur des filaments de la couronne externe (très minces chez *P. acuminata*).

Contrastant avec ce modèle homogène de variation où les espèces peuvent être distinguées sur des combinaisons de traits variant à travers la série entière, trois espèces présentent étonnamment des combinaisons de traits distincts qui sont rares dans la série. Ainsi, la dernière description de *Passiflora ischnoclada* mentionne une ou deux paires de glandes pétiolaires, des feuilles peltées et des couronnes de filaments avec des séries externes réduites mesurant 5 mm (Bernacci, 2001). *Passiflora odontophylla* et *P. guazumaefolia* ont des fleurs avec des séries externes de filaments perpendiculaires à l'androgynophore. L'analyse de plusieurs spécimens de *P. guazumaefolia* révèle que ses glandes pétiolaires sont brièvement cylindriques et légèrement cupuliformes à l'apex alors que toutes les autres espèces ont deux glandes sessiles, discoïdes à oblongues. Une autre caractéristique de *P. guazumaefolia*, *P. ischnoclada* et *P. odontophylla* est la présence d'un limen cylindrique, distinct de la base de l'androgynophore tandis que les autres espèces ont un limen réduit ou absent. La figure 6 (M-P) présente leurs diverses fleurs, contrastant avec le modèle général observé dans les fleurs de 12 espèces plus typiques (A-L).



**Figure 6.** Fleurs de la série *Laurifoliae*. A : *P. acuminata* (photo : J. B. Fernandes da Silva) ; B : *P. ambigua* (photo : R. Aguilar) ; C : *P. venusta* (photo: D. Scherberich) ; D : *P. cerasina* (photo : M. Vecchia) ; E : *P. crenata* (photo : M. Rome) ; F : *P. fissurosa* (photo: M. de Souza) ; G : *P. laurifolia* (photo: F. Booms) ; H : *P. nigradenia* (photo : D. Scherberich) ; I : *P. nitida* (photo : M. Rome) ; J : *P. popenovii* (photo : G. Coppens d'Eeckenbrugge) ; K : *P. rufostipulata* (photo : C. Houel) ; L : *P. gabrielliana* (photo : M. Rome) ; M : *P. ischnoclada* (photo : C. Houel) ; N : *P. kikiana* in Cervi (2010) ; O : *P. guazumaefolia* (photo : J. Ocampo) ; P : *P. odontophylla* (fleur issue du spécimen type).

En 1939, Killip a décrit *Passiflora pachyantha* Killip avec toutes les caractéristiques des *Laurifoliae*, à l'exception d'une pilosité rufo-tomenteuse sur l'ensemble de la plante. Il note que "clairement cette espèce appartient au sous-genre *Granadilla* (intégré dans le sous-genre *Passiflora* dans la dernière classification), mais ne va dans aucune des quinze séries dans lesquelles j'ai divisé ce sous-genre. Il serait mieux placé dans une série pour elle seule, entre les *Laurifoliae* et les *Serratifoliae*, à laquelle on peut donner le nom de *Pachyanthae* ».

En 1960, décrivant *Passiflora killipiana* Cuatrecasas de Colombie, Cuatrecasas est confronté au même problème. Il l'exclut de la série *Laurifoliae*, pour sa pubescence ferrugineuse, ses feuilles finement crénelées, ses grandes bractées (4,5-5,5 cm de long, 2-3 cm de large), épaisses et dentées, la taille des différentes parties des fleurs et la longueur relative des rangées successives de filaments de la couronne. Dans sa révision des fleurs de la passion au Brésil, Cervi (1997) donne une description générale de la série *Laurifoliae* selon la classification de Killip (1938) et cite *P. laurifolia* comme espèce type de cette série. Un an plus tard, Vásquez (1998) révisé les *Laurifoliae* de Bolivie et ajoute un trait diagnostique pour le groupe : des bractées avec des marges glandulaires.

**Tableau 2 (page suivante).** Variation morphologique de chaque critère utilisé pour définir la série *Laurifoliae*, à partir des descriptions publiées pour *P. acuminata* par Killip (1938) ; *P. ambigua* par Killip (1938) ; *P. capparidifolia* par Killip (1938) ; *P. cerasina* par Annonay & Feuillet (1997) ; *P. chaparensis* par Vásquez (1998) ; *P. crenata* par Feuillet & Cremers (1984) ; *P. fernandezii* par Escobar (1989) ; *P. fissurosa* par De Souza & Hopkins (2011) ; *P. gabrielliana* par Vanderplanck & Laurens (2006) ; *P. gleasonii* par Killip (1938) ; *P. guazumaefolia* par Jussieu (1805) ; *P. ischnoclada* par Bernacci (2001) ; *P. kapiensis* par Rome & Coppens (2016) ; *P. kikiana* par Cervi (2010) ; *P. killipiana* par Cuatrecasas (1960) ; *P. laurifolia* par Killip (1938) ; *P. maliformis* par Killip (1938) et Ulmer & McDougal (2004) ; *P. metae* par Bonilla et al. (2016) ; *P. nigradenia* par Vásquez (1998) ; *P. nitida* par Killip (1938) ; *P. odontophylla* par Killip (1938) ; *P. pachyantha* par Killip (1939) ; *P. pergrandis* par Holm-Nielsen & Lawesson (1987) ; *P. phellos* par Feuillet (2004) ; *P. popenovii* par Killip (1938) ; *P. riparia* par Martius (1872) ; *P. rufostipulata* par Feuillet (1986) ; *P. tolimana* par Killip (1938) ; et *P. venusta* par Vásquez & Delanoy (2007). Un fond gris clair est utilisé pour souligner la variation des traits dans les espèces typiques et atypiques et trois critères morphologiques invalidés pour leur manque de cohérence et / ou de documentation à travers la série (l'atrophie des nectaires du pétiole chez *P. popenovii* n'est pas considérée comme significative). Un gris plus foncé est utilisé pour souligner des variations qui sont exclusivement liées à des espèces atypiques de la série (les cinq colonnes les plus à droite).

additional criteria	Cervi (2010)	Vásquez (1998)	Killip (1938), Cervi (1997)						source
2 outer campanulate series of filaments									
flowers pendent									
three bracts in involucre									
or sometimes opposite at leaf base									
peninerved, secondary nerves alternate									
leaves not petiate									
petiolar glands discoid to oblong, sessile									
a membranous limen									
a tubular or filamented operculum									
a campanulate calyx tube									
stipules with glands									
glandular bracts									
bracts rounded at apex									
bracts more than 1 cm									
bracts distinct to base									
leaves more than 2.5 cm wide									
entire or serrulate									
leaves oblong or oblong-lanceolate,									
petioles biglandular									
deciduous									
stipules linear or setaceous, usually soon									
stem terete or angular, not winged									
vegetative parts glabrous									
morphological criteria									
									<i>P. acuminata</i>
									<i>P. ambigua</i>
									<i>P. capparidifolia</i>
									<i>P. cerasina</i>
									<i>P. chaparensis</i>
									<i>P. crenata</i>
									<i>P. fernandezii</i>
									<i>P. fissurosa</i>
									<i>P. gabrielliana</i>
									<i>P. gleasonii</i>
									<i>P. kapiriensis</i>
									<i>P. laurifolia</i>
									<i>P. nigradenia</i>
									<i>P. nitida</i>
									<i>P. pergrandis</i>
									<i>P. phellos</i>
									<i>P. popenovii</i>
									<i>P. riparia</i>
									<i>P. rufostipulata</i>
									<i>P. metae</i>
									<i>P. tolimana</i>
									<i>P. venusta</i>
									<i>P. killipiana</i>
									<i>P. pachyantha</i>
									<i>P. kikiana</i>
									<i>P. odontophylla</i>
									<i>P. guazumaefolia</i>
									<i>P. ischnoclada</i>
									<i>P. maliformis</i>

Il apparaît que la plupart des auteurs assignant de nouvelles espèces à la série *Laurifoliae*, ne se sont pas tenus aux critères de Killip. Ainsi, les classifications de *Passiflora crenata* Feuillet & Cremers, *P. cerasina* Annonay & Feuillet, *P. pergrandis* Holm-Nielsen & Lawesson, *P. chaparensis* R. Vásquez et *P. venusta* R. Vásquez et M. Delanoy n'accordent aucune importance à la taille de leurs bractées, bien qu'elle soit comparable à celle de *P. killipiana*. De même, *P. fernandezii* L.K. Escobar, avec sa pubescence prononcée sur les jeunes organes végétatifs, ainsi que *P. phellos* Feuillet et *P. fissurosa* Souza M.A.D., avec leurs tiges liégeuses, ont été assignés à la série *Laurifoliae*, à côté d'espèces plus conformes comme *P. rufostipulata* Feuillet, *P. gabrielliana* Vanderplank, *P. kapiensis* Rome & Coppens et *P. metae* Bonilla et al. Enfin, lorsque la classification actuelle de *Passiflora* a été rédigée et publiée (MacDougal et Feuillet, 2003), *P. maliformis* L. a été transféré de la série *Tiliifoliae* à la série *Laurifoliae*.

En 2010, avec sa description et sa classification de *Passiflora kikiana* Cervi dans la série *Laurifoliae*, Cervi a donné une description plus large de la série : « lianes herbacées à tiges et vrilles cylindriques ; pétioles et stipules avec glandes ; feuilles entières ou lobées, glabres à légèrement tomenteuses ; trois bractées sous-tendant les pédicelles ; un tube de calice campanulé ». En réalité, plusieurs caractéristiques de *P. kikiana* sont uniques dans la série *Laurifoliae sensu* Cervi (2010) : deux ou trois paires de glandes stipitées sur le pétiole, des stipules membraneuses asymétriques et des bractées qui ne sont pas disposées en involucre. La série externe de filaments courts perpendiculaires à l'androgynophore est partagée seulement avec *P. odontophylla* et *P. guazumaefolia*. Ainsi, en raison de critères de classification instables, il n'y a pas d'accord général sur la composition de la série *Laurifoliae*. La réévaluation de ces critères ainsi que l'assignation des espèces de 1938 à 2016 est donc une première étape nécessaire à sa révision.

### 2.1.2- Variation morphologique interspécifique au sein de la série *Laurifoliae*

Nous avons comparé les différentes espèces actuellement assignées à la série *Laurifoliae* sur la base des descriptions données par Killip (1938) pour les 13 premières espèces, et / ou des informations supplémentaires à partir des descriptions de Cervi (2010) et Vásquez (1998). Au total, notre comparaison concerne 29 espèces, après addition des deux espèces non incluses dans la série par Killip (1938) ou Cuatrecasas (1939) : *P. pachyantha* et *P. killipiana*. Nous avons également ajouté de nouveaux critères à partir de nos propres observations sur la série *Laurifoliae*.

La synthèse résultante, présentée au tableau 1, confirme que, globalement, la série *Laurifoliae* est morphologiquement homogène, à l'exception de cinq espèces: *P. kikiana*, *P. odontophylla*, *P. guazumaefolia*, *P. ischnoclada* et *P. maliformis*. Toutes les autres espèces, typiques, présentent une variation négligeable pour la plupart des critères sélectionnés. Deux caractères diagnostiques ne distinguent qu'une seule espèce chacun : la section de tige est différente chez *P. phellos*, dont les tiges droites sont recouvertes de liège tandis que des pétioles biglandulaires ne sont pas toujours trouvés chez *P. popenovii*, car ces glandes sont atrophiées ou même absentes chez certains individus ou populations. L'apex de la bractée est arrondi excepté chez *P. gleasonii* (acuminé), *P. tolimana* (aigu) et *P. metae* (bractées ensiformes). Trois critères ne tiennent pas, soit parce qu'ils ne sont le plus souvent pas inclus dans les descriptions (stipules glandulaires), soit parce qu'ils sont trop variables parmi les 23 espèces typiques : les parties végétatives glabres (non présentes chez quatre espèces) et le limen membraneux (non présent chez 14 espèces). En rejetant ces trois critères, seules quatre espèces typiques diffèrent des 19 autres par plus d'un des critères restants.

À l'opposé, *P. guazumaefolia* diffère selon trois critères validés (glandes cylindriques courtes sur le pétiole, fleurs dressées, avec couronne non campanulée), ainsi que *P. odontophylla* (fleurs dressées, à couronne non campanulée, à 3-5 nervures). *P. ischnoclada* diffère par cinq critères (pétiole avec deux à trois paires de glandes stipitatées, feuilles peltées, bractées sans glandes, couronne non campanulée), *P. kikiana* par neuf critères (pétiole avec deux à trois paires de glandes stipitées, et stipules membraneuses et asymétriques, bractées sans glande d'environ 1 cm non réunies en involucre, fleurs dressées, couronne non campanulée, nervures secondaires), et *P. maliformis* selon cinq critères (forme et nervation des feuilles, bractées soudées à la base et sans glande, et forme des glandes pétiolaires).

### 2.1.3- Discussion

Dans le genre *Passiflora*, la série correspond au niveau taxonomique immédiatement supérieur à l'espèce. À la suite des travaux de Killip (1938), les séries rassemblent des espèces ayant le plus grand nombre de caractères morphologiques en commun. D'un point de vue statistique, un groupe est correctement défini lorsque les différences entre ses espèces sont plus petites que les différences avec les espèces des séries adjacentes. Ainsi, la supersection *Laurifolia*, et ses trois principales séries, *Laurifoliae*, *Tiliifoliae* et *Quadrangulares*, sont bien supportées par les quelques espèces échantillonnées

dans l'étude de la diversité morphologique d'Ocampo et Coppens d'Eeckembrugge (2017), excepté pour *P. guazumaefolia*, qui apparaît plus proche des espèces des supersections *Passiflora* et *Stipulata*.

Selon notre synthèse, trois des 20 caractères diagnostiques proposés par les auteurs successifs ne le sont pas (présence d'indumentum sur les parties végétatives, stipules glandulaires, limen membraneux), et nous pouvons les rejeter. La forme de la bractée est un cas particulier : seules trois descriptions d'espèces mentionnent des bractées à apex non arrondi : celles de *P. acuminata* (obtus), *P. gleasonii* (cuspidé-acuminé) et *P. metae* (ensiforme). Selon Killip (1938), les deux premières ne diffèrent que par la forme et la couleur de la bractée, la taille des filaments internes et la fente de l'opercule ; la possibilité d'une variation infrasécifique doit être évaluée avant de les accepter comme traits diagnostiques. *Passiflora metae* ne diffère de *P. gleasonii* et *P. tolimana* que par la taille et la forme des bractées et la pubescence de l'ovaire. Si la forme de la bractée devait présenter une variation intrasécifique significative dans les études ultérieures, plusieurs de ces espèces pourraient tomber en synonymie.

En utilisant les critères restants, 24 espèces sur les 29 assignées à la série *Laurifoliae*, montrent des variations très limitées, aucune ne différant des autres par plus d'un trait diagnostique. Les cinq espèces restantes, *P. guazumaefolia*, *P. kikiana*, *P. odontophylla*, *P. ischnoclada* et *P. maliformis*, diffèrent par trois à neuf critères des 24 espèces typiques et peuvent être exclues de la série *Laurifoliae*. Une ré-analyse de *P. kikiana* avec la clé de détermination de Cervi (1997) montre qu'elle devrait être intégrée dans une autre série du sous-genre *Passiflora*. Avec ses tiges cylindriques, ses bractées libres à la base, ses stipules semi-oblongues et ses trois bractées elliptiques, plus étroites que 0,5 cm et non disposées en involucre, *P. kikiana* pourrait être classé dans la série *Kermesinae*. Les quatre autres espèces sont plus difficiles à reclasser et une solution satisfaisante nécessiterait une étude plus globale.

#### 2.1.4 – Conclusion

Plusieurs caractères diagnostiques utilisés par Killip et Cervi (induments sur les organes végétatifs, stipules glandulaires, bractées arrondies à l'apex, semblent être variables dans la série ; ainsi, ils peuvent permettre de différencier les espèces de la série, mais ne peuvent servir à délimiter celle-ci. En tant que trait quantitatif variable, la largeur des feuilles est également discutable. Les critères "tube du calice campanulé" et "opercule tubulaire ou filamenté" sont des caractères communs à toutes les espèces de la supersection *Laurifolia*. Nous pouvons également les exclure de la définition de la série *Laurifoliae*. Ces

modifications permettent de restaurer une série *Laurifoliae* homogène, qui pourrait être définie comme suit :

**Série *Laurifoliae*** - Plantes glabres à pubescentes. Les tiges sont rondes à angulaires, sans ailes, parfois liégeuses sur les parties anciennes. Stipules linéaires à sétacées, rapidement décidues. Pétioles avec deux glandes sessiles discoïdes à oblongues (sauf dans certaines populations de *P. popenovii*). Feuilles non lobées, oblongues-lancéolées, entières à glandulaires-serrulées, non peltées. Trois bractées réunies en involucre, libres à la base, de plus de 1 cm de long et glandulaires. Fleurs pendantes. Couronne externe à deux séries de filaments, campanulée (la plupart des autres séries sont très réduites ou avortées). Depuis la parution de notre article sur la délimitation de la série *Laurifoliae* (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017), une nouvelle espèce colombienne, *Passiflora gustaviana* J. Ocampo & M. Molinari, proche de *P. popenovii*, a été ajoutée ce groupe. Ainsi, à ce premier stade de notre étude, la série *Laurifoliae* comprend 25 espèces correspondant aux critères que nous avons retenus : *P. acuminata*, *P. ambigua*, *P. cappariidifolia*, *P. cerasina*, *P. chaparensis*, *P. crenata*, *P. fernandezii*, *P. fissurosa*, *P. gabrielliana*, *P. gleasonii*, *P. gustaviana*, *P. kapiensis*, *P. killipiana*, *P. laurifolia*, *P. metae*, *P. nigradenia*, *P. nitida*, *P. pachyantha*, *P. pergrandis*, *P. phellos*, *P. popenovii*, *P. riparia*, *P. rufostipulata*, *P. tolimana* et *P. venusta*.

## 2.2 - Objectifs et problématiques

Malgré que ces plantes présentent des tiges lianescentes vigoureuses et des fruits comestibles consommées notamment par de nombreux mammifères (singes, marsupiaux, rongeurs, l'Homme, ...), laissant supposer des capacités fortes de propagation et de conquête des milieux, elles présentent un nombre surprenant d'espèces endémiques de zones géographiques restreintes (60 % des espèces valides). Ainsi, *Passiflora nigradenia*, *P. venusta*, *P. fernandezii* et *P. chaparensis* sont endémiques de Bolivie, *P. gleasonii* et *P. pachyantha* sont endémiques du Guyana, *P. crenata*, *P. rufostipulata*, *P. gabrielliana* sont endémiques de Guyane française, *P. tolimana*, *P. metae*, *P. gustaviana* et *P. killipiana* sont connues seulement en Colombie, tandis que *P. fissurosa* est endémique de la réserve de Ducke (Manaus) au Brésil, et *P. pergrandis* du sud de l'Equateur. A l'inverse, *P. ambigua* est présente dans les vallées Andines de la Bolivie au Venezuela et en Amérique centrale jusqu'au sud du Mexique ; *P. nitida*, quant à elle, occupe tout le bassin amazonien et remonte jusqu'au Nicaragua. Enfin, *P. laurifolia* pousse également dans le bassin amazonien ainsi que dans les Antilles.

La première étape d'une telle recherche consiste nécessairement à déterminer les espèces en jeu. Or la situation du groupe qui nous intéresse est particulièrement complexe de par le nombre même des espèces, souvent observées dans de petites populations et décrites par éclatement des espèces les plus communes, sur la base de légères variations de leur type, sans évaluation de la diversité morphologique intra-spécifique. Notre premier objectif est donc de réévaluer la diversité des espèces. Il s'agit tout d'abord d'analyser de manière critique les descriptions de chacune des espèces ainsi que leur histoire botanique. Ainsi, le chapitre 3 présentera les différentes publications réalisées durant la thèse sur la taxonomie de ce groupe. Cette étude est complétée par une caractérisation morphologique de sa diversité, prenant en compte les niveaux intra- et interspécifiques de la variation des descripteurs, dans une approche systématique basée sur des outils statistiques d'analyse de la variance, d'analyses factorielles et de classification numérique. Les résultats seront comparés à ceux d'une caractérisation génétique par des marqueurs AFLP (amplified fragment-length polymorphism), analysée de la même manière (chapitre 4).

Un second objectif de la thèse est de proposer un traitement monographique de l'ensemble des espèces validées avec une clé de détermination. Chaque espèce sera détaillée à l'aide d'une description et d'une planche photographique, complétées d'informations synthétiques sur leur distribution, leur phénologie et les connaissances ethnobotaniques associées (chapitre 5).

Enfin, un dernier objectif est d'essayer d'expliquer ce qui sous-tend cette diversité d'espèces à travers une analyse et une comparaison de leurs niches écologiques, en nous intéressant plus particulièrement aux variables climatiques et édaphiques. Cette approche sera complétée par l'analyse de la géographie et de la biogéographie de ces espèces, ainsi qu'une comparaison des périodes de floraisons des espèces pouvant permettre un évitement temporel à l'échelle de l'année dans le cadre de distributions sympatriques (chapitre 6).

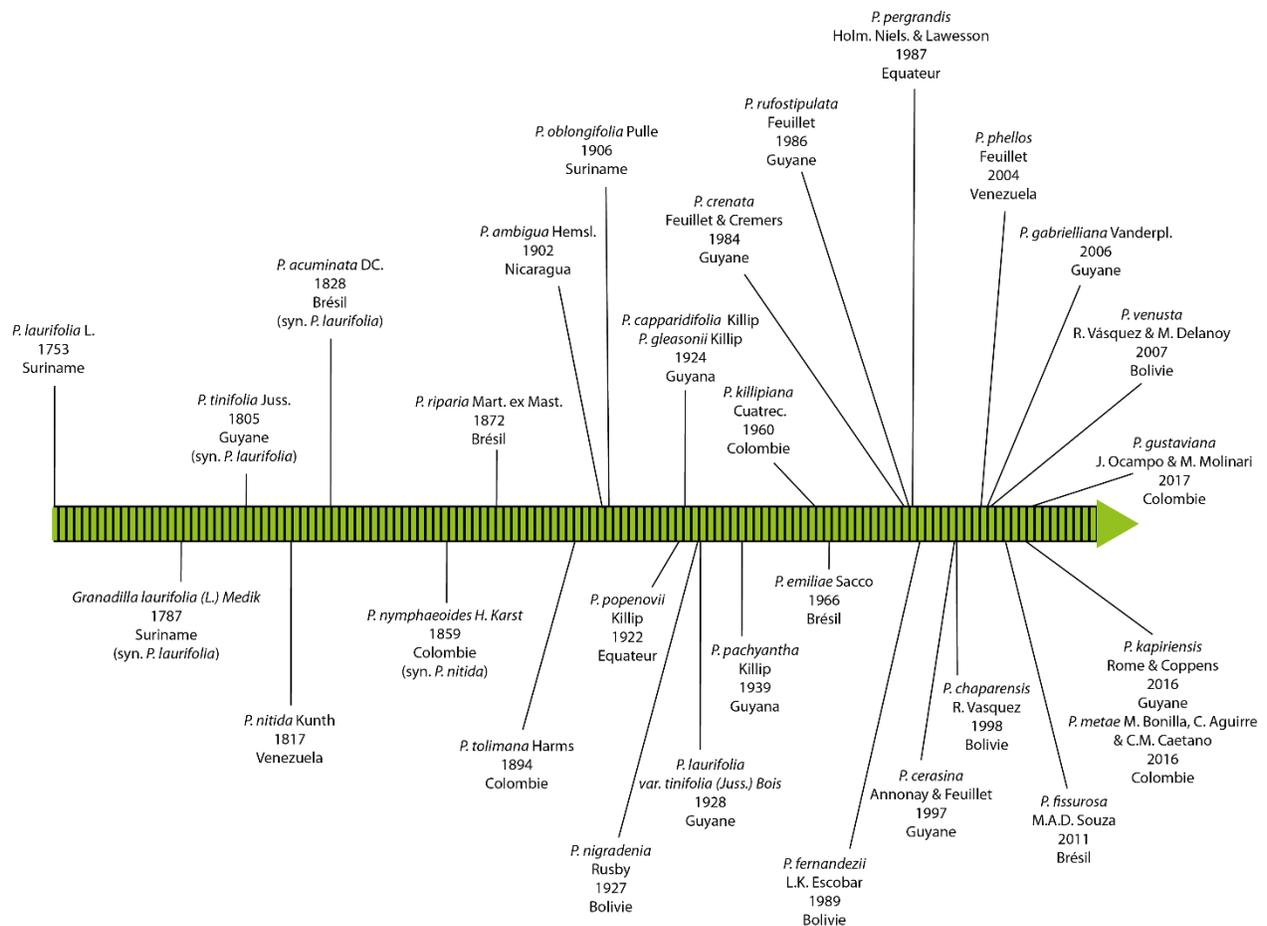
Ce dernier chapitre sera conclu par une discussion générale mettant en avant les avancées scientifiques produites dans le cadre de cette thèse dans le contexte du genre *Passiflora* et de son intérêt comme modèle « liane » dans les Néotropiques. Cette conclusion sera aussi l'occasion de rappeler la nécessité de conserver et d'accompagner une recherche en taxonomie, et plus largement en botanique, permettant de mieux définir les espèces, unités du vivant utilisées dans toutes les disciplines des sciences biologiques.

### Chapitre 3.

## Histoire botanique et analyse critique des espèces

De 1753 à 2017, 31 combinaisons binomiales de la série *Laurifoliae*, ont été décrites dont 7 ont été placées en synonymie : *Passiflora tinifolia* Juss., *P. oblongifolia* Pulle, *Granadilla laurifolia* (L.) Medik et *P. acuminata* DC. comme synonymes de *P. laurifolia*, *P. emiliae* Sacco intégrée dans *P. ambigua*, et *P. nympheoides* H. Karst dans *P. nitida*. L'effort de description n'a pas été constant dans le temps et s'est amplifié à partir des années 80 avec 13 espèces décrites en seulement 33 ans (Fig. 7). Près de la moitié des espèces (15 espèces) ont été découvertes sur le bouclier guyanais dont 7 en Guyane française. Les Andes, du Vénézuéla à la Bolivie, totalisent 10 espèces décrites. Enfin seulement 4 espèces ont été découvertes au Brésil et une au Nicaragua.

Les travaux que nous avons menés depuis 2016 ont réduit le nombre d'espèces valides à 19 : *Passiflora acuminata*, *P. ambigua*, *P. capparidifolia*, *P. cerasina*, *P. chaparensis*, *P. fissurosa*, *P. gustaviana*, *P. kapiensis*, *P. killipiana*, *P. laurifolia*, *P. nigradenia*, *P. nitida*, *P. pachyantha*, *P. phellos*, *P. popenovii*, *P. riparia*, *P. rufostipulata*, *P. tinifolia* et *P. venusta*. Le présent chapitre résume ces travaux en taxonomie publiés ou en cours de publication. Les articles complets sont disponibles en annexes.



**Figure 7.** Frise chronologique présentant les dates de description de l'ensemble des combinaisons binomiales (espèces valides et synonymes) appartenant à la série *Laurifoliae*. Le pays indiqué en dessous de chaque nom correspond à la localisation du type.

### 3.1 - Un nouveau lectotype pour *Passiflora laurifolia* L. (Rome et Coppens, 2018)

De la 'Description des plantes d'Amérique' par Plumier, en 1693, au *Species Plantarum* de Linnée en 1753, plusieurs synonymies douteuses de *Passiflora laurifolia* ont été proposées, générant une confusion persistante sur cette dernière. Une révision du processus qui a conduit à la description linnéenne de cette espèce, montre que le type finalement choisi par Cusset ne correspond pas à la description originale. Nous proposons un nouveau lectotype de l'espèce et une description plus complète à partir d'observations de terrain, d'herbier et de données bibliographiques.

### 3.2 - Des descriptions imprécises de *Passiflora riparia* Martius ex Masters ont conduit à des descriptions redondantes comme celles de *P. emiliae* Sacco, *P. crenata* Feuillet & Cremers, *P. pergrandis* Holm-Nielsen & Lawesson et *P. fernandezii* Escobar (Rome et Coppens 2019)

*Passiflora riparia* a été décrite de manière incomplète par Masters, à l'aide de spécimens de Martius et Spruce. Alors que sur *Spruce 2191*, considéré comme syntype de l'espèce, les deux séries externes de la couronne sont de longueur nettement différente (la plus externe étant très réduite), l'iconographie qui l'accompagne représente deux séries externes égales. Les descriptions ultérieures n'ont ni ajouté d'information significative ni corrigé l'incohérence dans la description de la couronne, de sorte que quatre espèces étroitement liées ont été distinguées sur la base de traits non correctement documentés pour *P. riparia* : *P. emiliae* (deux séries externes de longueur inégale), *P. crenata* (couleur des bractées), *P. pergrandis* (taille de la fleur et longueur de l'arête de sépale) et *P. fernandezii* (pubescence et forme de l'hypanthium). Notre étude compare (i) les descriptions des taxons susmentionnés et (ii) 43 spécimens d'herbier qui y sont associés, ainsi que des spécimens vivants de deux populations de *P. crenata*. Ces spécimens et d'autres ont été géoréférencés pour une comparaison de leur distribution et de leur habitat. Sur les cinq descriptions de *P. riparia* trouvées dans les flores, seule celle de la flore de l'Équateur apparaît clairement divergente, correspondant en fait à *P. tolimana*. Celles des quatre autres taxons ne diffèrent que par des couronnes de filaments inégales (sauf *P. crenata*) et la pubescence des parties florales. Cependant, 22 spécimens d'herbier associés à toutes ces descriptions (dont 16 pour *P. riparia*), ainsi que les spécimens vivants, partagent ces deux traits ; les 21 autres spécimens n'étaient pas informatifs et / ou ne pouvaient être attribués à aucune des cinq espèces. L'échantillon plus large de 62 spécimens n'indique aucune différence significative dans la distribution géographique ou climatique (basses terres du bassin amazonien), et montre une préférence marquée pour les habitats riverains. Ainsi, leur morphologie et leur écologie très proches justifient le placement de *P. emiliae*, *P. crenata*, *P. pergrandis* et *P. fernandezii* comme synonymes de *P. riparia*, et la désignation de *Spruce 2191* comme épitype. L'espèce la plus similaire, *P. ambigua* (20 spécimens cartographiés), diffère par la couleur de la corolle et des bractées, ainsi que par une répartition centrée le long des Andes tropicales d'Amérique du Sud et d'Amérique centrale, dans des habitats plus divers.

### 3.3 - Nouveaux éléments sur la distribution et la diversité de *Passiflora cerasina* Annonay & Feuillet (Rome et Coppens 2020)

Jusque récemment, *Passiflora cerasina* n'était connue que par deux spécimens d'herbier. Trois expéditions botaniques en Guyane française, en 2008, 2009 et 2017, ont considérablement amélioré nos connaissances sur sa répartition géographique et sa diversité morphologique. Une clé des espèces guyanaises de la série *Laurifoliae* est donnée. La description originale étant basée sur un holotype manquant, nous proposons un néotype que nous avons collecté sur le *locus classicus*.

### 3.4 - Comparaison de la morphologie et de la distribution de *Passiflora acuminata* DC., *P. tolimana* Harms, *P. gleasonii* Killip, *P. metae* M. Bonilla, C. Aguirre & Caetano, et leur synonymisation (Rome et al. manuscrit soumis en 2021).

Un examen des descriptions de *Passiflora acuminata*, *P. tolimana*, *P. gleasonii* et *P. metae* et des spécimens associés montre leur manque de différenciation morphologique et conduit à ressusciter formellement *P. acuminata* et à placer les trois autres noms comme synonymes. Cette évolution taxinomique est également appuyée par une modélisation de niche écologique et une caractérisation des habitats basée sur un échantillon de 68 observations géolocalisées. L'aire de répartition de l'espèce couvre une vaste région de plaine, comprenant la basse Amazonie et le nord de son bassin, et, à mi-altitude à l'ouest, le long des contreforts et des vallées andines, du Venezuela au Pérou. Dans les basses terres amazoniennes, l'espèce semble associée aux savanes sur sable blanc (campinas) et aux cours d'eau. Une description plus complète est proposée pour l'espèce, y compris une mention de son fruit fusiforme et légèrement côtelé, unique dans la série *Laurifoliae*.

### 3.5 – Discussion générale sur les espèces de *Passiflora* séries *Laurifoliae* et hypothèses de recherche

Ce premier travail taxinomique nous a permis de mieux comprendre les différences morphologiques qui existaient entre les espèces. Les publications auxquelles il a mené (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2019 ; Rome et al., 2021, manuscrit soumis) amènent l'idée que *P. riparia* et *P. acuminata* présentent

une large distribution géographique, comme *P. nitida*, *P. laurifolia* et *P. ambigua*. Ces études jettent ainsi un doute sur les distributions restreintes à de petites aires géographiques de plusieurs taxons et la multiplication des espèces. En revanche, il paraît difficile d'appréhender la variabilité d'espèces présentant des distributions étroites, car elles sont peu ou pas représentées dans les herbiers, comme cela est le cas pour *P. chaparensis*, *P. rufostipulata*, *P. fissurosa*, *P. killipiana* et *P. pachyantha*. Seules des observations basées sur la variation des caractères mesurés chez d'autres espèces de la série pourront nous donner les éléments pour discuter leur placement.

A l'issue de ce chapitre, la délimitation de plusieurs espèces reste en suspens. Qu'en est-il des liens entre *P. capparidifolia*, *P. tinifolia* et *P. laurifolia*, et de ceux entre *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. popenovii*, *P. gustaviana*, *P. riparia* et *P. ambigua* ? Il paraît nécessaire de faire appel à des outils statistiques pour évaluer la variabilité de chaque caractère et leur robustesse à séparer les espèces avant d'entreprendre l'analyse de leur niche écologique et de leur phénologie.

Ainsi, après avoir présenté les descriptions de chacune des espèces, nous allons évaluer la diversité morphologique de chaque caractère à partir d'échantillons vivants que nous avons collectés et/ou caractérisés principalement en Amérique du Sud. Cette caractérisation morphologique sera complétée par une caractérisation génétique, visant à tester la délimitation des espèces sans prétention phylogénétique. Le chapitre suivant est présenté comme un projet d'article qui sera soumis après la publication de l'article mettant en synonymie de *P. acuminata*, les noms de *P. gleasoni*, *P. tolimana* et *P. metae*.

## Chapitre 4.

### Diversités morphologique et génétique dans *Passiflora* série *Laurifoliae* (*Passifloraceae*)

Rome, M.<sup>1</sup>, Coppens d'Eeckenbrugge G.<sup>2,3</sup>, Ocampo Pérez J.<sup>4</sup>, Rioux D.<sup>5</sup>

<sup>1</sup> Univ. Grenoble Alpes, CNRS, SAJF, F-38000 Grenoble, France

<sup>2</sup> CIRAD, UMR AGAP, 34398 Montpellier, France

<sup>3</sup> AGAP, Univ Montpellier, CIRAD, INRAE, Institut Agro, Montpellier, France

<sup>4</sup> Department of Biology, Universidad Nacional de Colombia, Palmira (Colombia)/Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali (Colombia).

<sup>5</sup> Univ. Grenoble Alpes, Univ. Savoie Mont Blanc, CNRS, LECA, Grenoble, France.

Avec 593 espèces (Vanderplank et King, 2020), le genre *Passiflora* L. est principalement réparti en Amérique tropicale, mais aussi en Asie du Sud-Est et en Océanie (Krosnick et *al.*, 2013). Il se compose de lianes à vrilles, d'arbres et d'arbustes, ayant des feuilles alternées, des stipules axillaires, des nectaires extra-floraux sur le pétiole et / ou le limbe des feuilles et des bractées, et des fleurs à androgynophore avec une couronne constituée d'une ou plusieurs séries de filaments. Ces espèces présentent une grande variation morphologique, en relation avec la diversité de leurs habitats ainsi que des relations de coévolution avec un grand nombre d'organismes, dont une grande diversité de pollinisateurs parmi les insectes, les oiseaux et les chauves-souris (Ulmer et MacDougal, 2004 ; Spencer 1986 ; Labeyrie et *al.*, 2001; de Castro et *al.*, 2018 ; Abrahamczyk et *al.*, 2014 ; Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017). Les ancêtres de *Passiflora* seraient apparus en Afrique il y a environ 40,5 millions d'années (Hearn, 2006; Muschner et *al.*, 2012). Sa migration via l'hémisphère nord, au cours de l'Éocène, aurait été suivie d'une extinction partielle dans l'Oligocène et d'une évolution des espèces restantes vers des zones plus chaudes vers le sud (Muschner et *al.*, 2012). Cette hypothèse a été renforcée par des données paléontologiques attestant la présence des ancêtres de la *Passiflora* en Europe pendant le Miocène et en Colombie au moins à partir de la fin de l'Éocène (Martínez, 2017).

Killip (1938) a développé la première classification infragénérique basée sur les traits floraux, divisant *Passiflora* en 22 sous-genres. La classification actuelle (Feuillet et MacDougal, 2003 ; Krosnick et *al.*, 2009) divise le genre en cinq sous-genres : *Astrophea* (DC.) Masters (arbres et arbustes, plus rarement lianes), *Decaloba* (DC.) Rchb. (lianes, herbacées ou ligneuses, à petites fleurs et baies, ces dernières généralement noires), *Deidamioides* (Harms) Killip (groupe morphologiquement mal défini de petites

lianes herbacées, à pédoncules à deux fleurs), *Passiflora* (plantes grimpantes herbacées ou ligneuses, avec de grandes fleurs et fruits) et *Tetrapathea* (DC.) PS Green. Les sous-genres *Passiflora*, *Deidamioides* et *Astrophea* sont strictement américains, avec une distribution essentiellement tropicale, tandis que *Passiflora* sous-genre *Decaloba* est principalement distribué en Amérique mais également représenté en Asie du Sud-Est et en Australie (Ulmer et MacDougal, 2004). Enfin, le sous-genre *Tetrapathea* comprend trois espèces de lianes dioïques, poussant en Nouvelle-Zélande, en Papouasie-Nouvelle-Guinée et en Australie. Cependant, selon des études phylogénétiques récentes, le sous-genre *Deidamioides* apparaît polyphylétique, et les espèces qui le composent semblent appartenir à d'autres sous-genres (Muschner et al., 2012 ; Sader et al., 2019, Pacheco et al., 2020).

Avec 265 espèces américaines (Vanderplank et King, 2020), *Passiflora* est le sous-genre le plus important et le plus connu. La plupart de ses espèces ont de grandes fleurs et des fruits aux couleurs vives, dont certains sont d'une importance économique pour les pays tropicaux, en particulier en Amérique du Sud (Vanderplank et King, 2020 ; Yockteng et al., 2011). Cependant, alors que des études récentes sur le sous-genre *Decaloba* montrent une congruence entre la classification morphologique et la phylogénie moléculaire, l'évolution de la diversité du sous-genre *Passiflora* est encore mal comprise, affectant à la fois la recherche botanique et la classification de ce groupe. Les incongruences peuvent s'expliquer en partie par une taxonomie basée principalement sur la morphologie des fleurs (Killip, 1938 ; MacDougal et Feuillet, 2004), sous-estimant les caractères végétatifs les plus conservés. Les études de systématique moléculaire ont été relativement peu utiles, en raison de l'hérédité complexe des chloroplastes (paternelle, maternelle et biparentale) (Lorenz-Lemke et al., 2005; Muschner et al., 2006 ; Hansen et al., 2007 ; Ocampo, 2007) et la présence d'hétéroplasmie (Wolfe et Randle, 2004 ; Cauz-Santos, 2020), liée à la spéciation hybridogène, avec des événements extrêmes de capture de chloroplaste, impliquant même des sous-genres distincts (Yockteng et Nadot, 2004 ; Hansen et al., 2006). Ainsi, les phylogénies moléculaires du sous-genre *Passiflora* n'ont pas réussi à mettre en évidence des relations bien résolues et bien étayées à un niveau taxonomique bas. Des études phénétiques moins ambitieuses, basées sur des marqueurs très variables du génome nucléaire et axées sur les espèces cultivées et leurs parents sauvages, ont produit des résultats limités mais plus cohérents. Ainsi l'étude d'espèces communes de la supersection *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & JM MacDougal au moyen de marqueurs AFLP (Segura et al., 2001) a produit des phénogrammes très similaires à ceux obtenus avec des marqueurs morphologiques et biochimiques, et a permis de détecter des variations géographiques au sein d'espèces à large distribution. En revanche, elle a montré que ces mêmes marqueurs génétiques ne sont pas adaptés pour appréhender des relations plus éloignées avec des espèces d'autres supersections et sous-genres.

L'étude d'Ocampo et al. (2004), se concentrant sur les espèces cultivées des supersections *Tacsonia*, *Passiflora* et *Laurifoliae*, a confirmé la capacité des marqueurs AFLP à distinguer les espèces et à détecter des affinités interspécifiques particulières au sein des séries, alors que la structure essentiellement radiale du phénogramme était peu utile pour apprécier les distances génétiques entre séries ou supersections. Ainsi, malgré cette limitation, ils constituent un outil économique et suffisant pour une première approche génétique de séries uniformes d'espèces étroitement apparentées, avec l'objectif minimal de valider, ou non, les frontières entre les morpho-espèces, de comparer les variations génétiques intraspécifiques et interspécifiques, et de confronter l'organisation des diversités morphologique et génétique. C'est la raison pour laquelle nous avons utilisé cette technique pour étudier la série *Laurifoliae*, la plus difficile du sous-genre *Passiflora*.

En effet, du point de vue morphologique, un aspect particulier de l'organisation de la diversité de *Passiflora* sous-genre *Passiflora* est l'existence de séries assez uniformes, facilement identifiables par des schémas morphologiques clairs, et rassemblées en supersections. Ainsi, le sous-genre *Passiflora* est actuellement divisé en six supersections : *Passiflora*, *Stipulata* Feuillet & J. M. MacDougal, *Laurifolia* (Cervi) Feuillet & J. M. MacDougal, *Coccinea* Feuillet & J. M. MacDougal, *Distephana* (DC) Feuillet & J. M. MacDougal et *Tacsonia*. Malgré l'absence de définition formelle claire, la supersection *Laurifolia* apparaît morphologiquement homogène, avec quatre séries : *Quadrangulares* Feuillet & J.M. MacDougal (six espèces, tiges ailées, bractées distinctes à la base, graines de plus de 5 mm de large); *Tiliifoliae* Feuillet & JM MacDougal (15 espèces, tiges cylindriques à anguleuses, bractées unies, au moins à la base, graines ne dépassant pas 5 mm de large), *Marginatae* Killip ex Cervi (une espèce, tiges cylindriques ou anguleuses, pétioles sans glande, bractées inférieures à 1 cm de long) et *Laurifoliae* Killip ex Cervi (Feuillet et MacDougal, 2003).

*Passiflora* série *Laurifoliae* présente une uniformité morphologique si remarquable que sa taxonomie est extrêmement difficile (Killip, 1938). En révisant les critères délimitant la série, Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2017) en ont exclu cinq espèces. Les 24 espèces restantes sont glabres à pubescentes, ont des tiges cylindriques à anguleuses, sans ailes, parfois subéreuses sur les parties anciennes avec des stipules linéaires à sétacées, précocement caduques. Leurs feuilles sont unilobées, oblongues-lancéolées, entières à glanduleuses, non peltées, et ont des pétioles avec 0-2 glandes sessiles discoïdes à oblongues. Les fleurs sont pendantes avec deux séries externes de filaments campanulés, un involucre de trois bractées glandulaires, libres à la base et de plus de 1 cm de long. Depuis cette révision, une autre espèce répondant à ces critères a été décrite : *P. gustaviana* Ocampo & Molinari.

Les espèces de la série *Laurifoliae* partagent également leurs préférences d'habitat, dans les forêts néotropicales humides, à des altitudes faibles à moyennes. Certaines espèces présentent des distributions très larges (par exemple sur l'ensemble du bassin amazonien et / ou le long des Andes tropicales), ce qui a conduit à des descriptions redondantes dans différents pays. Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2019) et Rome et *al.* (soumis) ont révisé ces situations et placé respectivement quatre et trois espèces en synonymie sous *Passiflora riparia* Mart. Ex Mast. et *P. acuminata* DC., réduisant ainsi la série de 25 à 18 espèces. De larges distributions géographiques sont également observées pour *P. nitida* Kunth (bassin amazonien et Amérique centrale), *P. ambigua* Hemsl. (du sud du Mexique au Pérou) et *P. laurifolia* L. (bassin amazonien et Antilles). A l'inverse, plusieurs espèces sont connues à partir de moins de dix spécimens d'herbier, comme *P. phellos* Feuillet (Amazonas, Brésil, et Pérou), *P. rufostipulata* Feuillet (Montagne de Kaw et ses environs, Guyane française), *P. pachyantha* Killip (sud du Guyana) et *P. killipiana* Cuatrec. (Amazonas, Colombie), ou même uniquement du type, comme *P. chaparensis* R. Vásquez (Chapare, Bolivie) et *P. fissurosa* M.A.D. Souza (Réserve forestière de Ducke, Manaus, Brésil). Le manque d'informations sur leur biologie, leur distribution exacte et leur phénologie (avec une floraison souvent courte d'une à deux semaines à l'échelle de la population, comme observé chez *P. riparia* ou *P. cerasina* Annonay & Feuillet en Guyane française) limite les observations de terrain, rendant la collecte de spécimens fertiles difficile et trop incertaine.

Au-delà de leur intérêt comme cas particulier de spéciation et d'évolution, les espèces de la série *Laurifoliae* représentent une ressource génétique particulièrement intéressante. Ils partagent la présence d'un fruit comestible relativement gros, avec une pulpe sucrée et aromatique, contrastant avec les fruits acides de l'espèce la plus connue *Passiflora edulis* Sims., essentiellement consommés après transformation, tout en ressemblant à la pulpe de la granadille douce *P. ligularis* Juss., limité à des altitudes de 1500-2000 m dans les Andes et en Amérique centrale. Au contraire, les fruits des membres de la série *Laurifoliae* sont adaptés aux basses terres humides et aux contreforts, où ils sont particulièrement appréciés (Montero, 2017 ; Yockteng et *al.*, 2011). *Passiflora laurifolia*, le *water lemon* (aux Antilles britanniques) ou la *pomme liane* (en Martinique), est cultivée aux Antilles ; *P. nitida*, nommée *kouzou* en Guyane française ou *maracuyá suspiro* au Brésil, est cultivée dans tout le bassin amazonien, des Guyanes à la Bolivie, et dans le Chocó biogéographique; *P. popenovii*, la *granadilla de Quijos*, réussit à mi-altitude dans les Andes de la Colombie, de l'Équateur et du Pérou; et *P. nigradenia* Rusby, le *pachío amarillo*, est cultivée en Bolivie (Junqueira et *al.*, 2020, Eljach Mosquera, 2009 ; Vásquez, 1998). De plus, l'adaptation de plusieurs espèces à des sols très humides, voire engorgés, tout à fait unique parmi les fruits de la passion cultivés, ouvre des perspectives de résistances aux maladies du

sol liées aux conditions humides, soit par introgression soit comme porte-greffe. L'analyse de matériel génétique sauvage, comme *P. kapiensis* Rome & Coppens, une espèce sauvage aux fruits de 10 cm de large, offre également d'intéressantes perspectives de valorisation horticole.

Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2017) ont présenté une délimitation morphologique de la série, comme une première étape dans l'étude de sa diversité. Cependant, aucune étude génétique ne s'est concentrée sur la délimitation de cette série. La dernière publication en phylogénie moléculaire (Pacheco et al., 2020) basée sur 66 gènes codant pour les protéines plastidiennes, présente la série *Laurifoliae* comme monophylétique et la supersection *Laurifolia* comme polyphylétique. Cette article n'inclut que deux représentants de la série (*P. laurifolia* et *P. nitida*), qui semblent être sœur d'un groupe composé de *P. cincinnata* Mast., *P. edulis* Sims. et *P. quadrangularis* L. tandis qu'un groupe formé par *P. ligularis* Juss., *P. maliformis* L. et *P. serratodigitata* L. est soeur de *P. serratifolia* L. et éloigné du groupe précédent. La congruence entre morphologie et génétique reste fragile, même au niveau intraspécifique, compte tenu des difficultés liées à l'hérédité de l'ADN chloroplastique. En effet, la phylogénomique basée sur les séquences d'ADNc ne permet qu'une seule vision de l'évolution du sous-genre *Passiflora*, et davantage de reconstructions phylogénétiques à partir de gènes nucléaires sont nécessaires.

A partir de plusieurs expéditions et collaborations, nous avons constitué un échantillon de représentants d'espèces de la série *Laurifoliae*. Deux jeux de données ont été produits : un premier de marqueurs AFLP à partir d'échantillons d'ADN, collectés soit directement lors d'expéditions botaniques, ou auprès de jardins botaniques, soit reçus directement de botanistes locaux ou d'amateurs de passiflores; et un second de marqueurs morphologiques de plantes vivantes, caractérisées à l'état sauvage, dans des jardins familiaux ou, dans un cas, cultivés dans un jardin botanique. Les ensembles de données génétiques et morphologiques ont été soumis à des analyses de classification. Cependant, compte tenu de la connaissance médiocre et inégale des 18 espèces de la série *Laurifoliae*, et des difficultés pratiques et légales de rassembler un échantillon large et équilibré en termes de diversité et de répartition géographique, les ambitions de la présente étude se limitent à une première exploration pragmatique de l'organisation de la diversité des *Laurifoliae*, parmi les espèces et les populations disponibles. L'échantillon total considéré ici représente 13 espèces (10 d'entre elles avec des données florales) sur les 18 espèces de la série *Laurifoliae* : *P. acuminata*, *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. gabrielleana*, *P. gustaviana*, *P. kapiensis*, *P. laurifolia*, *P. nigradenia*, *P. nitida*, *P. popenovii*, *P. riparia*, *P. rufostipulata*, et *P. venusta* R. Vásquez & M. Delanoy.

## 4.1- Matériels et méthodes

### 4.1.1 – Collecte de données et matériel végétal

Les échantillons et les données morphologiques ont été collectés lors de huit campagnes de terrain dont quatre expéditions en Guyane française (2007, 2008, 2013 et 2017), une en Martinique et en Guadeloupe (2008), une au Costa Rica (2014), une en Équateur (2014) et une au Panama (2015). D'autres échantillons ont été obtenus auprès de trois institutions : le Jardin Botanique de Lyon, le Jardin Botanique de Meise et le Jardin Principal de l'Académie des Sciences de Russie. Enfin, plusieurs botanistes et passionnés de passiflores nous ont envoyé des échantillons : Andrew Adair (Australie), Luiz Otavio (Brésil), Miguel Molinari (Vénézuéla), Jorge Restrepo (Colombie) et Mauricio Vecchia (Italie).

Pour les analyses morphologiques, cinq plantes, lorsque cela était possible en fleur et / ou en fruit, ont été caractérisées dans chaque population ou sous-population. Elles ont été numérotées, placées dans des sacs dans une glacière afin de conserver les couleurs des fleurs et pour éviter la dessiccation (qui pouvait biaiser les mesures), puis elles ont été caractérisées dans les 24 heures. L'échantillon total de 151 plantes, dont 49 en fleurs, représente 12 espèces (dont 10 avec des données florales) sur les 18 espèces de la série *Laurifoliae*. Les 99 plantes de l'échantillon d'analyse génétique appartiennent à 13 espèces (tableau 3). L'identification des plantes a été vérifiée à minima à partir de photographies.

**Tableau 3.** Composition des échantillons pour les analyses génétique et morphologique, par espèce et par origine.

Espèce	Pays de collecte	Analyse génétique		Analyse morphologique	
		Lieux de collecte et nombre d'échantillons		Lieux de collecte et nombre d'échantillons à l'état végétatif	
<i>Passiflora acuminata</i>	Equateur	<i>Shushufindi, Sucumbios</i> (2)		<i>Shushufindi, Sucumbios</i> (2)	
	Colombie	<i>Meta</i> (1)		<i>Villavicencio, Meta</i> (1) <i>Restrepo, Meta</i> (1)	
	Vénézuéla	Mérida (1)			
<i>Passiflora ambigua</i>	Equateur	<i>El Reventador, Sucumbios</i> (2) <i>Cascales, Sucumbios</i> (1)		<i>El Reventador, Sucumbios</i> (2) <i>Cascales, Sucumbios</i> (1)	
	Panama	<i>Route de El Llano-Carti</i> (1) <i>Route de Santa Rita à Sierra Llorna</i> (1) <i>Pipeline Road, Gamboa</i> (1)		<i>Route de El Llano-Carti</i> (1) <i>Route de Santa Rita à Sierra Llorna</i> (1) <i>Pipeline Road, Gamboa</i> (2)	
	Costa Rica	<i>Péninsule d'Osa</i> (1)		<i>Péninsule d'Osa</i> (2)	
	Colombie	<i>Antioquia</i> (1)		<i>Cocorná, Antioquia</i> (1)	
				<i>Corcorná, Antioquia</i> (1)	

	Mexique	<i>Taepa, Tabasco</i> (1)		
	Vénézuéla	<i>Chiwara, Mérida</i> (1)		
<i>Passiflora cerasina</i>	Guyane française	<i>Crique Kapiri</i> (7) <i>Route de Port Larivot</i> (1) <i>La Réserve Mirande</i> (1)	<i>Saint Georges de l'Oyapock</i> (11) <i>Dékou Dékou Mts</i> (7) <i>Montagne de Kaw</i> (4) <i>Plateau des Cascades</i> (2)	<i>Saint Georges de l'Oyapock</i> (1) <i>Plateau des Cascades</i> (1) <i>Montagne de Kaw</i> (3)
	Brésil	<i>Village de Oyapock</i> (1)	<i>Village Oyapock</i> (1)	
<i>Passiflora gabrielleana</i>	Guyane française	<i>Pont de la rivière Comté</i> (3) <i>Carrefour Leblong, Cayenne</i> (2) <i>Pont des Cascades</i> (2) <i>Saut Maripa</i> (1) <i>Régina</i> (4) <i>L'ilêt la Mère</i> (1) <i>Localité inconnue</i> (1)	<i>Chemin de Montabo, Cayenne</i> (5) <i>Régina</i> (6) <i>Approuague</i> (5) <i>Pont de la rivière Comté</i> (3) <i>Guatemala</i> (2) <i>Les Hattes</i> (2) <i>Carrefour Leblong, Cayenne</i> (5) <i>Pont des Cascades</i> (1) <i>Saut Maripa</i> (2) <i>Route de Saint Elie</i> (1) <i>Saint Georges de l'Oyapock</i> (1) <i>Plante cultivée</i> (1)	<i>Approuague</i> (2) <i>Pont de la rivière Comté</i> (1) <i>Les Hattes</i> (2) <i>Pont des Cascades</i> (1) <i>Saint Georges de l'Oyapock</i> (1) <i>Carregour Leblong, Cayenne</i> (2) <i>Régina</i> (4) <i>Plante cultivée</i> (1)
<i>Passiflora gustaviana</i>	Colombie	<i>Route de Pacho à Supata</i> (2)	<i>Route de Pacho à Supata</i> (2)	<i>Route de Pacho à Supata</i> (2)
<i>Passiflora kapiriensis</i>	Guyane française	<i>Crique Kapiri</i> (6)	<i>Route de St Georges de l'Oyapock</i> (4) <i>Crique Kapiri</i> (9) <i>Route de la rivière Mataroni</i> (2)	<i>Route de St Georges de l'Oyapock</i> (1)
	Martinique	<i>Parking de l'Anse Grosse Roche</i> (1) <i>Plantes cultivées</i> (3) <i>Bois Rouge</i> (3) <i>Péninsule de la Caravelle</i> (4)	<i>Plantes cultivées</i> (3) <i>Bois Rouge</i> (3) <i>Péninsule de la Caravelle</i> (3)	<i>Plantes cultivées</i> (3) <i>Bois Rouge</i> (3) <i>Péninsule de la Caravelle</i> (3)
	Guadeloupe		<i>Plantes cultivées</i> (4)	<i>Plantes cultivées</i> (4)
<i>Passiflora laurifolia</i>	Guyana	<i>Monts Kanuku</i> (1)		
	Brésil	<i>Embouchure de l'Amazone</i> (2) <i>Localité inconnue</i> (1)		
	Suriname	<i>Marché de Paramaribo, plante cultivée</i> (1)		
	Etats-Unis	<i>Hawaï</i> (1)		
	Venezuela	<i>Carvajal, Trujillo</i> (1)		
<i>Passiflora nigradenia</i>	Bolivie	<i>Plante cultivée au Jardin Botanique de Lyon</i> (1) <i>Plante cultivée au Jardin Botanique de Moscou</i> (1) <i>Santa Cruz de la Sierra</i> (1)	<i>Plante cultivée au Jardin Botanique de Lyon</i> (1)	<i>Plante cultivée au Jardin Botanique de Lyon</i> (1)
	Brésil	<i>Manaus, Amazonas</i> (1)		
<i>Passiflora nitida</i>	Guyane Française	<i>Route d'Apatou</i> (1) <i>Route de Cacao</i> (1) <i>Tonnegrande</i> (1)	<i>Route d'Apatou</i> (1) <i>Route de Cacao</i> (2) <i>Route de St Georges de l'Oyapock</i> (3) <i>Tonnegrande</i> (1) <i>Eskol</i> (1)	<i>Route de Cacao</i> (1)
	Colombie		<i>Quibdó, Chocó</i> (1) <i>Buenaventura, Valle del Cauca</i> (1)	<i>Quibdó, Chocó</i> (1)

	Costa Rica	<i>Braulio Carrillo Park</i> (2) <i>Universidad Nacional, plante cultivée</i> (1)		
	Panama	<i>Route d'El Llano-Carti</i> (3) <i>Pipeline Road, Gamboa</i> (1)	<i>Route d'El Llano-Carti</i> (4) <i>Pipeline Road, Gamboa</i> (1) <i>Route de Cocleito</i> (1)	<i>Route d'El Llano-Carti</i> (1)
<i>Passiflora popenovii</i>	Equateur	<i>La Bonita, Sucumbíos</i> (3)	<i>La Bonita, Sucumbíos</i> (3)	
	Colombie	<i>Timbío, Cauca</i> (1)	<i>Timbío, Cauca</i> (2) <i>Chachagui, Nariño</i> (2)	<i>Timbio, Cauca</i> (2) <i>Chachagui, Nariño</i> (2)
<i>Passiflora riparia</i>	Guyane Française	<i>Montagne de Kaw</i> (4) <i>Tonnegrande</i> (4) <i>Route de Cacao</i> (1) <i>Route de Régina</i> (1)	<i>Route de St Georges de l'Oyapock</i> (6) <i>Route de Cacao</i> (3) <i>Montagne de Kaw</i> (3) <i>Route de Régina</i> (4) <i>Tonnegrande</i> (4) <i>Village d'Eskol</i> (3)	<i>Tonnegrande</i> (4) <i>Route de Cacao</i> (1)
	Brésil	<i>Belém</i> (1)		
	Equateur	<i>Plante cultivée au Jardin Botanique de Moscou</i> (1)		
<i>Passiflora rufostipulata</i>	Guyane Française	<i>Plante cultivée au jardin botanique de Meise</i> (1) <i>Plante cultivée au jardin botanique de Moscou</i> (1) <i>Plante cultivée au jardin botanique de Lyon</i> (1)	<i>Montagne de Kaw</i> (1)	0
<i>Passiflora venusta</i>	Bolivie	<i>Plante cultivée dans la collection nationale italienne</i> (1) <i>Plante cultivée au jardin botanique de Moscou</i> (1)	0	0

#### 4.1.2 – Analyse morphologique

##### - Collecte de données

La liste des descripteurs est dérivée de celle utilisée par Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge (2017), avec des adaptations pour décrire la diversité des séries *Laurifoliae*. Le tableau 4 répertorie les 47 descripteurs quantitatifs originaux et 77 descripteurs qualitatifs, complétés par 15 rapports qui décrivent les formes et les proportions. Cinq mesures ont été prises pour les caractères quantitatifs pour chaque plante individuelle. Les caractères de couleur ont été enregistrés avec le Royal Color Chart (Royal Horticultural Society, 2001) et classés *a posteriori*.

**Tableau 4.** Liste de 124 descripteurs utilisés pour caractérisation morphologique.

Organes	Descripteurs quantitatifs	Descripteurs qualitatifs
TIGE	Longueur d'entre-noeud (STIN)	Section transversale (STSH), présence d'anthocyanes (STAN), pubescence (STPU)
VRILLE		forme (TESH), pubescence (TEPU), anthocyanes (TEAN)
STIPULE	Nombre de glandes (SPGL), longueur (SPLE), largeur (SPWI)	Permanence (SPPE), couleur (SPCO), pubescence (SPPU), forme (SPSH), marge (SPMA), anthocyanes (SPAN)
PETIOLE	Longueur (PELE), longueur de la base à la première glande du pétiole (PEDG), nombre de glandes (PENM)	Anthocyanes (PEAN), pubescence (PEPU), couleur (PECO), forme des nectaires (PENS), nectaires sessiles vs. nectaires stipités (PESN)
FEUILLE	Densité de serration sur 2 cm de la marge (LEMS), longueur (LECL), largeur (LECW), nombre de glandes marginales (LENN)	Hétérophyllie (LEHO), marge (LEMA), base de la feuille (LEBS), forme de l'apex (LEAS), présence d'acumen (LEPA), présence de mucron (LM), pubescence adaxiale (LEAX), pubescence abaxiale (LEPB), pubescence des nervures abaxiales (LAPU), anthocyanes sur le limbe (AL), anthocyanes sur les nervures (LEAN), couleur adaxiale (LECA), hétéroblastie (LEPH), distribution des nectaires (LELM), forme des nectaires (LENS)
PEDONCULE	Longueur (à l'anthèse) (PDLE), diamètre (à l'anthèse) (PDDI), longueur du pédicelle (PDPL)	Pubescence (PDPU), anthocyanes (PDAN)
BRACTEE	Nombre de nectaires marginaux (BRNN), longueur (à l'anthèse) (BRLE), largeur (à l'anthèse) (BRWI), longueur de la base au premier nectaire marginal (BMN)	Pubescence (BRPU), position de la pubescence (BRPP), couleur (BRCO), anthocyanes (BRAN), forme (BRSH), type de marge (BRMA), forme de l'apex (BRAS)
FLEUR	Orientation de la fleur (FLOG), longueur de l'arête (FLSA), longueur des pétales (FLPL), largeur des pétales (FLPW), longueur des sépales (FLSL), largeur des sépales (FLSW), diamètre de la chambre nectarifère (FLNC), diamètre de l'hypanthium près de la chambre nectarifère (proximal) (FLHD), diamètre de l'hypanthium (distal) (FLHS), longueur de la fleur (de la base de l'hypanthium à l'apex de l'ovaire) (FLLE), hauteur de l'hypanthium (chambre nectarifère comprise) (FLHL), longueur de la chambre nectarifère (FLNL), nombre de séries (FLNS), longueur des filets des étamines (FLSF), longueur de l'ovaire (FLOL), longueur du style (FLSL2), longueur du gynophore (FLGL), longueur de l'androgynophore (FLAL), longueur de l'opercule (FLOC), longueur du limen (FLLL)	Type de corolle (FLCT), orientation (FLOG), pubescence du calice (FLPU), pubescence de l'hypanthium (FLHP), couleur principale des pétales (FLCP), chlorophylle à l'extérieur des sépales (FLCS), concavité des sépales (FLKS), répartition des anthères (FLDA), couleur des filets des étamines (FLSC), pubescence de l'ovaire (FLOP), couleur de l'ovaire (FLCO), couleur du style (FLCS), distribution de la couleur du style (FLDS), couleur du stigmate (FLCG), couleur de l'androgynophore (FLCA), distribution de la couleur sur l'androgynophore (FLDA), marge du limen (FLML), anneau dans la chambre nectarifère (FLNR), couleur interne de l'hypanthium (FLCI), chlorophylle à l'extérieur de l'hypanthium (FLCE), présence d'anthocyanes à l'extérieur de l'hypanthium (FLAE), présence de chlorophylle à l'extérieur de sépales, présence et type de couronne interne (FLIC), épaissement du trochléa (FLTT)
SERIES DE FILAMENTS	Longueur de la série la plus externe (C1LE), longueur de la deuxième série (C2LE)	Couleur la plus foncée de la couronne la plus externe (C1DC), couleur la plus claire de la couronne la plus externe (C1CC), couleur la plus foncée de la seconde couronne (C2DC), couleur la plus claire de la seconde couronne (C2CC)
FRUIT	Poids (FRAIS), longueur (FROM), diamètre (FRDM), épaisseur du mésocarpe + épicarpe (FRPT), poids du mésocarpe + épicarpe (FRPW), poids des graines (FRSW), poids du jus et de la pulpe (FRP)	Pigmentation du fruit mûr (FRIM), pigmentation du fruit non mûr (FIM), couleur du fruit mûr (FRCF), forme (FRSH), pubescence (FRPU), coupe transversale (FRTS), texture du mésocarpe (FRMT), acidité de l'arille (FRAT), texture de l'épicarpe (FRST)

#### 4.1.3 – Analyse des variables quantitatives

Les données quantitatives ont été soumises à des analyses de variance pour estimer les contributions relatives des variations interspécifiques, intraspécifiques (inter-populations) et intra-populations (parmi les individus). Suite à cette décomposition de la variance globale, nous avons exclu les variables dont la variance interspécifique est inférieure à la moitié du total (Ocampo & *al.*, 2017). Lorsque les descripteurs de forme (par exemple le rapport longueur / largeur des feuilles) ont montré un pouvoir discriminant similaire ou meilleur, ils ont été préférés à l'un des descripteurs bruts (longueur ou largeur de la feuille) afin d'éviter d'accorder trop d'importance aux variations de taille générale. L'ensemble de descripteurs sélectionnés a été soumis à une analyse en composantes principales (ACP), en conservant les facteurs avec une valeur propre supérieure à 1, en appliquant l'option de rotation normalisée varimax à l'aide du logiciel STATISTICA (Hill et Lewicki, 2006), et les individus ont été projetés sur le plan principal. Les caractères quantitatifs des fruits n'ont pas été inclus dans les analyses car ils sont probablement soumis à des processus de sélection convergents chez les espèces cultivées.

#### 4.1.4 – Analyse de classification sur les variables qualitatives

Les variables qualitatives ont également été sélectionnées sur la base de leur contribution à la différenciation entre les espèces, en rejetant celles qui présentent des variations fréquentes à des niveaux inférieurs. Les variables quantitatives ont été sélectionnées sur la base de leur contribution particulière aux axes de l'ACP, pour éviter les redondances d'informations qui pourraient être dues à des relations allométriques ou à un déterminisme génétique commun, comme la taille générale d'organes similaires ; elles ont ensuite été catégorisées en fonction de leur schéma de répartition entre les espèces et ajoutés à l'ensemble des variables qualitatives, à condition que les informations correspondantes ne soient pas déjà incluses dans un descripteur purement qualitatif. L'ensemble de données résultant a été soumis à une analyse de Neighbor Joining (Saitou et Nei, 1987) en utilisant le coefficient de dissimilarité de Sokal et Michener (1958) et en calculant les valeurs bootstrap de 500 réplifications avec le logiciel DARwin 6.0.021 (Perrier et Jacquemoud-Collet, 2006).

#### 4.1.5 – Analyse génétique et procédure AFLP

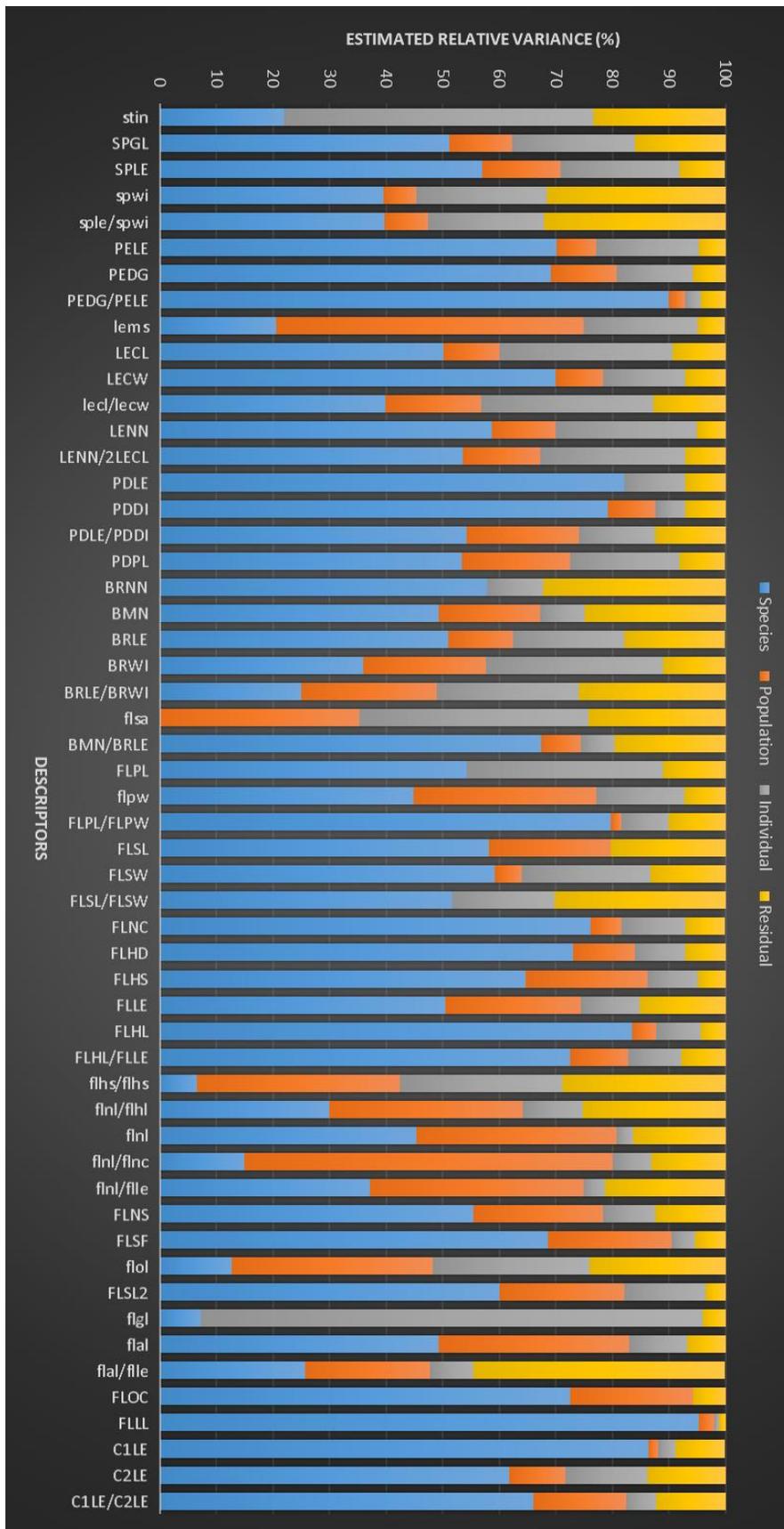
L'ADN total a été extrait des feuilles sèches en utilisant le kit DNeasy Plant Mini (Qiagen, Hilden, Allemagne) selon les instructions du fabricant. La procédure AFLP, modifiée de Vos et *al.* (1995), a été réalisée comme décrit dans *Typha minima* par Till-Bottraud et *al.* (2010) sauf pour l'utilisation de combinaisons d'amorces EcoRI-AGGxMseI-CAA, EcoRI-ACTxMseI-CTG, EcoRI-ACCxMseI-CAG, d'après Ocampo et *al.* (2004). Les données brutes ont été collectées et dimensionnées à l'aide de GENEMAPPER 3.7 (Applied Biosystems). Les profils AFLP ont été analysés dans la plage de 50 à 500 pb et notés en utilisant une procédure semi-automatisée pour coder la présence (1) ou l'absence (0) de marqueurs. Des coefficients d'appariement simples par paires (Sokal et Michener, 1958) ont été calculés pour une analyse de « Neighbor Joining » suivant la même méthodologie que pour les données morphologiques.

## 4.2 – Résultats

### 4.2.1 – Variation quantitative

La figure 8 présente les composants de la variance pour 52 descripteurs quantitatifs. Beaucoup d'entre eux semblent efficaces pour distinguer les espèces.

Sur les 14 caractères végétatifs quantitatifs considérés, huit présentent une composante de variance interspécifique correspondant à plus de 50 % de la variance totale (Fig. 8) : la longueur des stipules et le nombre de leurs glandes, la longueur du pétiole, les positions absolue et relative des glandes pétiolaires, la longueur et la largeur des feuilles, ainsi que le nombre et la densité des glandes marginales des feuilles. Sept d'entre eux ont été retenus pour l'analyse de la diversité. En effet, compte tenu de la composante interspécifique plus élevée de sa variation et de son intérêt direct pour la délimitation des espèces dans la série, le rapport donnant la position relative de la glande pétiolaire a été préféré à la distance absolue (PEDG). Au contraire, le rapport longueur / largeur des feuilles n'est pas suffisamment discriminant, de sorte que les variables d'origine (longueur et largeur des feuilles) ont toutes deux été conservées pour l'analyse. Parmi les autres variables rejetées, on trouve (i) la largeur de la stipule et le rapport longueur / largeur de la stipule, dont la variance résiduelle importante est probablement liée à la mesure très difficile et imprécise de la largeur sur les stipules en soies; et (ii) la longueur d'entre-nœuds, dont la variance intra-population représente 55 % du total ; (iii) la dentelure des feuilles a également été exclue car la variance interpopulation correspond à 54 % de la variance totale.



**Figure 8.** Graphiques des composants de la variance de 52 descripteurs quantitatifs. Les caractères en majuscules sont utilisés pour les caractères affichant plus de 50 % de variance interspécifique.

Sur les 40 caractères floraux quantitatifs considérés, 13 ont été rejetés en raison d'un faible pourcentage de variance interspécifique. Trois d'entre eux concernent les traits des bractées, confirmant la forte variation intraspécifique de cet organe (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2019 ; Rome et *al.*, soumis): largeur et forme générale (rapport longueur / largeur, dont la variance interspécifique ne compte que pour 25% du total !), et position absolue de la première glande marginale. Les autres traits variant principalement à des niveaux intraspécifiques sont la longueur de l'arête du sépale, la largeur du pétale, la forme de l'hypanthium (FLHD / FLHS), la longueur de la chambre nectarifère (FLNL), son rapport longueur / largeur (FLNL / FLNC) et sa relation avec la longueur de l'hypanthium ( FLNL / FLHL) ou la longueur de la fleur (FLNL / FLLE), les longueurs de l'ovaire et du gynophore, et la relation entre la longueur de l'androgynophore et la longueur de la fleur (FLAL / FLLE). De plus, la longueur du pédoncule a été écartée en raison d'une décomposition incohérente de sa variance. Les 26 variables quantitatives montrant un pourcentage de variance interspécifique supérieur à 50 % sont : la longueur et le diamètre du pédoncule, et leur rapport, la longueur des bractées, le nombre de glandes sur les bractées, la position relative de la première glande sur la bractée, la longueur des pétales et le rapport longueur / largeur, la longueur et la largeur des sépales et le rapport des deux, le diamètre de la chambre nectarifère, les diamètres distal et proximal de l'hypanthium, la hauteur de l'hypanthium, le rapport hauteur de l'hypanthium / longueur de la fleur, le nombre de séries de filaments, la longueur des filets des étamines, du style, de l'androgynophore, de l'opercule, de la première (la plus externe) et la deuxième série de filaments, et le rapport de longueur entre la première et la deuxième série. Pour les dimensions des sépales, la longueur et la largeur des sépales sont plus discriminantes (58 et 59 % de variance interspécifique) que leur rapport (52 %), qui a ensuite été écarté pour éviter la redondance des informations. Pour la même raison, nous avons exclu la longueur de la fleur, déjà représentée dans le rapport hauteur de l'hypanthium / longueur de la fleur, et moins discriminante que cette dernière. La procédure était la même pour les longueurs des deux séries externes de filaments, en ne conservant que la longueur de la deuxième série et le rapport de longueur la plus externe / la deuxième série. Enfin, après élimination de la largeur des pétales, du rapport longueur / largeur des sépales et de la longueur des fleurs, 22 variables quantitatives ont été retenues pour l'ACP sur les traits floraux.

#### 4.2.2 – Analyse en composantes principales sur les traits quantitatifs végétatifs

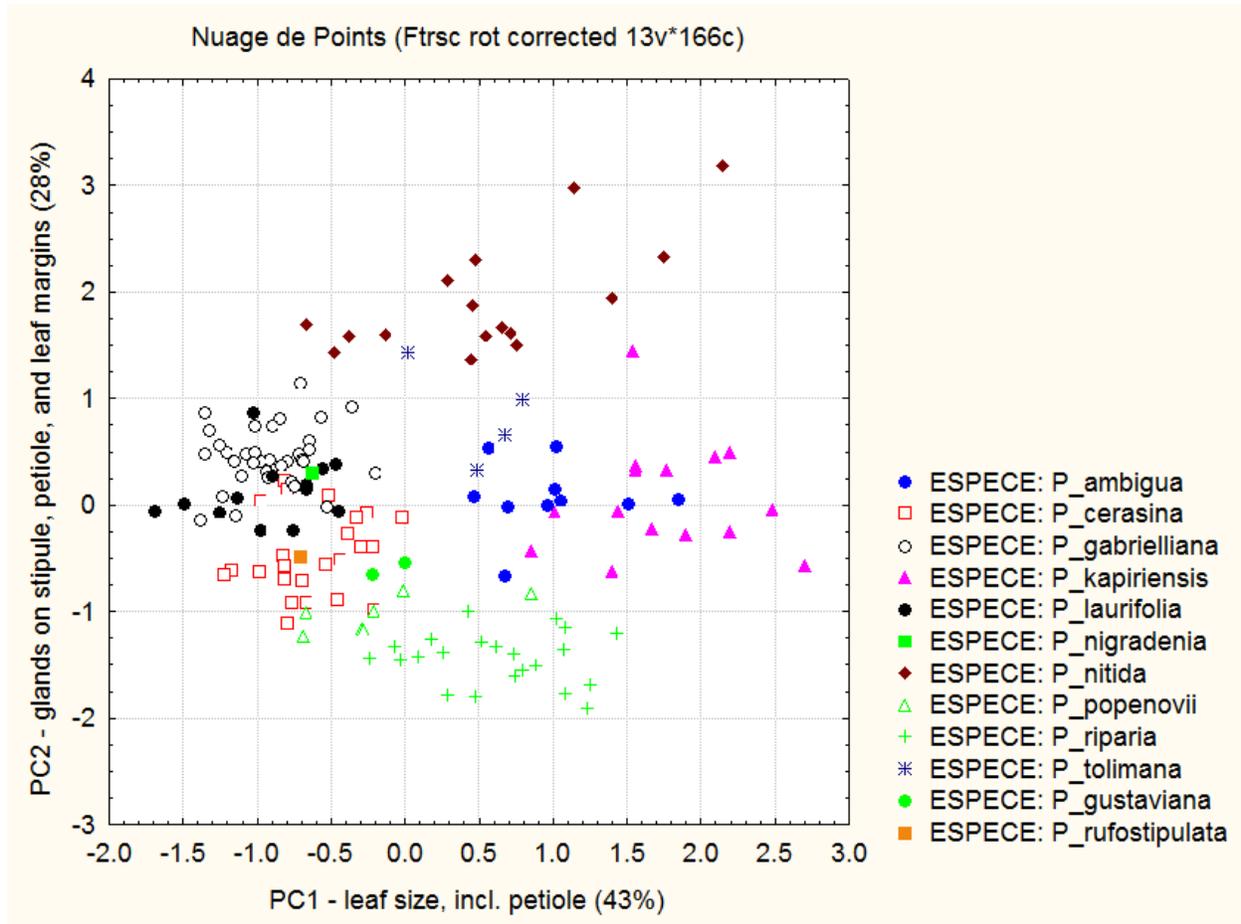
Les deux composantes principales, avec une valeur propre supérieure à 1, représentent 71 % de la variance totale (tableau 5). La première (43 %) est associée positivement à la longueur et à la largeur des feuilles ainsi qu'à la longueur du pétiole (PELE), apparaissant clairement comme une composante de la taille des feuilles. La deuxième (28 %) est clairement associée au nombre de glandes nectarifères sur les stipules (SPGL) et la marge des feuilles (LENN), ainsi qu'à la position relative des glandes sur le pétiole.

**Tableau 5.** Poids factoriels issus de l'analyse en composantes principales (rotation varimax normalisée) réalisée sur les caractères quantitatifs retenus. Valeurs supérieures à 0,70 en caractères gras.

Descripteurs	Composantes principales	
	1	2
SPGL	0.40	<b>0.72</b>
SPLE	0.59	-0.47
PELE	<b>0.88</b>	0.04
PEDG/PELE	-0.38	<b>0.74</b>
LECL	<b>0.86</b>	0.14
LECW	<b>0.90</b>	0.14
LENN	0.23	<b>0.80</b>
Expl. Var.	3.03	1.98
Prp.Tot	0.43	0.28

La figure 9 présente la répartition des plantes individuelles dans le plan principal, montrant une séparation partielle des espèces. La première composante les sépare en deux groupes, regroupant des représentants d'espèces à petites feuilles et à pétioles courts tels que *P. cerasina*, *P. gabrielleana*, *P. laurifolia*, et *P. nigradenia* et, à droite, des espèces à grandes feuilles et à longs pétioles comme *P. acuminata*, *P. ambigua* et *P. kapiensis*. *Passiflora riparia* et *P. popenovii* occupent une position intermédiaire. Par rapport à d'autres espèces, *P. nitida* présente la plus grande variabilité de la taille de ses feuilles et de son pétiole, ce qui est au moins en partie lié à une grande diversité d'origines; même la position relative très stable des glandes pétiolaires montre une certaine variation entre les spécimens d'Amérique du Sud et ceux d'Amérique centrale. En revanche, les spécimens de *P. ambigua*, provenant de quatre pays, ne présentent pas plus de variation que *P. kapiensis* d'une population unique en Guyane française. Sur la deuxième composante, la position des glandes sur le pétiole, le nombre de glandes sur les marges des feuilles et les stipules divisent clairement *P. riparia* (deux glandes au tiers

médian du pétiole, voire au-dessous, peu de glandes sur les stipules et les marges des feuilles) et *P. nitida* (deux glandes au tiers supérieur du pétiole, nombreuses glandes sur les stipules, feuilles dentelées-glandulaires). Les plantes d'autres espèces se rassemblent entre ces deux extrêmes.



**Figure 9.** Analyse en composantes principales sur les caractères végétatifs quantitatifs. Répartition des plantes individuelles dans le plan principal.

#### 4.2.3 – Catégorisation des variables quantitatives végétatives

Compte tenu de la très forte corrélation entre les dimensions des feuilles et la longueur du pétiole, ces variables ont d'abord été transformées en une variable synthétique, grâce à une ACP portant uniquement sur elles. Cette variable synthétique représente 83 % de la variance des trois mesures originales et est très logiquement fortement corrélée (-0,87 à -0,96) avec chacune d'elles. De plus,

comme attendu dans l'ACP sur les traits végétatifs, il permet une bonne discrimination entre les espèces. En effet, un groupe à grandes feuilles, comprenant *P. ambigua*, *P. kapiensis* et 12 individus de *P. nitida*, présente des valeurs de -2,90 à -0,34; un groupe à petites feuilles, comprenant *P. cerasina*, *P. gabrielleana*, *P. gustaviana*, *P. laurifolia*, *P. nigradenia*, quatre individus de *P. nitida*, et *P. popenovii* (sauf un individu) présente des valeurs de -0,19 à 1.35. Deux espèces présentent une situation équilibrée: *P. riparia*, avec 11 individus à petites feuilles et 12 individus à grandes feuilles, et *P. acuminata*, avec trois individus à petites feuilles et deux individus à grandes feuilles.

Comme montré par Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge (2017), la position relative des glandes pétiolaires est encore plus discriminante. La valeur PEDG / PELE varie de 0,35 à 0,64 (tiers médian du pétiole) chez *P. ambigua* (sauf pour un individu à 0,32), *P. cerasina*, *P. gustaviana*, *P. kapiensis*, *P. nigradenia* et *P. popenovii* (mais une valeur de 0,3). Des valeurs plus faibles ne sont fréquentes que chez *P. riparia* (16 valeurs dans l'intervalle 0,28-0,34 contre sept dans l'intervalle 0,35-0,64). Des valeurs plus élevées, de 0,66 à 0,94, sont trouvées chez *P. nitida* (mais deux individus à fleurs roses du Panama à 0,58 et 0,60), *P. gabrielleana*, *P. laurifolia* et *P. acuminata*. Globalement, la pertinence taxonomique du caractère est confirmée, malgré les quelques exceptions chez *P. nitida* et la situation mixte chez *P. riparia*.

La présence de nectaires sur les bords des feuilles a été simplement catégorisée en présence / absence : présence chez *P. ambigua*, *P. nigradenia*, *P. nitida*, la plupart des représentants de *P. acuminata*, *P. cerasina*, *P. gabrielleana* et *P. kapiensis* ; absence chez *P. riparia* et *P. popenovii*, et chez la plupart des représentants de *P. laurifolia*.

La longueur moyenne des stipules est plus élevée chez *P. gustaviana*, *P. nigradenia*, *P. popenovii* et *P. riparia* allant de 9,62 à 17 mm. Elle est similaire chez *P. kapiensis* (à une exception près, à 8,75). Des stipules plus courtes (de 3,32 à 9,56 mm) ont été observées chez *P. cerasina* (à une exception près), *P. gabrielleana* (deux exceptions) et *P. acuminata* (une exception). Les autres espèces, *P. ambigua*, *P. nitida* et *P. laurifolia*, présentent un mélange d'individus avec des stipules des deux catégories.

Les stipules portent zéro ou une glande nectarifère chez *P. gustaviana*, *P. nigradenia*, *P. popenovii*, *P. riparia*, et chez la plupart des individus de *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. gabrielleana* et *P. laurifolia*. Plus d'une glande nectarifère par stipule est la règle chez *P. nitida* et commune chez *P. kapiensis*. La situation est mitigée chez *P. acuminata*.

#### 4.2.4 – Sélection des variables qualitatives végétatives

La plupart des variables végétatives qualitatives enregistrées n'ont pas contribué à l'analyse de diversité, car elles sont monomorphes ou leurs variations peuvent être observées au niveau populationnel et / ou intra-individuel, parfois sous l'influence des conditions phénologiques. Ainsi, les espèces échantillonnées présentent des tiges cylindriques, mais parfois striées à anguleuses, avec des stipules caduques à maturité foliaire ou plus tôt, dont la serration est associée (et donc redondante) à la présence de plusieurs nectaires marginaux. La couleur des stipules ne différencie que *P. rufostipulata*. Les vrilles glabres ne présentent pas de variation de forme appréciable. Les pétioles, toujours glabres, présentent deux nectaires globuleux sessiles, parfois légèrement coniques aux stades jeunes, et des variations de couleur continues et subtiles qui ne permettent aucun exercice de catégorisation. Ni hétérophyllie ni hétéroblastie n'ont été observées, et les feuilles toujours simples sont également complètement glabres, sans glandes intralaminaires. Alors que l'absence d'acumen n'a été observée que chez *P. laurifolia* (huit cas), *P. gabrielleana* (un cas) et *P. kapiensis* (un cas), l'absence d'un mucron terminal n'a été trouvée que deux fois chez *P. nitida*. Les seuls traits dimorphiques qualitatifs clairs des feuilles sont la marge des feuilles et la présence de glandes marginales, ces dernières étant redondantes avec le caractère quantitatif (nombre de glandes marginales). La forme de ces glandes varie essentiellement avec la phénologie, étant arrondies au stade jeune actif vs. aplaties ou évidées sur les feuilles complètement matures. La distribution des nectaires peut également montrer une variation intra-individuelle. Les anthocyanes sont rares sur le limbe et les nervures des feuilles. Plus généralement, les descripteurs relatifs à la densité des anthocyanes sur différents organes (tige, vrilles, stipules, pétiole, pédoncule, limbe et nervures des feuilles), montrent des corrélations, mais partielles et aucun indice synthétique satisfaisant n'a pu être développé. En outre, leur variation semble essentiellement intraspécifique, même pour *P. cerasina*, de sorte qu'ils n'ont pas pu être inclus dans l'analyse. De même, la pubescence est exceptionnelle sur les organes végétatifs et, partant, ne peut être liée de manière fiable à aucune espèce particulière. Enfin, sur les 32 caractères végétatifs qualitatifs présentés dans le tableau 4, seules la forme de la stipule (sétacée ou linéaire), la marge des feuilles et les formes basale et apicale des feuilles pourraient être utilement ajoutées aux cinq descripteurs qualitatifs dérivés des caractères végétatifs quantitatifs : taille des feuilles et des pétioles, la taille des stipules, la présence de glandes sur les stipules et les marges des feuilles, la position des glandes pétiolaires et la présence de glandes marginales. Ce faible nombre de caractères végétatifs polymorphes, et le fait qu'aucune catégorie d'aucun caractère ne soit spécifique à un taxon, à l'exception de la couleur orange des stipules de *P.*

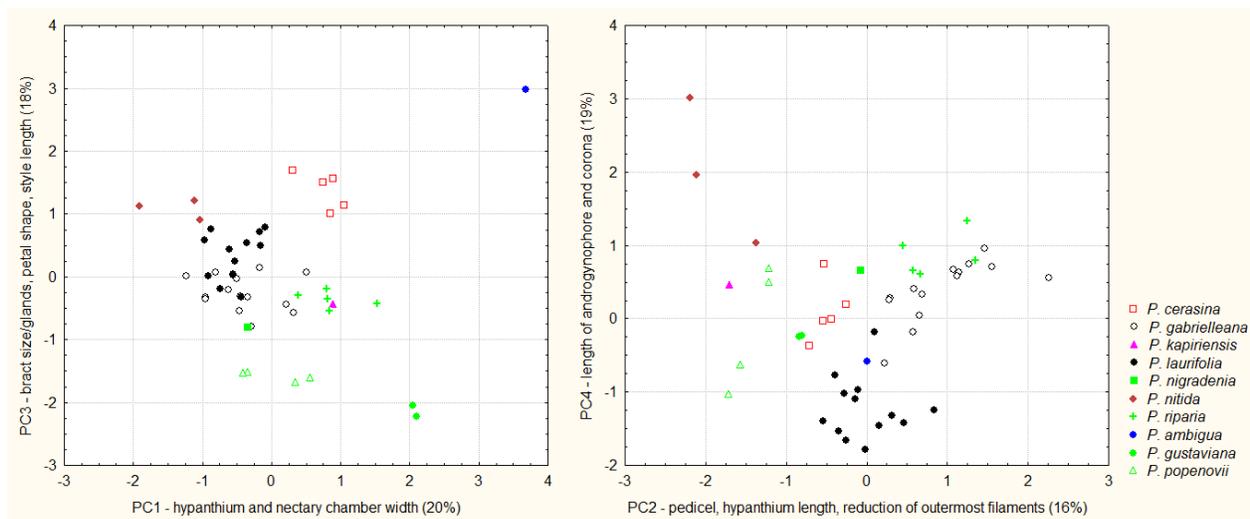
*rufostipulata*, est évidemment cohérent avec l'extrême difficulté de déterminer les spécimens stériles de la série *Laurifoliae*.

#### 4.2.5 – Composantes principales sur les traits floraux quantitatifs

Les cinq composantes principales avec une valeur propre supérieure à 1 représentent 79 % de la variance totale (tableau 6). La première (20 %) est fortement associée au diamètre de la chambre nectarifère (FLNC) et aux diamètres proximal et distal de l'hypanthium. La deuxième (19 %) est associée positivement aux dimensions des trois traits de bractée et à la position des glandes (BRLE, BMN / BRLE), aux longueurs de style et du stigmate (FLSF, FLSL) et au rapport longueur / largeur des pétales (FLPL / FLPW). La troisième composante (15 %) est corrélée positivement avec les longueurs du pédicelle et de l'hypanthium (PDPL, FLHL), du rapport longueur de l'hypanthium / longueur de la fleur (FLHL / FLLE) et négativement avec le rapport de longueur de la série la plus externe / deuxième série (C1LE / C2LE). La quatrième composante (18 %) est associée aux longueurs des pétales, de l'opercule, de l'androgynophore et de la deuxième série de filaments (FLPL, FLOC, FLAL, C2LE). La cinquième composante (7 %) n'est corrélée qu'avec le nombre de séries de filaments (FLNS).

**Tableau 6.** Poids factoriels issus de l'analyse en composantes principales (rotation normalisée varimax) réalisée sur 22 descripteurs floraux quantitatifs.

0,00	Facteur 1	Facteur 2	Facteur 3	Facteur 4	Facteur 5
PDDI	0,46	-0,56	0,16	0,17	0,43
PDPL	-0,06	0,84	-0,11	-0,04	-0,15
BRNN	-0,11	-0,31	0,73	-0,11	0,28
BRLE	0,51	0,17	0,67	0,22	0,20
BMN/BRLE	0,27	0,14	-0,77	-0,28	0,17
FLPL	0,17	0,26	0,31	0,81	0,14
FLPL/FLPW	0,20	-0,15	0,76	-0,24	0,14
FLSL	0,45	0,20	0,30	0,69	0,32
FLSW	0,50	0,10	-0,36	0,64	0,26
FLNC	0,88	-0,06	0,03	0,36	-0,15
FLHD	0,90	-0,25	-0,04	0,20	-0,11
FLHS	0,92	0,01	0,08	0,19	-0,05
FLHL	-0,05	0,82	-0,05	0,41	-0,04
FLHL/FLLE	-0,15	0,81	0,06	0,20	-0,02
FLNS	-0,23	-0,08	-0,03	0,01	0,80
FLSF	0,58	0,00	0,66	0,01	-0,09
FLSL	0,03	0,03	0,77	0,31	-0,29
FLAL	-0,04	0,24	-0,06	0,70	-0,26
FLOC	0,35	-0,20	-0,15	0,81	-0,17
C2LE	0,36	0,03	0,26	0,80	0,12
C1LE/C2LE	-0,25	-0,69	0,37	0,04	-0,31
Var. Exp	4,25	3,29	3,80	4,09	1,55
Prp.Tot	0,20	0,16	0,18	0,19	0,07



**Figure 10.** Analyse en composantes principales sur les caractères floraux quantitatifs. Répartition des plantes individuelles selon les quatre premières composantes.

La figure 10 présente la répartition des plantes individuelles dans les plans formés par les quatre premières composantes. Le pouvoir discriminant des composantes 1 et 3 est assez modeste, ne séparant clairement que l'unique spécimen fleuri de *Passiflora ambigua*, pour ses larges fleurs, ses pétales longs et fins, et ses grandes bractées pourvues de nombreuses glandes. *Passiflora cerasina* prend une position intermédiaire entre celui-ci et la majorité des autres spécimens. Dans le plan formé par les deuxième et quatrième composantes, seuls les trois représentants de *P. nitida* sont clairement distingués, principalement par la longueur des fleurs, avec encore une forte variation entre eux. Malgré le pouvoir discriminant globalement limité de l'ACP sur les traits floraux, l'idée générale reste le regroupement cohérent des individus d'un même taxon malgré un chevauchement fréquent entre des groupes spécifiques. On note même une variation entre deux populations chez *P. popenovii*.

#### 4.2.6 – Catégorisation des traits quantitatifs floraux

Compte tenu de la très forte corrélation entre les diamètres de la chambre nectarifère et de l'hypanthium, indiquant une relation allométrique claire, ces variables ont d'abord été transformées en une variable synthétique, via une ACP portant uniquement sur elles. Cette variable synthétique représente 92 % de la variance des trois mesures originales et est très logiquement fortement corrélée (-

0,95 à -0,97) avec chacune d'elles. Les scores pour cette variable synthétique se répartissent en trois catégories claires : la première, de 1,37 à 0,09, comprend tous les individus de *P. laurifolia* et *P. nitida* (situés à gauche du plan PC1-PC3 de la figure 10A). La seconde, de 0 à -1,30, comprend tous ceux de *P. cerasina*, *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana* et *P. kapiensis* (centre droit du plan PC1-PC3). Ceux de *P. gabrielleana* et *P. popenovii* se partagent entre les deux catégories. Enfin, *P. ambigua* est isolé dans un troisième groupe, avec un score exceptionnel de -3,00, tout comme il a été discriminé par le premier facteur de l'ACP.

Les autres variables florales quantitatives ont été catégorisées indépendamment, montrant un bien meilleur potentiel discriminant que les variables végétatives.

Le diamètre du pédoncule distingue *P. ambigua* et *P. nitida* (2,6 à 3 mm) de toutes les autres espèces (1,17 à 2,5 mm). Le pédicelle est le plus court chez *P. kapiensis* et *P. nitida* (3-4,37 mm), moyen (4,38-9,29 mm) chez *P. cerasina*, *P. riparia* (à une exception près à 10,10 mm), *P. nigradenia*, *P. gustaviana* et *P. popenovii*, et la plus longue chez *P. ambigua* et *P. gabrielleana* (9,64-19,20 mm). La seule espèce présente dans deux catégories de pédicelles est *P. laurifolia* (9,79-12,80 mm).

La longueur des bractées distingue *P. nigradenia*, *P. gustaviana* et *P. popenovii* (21-41,1 mm) de *P. cerasina*, *P. riparia*, *P. kapiensis* et *P. nitida* (42-57,50 mm). *Passiflora laurifolia* et *P. gabrielleana* appartiennent aux deux catégories, tandis que le représentant unique de *P. ambigua* constitue une catégorie à part entière (68,60 mm). Quatre catégories sont observées pour le nombre de glandes sur les bractées : les deux individus de *P. gustaviana* n'en montrent aucune. *P. kapiensis*, *P. riparia* et *P. popenovii* portent de 3 à 5,50 glandes / bractées, tandis que *P. cerasina*, *P. nigradenia* et *P. nitida* présentent des valeurs comprises entre 6 et 11. Là encore, *P. laurifolia* et *P. gabrielleana* sont présents dans les deux dernières catégories, et *P. ambigua* est le seul dans la catégorie la plus élevée, avec près de 14 glandes / bractée. La position la plus proximale de la première glande bractée (BMN / BRLE) sépare *P. nitida* et *P. cerasina* (0,17-0,42) de toutes les autres (0,44-0,81).

Les contributions des dimensions de la corolle à la discrimination entre les espèces diffèrent selon l'élément considéré : *P. kapiensis* et *P. popenovii* présentent des sépales plus courts (30,70-41,20 mm) que *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana* et *P. nitida* (42,00-68,80 mm). Tous les spécimens de *P. laurifolia* sauf un appartiennent au groupe des sépales courts, tandis que ceux de *P. gabrielleana* sauf trois appartiennent au groupe des grands sépales. Le modèle est différent pour la largeur des sépales, car le groupe à sépales étroits (13,90-17,60 mm) comprend *P. cerasina*, *P. laurifolia*,

la moitié des représentants de *P. gabrielleana*, *P. nigradenia* et un spécimen de *P. nitida*, tandis que le groupe à sépales larges (18,20-20,80 mm) comprend *P. ambigua*, l'autre moitié de *P. gabrielleana*, *P. riparia*, *P. gustaviana*, *P. kapiensis* et deux spécimens de *P. nitida*. Les pétales sont plus courts que les sépales, et la différence n'est pas du même ordre dans toutes les espèces, ce qui explique que les catégories ne sont pas les mêmes pour la longueur des pétales, de sorte que *P. nigradenia* et *P. gustaviana*, du groupe des longs sépales tombent dans le groupe de pétales courts. La largeur des pétales est représentée dans le rapport de forme des pétales. La catégorie la plus courante (2.41-4.17) est composée de tous les représentants de *P. gabrielleana*, *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana*, *P. popenovii*, huit représentants de *P. laurifolia* et deux de *P. nitida*. Des pétales relativement plus étroits (4.20-5.86) se trouvent chez *P. cerasina*, *P. kapiensis*, cinq représentants de *P. laurifolia* et un de *P. nitida*. De nouveau, *P. ambigua* constitue une catégorie à part entière, avec un ratio exceptionnel de 8,07. En effet, le contraste entre sépales larges et pétales étroits pourrait être un excellent marqueur de cette espèce. Mais cette observation doit être confirmée sur un échantillon suffisant.

Le nombre de séries de filaments de la couronne est hautement discriminant, avec en moyenne, 4 à 5 séries chez *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. gustaviana*, *P. kapiensis* et *P. nitida*, et 5,5 à 9 séries chez *P. laurifolia*, *P. riparia* et *P. nigradenia*. Cependant, il est plus variable chez *P. gabrielleana* (3-6,5) et *P. nitida* (5-8). La longueur des deux séries externes de filaments n'est la même que chez les représentants de *P. nitida* et *P. kapiensis*, avec des rapports de longueur respectifs de 1 et 0,87. Toutes les autres espèces présentent une atrophie de la série ultrapériphérique, avec des ratios compris entre 0,50 et 0,67 chez *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. gabrielleana* et *P. gustaviana*, et encore moins chez *P. gabrielleana*, *P. laurifolia*, *P. riparia* et *P. popenovii*. Des cas d'atrophie complète ont été observés chez *P. gabrielleana* et *P. riparia*.

La longueur de l'hypanthium distingue clairement *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. laurifolia*, *P. gustaviana*, *P. popenovii*, *P. kapiensis* et *P. nitida*, d'une part, avec des valeurs comprises entre 5,9 et 10,5 mm, et *P. gabrielleana*, *P. riparia* et *P. nigradenia*, d'autre part, avec des valeurs comprises entre 10,8 et 16,4 mm. La longueur des filaments d'étamines varie entre 7,28 et 11,1 mm chez la plupart des espèces, à l'exception de *P. popenovii* (7 mm), d'un individu de *P. nitida* (5 mm) et du représentant de *P. ambigua*, avec un remarquable 17,6 mm. La longueur du style varie entre 4,53 et 13,2 mm, sauf pour *P. cerasina* (14,1-18,6 mm) et *P. nitida* (7,7-16,9 mm). La longueur de l'androgynophore varie entre 14 et 20 mm, mais elle peut être plus courte (jusqu'à 8,28 mm) chez *P. cerasina*, *P. laurifolia*, *P. popenovii* et *P. nitida*,

et plus longue chez *P. nitida* (jusqu'à 23 mm) . La longueur de l'opercule varie entre 3 et 6,8 mm chez toutes les espèces sauf *P. laurifolia* (0,5-1 mm).

#### 4.2.7 – Sélection des variables florales qualitatives

Par rapport aux caractères végétatifs qualitatifs, de nombreux caractères floraux qualitatifs présentent un polymorphisme interspécifique et intraspécifique significatif : pubescence et anthocyanes sur le pédoncule et anthocyanes, pubescence, anthocyanes et couleur des bractées, type et pubescence de la corolle, couleur principale des pétales et des sépales, anthocyanes sur la face externe de sépales et de l'hypanthium, pubescence de l'hypanthium et de l'ovaire, présence d'une trochlea (élargissement) marquée à la base de l'androgynophore, couleur des filaments des étamines et des styles, présence et orientation d'une couronne interne.

Les pédoncules sont glabres chez *P. nitida*, *P. kapiensis* et *P. cerasina*, alors qu'ils sont pubescents chez *P. nigradenia*, *P. riparia*, *P. popenovii*, *P. gustaviana*, *P. ambigua* et *P. gabrielleana* (à une exception près). Chez *P. laurifolia*, cette pubescence est variable. Il n'y a pas d'anthocyanes sur les pédoncules de *P. riparia* (à une exception près), *P. popenovii*, *P. gustaviana*, *P. nigradenia*, *P. ambigua*, *P. laurifolia*, *P. nitida* et *P. kapiensis*, alors que leur présence est la règle chez *P. cerasina* (à une exception près) et *P. gabrielleana*, dont les pédoncules sont le plus souvent complètement rouges.

La permanence des bractées est la règle générale, sauf pour huit spécimens de *P. gabrielleana* et un de *P. nitida*; ainsi, la variation semble être occasionnelle et intraspécifique, et ce trait n'a pas été inclus dans l'analyse. La forme de l'apex des bractées présente une variation limitée, de ronde à obtuse. Il est arrondi chez *P. ambigua*, *P. riparia*, *P. gustaviana* et *P. popenovii*, tandis que d'autres espèces présentent une variation essentiellement intraspécifique, de sorte que ce trait a également été écarté de l'analyse. Les bractées ne sont glabres que chez *P. nitida*, *P. gustaviana* et un spécimen de *P. gabrielleana*, et pubescentes sur la surface adaxiale pour *P. popenovii* ou des deux côtés chez tous les autres spécimens. *P. riparia* et *P. popenovii* peuvent avoir des bractées rouges ou blanches, avec des niveaux d'anthocyanes très variables. Celles de *P. cerasina* et *P. gabrielleana* ont une très forte pigmentation anthocyanique (> 80%) leur donnant une coloration violette. Les autres espèces présentent des bractées vertes, avec de faibles niveaux d'anthocyanes, à deux exceptions près, chez *P. kapiensis* et *P. nitida*.

La corolle est réfléxe chez *P. cerasina*, principalement réfléxe, rarement campanulée, chez *P. laurifolia* et *P. nitida*, de campanulée à réfléxe chez *P. gabrielleana*, et toujours campanulée chez les espèces restantes. Les sépales sont blancs, parfois teintés de rose, chez *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana*, *P.*

*popenovii* et *P. nitida*, rouges chez *P. cerasina*, *P. gabrielleana*, *P. kapiensis* et *P. ambigua*. *Passiflora laurifolia* présente toute la gamme des variations, avec une dominance de colorations intermédiaires (principalement blanc rosé). Les pétales ont tendance à suivre les mêmes motifs de couleur, ils apportent donc des informations essentiellement redondantes. Les sépales présentent toujours une concavité et une arête subterminale. La chlorophylle a été observée du côté abaxial, sauf chez certains individus de *P. gabrielleana* et *P. nitida*, ne présentant ainsi qu'une variation intraspécifique limitée et donc peu d'intérêt pour l'analyse. Sur la même surface externe des sépales, les anthocyanes sont absentes chez *P. riparia* et *P. gustaviana* et présentes chez les autres espèces, avec un polymorphisme chez *P. laurifolia*, *P. nitida* et *P. popenovii*.

La pubescence de la corolle est redondante avec celle de l'hypanthium. Ce dernier est glabre chez *P. gustaviana*, *P. nitida*, *P. kapiensis* et chez la plupart des spécimens de *P. gabrielleana* (légèrement pubescent dans un cas). Chez les autres espèces, il est légèrement pubescent. Aucune chlorophylle n'a été observée sur l'hypanthium du spécimen de *P. ambigua*, contrairement à sa nette présence chez *P. cerasina*, *P. gabrielleana*, *P. laurifolia* et *P. kapiensis*. La présence partielle de la chlorophylle est la règle chez *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana* et *P. popenovii*. Les trois conditions ont été observées chez *P. nitida*. Aucune anthocyane n'est présente sur l'hypanthium de *P. laurifolia*, *P. nigradenia*, *P. riparia*, *P. ambigua*, *P. popenovii* et *P. gustaviana*. Ils sont présents dans tous les spécimens de *P. gabrielleana* sauf un et deux des trois spécimens de *P. nitida*, avec des densités très variables. *P. cerasina* et *P. kapiensis* présentent une légère pigmentation anthocyanique de l'hypanthium (< 80 %). La couleur interne de l'hypanthium est blanche pour toutes les espèces, parfois teintée de vert ou de rose.

L'androgynophore est glabre chez toutes les espèces; en revanche, l'ovaire est toujours pubescent, sauf chez *P. nitida*. *Passiflora cerasina* et *P. kapiensis* sont les deux seules espèces à présenter une trochléa, formée de deux anneaux, et deux à trois fois plus large que le reste de l'androgynophore (Fig. 11).



**Figure 11.** Photographies de fleurs coupées longitudinalement, avec des flèches montrant les structures classées comme «trochlée épaisse» pour *P. kapiensis* (A) et *P. cerasina* (B), et comme «trochlée mince» pour *P. laurifolia* (C) et *P. nitida* (RÉ). De plus, *P. kapiensis*, *P. cerasina* et *P. nitida* présentent une série interne de filaments fermant la chambre nectarifère, avec une orientation distincte pour cette dernière.

La couleur du style est uniformément blanche chez *P. riparia*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana*, *P. popenovii*, un spécimen de *P. laurifolia* et deux spécimens de *P. nitida* (de Guyane française et de Colombie). Dans le troisième spécimen de *P. nitida* (du Panama), il est uniformément rose. Dans les spécimens restants de notre échantillon, le style est blanc à jaune pâle, et ponctué de points rouges. La couleur de l'androgynophore et des styles était parfois légèrement différente, plus uniforme ou avec des nuances de vert, cependant, dans la grande majorité des cas, le schéma général de ségrégation était le même que pour la couleur de style, apportant ainsi des informations redondantes.

Une couronne interne de filaments, d'environ 5 à 10 mm de long, a été observée chez trois espèces de l'échantillon : chez *P. cerasina* et *P. kapiensis*, elle est perpendiculaire à l'androgynophore, fermant

l'hypanthium; chez *P. nitida*, son orientation est parallèle à l'androgynophore, formant une structure tubulaire étroite autour de l'androgynophore (Fig. 11).

#### 4.2.8 - Observations sur les fruits

Le tableau 7 présente les principaux caractères des fruits de dix espèces. Le plus souvent, ils sont relativement gros, globuleux ou ovoïdes à oblongs. Les fruits sont jaunes à orange à maturité, plus ou moins tachetés de blanc. Dans l'échantillon observé, *P. gabrielleana* a les plus petits fruits, tandis que *P. kapiensis* montre les plus gros fruits d'une longueur et d'un diamètre allant jusqu'à 10 cm. La longueur des fruits semble varier considérablement au sein d'une même espèce, comme observé chez *P. riparia*, *P. laurifolia*, *P. nitida* et *P. kapiensis*.

**Tableau 7.** Observations des traits des fruits dans l'échantillon analysé.

	<i>P. gustaviana</i> (2 plantes)	<i>P. ambigua</i> (1 plante)	<i>P. cerasina</i> (2 plantes)	<i>P. riparia</i> (7 plantes)	<i>P. gabrielleana</i> (7 plantes)	<i>P. laurifolia</i> (5 plantes)	<i>P. nitida</i> (3 plantes)	<i>P. kapiensis</i> (3 plantes)	<i>P. popenovii</i> (1 plante)
Longueur (cm)	8.16-8.5	6.9	6.1-8.4	3.6-7.3	3.5-4.8	4.7-8.4	4.2-7.6	6-10	8.1
Diamètre (cm)	6.5-6.7	6.7	4.3-5.8	2.5-4.8	3.1-4.2	3.8-6.3	2.5-6.5	6-10	5.9
Épaisseur du mésocarpe (cm)	1.1-1.3	0.85	0.7-1.2	0.5-1	0.5-0.7	0.5-0.9	0.8-1.5	1.5-2.3	1
Forme	oblong	ovoïde	oblong	ovoïde à oblong	ovoïde à oblong	ovoïde à oblong	ovoïde à oblong	ovoïde	oblong
Section transversale	rond	ronde	triangulaire	ronde	ronde	ronde à triangulaire	ronde	ronde	ronde
Pigmentation	ponctuée	légèrement ponctuée	ponctuée	ponctuée	ponctuée	uniforme à ponctuée	uniforme	uniforme	uniforme
Pubescence	oui	oui	oui	oui	oui	oui	non	oui	Oui
Couleur du fruit mûr	jaune	orange	jaune clair	jaune à orange	orange	orange clair	jaune à orange	orange clair	orange

#### 4.2.9 – Analyse de classification sur les marqueurs morphologiques qualitatifs et catégorisés

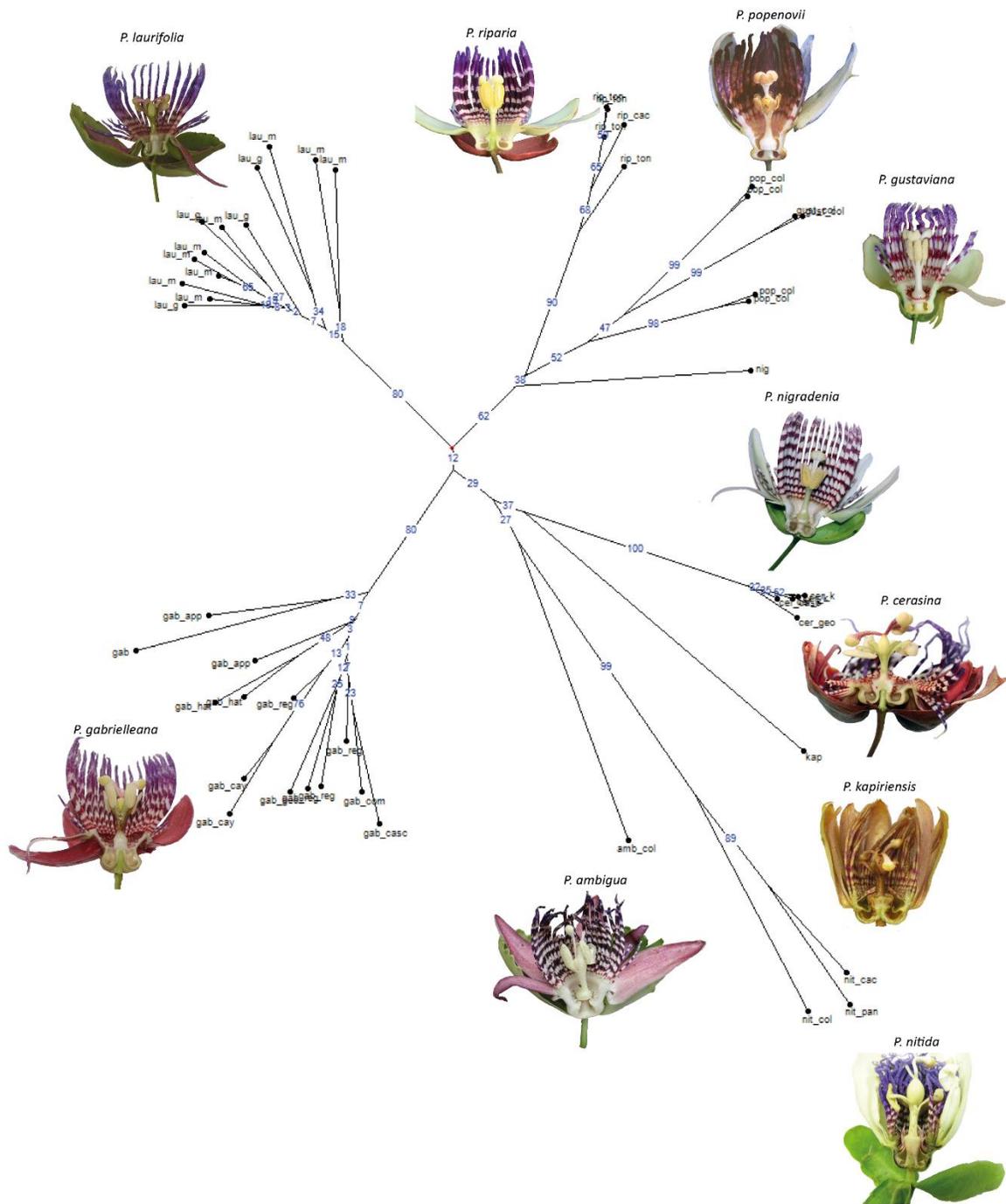
La figure 12 montre le dendrogramme non enraciné obtenu avec l'ensemble des données qualitatives pour la classification des plantes de dix espèces de la série *Laurifoliae*. Il est divisé en quatre branches

principales, dont trois sont supportées par des valeurs de bootstrap élevées (> 62 %), tandis que la dernière n'est pas très robuste avec une valeur de bootstrap de 29 %. En fait, cette quatrième branche correspond à quatre groupes correspondant à quatre taxons clairement distincts.

Ainsi, *P. laurifolia* et *P. gabrielleana* se séparent chacun sur deux branches robustes (valeur de bootstrap de 80 %). *P. laurifolia* n'est représenté que par des individus cultivés de Martinique et de Guadeloupe. Alors que sa distribution s'étend à travers l'Amérique du Sud tropicale (bassins de l'Orénoque et de l'Amazone), aucun échantillon de cette espèce n'a pu être caractérisé sur le continent. Bien que les échantillons aient été caractérisés sur deux îles, il ne semble y avoir aucun effet géographique. La diversité morphologique des échantillons de *P. laurifolia* semble être légèrement inférieure à celle observée pour les représentants sauvages de *P. gabrielleana*, de Guyane française. Parmi ces derniers, quelques uns sont regroupés en populations de Cayenne (gab\_cay) et des Hattes (gab\_hat). Cependant, cette structure semble fragile, avec certains échantillons de Régina et d'Approuague regroupés avec d'autres provenant de populations plus éloignées.

Les taxons avec des fleurs blanches et des glandes au milieu du pétiole (*P. riparia*, *P. gustaviana*, *P. popenovii* et *P. nigradenia*) se regroupent sur une branche à 62 % de bootstrap. Ce groupe présente une structure légèrement plus dispersée que les groupes monospécifiques de *P. laurifolia* et *P. gabrielleana*, en relation avec la présence de plusieurs taxons. Cependant, la variabilité au sein de *P. popenovii* englobe celle observée entre ses deux populations et *P. gustaviana*, suggérant un complexe d'espèces lié à *P. riparia* et *P. nigradenia*.

Comme mentionné ci-dessus, le quatrième groupe comprend quatre espèces clairement distinctes: *P. cerasina*, *P. ambigua*, *P. kapiensis* et *P. nitida*, séparées par de longues branches indiquant une divergence morphologique plus forte. Les deux espèces représentées par plusieurs individus contrastent dans leurs schémas de diversité. Alors que *P. cerasina* montre très peu de variabilité morphologique avec des distances très courtes entre les individus, les distances au sein du groupe de *P. nitida* se comparent à celles observées dans les trois premières branches correspondant à *P. laurifolia*, *P. gabrielleana* et le complexe lié à *P. riparia*. Une partie de l'explication réside probablement dans la distribution restreinte de *P. cerasina* par rapport à la très large distribution de *P. nitida*. Lors des travaux de terrain, *P. nitida* observé au Panama semblait se démarquer des plantes observées en Guyane française et en Colombie, avec des fleurs notamment rougeâtres et des glandes subapicales sur le pétiole. De manière surprenante, il montre une plus grande proximité morphologique avec la plante caractérisée en Guyane française qu'avec celle de Colombie.

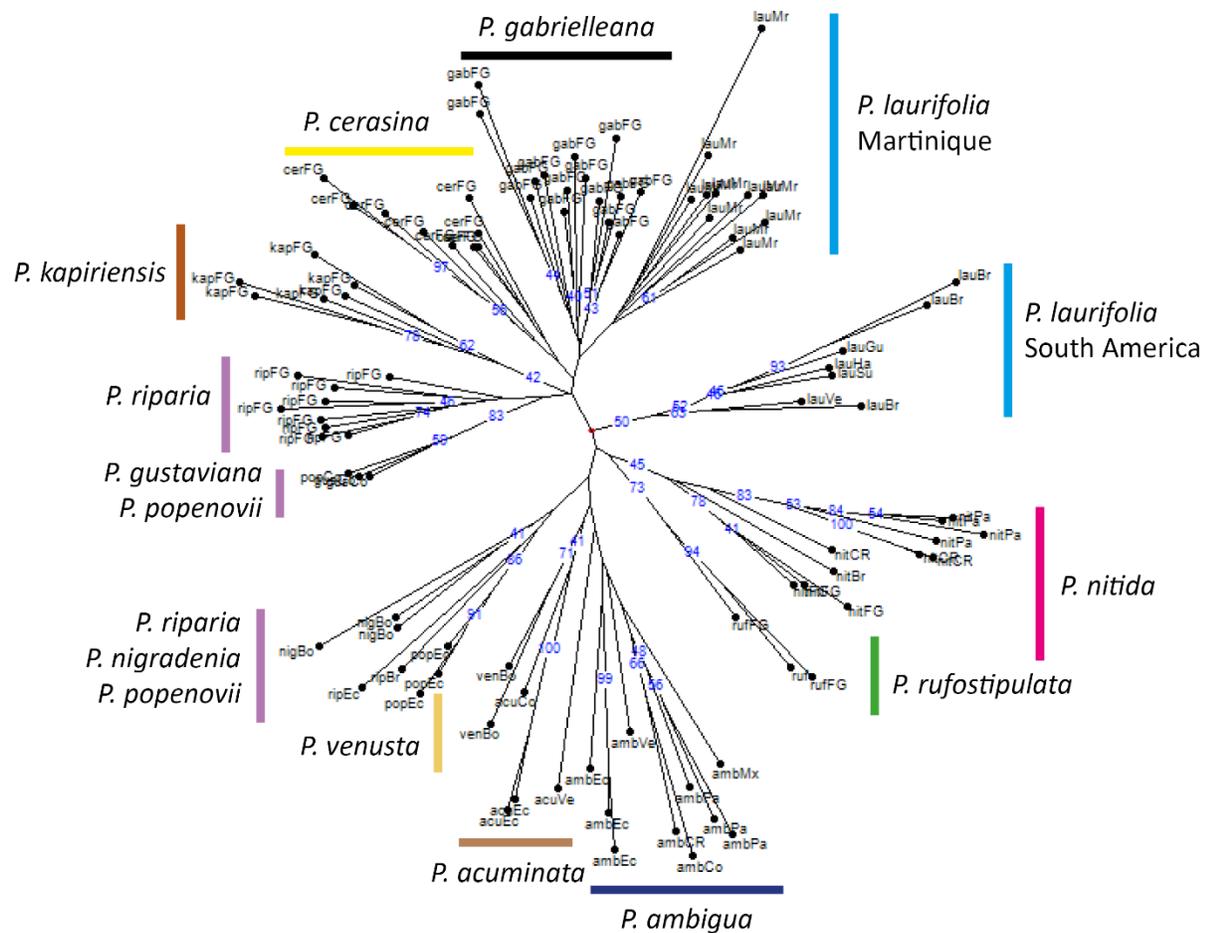


**Figure 12.** Dendrogramme de Neighbor Joining obtenu avec les distances de Sokal & Michener sur l'ensemble des données qualitatives. Les noms d'espèces sont réduits à des abréviations (amb : *P. ambigua*, cer : *P. cerasina*, gab : *P. gabrielleana*, gust : *P. gustaviana*, kap : *P. kapiriensis*, lau : *P. laurifolia*, nig : *P. nigradenia*, nit : *P. nitida*, pop : *P. popenovii*, rip : *P. riparia*). La deuxième partie fait référence à l'origine géographique (col : Colombie; pan : Panama; g : Guadeloupe; m : Martinique; app, cac, casc, cay, com, geo, hat, k, reg, ton : sites en Guyane française).

#### 4.2.10 – Analyse de classification basée sur les marqueurs AFLP

Les trois combinaisons de paires d'amorces ont permis de détecter un total de 89 pics informatifs compris entre 60 et 480 pb: 26 pour EcoRI-ACCxMseI-CAG, 36 pour EcoRI-ACTxMseI-CTG et 27 pour EcoRI-AGGxMseI-CAA. Aucun d'entre eux n'était spécifique à un taxon particulier de l'échantillon. Neuf pics ont montré une faible fréquence, avec 10 occurrences ou moins dans l'ensemble de l'échantillon. Comme ils semblaient rares au niveau des taxons également, ils ont été écartés des analyses suivantes. Le polymorphisme a été calculé dans les taxons les mieux représentés (plus de huit spécimens). Il était comparable dans tous sauf deux, avec une forte proportion de pics polymorphes chez *Passiflora ambigua* (76 %), *P. riparia* (75 %), *P. kapiensis* (78 %), *P. laurifolia* (74 %), et *P. tinifolia* (71 %). L'absence générale d'un pic particulier au sein de ces taxons était beaucoup plus fréquente (11 à 18 pics) que la présence générale (principalement 6 à 10 pics, à l'exception d'un seul pic chez *P. kapiensis* et trois chez *P. riparia*). Le polymorphisme est nettement plus faible chez *P. cerasina* (52 %) et *P. nitida* (60 %), avec des nombres d'absences générales beaucoup plus élevés (monomorphismes d'absences pour 32 et 30 pics), contre six cas de présence générale d'un pic pour chacune de ces deux espèces.

Il est intéressant de constater que les 11 spécimens antillais de *Passiflora laurifolia* (dont trois étaient cultivés) ont montré un niveau de polymorphisme plus faible (62 %), avec 12 présences générales et 18 absences générales (à comparer à 10 et 11 sur l'ensemble de l'échantillon de cette espèce), ce qui suggère un certain niveau de fixation génétique lié à la culture et / ou à une diffusion restreinte des graines.



**Figure 13.** Dendrogramme de « Neighbor Joining » obtenu avec les données des marqueurs AFLP. Les identifiants combinent des abréviations pour le nom et l'origine, comme pour la figure 12 (acu : *Passiflora acuminata* ; ruf : *P. rufostipulata*, ven : *P. venusta* ; Bol : Bolivie ; Br : Brésil ; Co : Colombie ; CR : Costa Rica ; Ec : Équateur ; FG : French Guyana ; Gu : Guyana ; Ha : Hawaï ; Mr : Martinique ; Mx : Mexique ; Pa : Panama ; Su : Suriname ; Ve : Venezuela).

Comme les précédentes études de diversité AFLP chez *Passiflora* (Segura et al., 2001 ; Ocampo et al., 2004), le phénogramme résultant de l'analyse par « Neighbor Joining » (Fig. 13) montre une structure radiale où les distances sont bien supérieures au sein des groupes qu'entre les groupes. En conséquence, les valeurs bootstrap sont assez faibles au centre du dendrogramme. En revanche, la classification est

cohérente en reliant l'organisation de la diversité génétique à une combinaison de taxonomie et de répartition géographique.

Ainsi, plusieurs espèces correspondent à une grappe particulière, comme c'est le cas de *Passiflora cerasina*, *P. kapiriensis*, *P. rufostipulata* et *P. gabrielleana*, toutes représentées par des plantes de Guyane française, où elles ont été décrites. De même, les deux représentants de *P. venusta*, de Bolivie, se regroupent.

D'autres groupes propres à une espèce correspondent à un échantillon géographique beaucoup plus large. Le meilleur exemple est celui formé par les 11 représentants de *Passiflora nitida*, originaires d'endroits très dispersés des tropiques humides américaines. Sa structure indique une grande diversité, avec une nette différenciation entre les spécimens à fleurs roses du Panama et les spécimens à fleurs blanches, principalement d'Amérique du Sud. Parmi ces derniers, la formation d'un sous-groupe d'individus de Guyane française indique également une différenciation géographique. La situation est moins claire chez *P. ambigua*, qui semble moins différenciée en tant qu'espèce, ses représentants se regroupant à proximité de *P. acuminata* et *P. venusta*. Cependant, une certaine différenciation géographique est exprimée par la formation de deux sous-groupes composés respectivement des représentants des spécimens de *P. ambigua* du Costa Rica, du Panama et du nord de la Colombie, et par ceux de l'Équateur. Avec seulement quatre représentants, de trois populations, *P. acuminata* forme également un groupe fragile et incomplet, où les distances entre les populations géographiquement éloignées se comparent aisément aux distances interspécifiques.

Dans les autres cas, les groupes expriment une composante géographique prévalente. Ainsi, l'échantillon de *Passiflora laurifolia* est réparti entre la grappe de ses représentants sud-américains (du Brésil, du Suriname, du Guyana et du Venezuela) et celle formée par des spécimens des Antilles françaises, cette dernière montrant une certaine proximité avec *P. gabrielleana*. Le complexe de *P. riparia* et des taxons morphologiquement similaires (*P. popenovii*, *P. gustaviana* et *P. nigradenia* ; Fig. 12) est éclaté en trois grappes : l'une est composée de ses représentants de Guyane française; à proximité de ce dernier, une petite grappe regroupe les représentants colombiens de *P. popenovii* et *P. gustaviana*, avec des branches courtes suggérant une affinité un peu plus étroite entre ses membres qu'entre les représentants guyanais de *P. riparia*; une troisième grappe, subdivisée en deux sous-grappes, l'une regroupant deux représentants de *P. riparia*, d'Équateur et de Belém (Brésil), avec des spécimens équatoriens de *P. popenovii*, et l'autre composée des trois spécimens de *P. nigradenia* de Bolivie.

Une autre indication de l'importance de la répartition géographique dans l'organisation de la diversité génétique de la série *Laurifoliae* est la proximité relative de tous les clusters composés de taxons de Guyane (*P. cerasina*, *P. kapiriensis*, *P. riparia* et *P. tinifolia*), à l'exception des trois représentants guyanais de *P. nitida*, qui restent associés à des matériels conspécifiques du Brésil, du Panama et du Costa Rica.

## 4.3 – Discussion

### 4.3.1 – Diversité morphologique et classification interspécifique

Les caractères végétatifs quantitatifs fortement corrélés aux axes de l'ACP sont limités à sept : taille des feuilles (longueur et largeur) et longueur du pétiole, nombre de glandes sur la marge des feuilles et sur les stipules, position des glandes pétiolaires et longueur des stipules. Seuls cinq traits végétatifs qualitatifs ont été retenus : marge foliaire, couleur des stipules (le seul trait végétatif discriminant une espèce, *P. rufostipulata*), forme des stipules et formes basales et apicales des feuilles. Sans connaissance de l'origine des plantes, il semble impossible de déterminer ces espèces sur du matériel stérile, car les caractères végétatifs ne permettent qu'une discrimination partielle. Cependant, la position des glandes nectarifères sur le pétiole est un caractère efficace pour délimiter des groupes d'espèces et faciliter l'identification, en particulier sur les spécimens d'herbier. Ainsi, *Passiflora laurifolia*, *P. gabrielleana* et *P. acuminata* ont des glandes à l'apex du pétiole tandis que les glandes sont au milieu pour les autres espèces, et le plus souvent dans le tiers proximal pour *P. riparia*. *Passiflora nitida* est l'espèce la plus variable à cet égard, avec des glandes le plus souvent à l'apex du pétiole, mais aussi dans ses derniers 40 % dans quelques populations à fleurs roses d'Amérique centrale et du nord de l'Amérique du Sud. D'après sa première description (Killip, 1922), *P. popenovii* a la particularité d'avoir un pétiole sans glandes. Cependant, dans la seconde, Killip (1938) mentionne que des glandes avortées peuvent être observées chez certains spécimens. En Équateur et en Colombie, nous avons observé des pétioles ayant deux glandes au milieu, ou des glandes avortées sur la même plante, montrant ainsi que ce critère n'est pas clairement discriminant. En fait, l'avortement de la glande pétiolaire est probablement le produit de la sélection humaine et fait partie du syndrome de domestication de *P. popenovii*, car ces glandes, attrayantes pour les fourmis, constituent un organe de défense contre les herbivores et, parfois, contre les botanistes collecteurs, comme nous l'avons appris douloureusement. Selon la littérature, deux autres caractères végétatifs sont restreints à quelques espèces : la présence de liège sur les tiges de *P. phellos*

et *P. fissurosa*, et une pubescence rufo-tomenteuse sur la plupart des parties végétatives de *P. pachyantha* et *P. killipiana*.

Les caractères floraux quantitatifs fortement corrélés aux axes de l'ACP sont au nombre de 17 : la longueur du pédicelle, le diamètre de la chambre nectarifère, les diamètres proximal et distal de l'hypanthium, la longueur des bractées, le nombre et la position de leurs glandes, la longueur et le rapport longueur / largeur des pétales, la longueur de l'hypanthium et son rapport à la longueur de fleur, le nombre de séries de la couronne, le rapport première série / deuxième série de filaments, les longueurs de l'opercule, de l'androgynophore, du style et de la deuxième série de filaments. Dans notre jeu de données, seuls *Passiflora nitida* et *P. kapiensis* ont deux séries externes de filaments de même longueur. D'après la littérature, ce caractère se retrouve également chez *P. fissurosa*. La combinaison de sépales larges et de pétales relativement étroits semble différencier *P. ambigua* des autres espèces échantillonnées, bien que cela reste à vérifier sur un échantillon plus large.

Dix-huit traits floraux qualitatifs sont polymorphes, mais seule la pubescence de l'ovaire distingue *P. nitida* des autres espèces analysées. L'étude confirme que les bractées présentent des variations intraspécifiques de taille, de forme et de couleur (cette dernière en particulier dans le complexe *P. riparia*), ce qui remet en question l'utilisation des traits des bractées pour distinguer les espèces. Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2019) et Rome et *al.* (soumis) ont également mentionné une forte variation des bractées, respectivement dans leurs révisions de *P. riparia* et *P. acuminata*. La présence d'une trochléa très marquée, deux à trois fois plus large que l'androgynophore, se retrouve chez *P. cerasina* et *P. kapiensis* et apparaît systématiquement associée à la présence d'une série de filaments presque perpendiculaires à l'androgynophore. D'après la littérature (Killip, 1938 ; Feuillet, 1986 ; Cuatrecasas, 1960), cette combinaison est également présente chez *P. acuminata*, *P. rufostipulata* et *P. killipiana*. Chez *P. nitida* et *P. fissurosa*, la base de l'androgynophore est plus mince et une série interne de filaments est également présente mais presque parallèle à l'androgynophore, formant un tube autour de sa base. Enfin, chez d'autres espèces, la base de l'androgynophore est également mince et les séries internes sont réduites ou presque avortées, libérant l'accès à la chambre nectarifère. Ainsi, trois combinaisons morphologiques distinctes régissent cet accès, suggérant des coévolutions avec des pollinisateurs distincts chez les *Laurifoliae*. Fait intéressant, la combinaison d'un large trochléa à double anneau avec une série interne de filaments fermant la chambre nectarifère se retrouve chez *P. quadrangularis* (Fig. 14), *P. carajasensis* A. K. Kock & Ilk.-Borg. et *P. longifilamentosa* A. K. Koch, A.

Cardoso & Ilk.-Borg., trois des sept espèces de la série *Quadrangulares*, groupe-sœur de la série *Laurifoliae*.



**Figure 14.** Coupe longitudinale de fleur de *P. quadrangularis* du Costa Rica.

Ainsi, à l'exception de la couleur de la stipule et d'un ovaire glabre, aucun trait n'est propre à une espèce particulière de la série *Laurifoliae*, et la différenciation interspécifique repose essentiellement sur des combinaisons de quelques caractères, chacun d'eux se retrouvant chez plusieurs espèces. Cette situation explique la difficulté d'identification, notamment des spécimens stériles. De manière frappante, une situation similaire a été observée avec les marqueurs AFLP, car aucun des pics détectés n'était propre d'un taxon particulier, de sorte que l'image produite par l'analyse de classification dépendait essentiellement des combinaisons de bandes. Cependant, la classification montre en outre que des combinaisons particulières peuvent correspondre à des variantes géographiques d'une espèce répandue ou d'un complexe d'espèces. Dès lors, en inversant l'analogie entre les marqueurs morphologiques et moléculaires, on peut se demander si des combinaisons morphologiques particulières peuvent également être liées à une différenciation géographique particulière des espèces les plus répandues. Compte tenu des fortes contraintes pratiques entravant une caractérisation morphologique à grande

échelle, nous n'avons pas pu recueillir assez de données pour donner une réponse. Cependant, en considérant ensemble les données morphologiques et génétiques, nos résultats mettent en exergue des situations notables, chez *P. nitida*, dans le complexe *P. riparia*, et chez *P. laurifolia*.

#### 4.3.2 – Le cas de *Passiflora nitida* : une structure morphologique et génétique forte, avec une composante géographique

La position relative des glandes pétiolaires est le trait le plus discriminant sur les organes végétatifs de la série *Laurifoliae*, et plus généralement un trait hautement discriminant dans tout le genre *Passiflora* (Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017). De manière surprenante, *P. nitida*, l'espèce la mieux individualisée dans les analyses morphologiques et génétiques, présente des variations particulières, avec des positions médiane et apicale de ces glandes. Sur les individus observés en Amérique du Sud, les glandes sont à l'apex ou très proches de celui-ci. Nous avons observé une position plus proximale, voire presque médiane sur un ensemble géographiquement cohérent dans le département du Chocó en Colombie, au Panama et dans le sud du Costa Rica. La coloration rougeâtre du périanthe associée à cette position plus médiane des glandes ne semble pas systématique, puisque le type de *P. nitida*, ayant des glandes à l'apex du pétiole et collectées au Venezuela, présentait un périanthe de cette coloration (Kunth, 1817). Cependant, la structure que nous avons détectée dans la diversité morphologique de cette espèce reste congruente avec la structure dans sa diversité génétique, avec une différenciation géographique claire entre les individus d'Amérique centrale et ceux du Brésil et de la Guyane française.

Dans notre échantillon, *Passiflora nitida* est la seule espèce à présenter une couronne de filament interne presque parallèle à l'androgynophore, un trait partagé uniquement avec *P. fissurosa*. De plus, les deux espèces présentent deux séries externes de filaments de même longueur et de glandes nectarifères à l'apex du pétiole. Cependant, *P. fissurosa*, connue uniquement de la réserve Ducke près de Manaus (Brésil), a un périanthe rouge foncé, un ovaire pubescent et une tige très liégeuse.

#### 4.3.3 - *Passiflora riparia* et les espèces associées

Les dendrogrammes morphologiques et génétiques distinguent un complexe d'espèces autour de *Passiflora riparia*, composé de *P. gustaviana*, *P. popenovii* et *P. nigradenia*. Ces taxons partagent deux glandes dans le tiers proximal ou médian du pétiole, des fleurs blanches à deux séries inégales de

filaments (la plus externe partiellement ou complètement atrophiée), un ovaire pubescent et un ensemble androgynophore-style-étamines blanc. La série interne de filaments est réduite et ne ferme pas l'entrée de la chambre nectarifère. La couleur des bractées est variable chez *P. popenovii* et *P. riparia* (blanche à rouge, ou verte) tandis qu'elles sont vertes chez *P. gustaviana* et *P. nigradenia*. Dans le dendrogramme morphologique, le cluster correspondant est subdivisé en trois sous-clusters, qui correspondent à trois origines géographiques différentes, la Guyane française pour *P. riparia*, la Bolivie pour *P. nigradenia*, les Andes de Colombie pour *P. gustaviana* et *P. popenovii*. Il serait intéressant de collecter de nouvelles données morphologiques à partir d'un échantillon plus large, en considérant d'autres régions de la très large distribution de *P. riparia* pour améliorer la comparaison morphologique avec ses parents. Dans tous les cas, le dendrogramme obtenu à partir des données AFLP est plus riche en informations, car il comprend des matériaux collectés en Équateur, en Bolivie et au Brésil. La différenciation géographique y est beaucoup plus forte que dans le dendrogramme morphologique, et encore plus forte que la différenciation interspécifique, avec trois groupes distincts regroupant des génotypes de différentes espèces du complexe *P. riparia*, suivant une logique essentiellement géographique.

#### 4.3.4 - Structure génétique observée chez *Passiflora laurifolia*

À première vue, la séparation entre représentants antillais et sud-américains de *Passiflora laurifolia* dans le dendrogramme AFLP pourrait également être interprétée en termes géographiques. Cependant, l'analyse du polymorphisme génétique suggère que, si le groupe sud-américain montre un polymorphisme semblable à d'autres échantillons d'espèces sauvages, le groupe antillais en montre beaucoup moins, en relation avec l'absence générale de pics relativement nombreux. Dès lors, l'explication la plus vraisemblable est autant historique que géographique. En effet, *P. laurifolia* a très probablement été introduit comme culture fruitière par les Amérindiens qui ont colonisé les Antilles. L'endogamie favorisée par la culture et l'insularité suggérerait le polymorphisme plus faible de l'échantillon antillais, lequel expliquerait à son tour sa différenciation dans le dendrogramme AFLP.

## 4.4 – Conclusion

Les analyses morphologiques et génétiques soutiennent la plupart des espèces présentées. Malgré la variabilité morphologique observée chez *Passiflora nitida*, sa différenciation morphologique et génétique des autres espèces, soutenue par des combinaisons de caractères rares, montre une forte cohésion. *Passiflora cerasina*, *P. ambigua*, *P. kapiensis* et *P. rufostipulata* forment chacune des groupes distincts. Le complexe *P. riparia* rassemble un groupe d'espèces présentant de forts liens morphologiques et génétiques malgré des distances géographiques importantes. Dans ce groupe, le lien entre *P. popenovii* et *P. gustaviana* est symptomatique du travail taxonomique qui reste à faire dans ce complexe d'espèces.

La diversité décrite est complexe, à l'exception relative de *P. nitida*, et correspond à une diversité de combinaisons, impliquant à la fois des marqueurs génétiques et morphologiques. Cependant, malgré une diversité qui n'est soutenue par aucun trait unique dans chaque espèce, on discerne des « types » de fleurs régissant l'accessibilité à la chambre nectaire. Ceci est très évocateur d'un syndrome de pollinisation et il apparaît donc important d'étudier le rôle de l'écologie et de la phénologie dans le maintien de cette diversité très complexe et subtile.

Enfin, cette première approche confirme qu'une tentative de structuration de la diversité chez *Passiflora* selon une approche ascendante est possible en associant morphologie et génétique. Ceci conduit à une meilleure compréhension de la phylogénie de la série *Laurifoliae*, et plus généralement de la supersection *Laurifolia*, permettant d'investiguer le rôle de la spéciation hybridogène dans ce jeu de combinaisons morphologiques et génétiques.

## Chapitre 5.

### Révision de *Passiflora* série *Laurifoliae* (sous-genre *Passiflora*)

La famille des Passifloraceae se compose de 16 genres répartis dans les régions tropicales et subtropicales du Nouveau et de l’Ancien Monde (Krosnick et al., 2009). *Passiflora* L. est le genre le plus important avec 593 espèces, distribuées principalement en Amérique tropicale, mais également en Asie du Sud-Est et en Océanie (Vanderplank et King, 2020). Il regroupe des lianes avec des vrilles, des arbres et arbustes, ayant des feuilles alternes, des stipules axillaires, des nectaires extra-floraux sur le pétiole et/ou la surface des feuilles, voire des bractées, et des fleurs avec des couronnes de filaments et un androgynophore. Celles-ci présentent une grande variation morphologique qui semble liée à la diversité des habitats occupés ainsi qu’aux relations de coévolution avec un grand nombre d’organismes dont une grande diversité de pollinisateurs parmi les insectes, les oiseaux ou encore les chauves-souris (Ulmer et MacDougal, 2004).

La première monographie contemporaine (Killip, 1938), présentant les Passifloraceae américaines, divisait le genre *Passiflora* en 22 sous-genres. La classification actuelle (MacDougal et Feuillet, 2004; Krosnick et al, 2009) n’en comprend que cinq : *Astrophea* (DC.), *Decaloba* (DC.) Rchb., *Deidamioides* (Harms) Killip, *Tetrapathea* (DC.) P.S. Green et *Passiflora*, composés respectivement de 66, 251, 8, 3 et 265 espèces (Vanderplank et King, 2020). Cependant, selon les dernières études phylogénétiques, le sous-genre *Deidamioides* apparaît polyphylétique (Sader et al., 2019; Pacheco et al. 2020). La diversification du genre est estimée à 42,9 millions d’années (Eocène) tandis que les sous-genres

*Astrophea*, *Passiflora* et *Decaloba* se diversifient respectivement à partir de 20,59, 25,94 et 37,04 millions d'années (Sader et al., 2019), des datations plus anciennes que les études précédentes (Hearn, 2006; Muschner et al., 2012).

*Passiflora* sous-genre *Passiflora* comprend des plantes grimpantes herbacées ou ligneuses, avec de grandes fleurs et de grands fruits. Il est actuellement divisé en six supersections: *Passiflora*, *Stipulata* Feuillet & J. M. MacDougal, *Laurifolia* (Cervi) Feuillet & J. M. MacDougal, *Coccinea* Feuillet & J. M. MacDougal, *Distephana* (DC) Feuillet & J. M. MacDougal et *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & J. M. MacDougal.

*Passiflora* supersection *Laurifolia* ne présente pas de définition formelle claire et sa monophylie reste controversée d'après les dernières études phylogénétiques (Pacheco et al., 2020 ; Sader et al., 2019). Pourtant elle apparaît morphologiquement homogène (Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017). Elle compte quatre séries : *Quadrangulares* Feuillet & J.M. MacDougal (cinq espèces, tiges ailées, bractées distinctes à la base, graines de plus de 5 mm de large); *Tiliifoliae* Feuillet & JM MacDougal (15 espèces, tiges cylindriques à anguleuses, bractées unies, au moins à la base, graines ne dépassant pas 5 mm de large), *Marginatae* Killip ex Cervi (une espèce, tiges cylindriques ou anguleuses, pétioles sans glande, bractées inférieures à 1 cm de long) et *Laurifoliae* Killip ex Cervi (Feuillet & MacDougal, 2003 ; Koch et al., 2013).

Lors de sa première description par Killip en 1938, *Passiflora* série *Laurifoliae* comptait 13 espèces : *P. acuminata* DC., *P. ambigua* Hemsley, *P. capparidifolia* Killip, *P. gleasonii* Killip, *P. guazumaefolia* Juss., *P. ischnoclada* Harms, *P. laurifolia* L., *P. nigradenia* Rusby, *P. nitida* Kunth, *P. tolimana* Harms, *P. riparia* Martius ex Masters, *P. odontophylla* Harms ex Glaziou et *P. popenovii* Killip. Sa définition fait état de plantes ayant des tiges rondes à angulaires, non ailées, des feuilles simples, des pétioles biglandulaires, des stipules linéaires ou sétacées, généralement décidues, des bractées libres de plus de 1 cm de long, arrondies à l'apex, foliacées et oblongues ou oblongues-lancéolées, de plus de 2,5 cm de largeur. Enfin, ses espèces n'ont pas d'indument sur leurs parties végétatives. Ce n'est qu'en 1997 que Cervi donne un type (*P. laurifolia*) à cette série. Suite à la description de nombreuses autres espèces, elle a compté jusqu'à 29 espèces, en 2016.

Après révision des critères délimitant la série, Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2017) ont exclus cinq espèces (*P. guazumaefolia*, *P. kikiana*, *P. odontophylla*, *P. ischnoclada*, et *P. maliformis*). Les 24 espèces restantes sont glabres à pubescentes, ont des tiges cylindriques à anguleuses, sans ailes, parfois liégeuses sur les parties anciennes, avec des stipules linéaires à sétacées, précocement caduques. Leurs

feuilles sont non lobées, oblongues-lancéolées, entières à glanduleuses, non peltées, et ont des pétioles avec 0-2 glandes sessiles discoïdes à oblongues. Les fleurs sont pendantes avec deux séries externes de filaments campanulés, un involucre de trois bractées glandulaires, libres à la base et de plus de 1 cm de long. Depuis cette révision, une autre espèce répondant à ces critères a été décrite : *P. gustaviana* Ocampo & Molinari.

Ces espèces produisent toutes des fruits de bonne taille, à pulpe douce, comestible en frais. Certaines sont cultivées localement en Amazonie, sur les contreforts andins, ainsi que dans les Antilles.

Les espèces de *Passiflora* série *Laurifoliae* partagent également leurs préférences d'habitat, dans les forêts néotropicales humides, à des altitudes faibles à moyennes. Certaines présentent des distributions très larges (à travers le bassin amazonien et / ou le long des Andes tropicales), ce qui a conduit à des descriptions redondantes dans différents pays. La révision de telles situations a conduit Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2019) et Rome et *al.* (soumis pour publication) à placer quatre et trois espèces en synonymie sous *P. riparia* et *P. acuminata* respectivement, réduisant ainsi leur nombre total de 25 à 18.

Plus récemment, Rome et *al.* (chapitre 4) comparaient des dendrogrammes réalisés à partir de données morphologiques (relevées sur du matériel frais) ainsi que des échantillons d'ADN (caractérisés par des marqueurs AFLP) à partir 13 espèces de la série *Laurifoliae*. Une congruence générale a été observée entre les deux approches. Alors que la plupart des espèces se séparaient distinctement morphologiquement et génétiquement, un complexe regroupant *P. riparia*, *P. popenovii*, *P. gustaviana* et *P. nigradenia* a été mis en évidence.

Ici, nous reconnaissons 15 espèces dans la série *Laurifoliae* : *Passiflora acuminata*, *P. ambigua*, *P. cerasina* Annonay & Feuillet, *P. chaparensis* R. Vásquez, *P. fissurosa* Souza, M. A. D. De, *P. kapiensis* Rome & Coppens, *P. killipiana* Cuatrec., *P. laurifolia*, *P. nitida* Kunth, *P. pachyantha* Killip, *P. phellos* Feuillet, *P. riparia*, *P. rufostipulata* Feuillet, *P. tinifolia* Juss. et *P. venusta* R. Vásquez & M. Delanoy. Nous intégrons *P. popenovii*, *P. gustaviana* et *P. nigradenia* comme synonymes de *P. riparia*. *Passiflora capparidifolia* est intégrée sous *P. laurifolia* tandis que *P. tinifolia* est ressuscitée comme nom valide, en intégrant *P. gabrielleana* dans sa synonymie. Des descriptions illustrées de planches photographiques de chacune des espèces sont présentées, ainsi que leur distribution, et des éléments d'écologie et de phénologie. Une synthèse des données ethnobotaniques est également développée par espèce.

## 5.1 – Matériels & méthodes

Nous avons étudié plus de 1000 spécimens d'herbiers issus des institutions suivantes (acronymes selon Thiers 2017) : AAU, B, BM, CAUP, CAY, CEN, COAH, COL, CR, CUVC, F, FAUC, FHO, FTG, GB, GENT, HOXA, HUA, HUT, INPA, JAUM, K, L, LINN, LPB, LYJB, MEDEL, MEXU, MG, MO, MSB, NY, P, PMA, PORT, QCA, QCNE, R, SPF, U, US, USJ, USM, UPCB, VEN, W. Huit campagnes de terrain comprenant quatre expéditions en Guyane française (2007, 2008 et 2013, 2017), une en Guadeloupe et Martinique (2009), une au Costa Rica (2014), une en Equateur (2014) et une au Panama (2015) ont complété cette analyse d'herbiers. Enfin, 78 données géoréférencées supplémentaires ont été extraites du site [www.inaturalist.org](http://www.inaturalist.org) et / ou acquises en contactant directement des botanistes locaux. Les mesures des plantes ont été prises sur des spécimens d'herbiers pour les organes dont les dimensions ne sont peu ou pas affectées par la dessiccation (tiges, feuilles, pétioles, pédoncules, bractées, fruits) et complétées par la littérature existante. Pour *Passiflora ambigua*, *P. cerasina*, *P. kapiensis*, *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. tinifolia* et *P. riparia*, la majeure partie des mesures a été réalisée sur matériel frais.

## 5.2 – Morphologie

**Tiges.** Elles peuvent être glabres ou rufo-tomenteuses (seulement chez *Passiflora killipiana* et *P. pachyantha*). Rondes à angulaires, elles peuvent également présenter un indumentum sur les jeunes tiges, ainsi qu'une écorce subéreuse (chez *P. fissurosa* et *P. phellos*). Une pubescence est parfois observée sur l'extrémité des tiges des pseudoracèmes de *P. riparia* et *P. ambigua*.

**Stipules.** Généralement sétacées à linéaires, elles peuvent être linéaires à foliacées chez *Passiflora pachyantha* ou linéaires à spatulées chez *P. rufostipulata*. Leur longueur oscille de 4 à 20 mm pour une largeur de 0,2 à 2 mm (4-5 mm chez *P. pachyantha*). Elles sont glabres chez la plupart des espèces, sauf chez *P. kapiensis* (très légèrement pubescentes) et *P. killipiana* et *P. pachyantha* (rufo-tomenteuses). Elles présentent une extrémité particulière en forme de faux chez *P. tinifolia* et *P. laurifolia*. Leur marge est entière à glandulaire (caractère très marqué chez *P. nitida* avec généralement plus de deux glandes). Enfin, seule *P. rufostipulata* possède des stipules oranges, tandis qu'elles sont vertes (plus ou moins anthocyanées) chez les autres espèces.

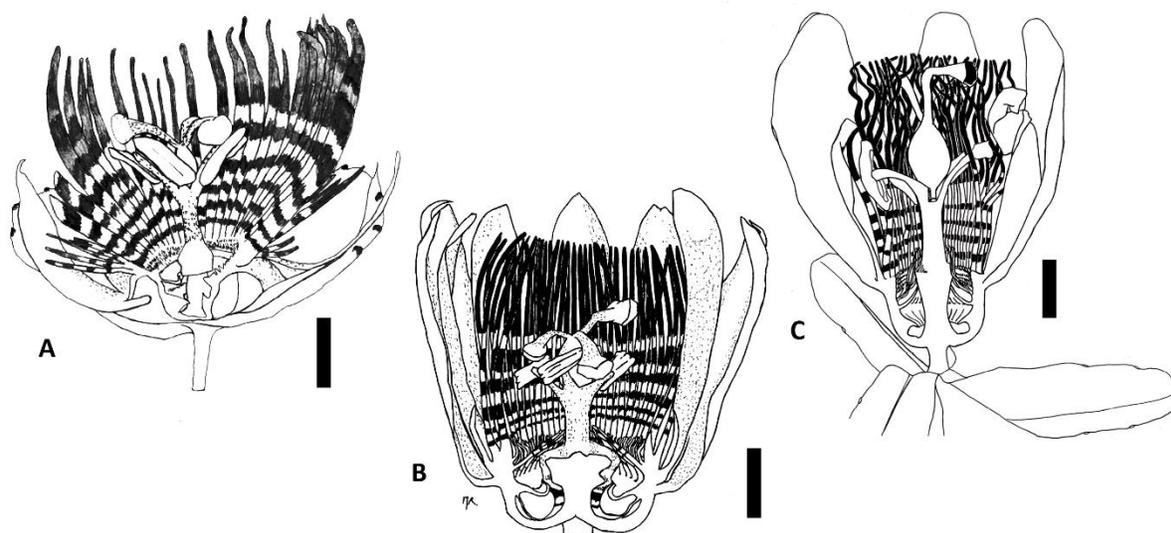
**Feuilles.** Elles sont simples à marge entière à serrulée-glandulaire (caractère particulièrement marqué chez *Passiflora nitida*), ovales-oblongues à lancéolées, de 5 à 24 cm de long et 2 à 22 cm de large. La base est tronquée à légèrement cordée et l'apex arrondi à acuminé, souvent mucroné. La plupart des espèces possèdent des feuilles glabres, à l'exception de *P. pachyantha*, *P. killipiana* présentant une pubescence rufo-tomenteuse sur les nervures. Le pétiole mesure 0,7 à 8 cm de long. Chaque feuille dispose de deux glandes sur ce dernier (glandes parfois avortées chez les morphes cultivés de *P. riparia*). Leur position est assez stable pour chaque espèce (excepté chez *P. nitida* où les glandes oscillent entre l'apex et le milieu du pétiole), amenant une division entre deux groupes principaux : les espèces avec deux glandes apicales ou subapicales et celles dont les glandes se situent dans le tiers médian, le plus souvent au milieu ou en dessous du milieu du pétiole.

**Pédoncules.** Pubescents à glabres, ils sont rapportés comme très longs (près de 10 cm), chez les morphes d'altitudes de *Passiflora riparia* (syn. *P. popenovii*, *P. gustaviana*). Cela a également été mentionné chez *P. tinifolia* dans des populations du Suriname. Cependant, leur longueur reste très variable à l'intérieur de chacune des espèces.

**Bractées.** De 15 à 71 mm de long par 4 à 45 mm de large, elles sont au nombre de trois, généralement vertes, ovales-oblongues, glandulaires à serrulées-glandulaires (occasionnellement sans glandes à l'échelle individuelle ou populationnelle). Cependant, cet organe présente une forte variation intraspécifique au niveau de sa taille, surtout en largeur, et de sa couleur. Chez *Passiflora acuminata*, elles peuvent varier de 15 à 40 mm de long et 4 à 15 mm de large avec des apex arrondis à fortement aigus. Quant à *P. riparia*, elle montre une variation remarquable de la coloration des bractées, verte, plus ou moins veinée de rouge ou, unie, allant du blanc au rose vif, voire au violet. *Passiflora laurifolia*, *P. ambigua* et *P. cerasina* peuvent aussi présenter des bractées vertes fortement anthocyanées. Seule *P. tinifolia* dispose de bractées pourpres parcheminées dont la variation de couleur n'a pas été observée. Majoritairement pubescentes, elles sont glabres chez *P. chaparensis*, *P. fissurosa* et *P. nitida*.

**Fleurs.** Elles sont solitaires ou disposées en pseudoracèmes, petites branches dont les entrenœuds sont courts et les feuilles atrophiées. D'une longueur de 13 à 40 mm (de la chambre nectarifère jusqu'à l'apex de l'ovaire), elles se différencient selon trois types structuraux. Le type le plus courant (Fig. 15A) correspond à une fleur dont l'androgynophore est faiblement renflé à la base. L'hypanthium campanulé est muni de séries internes de filaments atrophiés. Seul l'opercule restreint l'accès à la chambre nectarifère. Il est présent chez *Passiflora laurifolia*, *P. tinifolia*, *P. riparia*, *P. ambigua*, *P. phellos*, *P. venusta*, *P. chaparensis* et *P. pachyantha*. Un deuxième type (Fig. 15B) montre une chambre nectarifère

plus large, de laquelle part un androgynophore à base fortement élargie. La série de filaments la plus interne, d'environ 1 cm, ferme l'accès à la chambre nectarifère presque perpendiculairement à l'androgynophore, comme observé chez *P. acuminata*, *P. cerasina*, *P. killipiana* et *P. rufostipulata*. Les filaments qui la composent peuvent être plus ou moins soudés entre eux. Une ou plusieurs séries intermédiaires de filaments atrophiés (environ 1 mm) sont situées à la base des deux séries externes de filaments, à l'intérieur de l'hypanthium. Enfin, un dernier type de fleur (Fig. 15C), à l'hypanthium plus long que le précédent, est caractérisé par une série de filaments internes, disposée juste au-dessus de l'opercule (érigé dans le cas de la figure) et formant une gaine presque parallèle à l'androgynophore, ce dernier peu élargi à la base. Comme le type précédent, on retrouve une série de filaments intermédiaires avortés. Ce type est présent chez *P. fissurosa* et *P. nitida*.



**Figure 15.** Dessins botaniques de coupes longitudinales de fleurs. A : fleur de *P. laurifolia*. B : fleur de *P. kapiensis* et C : fleur de *P. nitida*. L'échelle de 1 cm est mentionnée pour chaque fleur par les traits noirs verticaux.

Le périanthe varie du blanc au violet foncé, tandis que l'intérieur de la fleur est blanc verdâtre plus ou moins ponctué de rouge selon les espèces. Les séries de filaments sont rayées de blanc alternant avec du rouge ou, plus généralement, du violet plus ou moins foncé. La fleur est munie de deux séries de filaments externes ; soit celles-ci sont de même longueur (chez *Passiflora nitida*, *P. fissurosa*, *P. kapiensis*, *P. acuminata*, *P. chaparensis*), soit, chez les autres espèces, la plus externe est notablement

plus courte, voire même totalement atrophiée. Chez la plupart des fleurs, le limen est absent, atrophié ou soudé à la base de la trochléa. La majorité des espèces arbore un ovaire pubescent à l'exception de *P. nitida*. A l'inverse, les styles sont principalement glabres sauf chez *P. killipiana*, *P. rufostipulata*, *P. cerasina*, *P. venusta* et *P. acuminata*. Enfin les fruits, généralement de 3,5 à 11 cm de long pour 3 à 10 cm de diamètre, sont principalement ovales à oblongs (Fig. 16), sauf chez *P. chaparensis* et *P. rufostipulata* (obpyriformes) et *P. acuminata* et *P. phellos* (elliptiques). L'épaisseur du mésocarpe oscille entre 3 et 30 mm. Le fruit immature est vert et devient jaune orangé à maturité. Il est plus ou moins tacheté de blanc selon les espèces, voire les populations, avec des stries longitudinales plus foncées (très visibles lorsque le fruit est immature) chez *P. laurifolia*, *P. tinifolia*, *P. phellos* et *P. venusta*. Les graines sont en forme de cœur, creusées de petits renforcements circulaires sur leurs faces. On n'observe pas de différence marquante des graines entre espèces.



**Figure 16.** Variation de taille de fruit entre espèces. De gauche à droite, fruits de *P. kapiensis* (immature), *P. riparia* et *P. tinifolia*, respectivement d'environ 11, 6 et 4 cm de longueur.

### 5.3 - Traitement taxonomique

**Passiflora Serie Laurifoliae** Killip ex Cervi, *Passifloraceae do Brasil: estudo do gênero Passiflora L., subgênero Passiflora*. Cyanus, p. 22 (1997)

*Passiflora serie Laurifoliae* Killip, *The American species of Passifloraceae*. Publ. Field Mus. Nat. Hist. Bot. ser. 19(1): 57 (1938), nomen nudum.

**Type.** Plum. PL. Amer. Pl. 80 (*Passiflora laurifolia* L., lectotype designé par Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2018a).

**Description.** Plantes glabres à pubescentes. Tiges cylindriques à anguleuses, sans ailes, parfois liégeuses sur les parties anciennes. Stipules linéaires à sétacées, rarement foliacées, précocément caduques. Pétiole avec deux glandes sessiles discoïdes à oblongues. Feuilles simples, oblongues-lancéolées, entières à serrulées-glandulaires, non peltées. Bractées par trois, en involucre, libres à la base, de plus de 1 cm de long et glandulaires. Fleurs pendantes. Couronne de filaments en deux séries externes, campanulées (la plupart des autres séries sont très atrophiées).

#### Clé des espèces de *Passiflora* série *Laurifoliae* Killip ex Cervi

1. Plante présentant une pubescence rufo-tomenteuse sur l'ensemble des parties végétatives.....2  
— Plante ne présentant pas ce caractère.....3
2. Série de filaments la plus interne orientée perpendiculairement aux séries externes, fermant l'entrée de la chambre nectarifère, glandes nectarifères à l'apex du pétiole.....*P. killipiana*  
— Série de filaments la plus interne réduite, ne fermant pas la chambre nectarifère, glandes nectarifères vers le milieu du pétiole.....*P. pachyantha*
3. Tiges matures à écorce subéreuse.....4  
— Tiges matures à écorce non subéreuse.....5
4. Jeunes tiges pubescentes, fleur à séries externe de filaments de longueur différente.....*P. phellos*  
— Jeunes tiges glabres, fleur à séries de filaments de même longueur.....*P. fissurosa*

5. Glandes à l'apex du pétiole ou juste en dessous.....	6
— Glandes dans le tiers médian du pétiole, ou généralement absentes.....	9
6. Deux séries externes de filaments de même longueur.....	7
— Série la plus externe de filaments nettement plus courte ou absente.....	12
7. Série de filaments la plus interne plus longue que les précédentes atrophiées, fermant la chambre nectarifère obliquement ou parallèlement à l'androgynophore, périanthe généralement blanc.....	8
— Série de filament la plus interne constituée de filaments réduits ne fermant pas la chambre nectarifère, périanthe blanc à l'extérieur et rose violacé à l'intérieur.....	<i>P. chaparensis</i>
8. Série la plus interne de filaments fermant la chambre nectarifère, orientée parallèlement à l'androgynophore, hypanthium prolongeant la chambre nectarifère, ovaire glabre.....	<i>P. nitida</i>
[inclus <i>P. nymphaeoides</i> ]	
— Série la plus interne de filaments presque perpendiculaire aux deux séries externes, hypanthium réduit à la chambre nectarifère, ovaire pubescent.....	<i>P. acuminata</i>
[inclus <i>P. tolimana</i> , <i>P. gleasoni</i> et <i>P. metae</i> ]	
9. Série la plus interne de filaments plus longue que les précédentes, fermant la chambre nectarifère.....	10
— Série de filament la plus interne constituée de filaments réduits ne fermant pas la chambre nectarifère.....	14
10. Série la plus interne de filaments fermant la chambre nectarifère, orientée parallèlement à l'androgynophore, hypanthium prolongeant la chambre nectarifère, ovaire glabre.....	<i>P. nitida</i>
— Série la plus interne de filaments presque perpendiculaire aux deux séries externes, hypanthium réduit à la chambre nectarifère, ovaire pubescent.....	11
11. Pétiole compris entre 1 et 2.5 cm, jeunes feuilles souvent jaunes.....	<i>P. cerasina</i>
— Pétiole compris entre 3 et 8 cm, jeunes feuilles vertes.....	<i>P. kapiensis</i>

12. Série la plus interne de filaments plus longue que les précédentes, presque perpendiculaire aux deux séries externes et fermant la chambre nectarifère, stipules orangés à l'apex.....*P. rufostipulata*
- Série de filament la plus interne constituée de filaments réduits ne fermant pas la chambre nectarifère.....13
13. Bractées vertes, épaisses.....15
- Bractées violacées parcheminées.....*P. tinifolia*  
[inclus *P. gabrielleana*, *P. laurifolia* var. *tinifolia*, *P. oblongifolia*, *P. favardensis*]
14. Périanthe blanc à l'extérieur et rouge violacé à l'intérieur.....*P. ambigua*
- Périanthe généralement blanc.....*P. riparia*  
[inclus *P. emiliae*, *P. crenata*, *P. pergrandis*, *P. fernandezii*, *P. popenovii*, *P. nigradenia*, *P. gustaviana*]
15. Styles glabres.....*P. laurifolia*  
[inclus *Granadilla laurifolia*, *P. capparidifolia*]
- Styles pubescents.....*P. venusta*

***Passiflora acuminata*** DC., *Prodr.* [A. P. de Candolle] 3: 328. 1828.

**Type.** BRESIL. Sans localité précise, anonyme s.n. (holotype, P!). Brésil, Pará, Obidos, 19-20 juillet 1934, Swallen 5095 (épitype, US!).

*Passiflora gleasonii* Killip, *J. Wash. Acad. Sci.* 14: 112–113. 1924.

Type : GUYANA. Distr. Pomeroon. Le long du fleuve Pomeroon, 14-20 janvier 1923, J.S. de la Cruz 2963 (holotype, US! ; isotypes, NY!, MO!, F!).

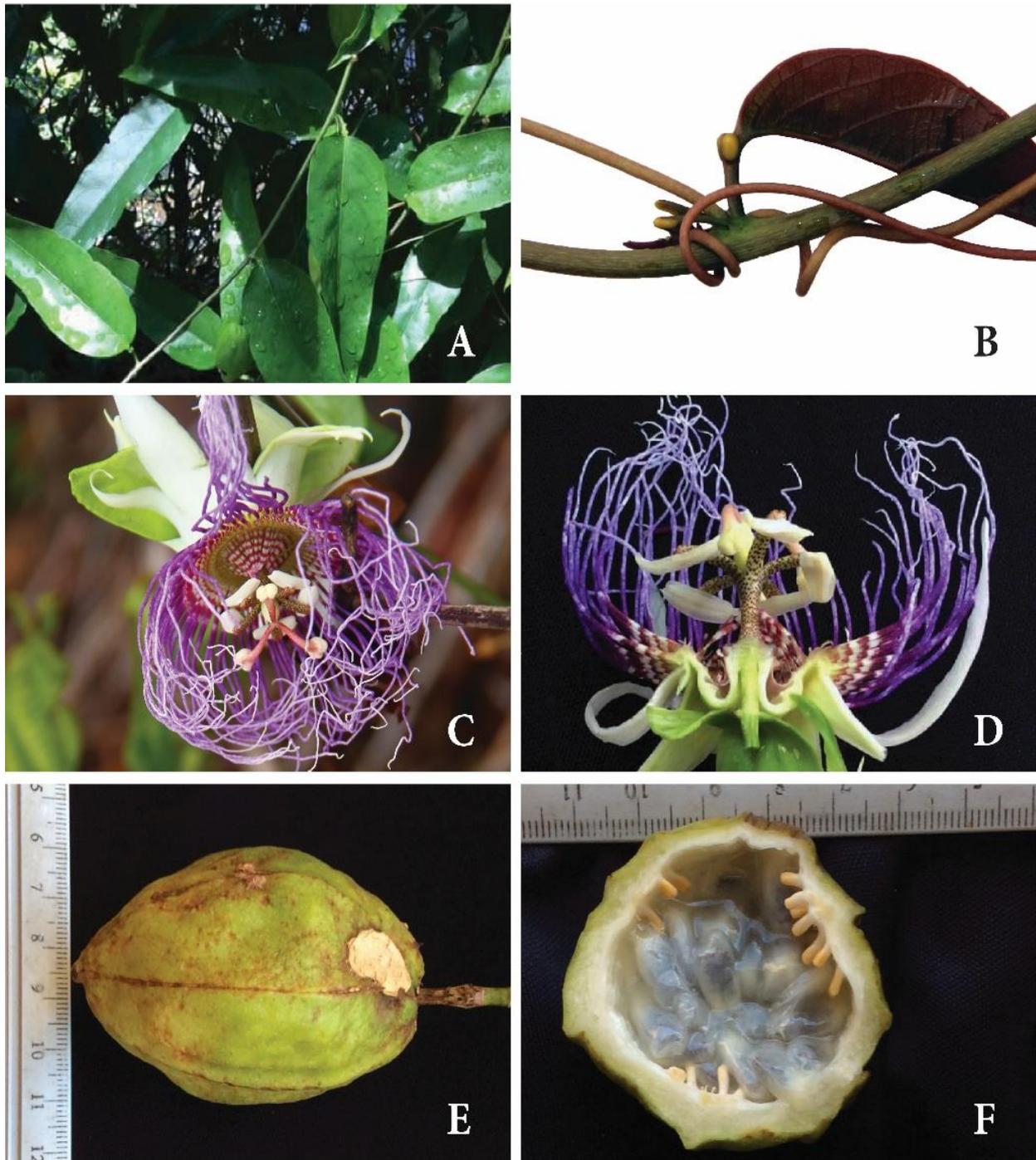
*Passiflora metae* M. Bonilla, C. Aguirre & C. Caetano, *Phytotaxa* 267(2) : 130, f. 1–5. 2016.

Type: COLOMBIE. Meta: Villavicencio Municipalité: route de Caño Pendejo, 541 m, 23 Décembre 2013, M. Bonilla, J. Mosquera, K. Pulido & A. Cajar 187 (holotype CUVCI isotype FAUC!).

*Passiflora tolimana* Harms, *Bot. Jahrb. Syst.* 18 (Beibl. 46) : 9. 1894.

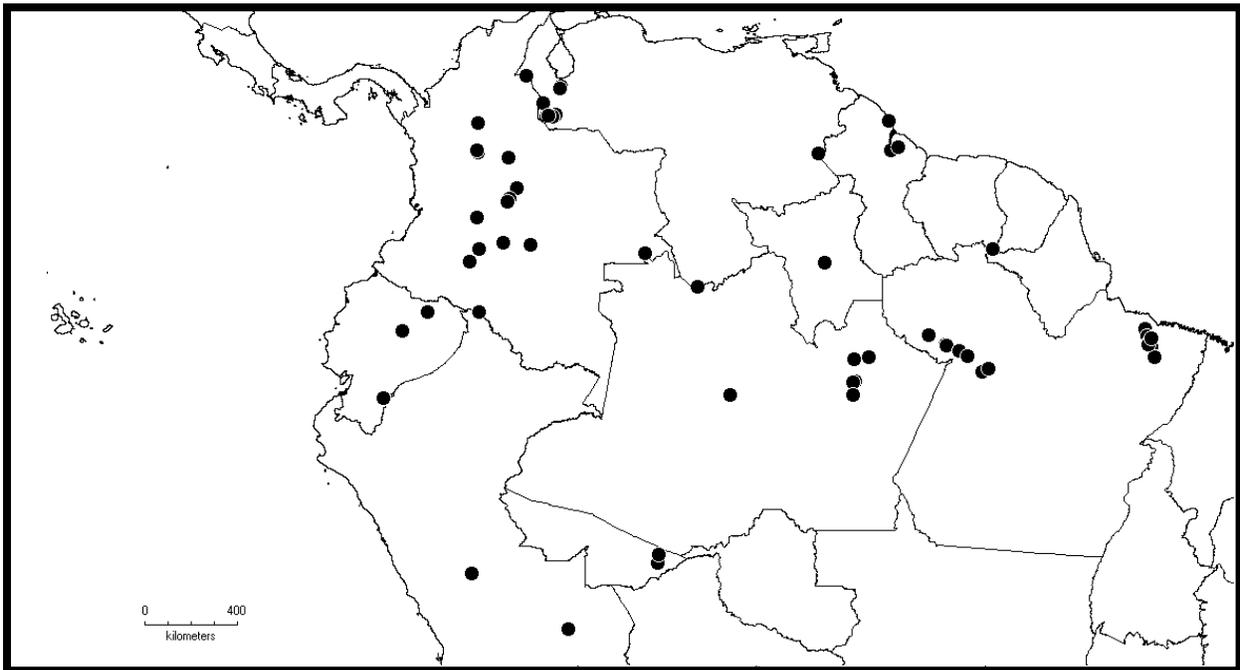
Type : COLOMBIE. Tolima: Dolores, 23 janvier 1886, Lehmann 6060 (holotype, K! ; isotypes, B!, F!)

**Description.** Liane ligneuse. Tige rondes à angulaires, glabres et vertes. Vrilles glabres. Stipules linéaires, glabres, 4-13 mm de long, environ 1 mm de large, décidues ; partie supérieure légèrement plus large et irrégulièrement glandulaire-serratée. Pétiole de 1-2 cm de long, vert à vert rougeâtre, légèrement canaliculé sur sa partie supérieure, glabre, avec deux glandes ovales et sessiles (jeunes glandes pyramidales) à l'apex du pétiole ou juste au-dessous. Feuille simple, 6-19 × 2,2-9 cm, glabre, vert à vert foncé, surface supérieure lustrée, ovale lancéolée à elliptique, cunée à légèrement cordée à la base, aigüe au sommet, acuminée et mucronée ; marge entière à glandulaire-serrulée ; (nervures souvent rouges sur les jeunes feuilles). Pédoncule droit, vert à vert rougeâtre, environ 1-2 mm de diamètre, 2,5-5 cm de long ; pédicelle de 4-8 mm de long. Bractées persistantes (jusqu'à maturité du fruit), ovales à étroitement elliptiques, apex rond à aigu, base cunée à arrondie, légèrement pubescentes sur les deux faces, vert à rouge foncé, concaves, 15-40 mm de long, 4-15 mm de large, avec une marge glandulaire à serrulée-glandulaire. Fleurs axillaires, pendantes, environ 3 cm de long (de la chambre nectarifère jusqu'à l'apex de l'ovaire). Hypanthium (incluant la chambre nectarifère) glabre à légèrement pubescent, vert plus ou moins anthocyané à l'extérieur, blanc verdâtre à l'intérieur, environ 5 mm de long, avec un diamètre d'environ 1 cm à la base des sépales. Sépales glabres à légèrement pubescents, oblongs, 2-3,2 cm de long, 0,6-1 cm de large, blanc (rarement violacé), légèrement concave avec un cornicule subapical (environ 1-5 mm de long). Pétales glabres, oblongs, 1,5-3,2 cm de long, 0,5-0,8 cm de large, blanc (rarement violacé). Couronnes de filaments en 5 séries, rayés de blanc et de rouge à violet foncé ; deux séries de filaments externes de même longueur, 38-51 mm de long, la troisième série 2-3 mm de long, la quatrième série 0,8-1 mm de long, la série la plus interne, 7-8 mm de long, avec des filaments plus ou moins soudés à la base, presque perpendiculaire aux autres séries, fermant l'entrée de la chambre nectarifère. Filets 9-10 mm de long, blanc verdâtre avec des points rouges. Ovaire pubescent, 5-6 × 3 mm, ellipsoïdal, vert jaunâtre ; trois styles (pouvant être pubescents à la base), blanc avec des points rouges, 14-15 mm de long, stigmates jaune clair. Androgynophore glabre, blanc verdâtre, légèrement à fortement ponctué de rouge, 20-23 mm de long avec une base élargie formée de deux renflements d'environ 1 cm de diamètre. Limen annulaire, moins de 1 mm de long. Operculum membraneux, translucide blanchâtre, 3-8 mm de long, réfléxe à la base, la marge érigée et fimbriée. Fruit elliptique, pubescent, 6-9 cm de long, 3,6-6,5 cm de diamètre, triangulaire à hexagonal dans sa section transversale, avec six côtes légèrement marquées, péricarpe d'environ 3-6 mm d'épaisseur ; fruit immature vert avec de petits points blancs ; fruit mûr jaune clair, légèrement ponctué, avec une pulpe sucrée translucide. Graines plates, obcordées, d'environ 1 cm de long.



**Figure 17.** *Passiflora acuminata*. A : tiges et feuilles matures, Santarém, Pará, Brésil (photo : Luis Otávio Adão Teixeira). B : jeune feuille avec glandes à l’apex du pétiole, Shushufindi, Sucumbíos, Equateur. C : fleur, Pará, Brésil (photo : André Cardoso). D : Coupe longitudinale de fleur, Santarém, Pará, Brésil (photo : Luis Otávio Adão Teixeira). E & F : fruits, Santa Bárbara, Pará, Brésil (photo : Luis Otávio Adão Teixeira)

**Distribution et écologie.** L'espèce est présente dans les bassins de l'Amazone, de l'Orénoque et des fleuves des Guyanes, jusque dans les contreforts andins de la Colombie (Fig. 18), de l'Equateur et du Pérou. Elle est absente des régions amazoniennes au sud du cours inférieur de l'Amazone. Elle est fréquemment associée à des sols sableux, principalement savanes sur sable blanc ou *campinas*, dans les basses terres d'Amazonie, des Guyanes et de l'Orénoque (Rome et *al.*, soumis).



**Figure 18.** Distribution de *Passiflora acuminata* selon les données d'herbiers et les observations naturalistes.

**Phénologie.** Dans le Pará (Brésil), l'espèce semble fleurir en fin d'année, de septembre à novembre, ainsi que de mars à mai. On retrouve également une floraison en fin d'année en Equateur, Colombie et Venezuela.

**Notes.** *Passiflora acuminata* se distingue par des feuilles avec deux glandes à l'apex du pétiole, deux séries de filaments externes filiformes et de même longueur, une couronne interne presque perpendiculaire à l'androgynophore, venant fermer la chambre nectarifère, un hypanthium court et un fruit pubescent elliptique à mésocarpe fin. Cette combinaison de caractère a été également retrouvée chez *P. gleasoni*, *P. metae*, *P. tolimana*. Ces espèces avaient été décrites comme ayant de petites bractées elliptiques ou ensiformes. Cette multiplicité d'espèces expliquée par une méconnaissance et un sous-échantillonnage de ce groupe, masquait la variabilité de ce caractère. Une analyse à l'échelle des bassins amazonien et de l'Orénoque a permis de décrire la plasticité de *P. acuminata*, notamment de ces

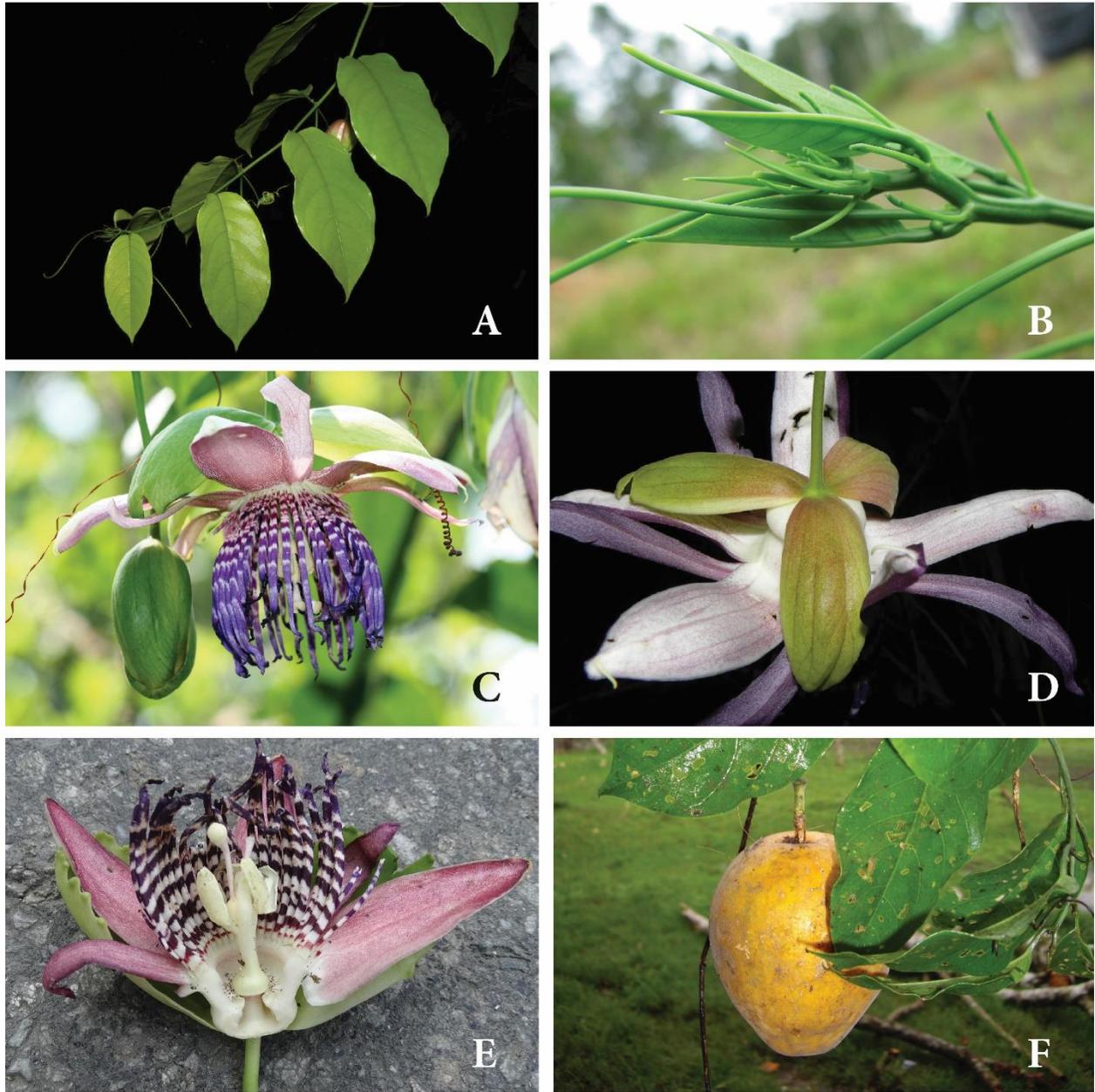
bractées, et a ainsi placé les trois autres espèces comme synonymes (Rome et *al.*, soumis pour publication).

**Spécimens examinés. BRÉSIL. Acre :** Municipalité de Rio Branco route pour Xapurí, 24 octobre 1980, Cid 3035 (NY). **Amazonas :** Lac de Tefé, Manua, 13 juillet 1973, Lleras 16644 (MO). Manaus, le long de la route pour Caracaraí, 16 août 1986, Croat 62222 (MO), 10 mars 1978, Silva 4557 (NY). Igarapé Ipiranga, 4 juillet 1993, Ribeiro 997 (INPA). Route pour l'Igarapé do Tinga, 7 août 1996, Sothers 883 (INPA). **Pará :** 27 octobre au 7 novembre 1929, Killip 30272 (US). Obidos, 19-20 juillet 1934, Swallen 5095 (US). Ihla do Mosqueiro, 3-9 novembre 1929, Killip 30572 (US). Belém, près de l'Instituto Agrônômico do Norte, 28 octobre 1959, Kuhlmann 386 (SPF). Route Belém-Brasília, Km 93, 14 septembre 1959, Kuhlmann 361 (SPF). Santarém, 16 septembre 1999, Cordeiro 4089 (MG). Belém, Parque Estadual do Utinga, 16 septembre 2010, Silva 10 (MG). Belém, Réserve de Mocambo, 23 novembre 2009, Kerpel 8 (MG). Municipalité d'Almeirim, Monte Dourado, 23 décembre 1986, Pires 1560 (UPCB). Sud de l'Instituto Agrônômico do Norte, Belém, 25 novembre 1942, Archer 7864 (K). Route de Belém à Viguié, 6 avril 1961, Aubréville 198 (P). Municipalité d'Oriximina, Rio Trombetas, 11 juillet 1980, Cid 1461 (INPA), 22 avril 2007, Salomão 902 (MG). Belém, Parque Estadual do Utinga, Fazenda Murutucú, 22-23 mai 1924, Zerny s.n. (W). Porto Trombetas, 26 avril 1987, Knowles s.n. (INPA). Sud de Belém près de l'estuaire du Rio Guama, 14 août 1986, Croat 62142 (MO). Cachoeira Porteira, 16 janvier 1991, Knowles 1687 (INPA), 17 janvier 1991, Knowles 1696 (INPA). **COLOMBIE. Guaviare :** 1844, Goudot 10 (P)., Municipalité de San José del Guaviare, inspección de Puerto Arturo, 25 août 1995, Cárdenas 6533 (COL). **Guainía :** Maimachi, 11 avril 1993, Madriñán 1014 (MO). **Caquetá :** Rives du Río Caguán, 12 avril 1953, Romero-Castañeda 3963 (COL). Municipalité de Doncello, 21 mai 2003, Castaño 1649 (COL). **Meta :** Cordillère de la Macarena, 30 décembre 1950, Idrobo 868 (COL). Villavicencio, 510 m, 26 décembre 2013, M. Bonilla 197 (CUVC, paratype of *P. metae*). **Tolima :** Dolores, 23 janvier 1886, Lehmann 6060 (K). **EQUATEUR. Morona Santiago :** 4 février 1984, Knapp 6242 (QCNE). **Sucumbíos:** Shushufundi, 4 décembre 2014, Rome 538 (LYJB). **GUYANE FRANÇAISE. Monts Tumuc Humac, 30 août 1972, de Granville 1430 (CAY). GUYANA. Région de Demarara-Mahaica, le long de la route Linden-Soesdyke, 7 décembre 1986, Pipoly 9142 (US). Région du Haut Demerara-Berbice : route Linden-Soesdyke, entre Dora et la crique Maibia, 21 janvier 1987, Pipoly 9707 (US). Fleuve Essequibo, 14 septembre 1929, Sandwith 254 (K). **PEROU. Madre de Dios :** Manu Aguas Calientes, 13 mai 1984, Knapp 6441 (K). **Pasco :** Oxapampa, 7 juillet, Werff 18100 (MO). **VENEZUELA. Amazonas :** Municipalité de Río Negro, 9 mars 1984, Liesner 16501 (MO). **Táchira :** 7 novembre 1979, Steyermark 119472 (MO), 8 novembre 1979, Steyermark 119657 (MO), 6 novembre 1979, Steyermark 119423 (MO). **Zulia :** 28 Mars 1982, Liesner 13280 (MO).**

***Passiflora ambigua*** Hemsl., *Bot. Mag.* 128: t. 7822. 1902.

**Type.** Cultivé à Kew Gardens, originaire de Bluefields, NICARAGUA, *E.G. Sturridge s.n.* (holotype, K!)

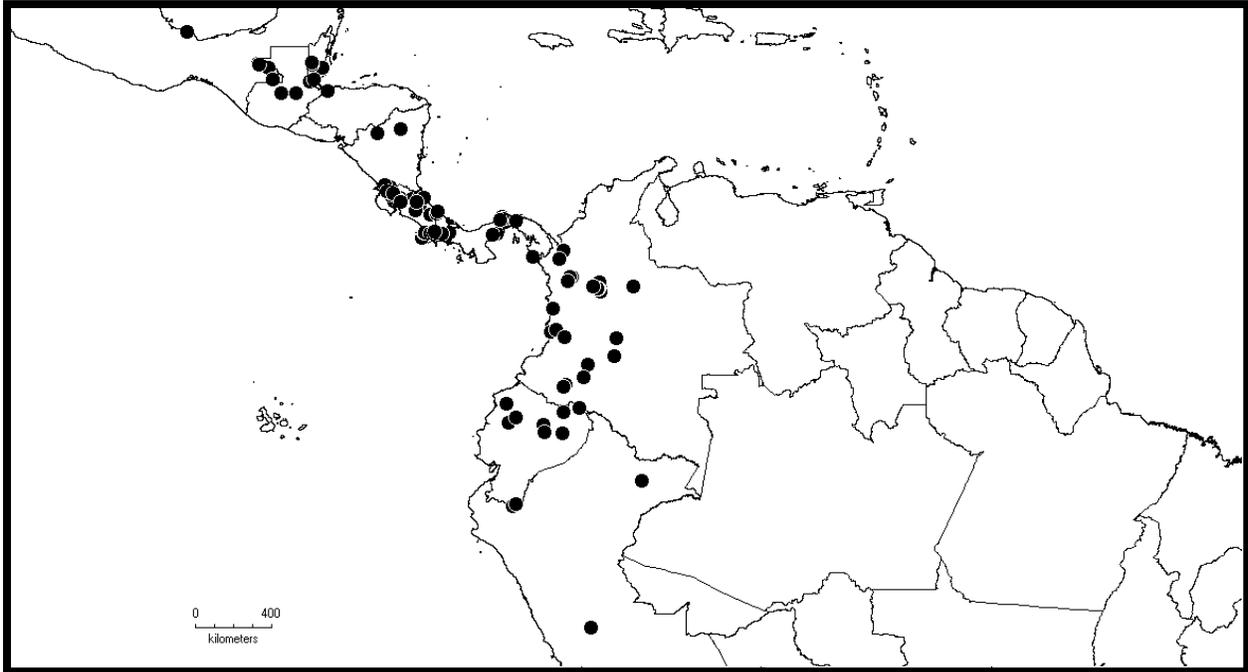
**Description.** Liane ligneuse. Tige ronde, glabre et verte. Vrilles coniques, glabres, vertes. Stipules sétacées à linéaires, vertes, glandulaires (0-3 glandes), glabres, 5-15 × 0,5-1 mm, rapidement décidues. Pétiole 2-5,9 cm de long, vert, légèrement canaliculé sur la partie supérieure, glabre, avec deux glandes ovales et sessiles situées à 0,8-2,6 cm de la base du pétiole. Feuilles simples, 11,2-23 × 5-11,8 cm, entièrement glabres, vert à vert foncé, surface supérieure lustrée, rondes à légèrement cordées à la base, oblongues lancéolées, acuminées et mucronées ; marges légèrement glandulaires à serrulées-glandulaires, en relation avec la présence de nectaires marginaux (6-40 nectaires). Pédoncules droits, verts, pubescents (jusqu'à 4,8 mm de diamètre), 1,3-11 cm de long ; pédicelle 9-12 mm de long. Bractées décidues à la maturité du fruit, pubescentes sur les deux faces, vertes pouvant être légèrement anthocyanées, concaves, 6,3-7,1 cm de long, 2,5-4,5 cm de large, glandulaires dans leur moitié supérieure. Fleurs odorantes, axillaires, pendantes, 3,6-3,9 cm de long (à partir de la chambre nectarifère jusqu'à l'apex du de l'ovaire), solitaire ou, souvent regroupées en pseudoracèmes. Hypanthium légèrement pubescent, blanc, 18,5-21 mm (incluant la chambre nectarifère, 8,9-10 mm de long), avec un diamètre de 2,8-3 cm à la base des sépales. Sépales légèrement pubescents, oblongs, 6,7-7 cm de long, 1,9-2,2 cm de large, face interne blanc ponctué de rouge à rouge brun, face externe blanche pouvant être ponctuée de rouge sur les bords, légèrement concave avec un cornicule de quelques millimètres de long en dessous de l'apex. Pétales glabres, oblongs, 4,4-4,8 cm de long, 0,5-0,7 cm de large, blanc ponctué de rouge à rouge brun. Couronne de filaments en 4 séries, rayés de blanc et de rouge à pourpre foncé ; deux séries les plus externes de longueur différente ; la plus externe 0-20 mm de long (les filaments peuvent être avortés), la seconde série 46-51 mm de long; une troisième série de filaments atrophiés, de moins de 1 mm de long, la quatrième série la plus interne de 1-2 mm de long, avec des filaments en forme de virgule, blancs avec l'extrémité violacée. Filaments staminaux de 17-18 mm de long, blancs. Ovaire pubescent, jaune pâle, d'environ 8 mm de long ; styles blancs ponctués de rouge, 12-14 mm de long, stigmates jaune pâle Androgynophore glabre, blanc crème, 16-18 mm de long avec une base élargie, présentant un renflement à la hauteur de l'opercule. Opercule membraneux, blanc, d'environ 3 mm de long, recourbé, finement fimbrié à la marge. Fruit oblong, pubescent, 7-11 cm de long, 4-7,5 cm de diamètre, à section transversale ronde, mésocarpe épais d'1-3 cm d'épaisseur ; fruit immature vert maculé de blanc ; fruit mature orange très légèrement ponctué de petits points blancs, avec une pulpe translucide douce et sucrée. Graines obcordées.



**Figure 19.** *Passiflora ambigua*. A : tige feuillée, péninsule d'Osa, Costa Rica (photo : Reinaldo Aguilar). B : extrémité de jeune tige avec stipules, Panama (photo : John MacDougal). C : fleur et bouton, Guatemala (photo : José Monzon). D : vue externe de la fleur avec bractées, péninsule d'Osa, Costa Rica (photo : Reinaldo Aguilar). E : coupe longitudinale de fleur, Colombie (photo : John Ocampo). D : fruit, Nicaragua (photo : Indiana González).

**Distribution et écologie.** L'espèce est présente du sud du Mexique jusqu'au Pérou (Fig. 20), entre 0 et 2 300 m d'altitude. Elle occupe le versant oriental de la Cordillère des Andes (versant amazonien) puis la traverse dans le nord de l'Equateur pour atteindre également le Chocó biogéographique jusqu'au sud du

Mexique à des altitudes plus basses. En Amérique du Sud, sa distribution reste à affiner au Venezuela et au Pérou, où très peu d'occurrences sont rapportées.



**Figure 20.** Distribution de *Passiflora ambigua* selon les données d'herbiers et les observations naturalistes.

**Phénologie.** L'espèce fleurit en début d'année (de janvier à avril) en Amérique centrale et plutôt en décembre en Colombie et Equateur. Elle fructifie principalement de mars à mai.

**Notes.** Morphologiquement proche de *Passiflora riparia*, elle s'en distingue par son périanthe rouge ainsi que ses sépales 2 à 3 fois plus large que ses pétales (Fig. 19 E).

**Ethnobotanique.** Quelques cultures très locales de cette espèce ont été observées en Equateur (Eynden 762), en Colombie (Restrepo 001) et au Mexique (Miguel Molinari comm. pers.). Même à l'état spontané, le fruit présente une taille importante de 7-11 cm de long, et 4-7.5 cm de diamètre. Cependant, le mésocarpe, non comestible, peut atteindre les 3 cm d'épaisseur, affectant le rendement en pulpe.

**Spécimens examinés.** **BELIZE.** District de Cayo, route de Navel, à 6 Km à l'Est d'Augustine, Montagne de la Pine Ridge Forest Reserve, 1 août 1988, Maeve 1278 (MO). Machaca, 8 février 1934, Schipp 1302 (F). Lynam College, 23 mars 1967, Dwyer 653 (MEXU). **BRESIL. Amazonas :** Esperança, 4 février 1942, Ducke 878 (MO). **COLOMBIE. Antioquia :** Municipalité de Turbo, route du Tapón del Darién, 28 février 1984,

Brand 947 (JAUM), 15 janvier 1985, Brand 1317 (JAUM). Municipalité de Frontino, Vereda Venados, Parc National Naturel Las Orquídeas, 31 janvier 1995, Pipoly 18177 (JAUM). Municipalité d'Urao, Parc National Naturel Las Orquídeas, 1 août 2007, Londoño 75 (HUA). Entre Duitama et Virolín, 8 janvier 1983, Escobar 3056 (HUA). El Jordán, San Carlos, 1 avril 1988, Restrepo 1 (HUA). Tebaida, 2 avril 1987, Callejas 3404 (HUA). San Luís, Cañón de Río Claro, 1 mai 1984, Cogollo 1636 (JAUM). Altavista, Río Claro, 2 décembre 1982, Hernández 617 (HUA). San Luís, route Medellín-Bogotá, 2 avril 1987, Callejas 3404 (HUA). Altavista, San Luís, 26 août 1981, Marín 132 (HUA). Municipalité de Chigorodó, Vereda Bohíos, Finca "la Cabaña", 4 avril 1985, Rentería 3724 (JAUM). **Cauca** : Municipalité de Santa Rosa, Serranía de los Churumbelos, 18 juin 2002, Macías 2532 (CAUP). **Chocó** : Alto Truando, 8 mars 1968, Duke 15347 (MO) Baudó, 4 février 1967, Fuchs 21744 (U). Municipalité de Bahía Solano, Parc National Naturel Ensenada de Utría, bord de la plage entre la chute Cocalito et le sentier vers El Valle, 19 avril 1990, Espina 3691 (MO). Municipalité de Riosucio, région du Cerro del Cuchillo, 17 janvier 1988, Cárdenas 1365, 19 janvier 1988, Cárdenas 1091, 15 mai 1988, Cárdenas 1876 (JAUM), Cárdenas 1654 (JAUM). **Huila** : Municipalité de Gigante, Ferme d'Adonai Moreno, 30 décembre 1976, Escobar 435 (MO), 6 juin 1977, Escobar 472 (HUA). **Putumayo** : alentours de Puerto Ospina, 21 mars 1953, Gutiérrez 2520 (MEDEL), Mocoa et ses alentours au nord, 7 décembre 1942, Schultes 2000 (US). Finca Monaco, bassin du fleuve Mochilero, 27 mars 2012, Restrepo 888 (CAUP). Parc National Naturel de Tinigua, 1 mars 1994, Stevenson 1043 (MO). **Valle del Cauca** : Municipalité de Bitaco, 5 janvier 1977, Escobar 443 (U). Municipalité de Buenaventura, Punta San Pedro, 26 janvier 2011, Macías 6496 (CAUP). Bajo Calima, Canalete, 40 Km au nord de Buenaventura, ouest de San Isidro, 19 décembre 1987, Gentry 59590 (MO). Région du Bajo Calima, le long de la route entre Buenaventura et Málaga, 8 février 1990, Croat 70350 (MO). Bajo Calima, concession Pulpapel/Buenaventura, 2 septembre 1987, Monsalve 1703 (CUVC). Municipalité de Restrepo, Camp Río Azul, Al Chanco, 18 mars 1986, Devia 1264 (MO). Vereda Río Bravo, Quebrada la Cristalina, El Pital, 4 mars 1986, Devia 1121 (MO). **COSTA RICA. Alajuela** : Station biologique San Ramón, 4 avril 1995, Quesada 287 (CR). Réserve Biologique Alberto Manuel Brenes, 28 mai 1984, Gómez-Laurito 12656 (USJ). Réserve Forestière de San Ramón, Colonia Palmarena, 23 mai 1986, Gómez-Laurito 11157 (CR). San Carlos, La Fortuna, Faldas de Cerro Chato, 26 octobre 2000, Estrada 2494 (CR). Upala, Colonia Libertad Siguiendo, 24 avril 1988, Herrera 1906 (CR). Upala, 14 avril 1988, Herrera 1814 (CR). **Cartago** : Orosí, Muñeco de Navarro, 1 juin 1998, Blanco 805 (USJ). Turrialba, 15 avril 2000, Estrada 2339 (CR). **Guanacaste** : Cantón de Liberia, Parc National Guanacaste, 23 mars 1994, García 147 (CR). Parc National Guanacaste, Station Pitilla, 6 mars 1991, Moraga 326 (CR), 4 avril 1991, Ríos 348 (CR). Cantón de Tilarán, El Dos de Tilarán, 11 mars 1992, Haber 11052 (CR). Cantón de Tilarán, Tenorio, 23

août 1994, Rodríguez 313 (CR). Parc National Rincón de la Vieja, San Jorge, 7 mai 1991, Rivera 1297 (CR), Hacienda Santa María, 19 octobre 1987, Herrera 908 (CR). **Heredia** : entre le camp Canta Rana et le Río Peje, Magsasay, 14 janvier 1983, Chacón 58 (CR). El Uno Farm, La Virgen de Sarapiquí, 8 mai 1970, Carrel 1974 (CR). **Limón** : chemin entre Fila Dimat et Río Urén, Ferme de Hermógenes Pereira, 22 octobre 1985, Gómez 23762 (CR). Réserve Biologique Hitoy Cerere, 16 janvier 1989, Herrera 2402 (CR), 2 mars 1989, Herrera 2504 (CR) Bajo Telire, Río Telire, 1 juillet 1984, Gómez 24134 (CR). 5 km au nord de la Aurora, Gualipes, 12 avril 1990, Chacón 835 (CR). Limón Río Branco, 24 mars 2011, Estrada 4916 (CR). Parc Tortuguero, 22 décembre 1987, Robles 1484 (CR). Cariari de Pococí, Palmitas, El Triángulo, Las Brisas, Finca de Guillermo Acosta, 18 avril 1997, Estrada 745 (CR). Talamanca, Cahuita, 3 novembre 1999, Valverde 1232 (CR). **Puntarenas** : Réserve Biologique Monteverde, Río Peñas Blancas, 24 mars 1988, Haber 8315 (CR). Parc National Corcovado, 22 mai 1988, Kernan 518 (CR), 26 juin 1988, Kernan 615 (CR), 15 avril 1994, Quesada 893 (CR). Cantón de Osa, Réserve Forestière de Golfo Dulce, entre Golfito et Villa Briceño, 27 janvier 1992, Chavarría 503 (CR). Río Claro, 24 janvier 2001, Gómez-Laurito 13436 (USJ). Agua Buena, 3 km à l'ouest de Rincón, 29 mars 1993, Thomsen 286 (CR), 24 juillet 1994, Thomsen 954 (CR). Cantón de Osa, péninsule de Osa, Baie de Rincón, 24 octobre 1993, Morales 1921 (CR). Réserve Forestière de Golfo Dulce, 6 janvier 1994, Aguilar 2974 (CR). **EQUATEUR. Esmeraldas** : San Lorenzo, Paroisse Alto Tambo, secteur El Cristal, 13 avril 1992, Quelal 451 (MO). Cantón de Quinde, Fondation Paraíso de Papagayos, 2 km d'Esmeraldas, 10 octobre 1996, Clark 3035 (MO). **Los Rios** : Centre scientifique Río Palenque, 28 novembre 1978, Dodson 7308 (MO). **Morona-Santiago** : Sucua, 13 juin 1996, Eynden 762 (MO). **Napo** : Station Biologique Jatún Sacha, 8 km à l'Est de Misahualli, 2 septembre 1988, Palacios 2872 (MO). Route de Hollín-Loreto-Coca, communauté Chaluayacú, 23 décembre 1988, Ceron 5772 (MO). **Pichincha** : Alluriquín, le long d'une petite rivière, 5 km au sud du village, 19 octobre 1981, Werling 458 (QCA). **Sucumbíos** : Cantón de Gonzalo Pizarro, Paroisse Reventador, 23 juin 1990, Cerón 9943 (MO). Cascales, 4 décembre 2014, Rome 537 (QCA). El Reventador, 4 décembre 2014, Rome 535 (QCA), Rome 536 (QCA). Shushufindi, ferme La Rosita, 8 juin 1991, Gudino 1553 (MO). **Zamora-Chinchipe** : Cantón de Zamora, route Zamora-Loja, 29 octobre 1991, Palacios 8811 (MO). Vallée du Rio Vergel, ouest de la Cordillera del Condor, entre Santa Clara et La Canela, 14 novembre 2006, Werff 22075 (MO). Quartier Pucarón de Parroquia Palanda, 20 décembre 1995, Eynden 544 (MO). **GUATEMALA. Alta Verapaz** : Secanquim, 14 mai 1914, Cook 79 (US). Municipalité Rubeltem, 25 mars 2001, Forther 10931 (MSB). **HONDURAS**. Cyamel, 13 avril 1924, Carleton 601 (US). Base au nord du Pico Bonito, 15 mai 1993, Evans 1664 (MO). Département Atlantida, Montana Lancetilla, près d'El Portillo, 19 mars 1965, Molina 10462 (F). **MEXIQUE. Chiapas** : Maravilla Tenejapa, 2 juin 1986, Méndez 9055

(MEXU). Ocosingo, communauté Lacandona de Naha, Durán 257 (MEXU). Ocosingo, Ejido Chajúl, 18 avril 1993, Martínez 26384 (MEXU). **Vera Cruz** : Station Biologique Los Tuxtlas, 7 avril 1971, Calzada 230 (MEXU), 24 avril 1972, Calzada 801 (MEXU), 17 juin 1972, Beaman 6197 (L). 700 m au sud de la Ebitrolotu, Municipalité de San Andrés Tuxtla, 30 avril 1973, Villegas 112 (MEXU). **NICARAGUA**. Municipalité de Wiwili, Réserve Naturelle du Cerro Kilambé, communauté d'Agua Frias, 21 mai 2001, Rueda 16228 (MO). **Río San Juan** : entre San Juan del Norte Nuevo et La Casa de Narciso Orozco, 1 juillet 1994, Rueda 1592 (MO). **Zelaya** : El Dos, Siuna, 25 février 1983, Moreno 20719 (MEXU). **PANAMA**. **Bocas del Toro** : le long de la route pour Chiriquí Grande, 24 juin 1986, McPherson 9623 (MO). Columbus Island, alentours de la Lagune de Chiriquí, 1 avril 1940, Wedel 80 (MO). Monts Fish Creek, aux alentours de la Lagune de Chiriquí, 24 avril 1941, Wedel 2324 (MO). **Chiriquí** : Cerro Colorado, 26 juillet 1979, Allen 1686 (MO). Forêts derrière la Reserve Forestière de Biquete, 12 km au nord de Los Planes de Hornito, 17 juin 1982, Knapp 5525 (MO). Bas des pentes du Cerro Fortuna, projet hydroélectrique IRHE Fortuna, 18 juin 1982, Knapp 5567 (MO). **Coclé** : bord nord de la vallée d'Antón, 12 février 1939, Allen 1686 (MO). **Colón** : Route de Santa Rita à Sierra Llorna, 4 mars 2015, Rome 551 (LYJB). Fin de Santa Rita Ridge, 21 km à partir de la Transisthmian Highway, 22 juin 1982, Knapp 5212 (MO). 1-2 km à partir de Portobelo, Río Guancho, 17 février 1982, Knapp 3569 (MO). Santa Rita, est de la crête, Colón, 23 mars 1972, Dwyer 9541 (MO). Santa Rita Ridge, 30 décembre 1971, Dwyer 9363 (MO), 16 décembre 1972, Gentry 6561 (MO). **Darién** : Sommets des crêtes séparant la vallée de Río Jaqué de l'Océan Pacifique, 24 janvier 1982, Knapp 3087 (MO). **Panamá** : Barro Colorado Island, 17 mars 1939, Zetek sn. (MO). Route El Llano-Cartí, 18 avril 1981, Systma 4027 (MO), 14 avril 1985, Nervers 5361 (MO), 23 juillet 2009, MacDougal 6312 (MO), 27 février 2015, Rome 543 (LYJB). Sentier d'interprétation, 1 km à l'Est du camp des gardes forestiers de l'INRENARE, 10 juin 1993, Correa 9573 (PMA), 30 mars 1995, Correa 11036 (PMA). Sommet du Mont Jefe, 1 avril 1942, Gentry 4882 (MO), 12 mars 1967, Dwyer 7236A (MO), 5 avril 1982, Knapp 4569 (MO). Alentours du Cerro Jefe, le long de la route à partir de Las Nubes, 29 juin 1987, McPherson 11015 (MO). Juste avant La Eneída, le long de la nouvelle piste qui commence exactement à côté de la maison López, 8 mars 1968, Correa 825 (PMA). District de Chepo, Vallée de Madroño, 9 février 1995, Galdames 1978 (PMA). **PEROU**. **Loreto** : Yanamono, camp touristique Explorama, à mi-distance d'Indiana et de l'estuaire du Río Napo, 19 février 1988, Gentry 61666 (MO). Maynas, près d'Iquitos, 1996, Grandez 7837 (Mobot). **Oxapampa** : Parc National Yanachaga-Chemilién, 2 décembre 2007, Rodríguez 54 (USM).

***Passiflora cerasina*** Annonay & Feuillet, *Sida* 17(3): 551–554, f. 1. 1997.

**Type.** GUYANE FRANCAISE. Route de Kaw, Pk 6, 5 Mars 2017, *Rome 587* (néotype, P!)

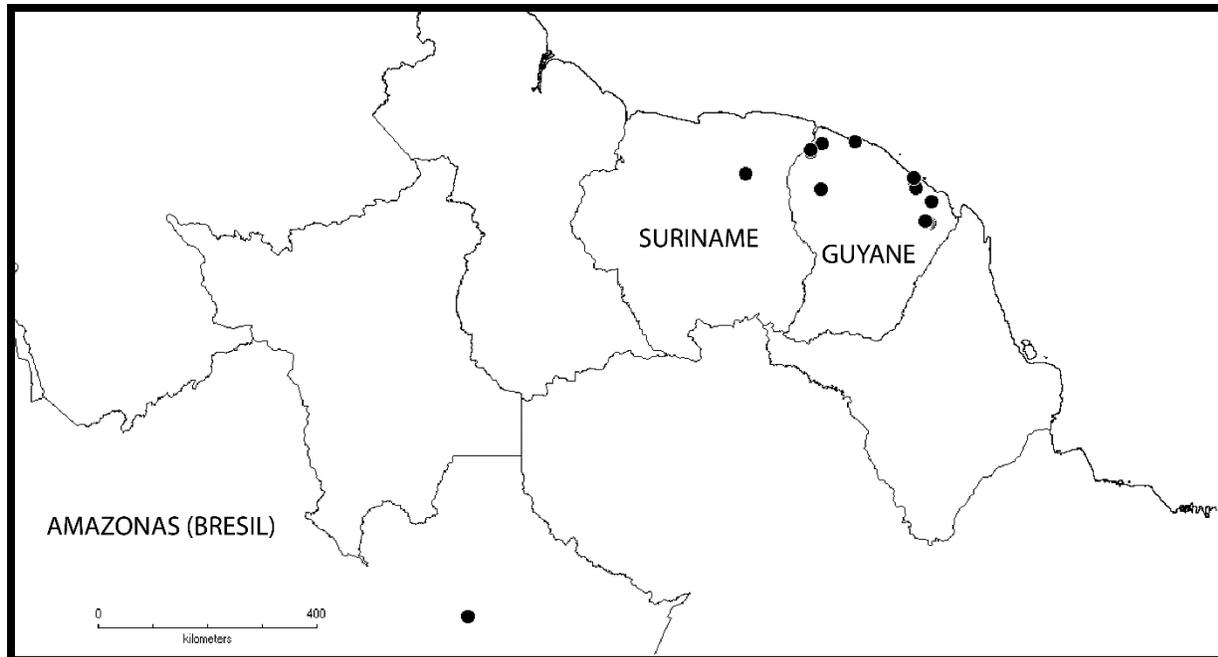
**Description.** Liane ligneuse présentant une pubescence sur les jeunes parties végétatives (tiges, pétioles et vrilles). Tige ronde, glabre et verte. Vrilles coniques, glabres, moyennement (< 80%) à fortement anthocyanées de rouge cerise. Stipules sétacées à linéaires, jaune verdâtre à brun pourpre, glandulaires (0-1 glandes), glabres, 6-9 × 0,5-1 mm, rapidement décidues. Pétiole 1,3-2,3 cm de long, jaune verdâtre à vert, légèrement canaliculé sur la partie supérieure, glabre, avec deux glandes ovales et sessiles situées à 0,5-1,1 cm de la base du pétiole. Feuilles simples, 9,2-15 × 5,1-8,5 cm, entièrement glabres, vert à vert foncé (jeunes feuilles jaunes), surface supérieure lustrée, rondes à légèrement cordées à la base, obtuses (>90°) à aigües à l'apex, acuminées et mucronées ; marges entières à serrulées-glandulaires selon la présence de nectaires marginaux (0-10 nectaires). Pédoncules droits, légèrement à fortement anthocyanés, glabres (diamètre 1.3-2.5 mm), 2,6-4,8 cm de long ; pédicelle 4,4-7,7 mm de long. Bractées persistantes (jusqu'à la maturité du fruit), légèrement pubescentes sur les deux faces, vert à vert fortement anthocyané, concave, 4,6-5,6 cm de long, 3-5,4 cm de large, avec 3-9 glandes nectarifères sessiles dans leur moitié supérieure. Fleurs odorantes (odeur de lys), axillaires, pendantes, 2,4-2,9 cm de long (de la chambre nectarifère à l'apex du de l'ovaire), solitaires. Hypanthium légèrement pubescent, blanc pourpré à pourpre à l'extérieur et blanc à l'intérieur, 6,7-9,3 mm (incluant la chambre nectarifère, 5-6,3 mm de long), avec un diamètre de 1,7-2,3 cm à la base des sépales. Sépales légèrement pubescents, oblongs, 4,3-5,3 cm de long, 1,3-1,9 cm de large, face interne blanche, ponctuée de rouge, à uniformément rouge, face externe blanche ponctuée de rouge rosé à pourpre, légèrement concave, avec un cornicule (3-7 mm de long) en dessous de l'apex. Pétales glabres, oblongs, 4,2-5,1 cm de long, 0,7-1,2 cm de large, blancs ponctués de rouge à uniformément rouges. Couronne de filaments en 4-5 séries, rayés de blanc et de rouge à pourpre foncé ; deux séries les plus externes de longueur différente ; la plus externe 24-29 mm de long, la seconde série 41-56 mm de long; une troisième série de 5-6 mm de long, en forme de virgule, placée à la base de la deuxième série; la quatrième série, la plus interne, de 9-10 mm de long, composée de filaments plus ou moins soudés entre eux, presque perpendiculaire à l'androgynophore fermant ainsi l'entrée de l'hypanthium (entre la troisième et la quatrième série, on peut observer une série de filaments atrophiés plus ou moins présente). Filaments staminaux de 11-14 mm de long, blanc verdâtre ponctué de rouge. Ovaire pubescent, jaune clair, 7-10 mm de long ; styles pubescents, blanc ponctué de rouge, 14-19 mm de long, stigmates jaune clair. Androgynophore glabre, blanc crème à blanc ponctué de rouge, 8,7-16 mm de long avec une base élargie, ponctuée de rouge,

présentant deux renflements de 9-13 mm de diamètre. Opercule membraneux, rougeâtre, 3-5 mm de long, recourbé, finement fimbrié à la marge. Fruit oblong, pubescent, 6,1-8,4 cm de long, 4,3-5,8 cm de diamètre, à section transversale triangulaire, mésocarpe d'environ 0,7-1,2 cm d'épaisseur ; fruit immature vert finement maculé de blanc ; fruit mature jaune clair très légèrement ponctué de petits points blancs, avec une pulpe translucide douce et sucrée. Graines obcordées.



**Figure 21.** *Passiflora cerasina*. A : tige feuillée. B : feuilles avec deux glandes au milieu du pétiole. C, D : fleurs entières avec deux séries de filaments externes de longueurs différentes. E : coupe longitudinale de fleur, montrant les différentes couronnes internes. F : fruits mûre (à gauche) et immature (à droite).

**Distribution et écologie.** L'espèce a été décrite de la Montagne de Kaw en Guyane française. Elle est également connue sur le Mont Brownsberg au Suriname. Une donnée d'Emilio Bruna mise en ligne le 17 Juin 2019 sur le site *iNaturalist* et collectée en fleur le 20 Novembre 2002 dans le comté de Rio Preto da Eva dans l'Amazonas, étend considérablement la distribution de l'espèce (<https://www.inaturalist.org/observations/26531116>). Elle pousse de 0 à 400 m en forêt humide de terre ferme.



**Figure 22.** Distribution de *Passiflora cerasina* basée sur des données d'herbiers et des observations naturalistes.

**Phénologie.** En Guyane française, l'espèce fleurit fin février-début mars et de manière brève (environ deux semaines). Les populations observées autour de Saint Laurent du Maroni, Cayenne et Saint Georges de l'Oyapock montrent une différence de synchronisation d'environ une semaine. Il est possible que l'espèce fleurisse à nouveau dans l'année comme le suggèrent le spécimen Vreden 13727, fleuri en juillet au Suriname, ou l'observation d'Emilio Bruna en novembre dans l'Amazonas brésilien; mais en l'absence d'autres échantillons sur cette période, nous ne connaissons pas l'importance de ces refloweraisons.

**Notes.** L'espèce est caractérisée par des feuilles avec deux glandes au milieu du pétiole. Comme chez *Passiflora riparia*, les jeunes feuilles sont jaunes. Cependant, les jeunes vrilles sont souvent anthocyanées d'un rouge cerise, d'où l'épithète « cerasina ». Il en va de même pour ses bractées et son périanthe. Toutefois, près de Régina (Guyane), nous avons noté une plante très peu ponctuée de rouge,

avec des bractées vertes et un périanthe presque blanc, montrant la variabilité de cette coloration. La fleur ressemble à celle de *P. rufostipulata* avec deux couronnes de filaments de longueur différente et une couronne plus interne venant fermer la chambre nectarifère presque perpendiculairement à l'androgynophore.

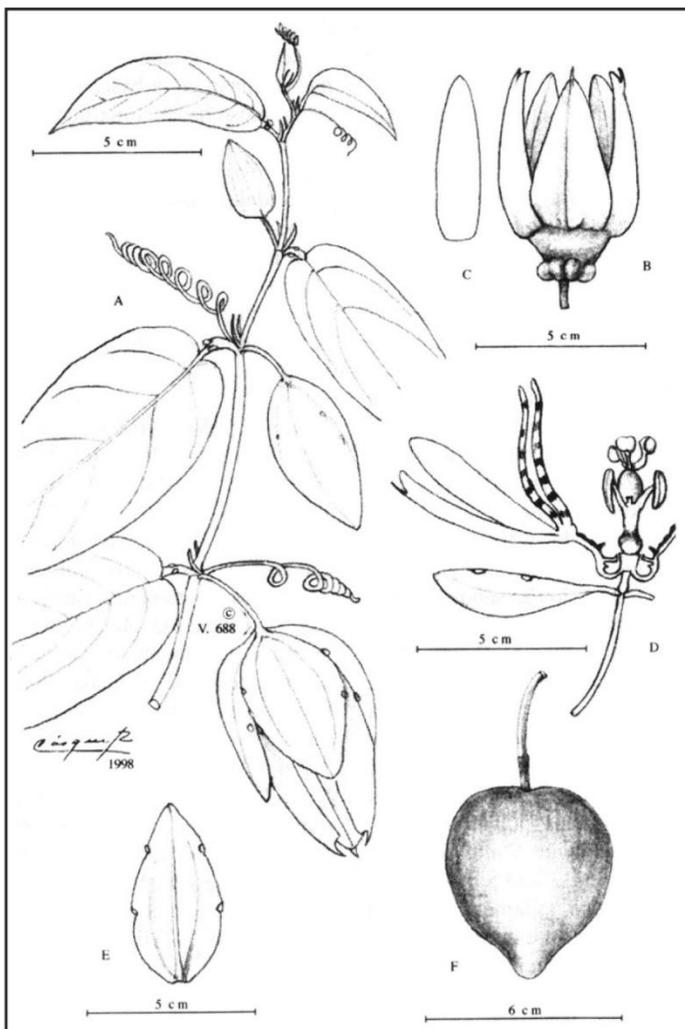
**Spécimens examinés. GUYANE FRANÇAISE.** Après Iracoubo, Pk 161,5, 13 Mars 2017, Rome 581 (P). Piste du Gîte Moutouchi, Plateau des Mines, 14 mars 2017, Rome 583 (P), Rome 584 (P), Rome 585 (P). Piste de la Crique Kapiiri, 11 décembre 2009, Rome 222 (LYJB), Rome 223 (LYJB), Rome 224 (LYJB), Rome 227 (LYJB), Rome 238 (LYJB), 8 mars 2017, Rome 576 (P). Route de Kaw, 23 Avril 2008, Rome 98 (LYJB), 11 décembre 2009, Rome 200 (LYJB), 5 mars 2017, Rome 573 (P), 28 février 2017, Rome 555 (P). Route de Kaw, Pk 6, locus classicus, 5 mars 2017, Rome 587 (P). Piste de la station d'épuration de Roura, 2 mars 2017, Rome 560 (P). Route de Port Larivot, 7 Mars 2017, Rome 572 (P). Route entre Mana et Saint Laurent, 14 mars 2017, Rome 586 (P). Mont Grand Matoury, 5 Avril 1995, Cremers 13889 (CAY). Route de Saint Georges, 19 mai 2008, Rome 126 (LYJB), Rome 127 (LYJB), Rome 128 (LYJB), Rome 140 (LYJB), Rome 141 (LYJB). Piste Citron à Paul Isnard, 3 juin 2008, Rome 153 (LYJB), Rome 155 (LYJB), Rome 160 (LYJB), Rome 161 (LYJB). Carrefour de Bœuf Mort, 3 juin 2008, Rome 164 (LYJB). Monts Dékou Dékou, Montagne d'Or, 3 juin 2008, Rome 168 (LYJB), piste vers Délice, 3 juin 2008, Rome 173 (LYJB), Rome 176 (LYJB). Piste vers le plateau des cascades, 5 avril 2008, Rome 26 (LYJB). **SURINAME.** Mont Brownsberg, Vreden 13727, 12 juillet 1974 (BBS).

***Passiflora chaparensis*** R. Vásquez, *Revista de la Sociedad Boliviana de Botánica* 2(1): 38, f. 1. 1998.

**Type.** BOLIVIE. Département de Cochabamba, prov. Chapare, Río Limatambo, 1200 m, km 115 sur la route entre Cochabamba et Villa Tunari, 21 Nov. 1982, R. Vásquez 688 (Holotype, LPB ; Isotype, USZ, Herb. Vasquezianum).

**Description.** Plante essentiellement glabre, excepté l'hypanthium, l'ovaire et la base des styles. Tige cylindrique, verte, glabre. Stipule linéaire subulée, 4-7 mm de long, décidue. Pétiole d'environ 10 mm de long, biglandulaire près de l'apex. Feuille entière, oblongue, verte, lustrée sur le dessus, mate sur le dessous, 10-13 cm de long, 4-6 cm de large, à base obtuse et apex apiculé ; les marges légèrement recourbées. Pédoncule 2,5-3 cm de long. Bractées environ 5 cm de long, 2,5-3 cm de large, avec deux paires de nectaires marginaux. Fleurs pendantes, attractives, odorantes. Hypanthium campanulé, blanc, pubérulent sur sa surface externe. Sépale lancéolé, 4-5 cm de long, 1,2 cm de large, blanc sur sa surface

externe, rose-violacé sur sa face interne, avec un cornicule en dessous de l'apex. Pétale oblong, 4-5 cm de long, 1,2 cm de large, blanc sur la face externe, rose-violacé sur la face interne, apex pointu. Couronne de filaments avec deux séries externes de même longueur, 35-40 mm de long, rayées de blanc et de bleu violacé; série interne formée par une rangée de petits tubercules denticulés, 1-1,5 mm de long, rouge magenta ; surface rugueuse, rouge magenta, entre les séries de filaments et les tubercules. Opercule membraneux, subhorizontal, à marge entière, légèrement recourbée. Anneau nectarifère présent, épais. Limen blanchâtre, encerclant la base de l'androgynophore. Androgynophore blanc, de 1,5 cm long, épaissi et rouge vers la base. Ovaire ellipsoïde, puberulent. Fruit obpiriforme, 6 cm de long, 5 cm de diamètre, orange; mésocarpe blanc moelleux. Graines obcordées, noires ; arile translucide, doux, comestible.



**Figure 23.** Planche botanique associée à la description originale de *P. chaparensis* (Vasquez 1998). A : rameau florifère. B : fleur fermée. C : pétale. D : Coupe longitudinale de fleur.

**Distribution et écologie.** Seulement connue des spécimens collectés sur la pente de la Cordillère Orientale de Cochabamba, dans le Province de Chapare, en Bolivie, cette espèce pousse dans les forêts de montagne humide des Yungas de Chapare entre 900 et 1200 m d'altitude.



**Figure 24.** Localisation de la seule population connue de *Passiflora chaparensis*.

**Phénologie.** La plante fleurit de novembre à février.

**Note.** Comme *Passiflora nitida* et *P. venusta* que l'on trouve en Bolivie, *P. chaparensis* présente des feuilles avec deux glandes à l'apex du pétiole. Cependant, elle se distingue des espèces précédentes par deux séries externes de filaments de même longueur (vs. de longueur différente chez *P. venusta*), par l'absence d'une série interne de filaments fermant la chambre nectarifère (présente chez *P. nitida*), et par un périanthe rose violacé.

L'holotype de *Passiflora chaparensis* n'a jamais été déposé à l'Herbier National de Bolivie. Roberto Vásquez, l'auteur de cette espèce, est décédé il y a quelques années. Après sa mort, l'herbier national de Bolivie a récupéré son herbier personnel dans lequel se trouvaient de nombreux types nomenclaturaux dont l'isotype et le paratype de *P. chaparensis*. D'après Stephan Beck (comm. pers.), qui travaille à

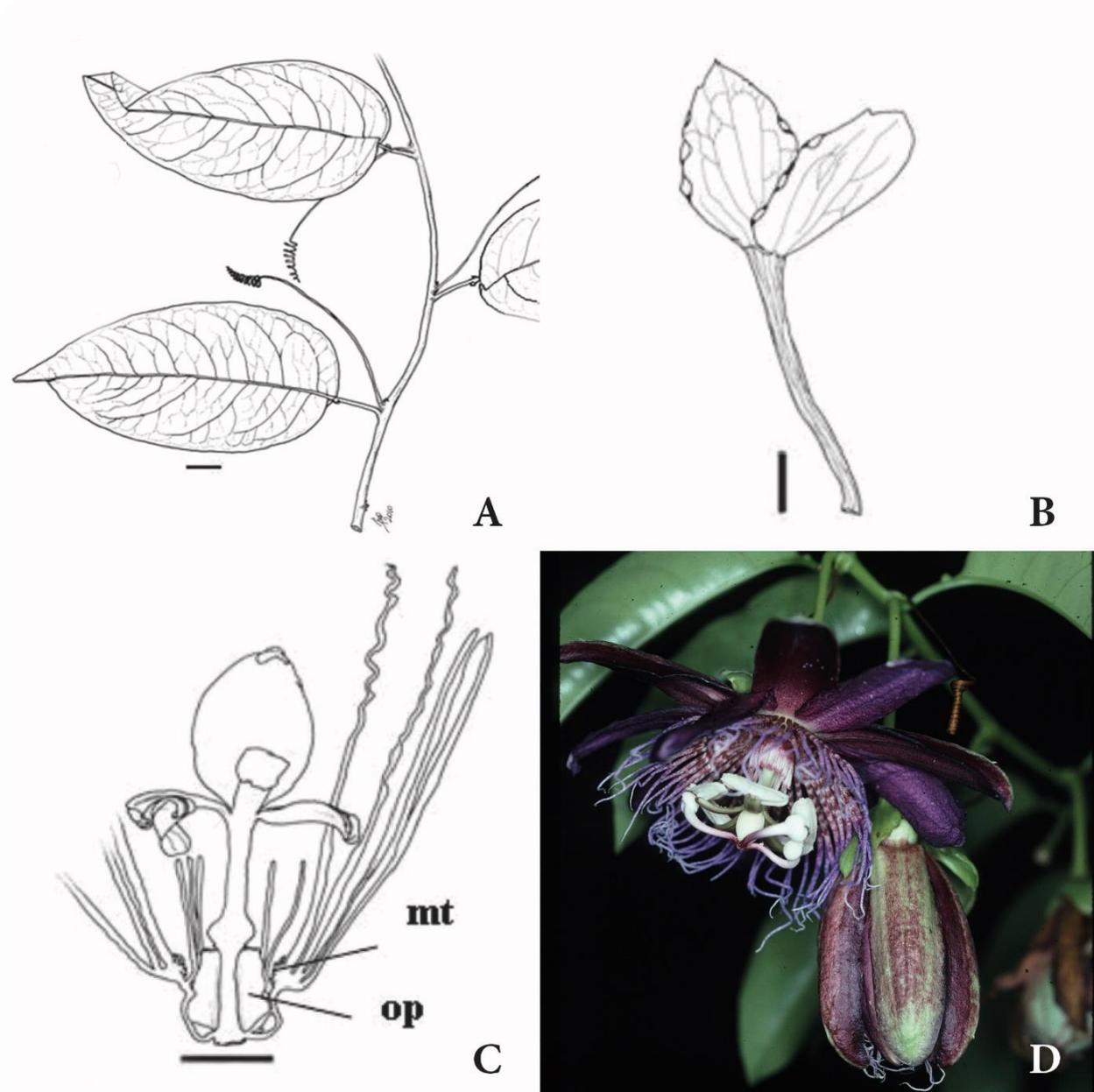
l'Institut d'Ecologie à La Paz, plusieurs groupes de plantes dont celles du genre *Passiflora*, ont disparu de son herbier. Ainsi, *P. chaparensis* n'est connue que du type, et ce dernier a disparu.

***Passiflora fissurosa*** Souza, M. A. D. De, *Acta Amazonica* 41(4) : 450. 2011.

**Type.** BRESIL : Amazonas : Manaus, Réserve Forestière Adolpho Ducke, 10 mars 1995, *Ribeiro 1561* (Holotype : INPA ; Isotypes : MO!, K, INPA)

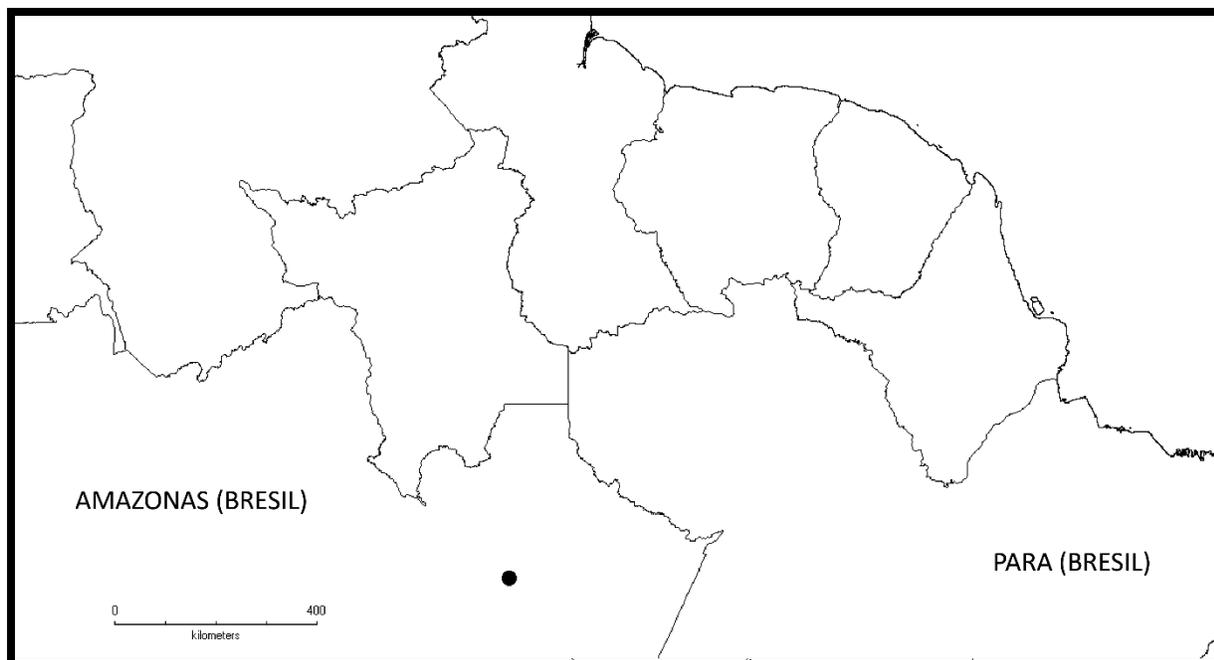
**Description.** Liane grimpante, lignifiée. Tige de 2 cm ou plus de diamètre, subéreuse, profondément fissurée, avec des crêtes de 2,5 cm de haut, dégageant des fragments friables. Plante glabre (sauf l'ovaire). Jeunes branches vertes, fortement striées. Vrilles vertes, ligneuses et cylindriques. Stipules rapidement décidues, sétacées subulées, de 5 mm de long. Pétiole vert de 1,2 à 1,5 cm de long, 1,5 mm de diamètre, biglandulaire à l'apex, près du limbe, (glandes globuleuses et sessiles). Feuille verte, à face adaxiale brillante, et face abaxiale rugueuse, brillante ou opaque, coriace, 9,4-11,5 cm de long, 5-6 cm de large, ovale ou elliptique, base arrondie-tronquée ou subcordée, marge entière légèrement révoluée à glandulaire, apex acuminé ou aigu, 7-8 paires de nervures secondaires, arquées à réticulées. Bractées foliacées, extérieurement vertes et pubescentes, intérieurement roses et glabres, coriaces, 2,3-2,6 cm de long, 0,9-1,5 cm de large, ovales ou elliptiques, à base obtuse à arrondie, apex obtus à aigu, légèrement serratées-glandulaires dans les deux tiers supérieurs, concaves ; pédicelle de 4,8 cm de long, 2 mm de diamètre, strié. Fleurs solitaires, environ 12 cm diamètre. Hypanthium violet-vert, 0,5-1 cm de long, 1-1,2 cm de diamètre, campanulé. Sépales vert violacé à l'extérieur, pourpre foncé à l'intérieur, région médiane charnue, 4,4-4,7 cm de long, 1-1,4 cm de large, oblongs, avec un cornicule subapical d'environ 2 mm de long. Pétales violet foncé avec apex blanc à l'extérieur, 4-4,4 cm de long, 1 cm de large, oblong-liguliformes, bord membraneux, apex obtus à aigu. Couronne composée d'environ 8 séries de filaments: 2 séries externes, rayées de violet et de blanc, d'environ 5 cm de long chacune ; environ 2 séries médianes filamenteuses, de 1-2 mm de long ; avant-dernière série constituée d'une masse de tubercules courts; dernière série filamenteuse, filaments avec base oblique, rayés de blanc et violet, dressés-divergents, 1,4 cm de longueur. Opercule tubulaire-cupuliforme, membraneux, 1 cm de haut, convergent, à bord fimbrié. Limen sous la trochléa, annulaire, horizontal. Chambre nectarifère ne présentant pas d'anneau nectarifère distinct. Androgynophore vert clair, 1,7-2,7 cm de long, 2-5 mm de diamètre, base élargie (trochléa) de 3 mm de hauteur, 4 mm de diamètre. Filet vert clair, plat, 1 cm de long, 2-3 mm de large, anthères blanches, 0,9-1,2 cm de long, 3 mm de large, blanchâtre. Ovaire ovoïde, 7-12 mm de long, 4-7 mm de diamètre, densément pubescent; style blanc, violet ou violacé à la base, 1

cm de long, 1 mm de large à la base, apex élargi; stigmates blancs, 2 mm de diamètre. Fruits globuleux, environ 5 cm de long. Graines inconnues.



**Figure 25.** Dessins botaniques et photographie de *Passiflora fissurosa*. A : parties végétatives. B : bractées. C : coupe longitudinale de fleur ; mt : tubercules, op : operculum (A, B et C sont issus de Souza & Hopkins 2011). D : fleur (photo : Maria Anália Duarte de Souza).

**Distribution et écologie.** L'espèce n'est connue que de la réserve Ducke, en Amazonie centrale, dans une forêt de terre ferme, sur sol peu profond, argilo-sableux, à moins de 110 m d'altitude.



**Figure 26.** Localisation de la seule population connue de *Passiflora fissurosa*.

**Phénologie.** Des fleurs, des jeunes fruits et des restes de fruits mûrs ont été récoltés en mars (de Souza et Hopkins, 2011).

**Notes.** L'espèce n'est connue que du type. Sa morphologie rappelle celle de *P. nitida*, notamment par ses deux couronnes de filaments externes de même longueur, ses pétiotes biglandulaires à l'apex, sa couronne de filaments internes parallèle à l'androgynophore. Cependant, elle s'en distingue par son ovaire pubescent (vs. glabre), et sa tige fortement subéreuse. La structuration interne de la fleur n'est pas nettement différente de celle de *P. nitida*, où l'on retrouve les mêmes enchaînements de couronnes de filaments ; seule l'absence d'anneau dans la chambre nectarifère semble différer de *P. nitida*. En l'absence d'un nombre d'échantillons permettant de confronter une variabilité entre individus avec une variabilité interspécifique, nous maintenons l'espèce.

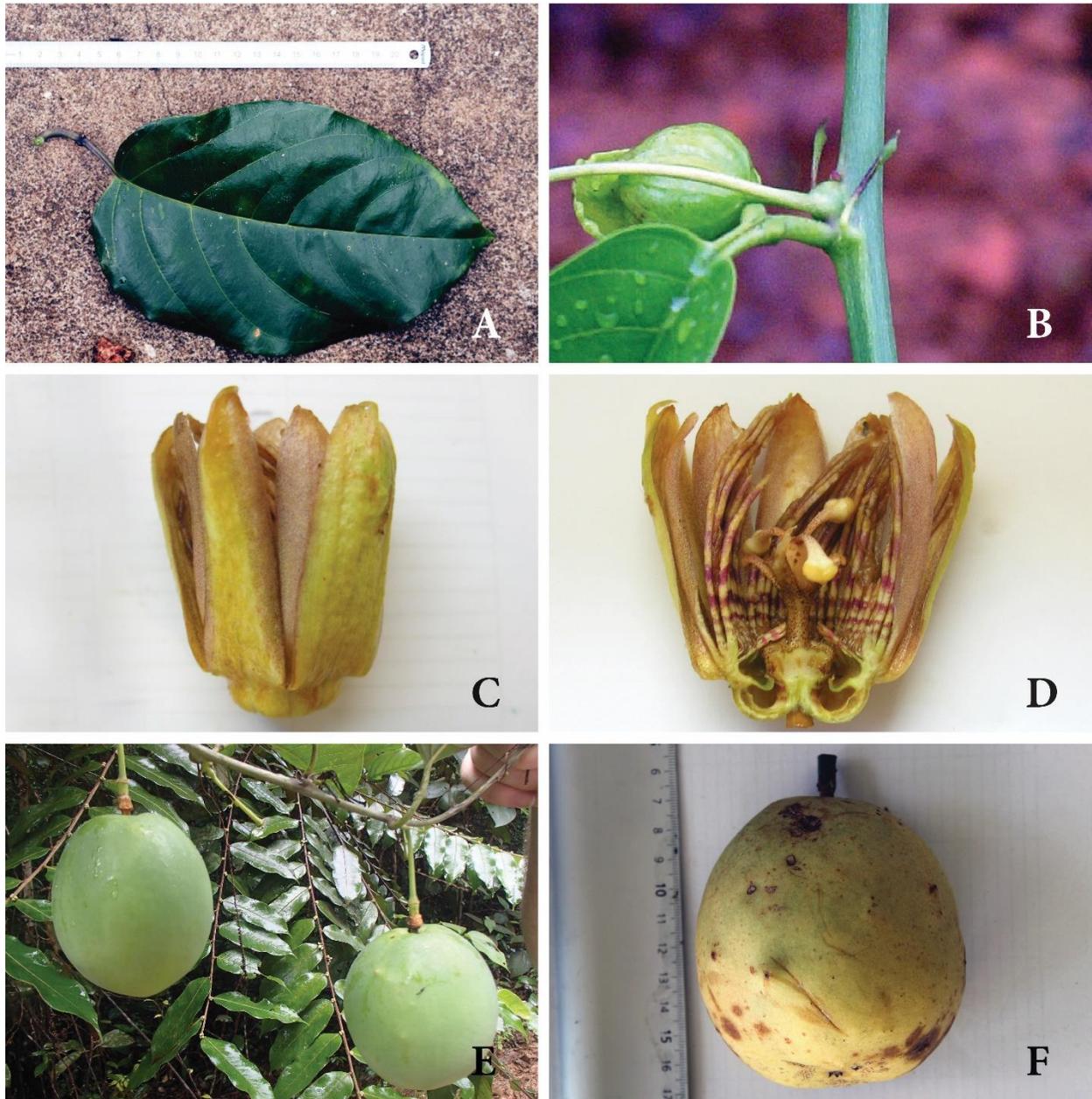
**Spécimens examinés.** BRESIL. Amazonas : Manaus, Réserve Forestière Adolpho Ducke, 10 Mars 1995, Ribeiro 1561 (MO).

***Passiflora kapiensis*** Rome & Coppens, *Blumea* 61(1): 8–12. 2016.

**Type** : GUYANE FRANÇAISE, le long de la route entre Régina et Saint-Georges-de-l'Oyapock, 56 m, 4°4'25.32"N, 52°2'33.72"W, 10 Avril 2008, *Rome 48*, holotype CAY! ; isotypes, LYJB!, P!.

**Description.** Liane ligneuse. Tige ronde, glabre et verte ; entrenœuds de 19 à 60 cm. Vrilles glabres. Stipules sétacées à linéaires, généralement aristées, vert à jaune verdâtre, glandulaires (1–4 nectaires), très légèrement pubescentes à l'apex, 8–18 ×, 0.5–2 mm (incluant une ariste de 1–4 mm), rapidement décidues. Pétiole de 3–8 cm de long, vert à vert foncé, légèrement canaliculé sur le dessus, glabre, avec deux glandes ovales sessiles (environ 2 mm de long) au milieu (1–4 cm de la base du pétiole). Feuille simple, unilobée, 12–23 × 8–22 cm, entièrement glabre, vert à vert foncé, lustrée sur sa partie supérieure, ronde à cordée à la base, aigüe au sommet, généralement acuminée, mucronée; marge entière à glandulaire-serrulée (0–35 nectaires). Pédoncule droit, à section ronde, vert, glabre, de 2–5 mm de diamètre et 3–4 cm de long ; pédicelle de 3–5 mm de long. Bractées décidues dès la formation du fruit, légèrement pubescentes sur les deux faces, jaune verdâtre ponctué de pourpre foncé, concave, 4–4,5 × 2 cm, avec 2–4 nectaires marginaux sessiles sur leur moitié supérieure. Fleurs pendantes, 2,5 cm de long (de la base de la chambre nectarifère à l'apex de l'ovaire), parfois disposées en pseudoracèmes. Chambre nectarifère glabre, verte à l'extérieur et blanche à l'intérieur, 17–19 mm de diamètre, environ 5 mm de profondeur. Hypanthium glabre, vert à l'extérieur et blanc à l'intérieur, environ 2 mm de long et 18 mm de diamètre à la base des sépales. Sépales glabres, oblongs, 4–4,3 × 1,7–2 cm, surface adaxiale pourpre foncé, surface abaxiale verte avec des points pourpre foncé, légèrement en forme de coque de bateau avec un court cornicule (3–6 mm long) en dessous de l'apex. Pétales glabres, oblongs, 3.9–4.4 × 0.8–1.1 cm, blancs, avec des points pourpres foncés. Couronnes de filaments en 4 séries, rayées de blanc et de violet ; deux séries principales extérieures, légèrement incurvées, subégales : la plus externe 41–49 mm, la seconde série 40–48 mm; la troisième 1–2 mm, incurvée et filiforme ; la quatrième série 8–10 mm de long, droite, dirigée vers l'androgynophore, couvrant l'entrée de l'hypanthium. Filaments staminaux 8–10 mm de long, blanc verdâtre finement ponctué de violet foncé. Ovaire tomenteux, jaune clair, 8–10 mm de long; trois styles, blancs, finement tâchetés de violet foncé, 11–13 mm de long, stigmates jaune clair. Androgynophore glabre, blanc verdâtre, finement ponctué de pourpre foncé, 15–16 mm long avec une trochlea d'environ 10 mm de large. Opercule membraneux, 5–6 mm de long, recourbé, brièvement fimbrié à la marge. Fruit obovale, de section transversale ronde, légèrement pubescent, 6–10 cm de long, environ 6–10 cm de diamètre ; mésocarpe de 1,5–2,3 cm d'épaisseur ;

fruits immature vert avec de petits points blancs ; fruit matures orange clair avec une pulpe translucide.  
Graines obovales, plates, rétuses à l'apex, environ 1 cm de long.



**Figure 27.** *Passiflora kapiensis*, Guyane française. A : feuille mature. B : stipules et bouton floral. C : fleur passée. D : coupe longitudinale de fleur. E : fruit immature. F : fruit mature.

**Distribution et écologie.** L'espèce semble affectionner les sous-bois inondés ou les bords de rivières comme beaucoup d'espèces de la série. En Guyane française, nous l'avons trouvée notamment avec des espèces typiques de ces milieux, comme le palmier *Manicaria saccifera*. D'après les herbiers analysés,

l'espèce est présente en Guyane française, au Brésil (Amazonas, Pará), en Equateur (Napo), et au Pérou (Huanuco, Oxapampa). Compte tenu de la disjonction géographique des spécimens observés, sa répartition doit être précisée.



**Figure 28.** Distribution de *P. kapiensis* selon le données d'herbiers.

**Phénologie.** Les populations guyanaises de *P. kapiensis* ont été observées en mars et avril 2007, mi-novembre 2008, au début du mois de décembre 2008, en février 2014 et mars 2017, sans aucune fleur. De nombreux fruits immatures étaient présents durant les mois de février et mars. On suppose que l'espèce fleurit entre novembre et décembre L'holotype a été découvert au mois de mai 2007 mais avec seulement deux fleurs, indiquant qu'il s'agissait d'une floraison secondaire.

**Notes.** Des plantules de neuf mois, cultivées au Jardin Botanique de Lyon, montrent des glandes pétiolaires vertes, d'environ 1 mm de long, coniques et légèrement incurvées. Leurs stipules sont foliacées, avec plusieurs minuscules glandes nectarifères, au lieu de sétacées à l'état adulte. Leur culture montre également que les vrilles commencent à apparaître après environ 1 mètre de végétation.

Cette espèce se distingue des autres par la combinaison de grandes feuilles à longs pétioles avec deux glandes en leur milieu, de fleurs avec deux couronnes de filaments de même longueur, ainsi qu'un androgynophore à base très élargie, recouvert en partie par une couronne interne de filaments venant fermer la chambre nectarifère.

**Spécimens examinés.** **GUYANE FRANÇAISE** : Route de St-Georges, 19 mai 2008, Rome 48 (holotype CAY; isotypes P, LYJB), 19 mai 2008, Rome 131 (L), Rome 133 (K), Rome 134 (MO); Crique Kapiri, 25 nov. 2009, Rome 214 (NY), Rome 215 (LYJB), Rome 216 (LYJB), Rome 217 (LYJB), Rome 218 (LYJB), Rome 219 (LYJB), Rome 221 (LYJB), Rome 225 (LYJB), Rome 228 (LYJB), 3 fev. 2013, Rome 410 (LYJB), Rome 411 (LYJB); piste de Rivière Mataroni, 25 nov. 2009, Rome 235 (LYJB), Rome 236 (LYJB). **BRÉSIL. Amazonas** : Presidente Figueiredo, 24 nov. 2008, Melo 610 (INPA), 3 mars 1995, Amaral 1743 (INPA). **Pará** : km 858 Rio Escorpião, Serra de Cachimbo, 8 novembre 1977, Prance 25021 (NY). 0-5 km au nord du Rio Muirapirangan 9 octobre 1965, Prance 1575 (NY). **ÉQUATEUR. Orellana** : Parc national Yasuní, 6 fev. 2001, Villa 855 (QCA). **PEROU. Huanuco** : prov. Pachitea, 20 janv. 1967, Schunke 1541 (US). **Pasco** : province d'Oxapampa, district de Pozuzo, Secteur Alto Lagarto Villa Progreso, Réserve Communale Yanasha, 13 déc. 2010, Valenzuela 16223 (HOXA).

***Passiflora killipiana*** Cuatrec., *Contr. U.S. Natl. Herb.* 35: 17. 1960.

**Type.** COLOMBIE. Département du Caquetá, environs de la Pedrera près du Río Caquetá, avril 1944, *Schultes 5875*, Holotype US !, isotypes K ! COL !

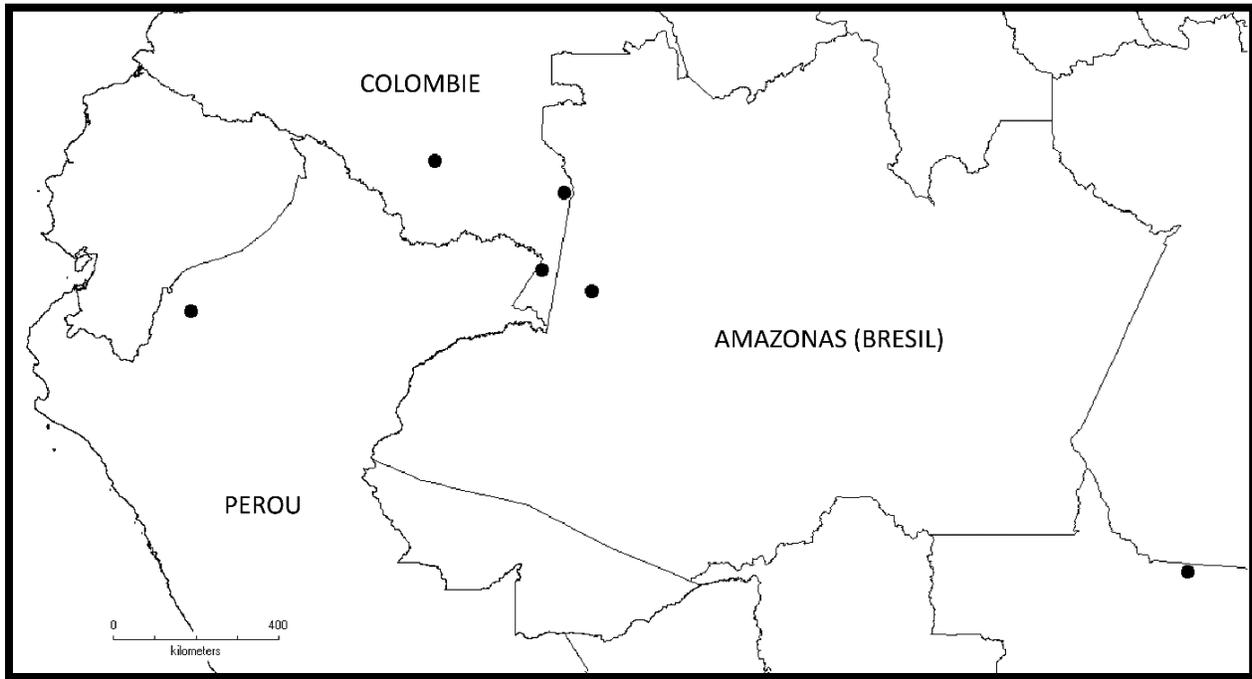
**Description.** Liane robuste. Tige ronde à légèrement striée, rufo-tomenteuse, verte (jeune tige fortement anthocyanée). Vrilles pubescentes. Stipules linéaires subulées, rufo-tomenteuses, 10-13 × 1 mm, rapidement décidues. Pétiole 0,7-1,5 cm de long, ferrugineux-tomenteux, légèrement canaliculé sur la face supérieure, avec deux glandes à l'apex. Feuilles simples, 9-16 × 4,5-8,8 cm, fines à sub-coriaces, ovales-oblongues à oblongues-elliptiques, rondes à obtuses à la base, brusquement acuminées à l'apex, pubescentes sur les nervures sur le dessus et plus densément ferrugineux tomenteux sur les nervures et le limbe en dessous, nervures principales rougeâtres ; 8-9 paires de nervures secondaires; feuilles à marge entière à serrulée-glandulaire. Pédoncules droits, modérément épais, 3-6,5 cm de long. Bractées densément pubescentes sur les deux faces, fortement anthocyanées, concaves, subovales-oblongues, épaisses, obtuses à rondes à l'apex, rondes à la base, fortement serratées-glandulaires sur leur moitié distale, 4,5-5,5 cm de long, 2-3 cm de large. Fleurs pendantes, axillaires, 8 à 9 cm de large, à odeur de cannelle. Hypanthium, 7-8 mm de haut, réduit à la chambre nectarifère, pubescent et vert sur sa face extérieure, blanc et glabre à l'intérieur, cylindrique à campanulé. Sépales membraneux, pubescents, 3,5-4 cm long, 1-1,2 cm de large, roses à l'intérieur, verts à l'extérieur, légèrement en forme de coque de bateau avec un cornicule subapical court (0,5 cm long). Pétales glabres, oblongs, 3 cm long, 0,5 cm de

large, roses. Couronne de filaments en 4 ou 5 séries, rayées de blanc et de bleu ; deux séries externes de longueurs différentes ; la plus externe, atrophiée, quelques mm de long, la seconde série 3 cm de long; troisième série correspondant à des filaments atrophiés de quelques mm plus ou moins alignés en cercle, en forme de virgule et dirigés vers le haut ; la série la plus interne est perpendiculaire aux autres séries et ferme l'entrée de l'hypanthium. Ovaire rufo-tomenteux, vert ; styles blancs ponctués de lilas, nettement pubescents. Androgynophore fortement ponctué de lilas, environ 1,5 cm de long, avec une base élargie (trochlea). Opercule membraneux, blanchâtre, horizontal, à marge finement laciniée, recurvée vers le haut. Fruit immature vert devenant marron à maturité.



**Figure 29.** Spécimen d'herbier Schultes 5875, collecté le long du Rio Caquetá, près de la Pedrera en Colombie. Il s'agit de l'isotype de *P. killipiana*, conservé à Kew Gardens.

**Distribution et écologie.** Elle est distribuée en Colombie (Amazonas), au Pérou (Amazonas), et au Brésil (Amazonas), Il s'agit d'une espèce ripicole (bord de fleuve) et de basse altitude (0-100 m), en forêt humide.



**Figure 30.** Distribution de *Passiflora killipiana* selon les données d'herbiers.

**Phénologie.** D'après les herbiers observés, l'espèce est en fleur de février à Juin.

**Notes.** Cuatrecasas décrit la fleur avec 6-7 séries de filaments. Nous avons choisi de regrouper en une seule série les filaments atrophiés en forme de virgule à l'intérieur de l'hypanthium.

Dans Flórua del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia, Rudas et Prieto (2005) donnent Rudas 2509 comme voucher de *Passiflora nitida* pour cette zone colombienne. Dans la description, ils mentionnent que *P. nitida* est glabre, pourtant la part d'herbier présente une plante rufo-tomenteuse sur la plupart de ses parties. Autre incohérence, la description mentionne une plante dont les fleurs ont un périanthe blanc, or là encore les éléments présents sur l'étiquette d'herbier indiquent une fleur à pétales roses et à androcée de couleur lilas. Cette pubescence marquée, ajoutée à la présence de glandes nectarifères à l'apex du pétiole, indiquent bien qu'il s'agit de *P. killipiana*.

D'autres erreurs d'identifications ont été mises à jour. Dans tous les cas, la présence d'une pubescence marquée et rufo-tomenteuse sur les parties végétatives des plantes, combinée avec la position de deux

glandes nectarifères à l'apex du pétiole, ont suffi à identifier les plantes. Ainsi, Dulmen 128 (identifiée comme *P. aff. riparia*), Froes 20912 (identifiée comme *P. nitida*), Sasaki 1085 (identifiée comme *P. acuminata*) paraissent appartenir à *Passiflora killipiana*.

**Spécimens examinés.** **COLOMBIE. Caquetá** : Araracuara, 20 fev. 1992, Dulmen 128 (U). **Amazonas** : municipalité de Leticia, district de Tarapacá, Río Pupuña, 25 juin 1991, Rudas 2509 (MO). **PEROU. Amazonas** : Río Santiago, 24 nov. 1979, Huashikat 1399 (MO). **BRESIL. Mato Grosso** : municipalité Alta Floresta, 11 nov. 2006, Sasaki 1085 (K). **Amazonas** : São Paulo de Olivença, 13 mai 1954, Froes 20912 (K).

*Passiflora laurifolia* L., *Sp. Pl.* 956. 1753.

**Type.** Plum. PL. Amer. Pl. 80. (lectotype).

*Granadilla laurifolia* (L.) Medik., *Malvenfam.* 97. 1787.

*Passiflora capparidifolia* Killip, *J. Wash. Acad. Sci.* 14 : 113. 1924.

Type. GUYANA. Rive du fleuve Potaro, Tumatumari, 4-6 juillet 1921, *Gleason 328* (holotype, US! ; isotypes, BM!, K!, NY!, MO! GH)

**Description.** Liane robuste. Tige ronde, glabre et verte; entre-nœuds de 3,5-14 cm de long. Vrilles en forme de cône, glabres. Stipules linéaires, falciformes, vert jaunâtre à vert brun, sans glandes à glandulaires (0-2 glandes), glabres, 5-13 × 0,4-1 mm (y compris une ariste, 0-1,8 mm de long), décidues. Pétiole de 1,1-2,9 cm de long, vert à vert foncé, légèrement canaliculé sur le dessus, glabre, avec deux glandes sessiles ovales situées à son apex. Feuilles simples, 7.3-14.2 × 2.5-7.5 cm, glabres partout, vert à vert foncé, surface adaxiale brillante, arrondies à subcordées à la base, aiguës à l'apex, légèrement acuminées et mucronées; marge de la feuille entière ou glandulaire (7-25 nectaires marginaux). Pédoncules de 1,5-7,4 cm de long, à section ronde, verts, glabres à légèrement pubescents, de 1-2,5 mm de diamètre; pédicelle de 7-15 mm de long. Bractées permanentes (jusqu'à la maturité du fruit), légèrement pubescentes des deux côtés, vertes, concaves, de 2,8-5,5 cm de long et 2,2-4,9 cm de large (même longueur que les fleurs), avec 4-11 glandes sessiles marginales nectarifères dans la moitié distale. Fleurs axillaires, pendantes, solitaires ou plus rarement en pseudoracèmes, de 22 à 33 mm de long (de la chambre nectarifère à l'apex de l'ovaire). Hypanthium légèrement pubescent, vert à l'extérieur et blanc à l'intérieur, 6-12 mm, avec un diamètre de 10-17 mm à la base des sépales. Chambre nectarifère

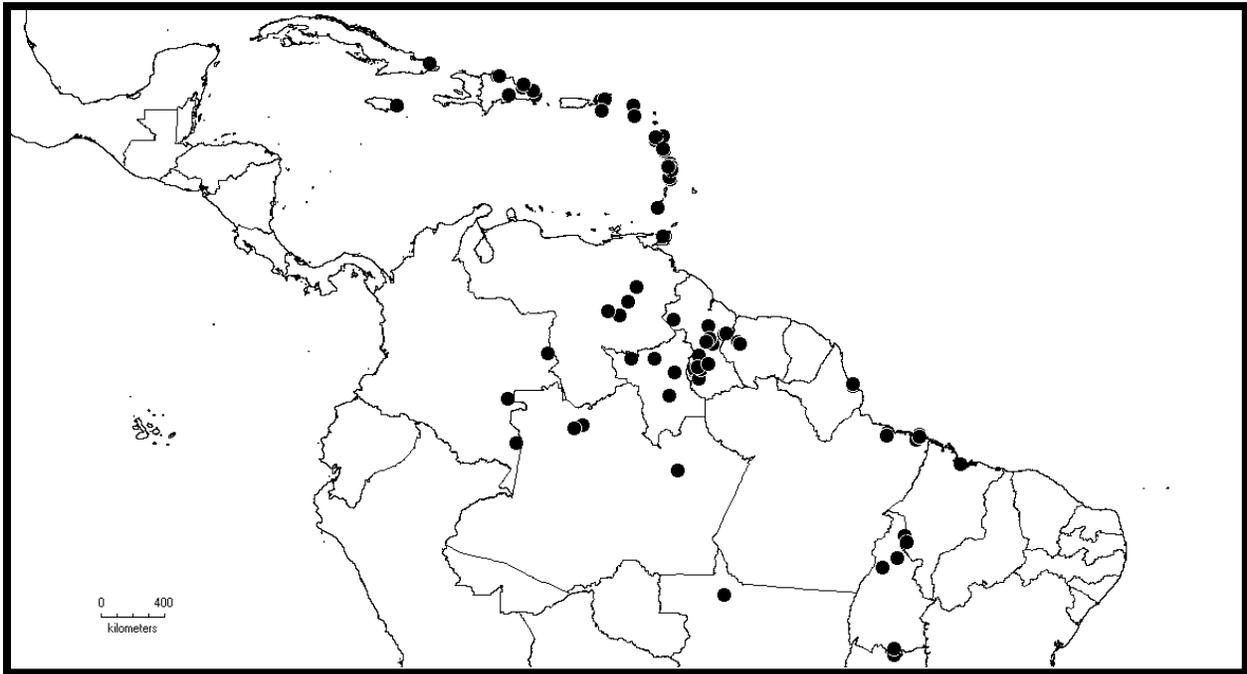
légèrement pubescente, verte à l'extérieur et blanche à l'intérieur, de 3-6 mm de long, avec un diamètre de 9 à 18 mm. Sépales glabres, oblongs, de 2,9-5,1 cm de long et 1-1,7 cm de large ; surface adaxiale blanche avec une ponctuation rouge clairsemée à très dense ; surface abaxiale verte à points brun-rouge, en forme de quille légèrement distale avec une courte ariste (1-2 mm de long). Pétales glabres, oblongs, de 2,8-4,9 cm de long et 0,7-1,2 cm de large, blancs avec une ponctuation rouge clairsemée à très dense. Couronne composée de 5-7 séries de filaments, annelés de blanc et rouge à violet foncé (pourpre sur la moitié distale et rayé de rouge à violet sur leur moitié proximale) ; deux séries principales, légèrement incurvées, la série externe de 12-30 mm de long, la deuxième série de 24-43 mm de long; les autres séries d'environ 1 mm de long. Ovaire pubescent, jaune à vert, 7-11 mm de long; styles blanchâtres avec des points violet-rouge, 8-13 mm de long, stigmates jaune clair à vert. Étamines de 7-11 mm de long. Androgynophore glabre, blanc verdâtre avec des points rouges, 10-16 mm de long avec une base élargie d'environ 10 mm de large. Opercule membraneux, de 0,5-1 mm de long, recourbé, courtement frangé à la marge. Fruit ovoïde, pubescent, de 4,7-8,4 cm de long et 3,8-6,3 cm de diamètre, rond à section transversale triangulaire, mésocarpe d'environ 0,5-0,9 cm d'épaisseur; fruits immatures verts avec des points blancs et avec six nervures longitudinales (trois d'entre elles remarquables); fruits mûrs orange jaunâtre avec de nombreux et minuscules points orange clair. Pulpe translucide et douce. Graines obcordées, noires.



**Figure 31.** *Passiflora laurifolia*. A : feuilles et fleurs, Maranhão, Brésil (photo : Eduardo Oliveira Silva). B : Stipules, Maranhão, Brésil (photo : Eduardo Oliveira Silva). C : fleur avec bractées vertes (photo : Christian Feuillet). D : fleur épanouie. E : coupe longitudinale de fleur (Miguel Molinari), Vénézuéla. F : fruit mature (photo : Juan Cuevas).

**Distribution et écologie.** L'espèce est largement distribuée dans les Antilles, au Suriname, au Guyana, au Vénézuéla, dans l'Amazonie colombienne, et dans la moitié nord du Brésil. Sur le continent, elle est rapportée comme poussant en bord de fleuve à basse altitude. Au Brésil, elle peut être trouvée sur la côte du Pará et du Maranhão dans des végétations de bord de mer appelées *restingas* et correspondant à des cordons littoraux sablonneux et salés. Dans les îles Caraïbes, l'espèce semble pousser

principalement sur la côte orientale (« côte au vent »), davantage exposée à l'humidité apportée par les alizées.



**Figure 32.** Distribution de *Passiflora laurifolia* selon les données d'herbiers et les observations naturalistes.

**Phénologie.** Elle semble fleurir en janvier-février et en juillet-août avec une fructification un mois après la floraison.

**Notes.** En 1924, Killip décrit *Passiflora capparidifolia* Killip à partir d'un herbier de Gleason collecté au Guyana. Il note que, « *alliée de Passiflora laurifolia, cette espèce se distingue par ses feuilles plus étroites et plus obtuses et ses filaments des deux couronnes externes plus filiformes. La structure florale de P. capparidifolia est davantage comme celle de P. oblongifolia (synonyme de P. tinifolia), du Suriname, connue de l'auteur seulement de la description. Les feuilles de cette espèce sont apparemment plus différentes et les fleurs sont décrites comme naissant sur de long pédoncules dans des racèmes allongés* ». Quelques années plus tard, en 1938, alors qu'il place *P. oblongifolia* comme synonyme de *P. laurifolia*, il ajoute que « *des intermédiaires entre les deux [P. capparidifolia et P. laurifolia] existent cependant, et cela pourrait s'avérer être simplement une variante de P. laurifolia* ». Dans sa description, il mentionne des pétioles jusqu'à 8 mm de long (vs. 1,1-2,9 cm pour *P. laurifolia*), des feuilles arrondies et mucronées à l'apex (vs. aiguës à acuminées et mucronées), de 8-10 cm de long, 2,5-3 cm de large (vs. 7,3-14,2 x 4,4-7,5 cm) et un hypanthium glabre (vs. légèrement pubescent).

Cependant, Cervi (1997) dans sa monographie des passifloracées du Brésil, donne une longueur de pétiole de 0,8 à 1 cm pour *P. capparidifolia* et de 0,5 à 1,3 cm pour *P. laurifolia*. De plus, plusieurs spécimens cités dans la description de Killip montrent une largeur de feuille supérieure à ce qui est mentionné chez cette dernière, voire équivalente à celle de *P. laurifolia* (largeur inférieure à 5 cm pour le spécimen d'herbier Jenman 460). *P. capparidifolia* peut présenter des fleurs dont l'hypanthium et l'extérieur des sépales sont pubescents (comme examiné sur les spécimens Clarke 1522, Clarke 1811, Gillespie 1417 et McDowell 2295). De surcroît, l'apex arrondi des feuilles peut apparaître de manière aléatoire aussi chez *P. laurifolia*, comme observé sur le spécimen d'herbier Acevedo-Rodriguez 2658, collecté dans les Iles Vierges. Enfin, nous ne notons pas de différence phénologique significative entre les deux espèces (analyses préliminaires réalisées dans cadre du chapitre 6, p-value<0.05)

Ainsi, de par l'absence de critère diagnostique fiable, *Passiflora capparidifolia* est incluse dans *P. laurifolia*. La forme plus étroite des feuilles et leur extrémité arrondie, voire émarginée, paraissent être un effet populationnel que l'on retrouve dans le Haut-Takutu au Guyana, deux caractères qui peuvent apparaître de manière indépendante à travers la répartition globale de l'espèce.

**Ethnobotanique.** L'espèce est appelée *Pomme liane* (Antilles françaises, Guyane française), *Water lemon* et *Jamaican honeysuckle* (Antilles britanniques), *saibey* (Cuba), *bell apple* (Puerto Rico) et *semitoo* (Suriname).

Elle est cultivée principalement dans les Antilles. D'après nos observations, les horticulteurs martiniquais multiplient la plante à partir de graines. La levée est d'environ un mois (avec des graines fraîches), et la plante fleurit au moins six mois plus tard. Les fruits doivent être récoltés dès qu'ils jaunissent car consommés par les oiseaux. De plus, avec la chaleur, ils ramollissent et donnent l'impression d'être surmûrs alors qu'ils ne le sont pas.

Les fruits mesurés en Martinique pesaient entre 35 et 86 g, dont 13 à 38 g de pulpe (jus + arille + graines). Cette pulpe douce est consommée nature ou utilisée en jus, sorbet, confiture, ou macérée dans du rhum.

Cette espèce est utilisée comme porte-greffe, notamment pour la barbadine (*Passiflora quadrangularis* L.), car très résistante aux maladies cryptogamiques du sol, contrairement à cette dernière.

En Guadeloupe, les fruits sont vendus sur les marchés à environ 2 euros/kg.

**Spécimens examinés.** **ANTIGUA.** Macarthy Hills, 28 août 1938, Box 1524 (MO). **BRESIL. Maranhão:** île de São Luiz, février 1939, Froes 11514 (NY); **Roraima:** Réserve Ecologique SEMA, Ile de Maracá, Milliken 49 (INPA). Boa Vista, BR 401 en direction de Boa Vista, 31 juillet 1986, Silva 526 (NY). Rivière Rio Branco, 1 juin 1909, Ule 7851 (K). **CUBA.** Guantánamo, Río Navas, mars 1910, Shafer 4411 (MO). **DOMINIQUE.** Hameau de Concord, 0,9 km à l'Est de la rivière Pagua, 14 août 1992, Higgins 35 (FTG). **GRENADE.** St Patrick, nord de Prospect, 3 décembre 2002, Hawthorne 970 (FHO). **GUADELOUPE.** Petit Bourg, 22 avril 1988, Fournet 4368 (P). Basse Terre, 1893, Duss 604 (P), 1894, Duss 3249 (P). **GUYANA. Cuyuni-Mazaruni :** 27 mai 1989, Gillespie 1417 (CAY). Waramaden, fleuve Kamarang, 9 juin 1990, McDowell 3174 (US). **Est Berbice-Corentyne :** fleuve Corentyne, 17 avril 1990, McDowell 2295 (U). Fleuve Corentyne, Crique Marabunta, 25 mars 1995, Mutchnick 1021 (U). Le long des rives du fleuve Corentyne, en dessous des chutes Cow, près de la scierie Baba Grant, 18 avril 1990, McDowell 2335 (US). **Haut Takutu :** 25 mai 1996, Clarke 1811 (CAY). Extrémité ouest des monts Kanaku, dans le drainage du fleuve Takutu, 4 mars 1938, Smith 3157 (K). nord de Shea, 18 janvier 1994, Jansen-Jacobs 3240 (K), Dadanawa, 5 juin 1995, Jansen-Jacobs 3923 (K). Essequibo, rivière Rewa, 0-5 km au sud de la confluence avec la rivière Kwitaro, 25 février 1997, Clarke 3932 (U). Karanambo, Rivière Simoni, 27 juillet 1995 (U). **Potaro-Siparuni :** 31 mars 1996, Clarke 1522 (CAY) ; 28 avril 1992, Hoffman 1483 (CAY). Iwokrama Rainforest Reserve, 28 septembre 1995, Clarke 259 (US). Rive du fleuve Potaro, Tumatumari, 4 juillet 1921, Gleason 328 (US). **ILES VIERGES.** St Croix, Scenic Drive, pente ouest du Mt. Eagle, 12 janvier 1980, Fosberg 59228 (FTG). St John, quartier Maho Bay, 23 août 1987, Acevedo-Rodríguez 1924 (NY). Tortola, Mont Sage au-dessus de Carrot Bay, 9 février 1966, D'Arcy 702 (MO). Saint Thomas, nn (P), août 1882, Drake 765 (P). **SAINT VINCENT.** Janvier 1890, Eggers 6958 (P). **MARTINIQUE.** Carbet, Case Pilote, 1901, Duss 4634 (P). Presqu'île de la Caravelle, 16 février 1977, Sastre 5302 (P). Saint Pierre, Le Marin, 1877, Duss 883 (NY). **ORIGINE INCONNUE.** Linnaeus sn, numéro 1070.2 (LINN). **PUERTO RICO.** Jussieu 16670 (P). Río Piedras, 8 Août 1979, Woodbury nn (MO). **U.S. REPUBLIQUE DOMINICAINE.** Rancho la Cumbre, juillet 1978, Liogier 27709 (NY). **SAINT EUSTACHE.** Sommet du Quill, 4 Juin 1906, Boldingh 249 (U). **SAINTE LUCIE.** Matout, route pour Quillesse, 1 Février 1985, Howard 20002 (NY). **SURINAME.** Monts Bakhuis, 5 Avril 2006, Bordenave 8382 (CAY), 11 Avril 2006, Bordenave 8464 (CAY). Trinidad : San Fernando Hill, 18 Juillet 1926, Broadway 6368 (K). **VENEZUELA. Bolívar :** Municipalité Piar, île au large de Guri, 23 Mai 1989, Aymard 7610 (MO). Le long du Río Paragua, en face de Paragua, 25 Juillet 1978, Liesner 5646 (MO). Fleuve Caura, 5-20 km au sud du Camp Las Pavas, 1 Mai 1982, Morillo 8832 (VEN). Sur une île au milieu du Río Cuyuni, entre Anococo et l'île de Caño Negro, 16 Janvier 1983, Stergios 5090 (PORT). Réserve Forestière Imataca, 22 Mai 1982, Stergios 3913 (PORT). **Anzoátegui :** Ijigua, affluent Río León, nord-est de Bergantín, 27

Février 1945, Steyermark 61250 (US). **Sucre** : forêt humide en bordure du Río Paragua, 13 Juin 1987, Stergios 10335 (PORT).

***Passiflora nitida*** Kunth. *Nova Genera et Species Plantarum* (quarto ed.) 2 : 103, 1817.

**Type.** VENEZUELA. Javita, Humboldt - s.n. (holotype, P! ; isotype, B!)

*Passiflora nymphaeoides* H. Karst., *Linnaea* 30: 165. 1859.

Type. *H. Karsten s.n.* (B, W)

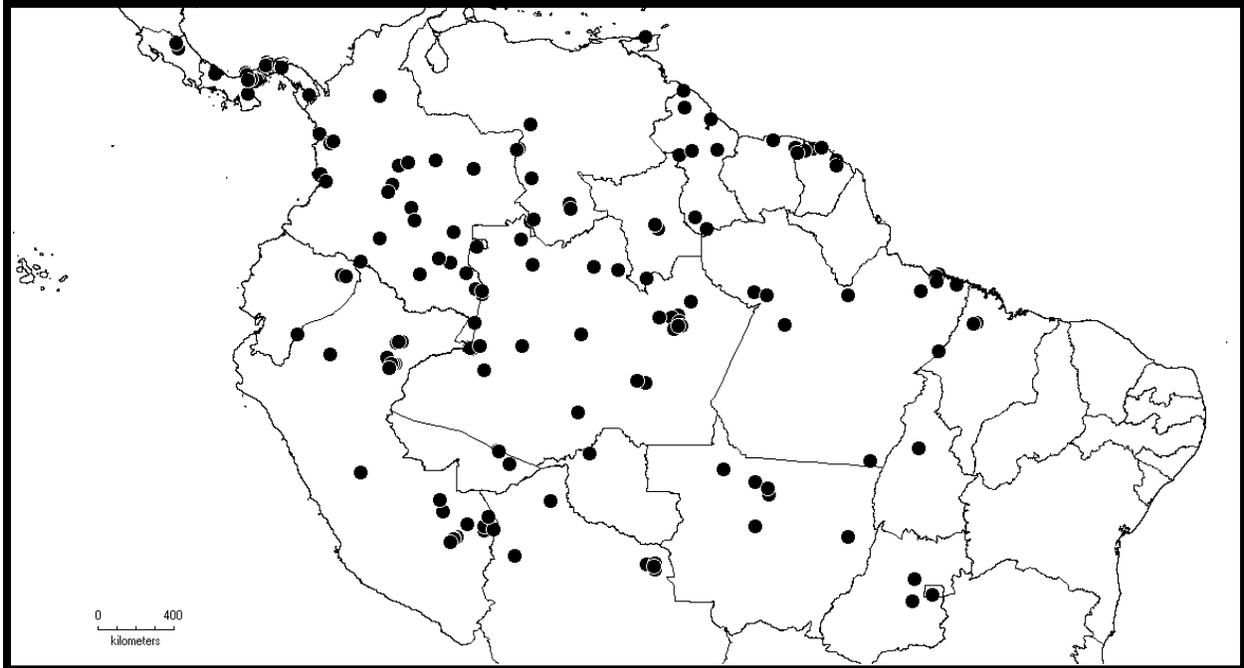
**Description.** Liane robuste. Tige ronde, glabre (à légèrement pubescente sur les jeunes tiges) et verte. Vrilles en forme de cône, glabres. Stipules linéaires, sétacées, vert à vert brun, glandulaires (2-6 glandes), glabres, 3-18 × 0,5-1,5 mm, décidues. Pétiole de 1-4,6 cm de long, vert à vert foncé, légèrement canaliculé sur le dessus, glabre, avec deux glandes sessiles ovales situées dans la moitié supérieure du pétiole (0.6-4 cm de sa base). Feuilles simples, 11,3-24,2 x 4,6-11,8 cm, entièrement glabres, vert à vert foncé, surface adaxiale brillante, arrondies à subcordées à la base, aiguës à l'apex, légèrement acuminées et mucronées; marges glandulaires (7-73 nectaires marginaux). Pédoncules de 1,1-6,3 cm de long, à section ronde, verts, glabres, robustes (diamètre d'environ 2-4 mm); pédicelle de 2-6 mm de long. Bractées permanentes (jusqu'à la maturité du fruit), glabres, vertes (pouvant être tachetées d'anthocyanes), concaves, de 3,3-5,4 cm de long et 1,2-3,7 cm de large, avec 6-16 glandes sessiles marginales nectarifères dans les deux tiers supérieurs. Fleurs axillaires, pendantes, de 27 à 36 mm de long (de la chambre nectaire à l'apex de l'ovaire). Hypanthium glabre, blanc verdâtre à l'extérieur et blanc à l'intérieur, 6-10 mm (chambre nectarifère incluse), avec un diamètre de 8-16 mm à la base des sépales. Chambre nectarifère, glabre, blanc verdâtre, parfois anthocyané à l'extérieur et blanc à l'intérieur, de 3-6 mm de long, avec un diamètre de 11-15 mm. Sépales glabres, oblongs, de 3-6 cm de long, de 1,6-2 cm de large, blanc à blanc rosé, légèrement concave avec un cornicule subapical (1-5 mm de long). Pétales glabres, oblongs, de 4,5-5,4 cm de long et 1,4-1,6 cm de large, blanc à blanc rosé. La couronne composée de 5-9 séries de filaments, annelés de blanc et rouge à violet foncé (pourpre sur la moitié distale et rayé de rouge à violet sur leur moitié proximale); deux séries principales, de même longueur, 4-6.5 cm de long ; les autres séries d'environ 1-2 mm de long, seule la plus interne, d'environ 1 cm, dressée le long de l'androgynophore. Ovaire glabre, blanc jaunâtre (parfois rouge), 8-10 mm de long; styles, blanc (parfois rose), 15-17 mm de long, stigmates jaune clair. Étamines de 11-13 mm de long. Androgynophore glabre, blanc, 21-25 mm de long avec une base légèrement élargie. Opercule

membraneux, de 3-8 mm de long, plus ou moins dressé, brièvement frangé à la marge. Fruit ovoïde, glabre, de 4,2-7,6 cm de long, de 2,5-6,5 cm de diamètre, rond à section transversale ronde, épicarpe d'environ 0,8-1,5 cm d'épaisseur; fruits immatures verts sans ponctuation ; fruits mûrs orange jaunâtre. Pulpe translucide et douce. Graines obcordées.



**Figure 33.** *Passiflora nitida*. A : pétiole avec glandes près de l'apex (photo : Christian Feuillet). B : fleur, Montagne Cacao, Guyane française (photo : M. Rome). C : coupe longitudinale de fleur, Montagne Cacao, Guyane française (photo : M. Rome). D : coupe longitudinale de fleur, route El Llano-Cartí, Panama (photo : M. Rome). E : fruits, Montagne Cacao, Guyane française (photo : M. Rome). F : coupe transversale de fruit (photo : M. Rome).

**Distribution et écologie.** L'espèce montre une distribution latitudinale importante. On la retrouve dans toute l'Amazonie et le bassin de l'Orénoque jusque dans le Cerrado brésilien, ainsi que dans le Chocó biogéographique. Espèce principalement de basse altitude, quelques spécimens ont été retrouvés autour de 1000 m d'altitude au Pérou (Cuzco) et près de Brasilia notamment. Elle semble assez opportuniste dans son écologie, elle peut pousser sur sol sableux, argileux, latéritique, ou encore en bord de rivière ou dans des Igarapés (bras de rivière peu profonds et inondés à la saison des pluies).



**Figure 34.** Distribution de *Passiflora nitida* selon les données d'herbiers et d'observations naturalistes.

**Phénologie.** Au Panama, l'espèce est principalement en fleur de février à avril, avec quelques floraisons au mois de juillet. En Colombie et en Equateur, elle est aussi en fleur en février et également en juillet, août et septembre. Sur le plateau des Guyanes, on la retrouve en fleur de février à mai, ainsi qu'en juin et juillet. Junqueira et *al.* (2020) rapportent que la fleur ne s'ouvre qu'une seule fois, de 9h à 20h. Le phénomène d'auto-incompatibilité a été observé chez cette espèce avec une fructification de 0 à 24 % en régime d'autopollinisation (Pereira, 1998).

**Notes.** En 1817, *Passiflora nitida* est décrite par le botaniste allemand Karl Sigismund Kunth à partir d'une plante collectée par Alexander von Humboldt et Aimé Bonpland près de Javita (Vénézuéla), dans les forêts bordant le fleuve Orénoque. Il indique que l'espèce possède des tiges glabres subangulaires, des feuilles oblongues elliptiques à base arrondie et acuminée, à marge serratée-dentée et dont la

surface est glabre et lustrée. Le pétiole dispose de deux glandes à l'apex, les stipules sont linéaires ; les fleurs axillaires, solitaires sont plus grandes que chez *Passiflora caerulea* et odorantes. Les bractées sont vertes, le calice rougeâtre et glabre. La couronne de filaments est composée de deux séries externes de même longueur que le calice et rayées de blanc et de bleu. Les filaments internes sont filiformes et quatre fois plus petits que les externes.

La description originale de Kunth (1817), à partir d'une plante collectée près de Javita (Vénézuéla), sur le bord de l'Orénoque, présente des glandes à l'apex du pétiole et un périanthe rougeâtre. C'est ce qui a poussé en 1859, Karsten à décrire *Passiflora nympheoides*, espèce à corolle blanche, à partir d'une plante qu'il a collectée à Pipiral dans le Meta (Colombie), à 1000 m d'altitude. Cette variation rougeâtre de la corolle a été trouvée dans le sud du Costa Rica, dans tout le Panama et dans le Chocó colombien. Elle est associée à un positionnement des glandes plus bas sur le pétiole et à la présence marquée d'anthocyanes sur l'ovaire et les jeunes tiges, à tel point que MacDougal, dans plusieurs de ses herbiers du Panama, en fait un caractère végétatif qui permet de la distinguer facilement de *P. ambigua* (à jeunes tiges vertes), seule autre espèce de la série dans ce pays.

Killip (1938) mentionne le fait que les herbiers de *P. nitida* prennent une coloration noirâtre caractéristique au séchage. Ce caractère a effectivement été observé, mais ne doit pas être considéré comme un caractère suffisant pour la détermination difficile dans ce groupe.

**Ethnobotanique.** Elle est appelée *maracujá-suspiro* au Brésil, *granadilla de olor* ou *burucuña* en Colombie, et *kouzou* en Guyane Française. C'est probablement l'espèce de passiflore la plus importante et la plus cultivée en Amazonie et dans le Cerrado brésilien. Ses fruits sont appréciés dans tout le nord de l'Amérique du Sud (Souza et Meletti, 1997), en Amazonie colombienne (Oliveira et Ruggiero, 1998) et dans le Chocó, dans les États brésiliens de Minas Gerais, Bahia, Piauí et dans toute la région Nord et Centre-Ouest (Junqueira et al., 2017), où l'espèce est cultivée à petite échelle dans les arrière-cours ou, dans la grande majorité des cas, exploitée de manière extensive. Ses fruits, d'une taille de 8-10 cm de long par 6-8 cm de diamètre, se retrouvent sur les marchés locaux et présentent une grande diversité de taille, selon leur origine. Les plantes cultivées en Amazonie semblent moins fortement sélectionnées que celles du Cerrado brésilien. Ces dernières produisent des fruits pouvant être jusqu'à quatre fois plus gros et plus lourds, avec un poids maximum d'environ 75 g. (Junqueira et al, 2020).

Comme *P. laurifolia*, cette espèce est utilisée comme porte-greffe, dans ce cas pour la culture de *P. edulis* f. *flavicarpa*, en raison de sa résistance élevée aux agents pathogènes du sol, avec un taux de

réussite de prise du greffon pouvant atteindre 93,3 % (Junqueira et al., 2006). Il semble néanmoins que la variabilité des caractéristiques morphologiques et génétiques puisse induire des taux de réussite inférieurs (Menezes et al., 1994), montrant qu'un processus de sélection est là aussi nécessaire.

La viabilité pollinique de l'espèce est élevée (98,1 %) (Oliveira, 1996) et le taux de fructification en régime de pollinisation libre peut varier de 72 % à 94 % selon le mois de l'année, atteignant 100 % de fructification en pollinisation croisée manuelle (Pereira, 1998).

La maturation du fruit a lieu entre 60 et 90 jours après la pollinisation en fonction de la période de l'année (Junqueira et al., 2020). La production moyenne par plante est de l'ordre de 2 à 45 kg en fonction de son origine (Pereira, 1998), comme précisé plus haut.

*P. nitida* est sensible au virus du durcissement des fruits et au foreur des racines et des tiges (*Philonis passiflorae*) (Junqueira et al., 2010; Junqueira et al., 2017). Ce virus provoque des symptômes de mosaïque sur les feuilles, un jaunissement entre les nervures, le flétrissement des feuilles et une croissance réduite des plantes. Les fruits malades sont plus petits, déformés et avec des taches irrégulières qui, dans certains cas, s'étendent sur toute leur surface. D'autres auteurs (Pereira, 1998; Oliveira et Ruggiero, 1998) signalent également la présence de verrugose (*Cladosporium herbarum*) sur les fruits de cette espèce.

**Spécimens examinés. COLOMBIE. Caquetá :** Municipalité de Doncello, 21 mai 2003, Castaño 1649 (COAH). **Amazonas:** Santa Isabel, réserve indigène Miraña, 25 mai 1984, La Rotta 419 (COAH). Igará Paraná, Milan, 28 août 1987, Henao 34 (COAH) ; environ 6 km au nord de Leticia à Santa Isabel, 28 février 1974, Gillett 16526 (COL). Río Igaraparano, 10 juin 1942, Schultes 3950 (K). Vaupés, Municipalité de Mitú, 22 mars 2003, Betancur 10030 (COL). Corregimiento de Tarapacá, 31 août 2004, López 8578 (COAH). **Meta :** Municipalité de Vista Hermosa, 6 janvier 2006, Betancur 12050 (COL ). **Vaupés :** Raudal Jirijirimo, Pacoa, 22 mars 2008, Betancur 13611 (COL). **Guaviare :** Municipalité de San José del Guaviare, 25 août 1995, Cárdenas 6535 (COAH). **PEROU. Loreto :** District d'Iquitos, piste d'Iquitos à San Juan, 7 février 1932, Mexia 6488 (K). Province Mariscal Ramón Castilla, 7 avril 2003, Beltrán 5633 (USM). route de Santo Tomás, sud d'Iquitos, 12 août 1972, Croat 19107 (USM). Province de Requena, district de Jenaro Herrera, 17 février 2010, Torres LAT331 (USM). Région d'Iquitos, route pour Santa Clara, 14 juin 1966, Martín 1012 (K). Maynas, département d'Iquitos, route de Santo Tomás, 11 février 1983, Rimachi 6559 (USM). Département d'Iquitos, Río Momón, 30 janvier 1985, Rimachi 7714 (USM). Iquitos, près de Versailles, 25 février 1969, Plowman 2567 (USM). Province Maynas, Río Nanay, 6 septembre 1974, Foster

4066 (F). **Madre de Dios** : Río Manú, station Pakitza, 20 novembre 1980, Foster 5779 (USM). Parc National Manú, 15 août 1983, Gentry 43605 (MO). Le long des berges du Río La Torre, 27 janvier 1989, Smith 1637 (USM). **Pasco** : Province d'Oxapampa, District de Palcazu, Iscozacín, 16 novembre 2007, Rodríguez 33 (MO). **Cuzco** : Quispicanchis, le long de la piste, 25 km SW de Quincemil, 8 octobre 1976, Wasshausen 739 (USM). Quispicanchis, Limonchayoc, 25 avril 1984, Knapp 6404 (USM). **VENEZUELA. Amazonas** : Río Orinoco, le long du fleuve juste en dessous de l'embouchure du Caño Yapacana, 18 juin 1959, Wurdack 43025 (K). Wankéhe, Caño Marneto, Bas Ventuari, 30 juillet 1976, Lister 606 (K). **GUYANA**. Bassin du fleuve Essequibo, près de l'embouchure d'Onoro Creek, 15 décembre 1937, Smith 2820 (K); Christianburg, fleuve Demerara, mars 1916, Persaud nn (K); district du Nord-Ouest, fleuve Barama, Kariako, 10 juillet 1996, Van Andel 875 (U); fleuve Mataruki, Haut Essequibo, 4 décembre 1935, Myers 5826 (K). Région de Mabura Hill, compartiment d'Ekuk, 17 février 1993, Ek 734 (U). Fleuve Potaro, Kaieteur Plateau, 9 mars 1962, Cowan 2080 (US). Canal Naamryck, 14 avril 1989, Gillespie 1017 (US). Mabaruma, 14 juillet 1934, Archer 2305 (K). Mabaruma, fleuve Aruka, 7 mars 1945, Fanshawe 5108 (K, P). Landes côtières, juin 1886, Jenman 5406 (K). District Rupununi, fleuve Kuyuwini, 9 février 1991, Jansen-Jacobs 2482 (K, P, U). autour de Konashen, fleuve Essequibo, 24 septembre 1989, Jansen-Jacobs 1804 (P, K, CAY). Région Potaro-Siparuni, Monts Pakaraima, 24 octobre 1994, Mutchnick 286 (US). **SURINAME**. Linnaeus 74 (LINN). Forêt de la Station, Groningen, 10 mai 1916, Samuels 124 (K). **GUYANE FRANÇAISE**. Village indigène de Mana, février 1856, Sagot nn (P). Crique Petit Laussat, Bassin de la Mana, 9 février 1990, Cremers 11336 (CAY). Savane Gabrielle, 22 avril 1979, Prevost 564 (CAY). Route d'Apatou, 26 novembre 2009, Rome 234 (LYJB). Route de Cacao, mai 2008, Rome 67 (LYJB). Route de Cacao, 25 novembre 2009, Rome 207 (LYJB). Escol, mai 2008, Rome 17 (LYJB). Route de St Georges, mai 2008, Rome 49 (LYJB), Rome 130 (LYJB), Rome 139 (LYJB). Route de Tonnegrande, décembre 2009, Rome 203 (LYJB). **BRESIL. Amazonas** : Manaus, Rio Negro, décembre 1901, Ule 5974 (K). San Carlos, avril 1854, Spruce 3472 (P, K). Rue de Aleixo, 27 décembre 1973, Ramos P20141 (K). El Marco, nord de de la route Leticia-Tabatinga, 24 juillet 1973, Prance 16843 (NY). Ile d'Inambú, 19 novembre 1952, Romero-Castañedo 3633 (NY). **Rondônia** : Porto Velho, 30 mars 2011, Simon 1280 (CEN).

***Passiflora pachyantha*** Killip, *Lloydia* 2 : 198. 1939.

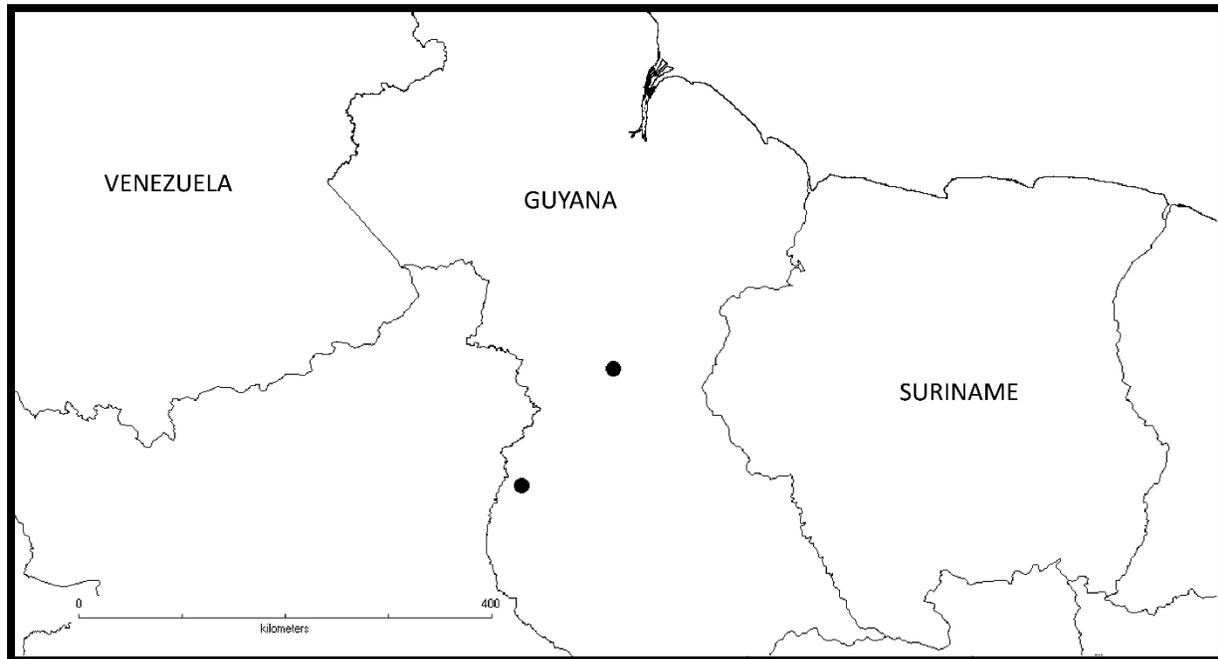
**Type.** Nord-ouest des, montagnes Kanuku : Mont Iramaikpong, forêt dense, 850 m d'alt., 22-23 avril 1938, *Smith 3620* (US, holotype ; isotypes, B!, U!, MO!, K!, P, G, F, NY)

**Description.** Liane avec de longues et fines vrilles. Tige forte, droite, subangulaire, rufo-tomenteuse. Stipule subpersistante, rougeâtre, étroitement oblongue à lancéolée, 1,7-2 cm de long, 4-5 mm de large, acuminée à l'apex, étroite à la base, légèrement serrulée-glandulaire, subcoriace avec une pilosité appliquée. Pétiole 1,5-2 cm de long, rufo-tomenteux, biglandulaire en son milieu. Feuille ovale à oblongue-ovale, 11-15 cm de long, 6-8 cm de large, ronde à la base, abruptement acuminée à l'apex, entière, penninervée (environ 9 nervures secondaires de chaque côté), subcoriace, sublustrée et glabre sur le dessus, rufo-tomenteux sur le dessous, densément pubescent (poils courts) sur les nervures. Pédoncule solitaire, 4-6 cm de long, rufo-tomenteux. Trois bractées en involucre, libres à la base, largement ovales, 4,5-5 cm de long, 3-4,5 cm de large, brièvement et irrégulièrement serrulées-glandulaires à l'apex, pubescentes sur la face externe et glabres sur la face interne, rougeâtres, persistantes jusqu'à la formation d'un fruit bien développé. Fleur d'un rose intense. Hypanthium largement campanulé, d'environ 1 cm de long et 2 cm de large, densément pubescent sur l'extérieur. Sépale ovale oblong, 4-5 cm de long, 1,8-2 cm de large, obtus, courbé, densément pubescent sur la face externe. Pétale glabre, aussi long que les sépales, légèrement plus étroit. Couronne de filaments en plusieurs séries, la plus externe composée de filaments d'environ 2 cm de long et 1 mm de large, la seconde de filaments de 3,5-4 cm de long et environ 2 mm de large; les couronnes de filaments suivantes sont formées de plusieurs séries indéfinies de minuscules tubercules de moins de 1 mm de long; les filaments les plus internes, 5-6 mm de long, filiformes, réfléchis, sont regroupées en 4 à 5 séries. Opercule membraneux, érigé, d'environ 5 mm de haut, entier. Limen naissant à la base de l'androgynophore, d'à peine 1 mm de long, denticulé. Androgynophore robuste, élargi dans sa partie basale par une double trochlea. Ovaire ovoïde, densément rufo-sericéo-tomenteux. Fruit ovoïde, 4-5 cm de long, environ 2 cm de diamètre, densément pubescent, rouge-rosé ponctué de blanc. Péricarpe dur. Graine obcordée, 5-6 mm de long, 4-5 mm de large, comprimée, épaissie le long de la marge, étroitement réticulée sur chaque face, excepté sur la marge.



**Figure 35.** Spécimen d'herbier Smith 3620, collecté dans la partie nord-ouest des Monts Kanuku (Mont Iramaikpang), au Guyana. Il s'agit de l'isotype de *P. pachyantha* conservé au centre Naturalis de Leiden.

**Distribution et écologie.** L'espèce évolue entre 80 et 850 m en forêt dense humide et n'est connue que de deux localités au Guyana : les monts Kanuku et la Réserve Forestière d'Iwokrama.



**Figure 36.** Distribution de *Passiflora pachyantha* selon les données d'herbiers.

**Phénologie.** D'après les deux collectes connues, l'espèce fleurit et fructifie durant les mois de mars et avril.

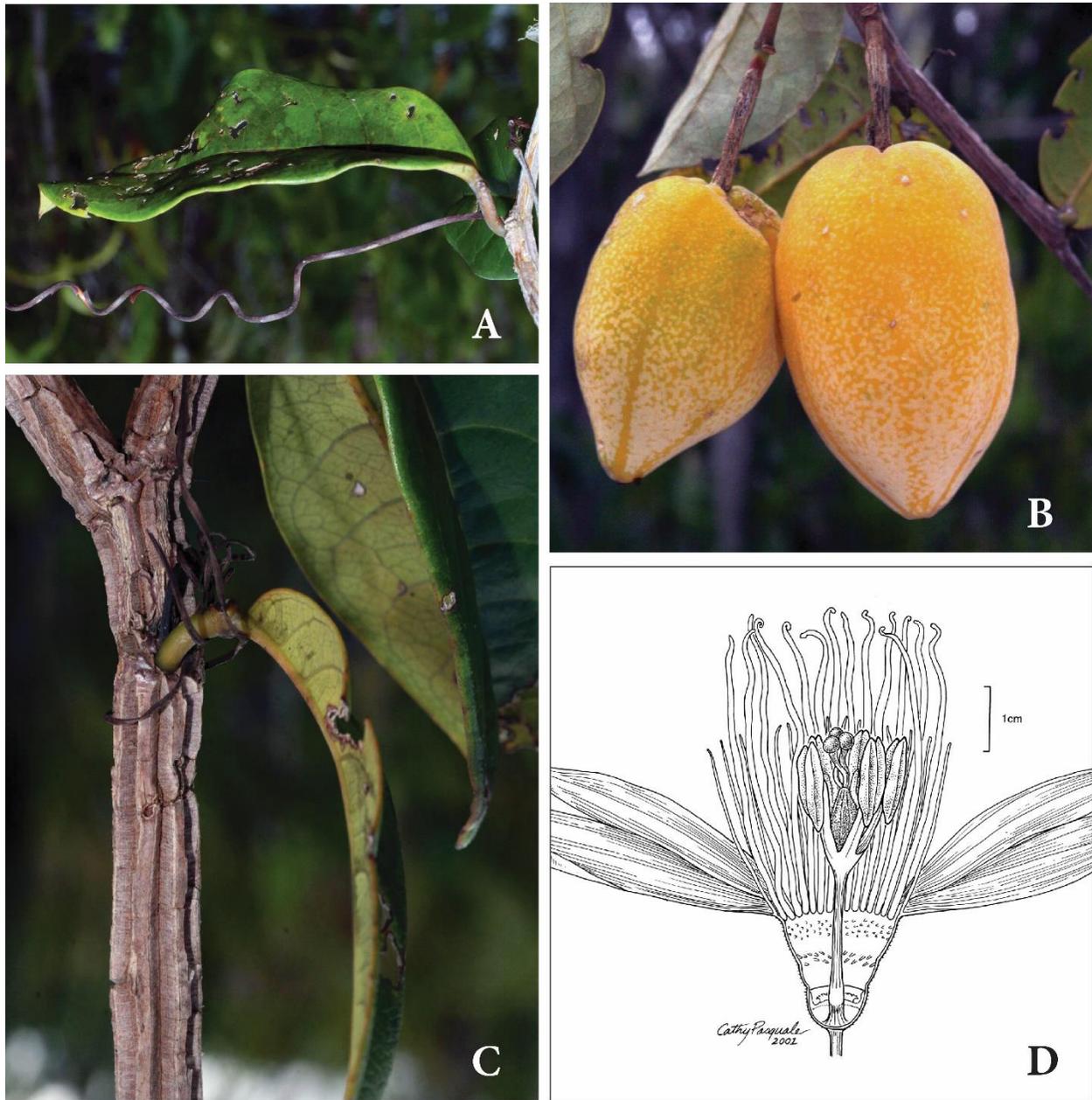
**Notes.** *P. pachyantha* n'est connue que de deux localités au Guyana. Sa pubescence rousse sur une partie importante de ses organes la rapproche de *P. killipiana*. Cependant elle s'en distingue par ses glandes nectarifères disposées sur le milieu du pétiole (vs. glandes à l'apex) et par l'absence de couronne de filaments internes, presque perpendiculaire à l'androgynophore, venant fermer la chambre nectarifère. Ce dernier caractère n'a pu être vérifié sur les herbiers car les fleurs étaient trop dégradées.

**Spécimens observés.** **GUYANA.** Potaro-Siparuni, Iwokrama Rain Forest Reserve. Karupukari, 30 miles SW sur la route entre Karupukari et Annai, 26 mars 1997, Mori 24606 (P).

***Passiflora phellos*** Feuillet, *Novon* 14 (3) : 285-287, 2004.

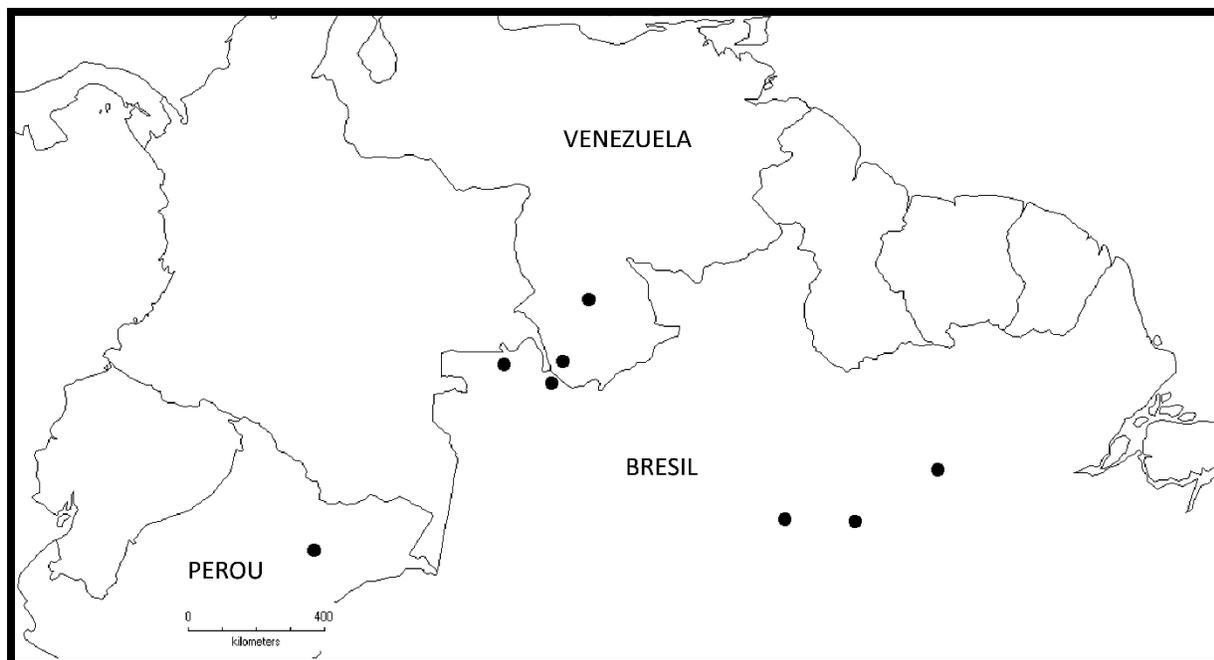
**Type.** VENEZUELA, Amazonas, Río Yatua, juste au-dessus de Piedra Araucaua, 130 m, 16 Juillet 1959, *Wurdack 43479* (holotype, NY!).

**Description.** Liane ligneuse. Tiges recouvertes de liège profondément fissuré formant des crêtes fragmentées, non seulement sur les tiges matures mais également jusqu'à la plupart des feuilles et des fleurs. Jeunes tiges recouvertes d'un indumentum dense et blanchâtre. Stipules linéaires, 3–5 mm de long, décidues. Pétiole 0,5–1,5 cm long, canaliculé, portant une paire de glandes près de l'apex (2 x 2 mm, circulaires). Feuille étroitement oblongue à oblongue-elliptique, 8–17,5 x 2,8–4,5(–7) cm, à marge entière, arrondi à cunéiforme à la base, apex peu acuminé, aristé, (6–)8–12(–18) paires de veines secondaires, proéminentes sur les deux faces, adaxialement glabres, abaxialement avec de minuscules trichomes blancs rigides. Fleurs pendantes, solitaires ; pédoncule 1–5,5 cm de long, portant trois bractées à 2–3 mm de la base de la fleur. Bractées verticillées, sessiles, ovales, 2–4 x 1–2 cm, à marge glandulaire, apex aigu. Hypanthium campanulé. Sépales elliptiques, environ 4 x 2 cm, vert ou blanc à l'extérieur, violet à l'intérieur, légèrement pubescent (minuscules trichomes blancs), portant un cornicule subapical de 2–3 mm de long. Pétales elliptiques, aigu à l'apex, vert ou blanc à l'extérieur, violet à l'intérieur, environ 3–3,5 x 0,5–1 cm. Couronne de filaments en plusieurs rangées ; 2 rangées extérieures de filaments épais de longueur différente ; la rangée la plus externe composée de filaments de 2–2,5 cm de long, la deuxième rangée de filaments de 3–3,5 cm long ; l'intérieur de l'hypanthium est recouvert de plusieurs rangées de petits tubercules de 0,5–0,7 mm de long, à l'apex filamenteux ; la rangée la plus interne composée de filaments courts recourbés, de 1–1,2 mm de long. Androgynophore de 2 cm de long, glabre. Etamines glabres à filets plats. Ovaire elliptique, environ 8 x 4 mm, densément couvert d'un indumentum qui diminue progressivement à la base de 3 styles apicaux de 6–7 mm de long (stigmates d'environ 2 mm de diamètre). Fruit oblong à elliptique, 3–6 x 2–4,5 cm ; fruits immatures verts avec des points blancs et avec six nervures longitudinales ; fruits mûrs orange jaunâtre avec de nombreux et minuscules points orange clair. Graines obcordées, presque plates, grossièrement réticulées, environ 6 x 4 mm, 1 mm d'épaisseur au milieu, marron foncé.



**Figure 37.** Photos et dessin de *P. phellos*. A, B, C : Feuille, fruits et tige collectés à Barcelos le long du Rio Cuyuni, Amazonas, Brésil (photo : J. E. Householder). D : Dessin de coupe transversale de fleur par Cathy Pasquale, issu de la publication de l'espèce (Feuillet 2004).

**Distribution et écologie.** Cette espèce est connue à des altitudes de 20 à 150 m au Venezuela (Amazonas), Brésil (Amazonas) et Pérou (Loreto). Cette liane pousse dans les forêts inondées (igapos dominés par *Mauritia flexuosa* L.) et sur les végétations de bords de fleuves ou dans des igarapés (petits cours d'eau calmes et peu profonds).



**Figure 38.** Distribution de *Passiflora phellos* selon les données d'herbiers.

**Phénologie.** La publication originale de l'espèce documente la floraison de mai à juillet et une fructification d'avril à juin, suggérant au moins deux pics de floraison. Le spécimen Redden 3424, collecté le 31 janvier 2005 en fleur appuie cette hypothèse.

**Notes.** Comme indiqué dans sa description par Feuillet (2004), cette espèce est proche de *P. laurifolia* et *P. capparidifolia* (syn. *P. laurifolia*). On retrouve les mêmes feuilles coriaces avec deux glandes à l'apex du pétiole. De plus la structure florale est similaire avec un périanthe pourpre, deux séries externes de filaments de longueur différentes et des séries internes atrophiées. L'auteur de l'espèce mentionne qu'elle se distingue de *P. capparidifolia* par sa couronne la plus externe mesurant la moitié ou moins de la longueur de la seconde couronne (vs. 3/5 de la seconde couronne). Notre étude sur la morphologie des espèces de la série *Laurifoliae*, nous montre que dans les cas où les deux séries externes sont de longueur différente, la longueur de la série la plus externe peut fluctuer grandement au sein d'une même espèce et ne peut donc être retenue comme caractère discriminant entre espèces. Ainsi, seule la présence d'un indumentum sur les jeunes tiges et d'une écorce liégeuse permet de séparer cette espèce de *P. laurifolia*.

**Spécimens examinés. BRESIL. Amazonas :** São Gabriel da Cachoeira, communauté de Tunuí Cachoeira, Rio Içana, juin 2005, Fernandes 5 (INPA). Barcelos, Rio Cuiuni, Igarapé Mamule, 15 mai 2012, Householder 1330 (INPA). Uanadona, près de l'embouchure du Rio Dimiti, 10 May 1948, Schultes 9900 (K). Itacoatiara, Rio Aneba, 27 Mai 2005, Zartman 7721 (INPA). Rio Cuieiras près de l'embouchure du Rio Brancinho, 28 Avril 1975, Prance 23396 (NY). **VENEZUELA. Amazonas :** Río Yatuá, 31 Janvier 2005, Redden 3424 (CAY). Tama Tama, sur la rive droite du Río Orinoco, 23 Juin 1959, Wurdack 43154 (US). **PEROU. Loreto :** Maynas, département Punchana, Río Momón, Tahuampa, 10 janvier 1994, McDaniel 32116 (US).

***Passiflora riparia*** Mart. ex Mast., *Mart. Fl. Bras.* 18, pt. 1: 599, 1872.

**Type.** BRESIL. Bord du Rio Madeira, Province du Rio Negro, Martius 3328 (lectotype, M! ; isotype, M!). San Gabriel da Cachoeira, avril 1852, *Spruce 2191* (néoépitypes, P!, K!, M!).

*Passiflora crenata* Feuillet & Cremers, Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series C: Biological and Medical Sciences 87(4): 378. 1984.

Type : GUYANE FRANCAISE. Route entre Roura et la montagne de Kaw, 24 jan. 1983, *Feuillet 573* (holotype, CAY! ; isotype, BR, P!, U, US).

*Passiflora emiliae* Sacco, Boletim do Museu Nacional de Rio de Janeiro. Botanica 32: 1–5. 1966.

Type : BRESIL. Mato Grosso, Rio Arinos, déc. 1914, *Kuhlmann 1066* (holotype, R!), *Kuhlmann 1064* (paratype, R!).

*Passiflora fernandezii* L. K. Escobar, Phytologia 66(1): 80–81. 1989.

Type : BOLIVIE. Pando : Nicolas Suárez: entre Porvenir et Cachuelita, le long de la piste, 19 janvier 1983, *F. Javier Fernández Casas 8341* (holotype, NY ; isotypes, MO, NY).

*Passiflora gustaviana* J. Ocampo & M. Molinari, Syst. Bot. 42(4) : 851. 2017.

Type : COLOMBIE. Cundinamarca : Supatá, sur la route vers Pacho, 2550 m, 17 Août 2010, *Gustavo Morales 3190* (holotype, JBB)

*Passiflora pergrandis* Holm-Niels. & Lawesson, Annals of the Missouri Botanical Garden 74(3): 501, f. 4. 1987.

Type : EQUATEUR. Zamora-Chinchipec: route de Zamora à Gualaquiza, 5 km au nord de Cumbaraza, 900 m, 20 avril 1974, Harling 13771 (holotype, GB! ; isotype, AAU!)

*Passiflora nigradenia* Rusby, Mem. N. Y. Bot. Gard. 7 : 311. 1927

Type : BOLIVIE. Beni, Rurrenabaque, 305 m d'altitude, Dec. 1921, *H. H. Rusby s.n.* (NY!)

*Passiflora popenovii* Killip, *J. Wash. Acad. Sci.* 12: 332. 1922.

Type : EQUATEUR. Tungurahua : cultivée à Baños, 6 Mars 1921, *Popenoe 1271* (US!)

Liane ligneuse. Tige droite à subangulaire, glabre à légèrement pubescente (sur les jeunes parties et les pseudoracèmes), et verte ; entrenœuds de 4-48 cm. Vrilles glabres, vertes. Stipules sétacées à linéaires, généralement aristées, jaune vert à brun pourpre, sans glande à glandulaire (1-2 nectaires), 9-18 × 0,2-1,5 mm (incluant une arête de 0-3 mm, à partir de la dernière glande), rapidement décidues. Pétiole 1,3-4 cm de long, vert à vert foncé, canaliculé sur sa partie supérieure, glabre (parfois pubescent au niveau des pseudoracèmes), portant deux glandes (le plus souvent absentes ou atrophiées chez les morphes cultivés d'altitude) ovales et sessiles (environ 1 mm de diamètre), dans le tiers médian (0,4-1,3 cm à partir de la base du pétiole). Feuilles simples, unilobées, elliptiques à oblongues, subcoriaces, 8,5-21 × 4-11 cm, glabres, vertes à vert foncé, face supérieure lustrée, subcordées à rondes à la base, obtuses à aiguës à l'apex, mucronée et acuminées ; marge entière (rarement glandulaire). Pédoncules droits, verts, pubescents, larges (2-3 mm de diamètre), 1,4-10 cm de long; pédicelle 6-10 mm de long. Bractées décidues (lors de la maturation du fruit), glabres à légèrement pubescentes sur les deux côtés, vertes, blanches plus ou moins veinées de rose, voire totalement roses ou pourpres, concaves, 2-6,2 × 1,2-4,3 cm, avec 0-7 glandes marginales sur leur moitié supérieure. Fleurs axillaires, pendantes 2,8-3,4 cm de long (de la base de la chambre nectarifère au sommet de l'ovaire), solitaires ou regroupées en pseudoracèmes (courtes branches aux feuilles atrophiées, pouvant rassembler jusqu'à 20 fleurs). Chambre nectarifère glabre à pubescente, blanche verdâtre à l'extérieur et blanche à l'intérieur, 15-20 mm de diamètre, 4-12 mm de hauteur. Hypanthium campanulé, glabre à pubescent, blanc verdâtre à vert à l'extérieur et blanc à l'intérieur, 12-20 mm de long et 18-24 mm de diamètre à la base des sépales. Sépales glabres à pubescents, oblongs, 4,2-6,4 × 1,5-2,8 cm, face supérieure blanche à rose foncé, face inférieure blanche à blanche verdâtre, légèrement concave dans sa partie supérieure avec un court crochet subapical (2-5 mm de long). Pétales glabres, oblongs, 3,8-5,4 × 1,2-1,8 cm, blancs. Couronne de filaments en 4-9 séries, rayées de blanc et de violet à violet foncé ; les deux séries les plus externes, légèrement incurvées, de longueur différente : la plus externe 0-18 mm, la seconde série 36-55 mm; les autres séries plus internes 1-4 mm, incurvées, filiformes, blanches avec l'extrémité violette, couvrant l'intérieur de l'hypanthium. Filets 8-11 mm de long, blanc verdâtre. Ovaire pubescent, blanc, 7-9 mm de long; trois styles, blancs, 9-12 mm de long, stigmates blancs. Androgynophore glabre, blanc verdâtre, 14-20 mm de long avec une base élargie d'environ 5 mm. Opercule membraneux, 3,6-5 mm de long,

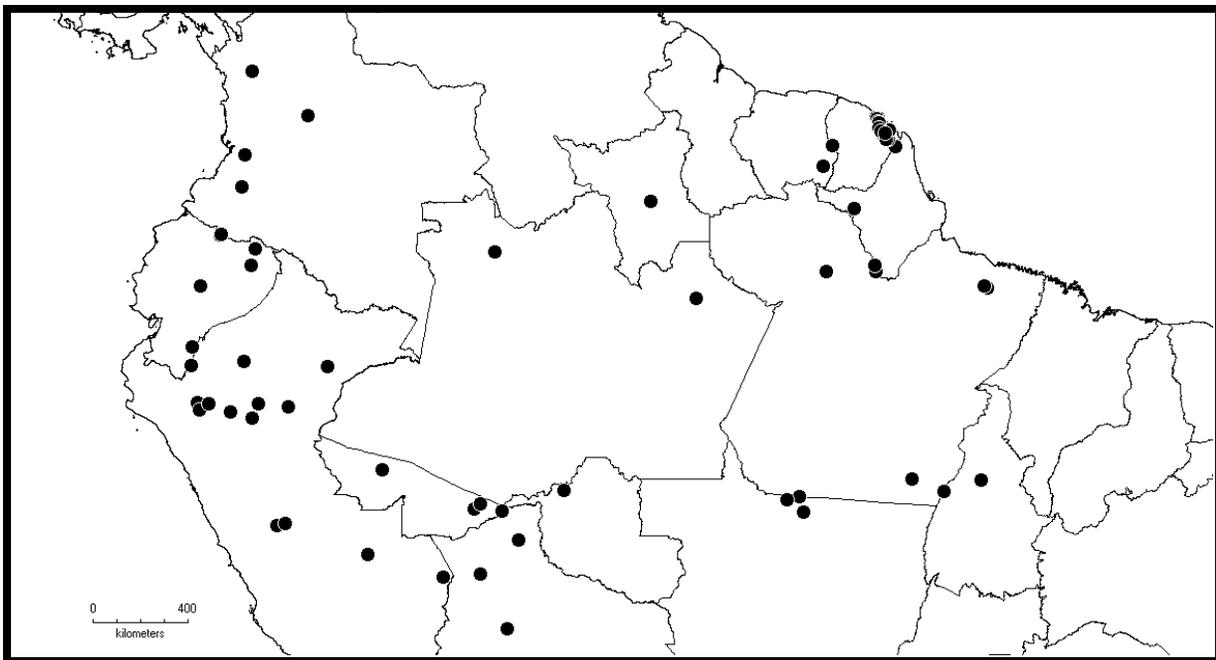
recurvé, brièvement fimbrié à la marge. Fruit obovoïde, rond en coupe transversale, pubescent, 3,6-10 cm de long, 2,5-8 cm de diamètre ; mésocarpe épais 0,5-1,3 cm ; fruits immatures verts avec de petits points blancs ; fruits matures jaune à orange clair, finement ponctués de blanc, avec une pulpe douce à acide, translucide. Graines obovoïdes, plates, rétuses à l'apex, 9-10 mm de long, 4-5 mm de large.



**Figure 39.** *Passiflora riparia* (Guyane française, sauf D). A : jeune tige feuillée avec sa coloration caractéristique (photo : Christian Feuillet). B : extrémité de la tige avec stipules (photo : Christian Feuillet). C : boutons floraux avec

bractées roses. D : fleur, Pará, Brésil (photo : Luis Otavio Adão Teixeira). E : coupe longitudinale de fleur à bractée blanche. F : fruit immature.

**Distribution et écologie.** L'espèce est présente en Guyane française, au Suriname, en Colombie, en Equateur, au Pérou, en Bolivie et au Brésil (Amapá, Pará, Amazonas, Roraima, Acre, Tocantins, Mato Grosso, Rondônia). Dans le bassin amazonien, l'espèce évolue à basse altitude principalement en bord de rivière ou en forêt marécageuse (plus de 60 % des spécimens observés en basse altitude). Sur les contrefort andins, l'espèce est cultivée, notamment en Colombie, en Equateur et en Bolivie avec de possibles plantes férales. Elle remonte les vallées de la Cordillère Orientale colombienne en forêt humide jusqu'à des altitudes d'environ 2000 m.



**Figure 40.** Distribution de *Passiflora riparia* selon les données d'herbiers et d'observations naturalistes.

**Phénologie.** L'espèce semble présenter un premier pic de floraison de décembre à février, et un deuxième entre juin et septembre, selon la latitude. En Guyane française, où sa floraison a pu être observée sur le terrain, la fleur est déjà refermée avant la fin de la matinée et les populations ne sont en fleurs que durant deux à trois semaines.

**Notes.** *Passiflora pergrandis*, *P. crenata*, *P. fernandezii* et *P. crenata* avaient déjà été mis en synonymie par Rome et Coppens d'Eeckenbrugge (2019). D'après les conclusions du chapitre 4 et nos observations

de terrain, nous ajoutons trois espèces supplémentaires comme synonymes de cette espèce : *P. gustaviana*, *P. popenovii* et *P. nigradenia*.

Décrite à partir d'une plante cultivée sur les pentes du Tungurahua près de Baños en Equateur, *P. popenovii* avait la particularité d'avoir un pétiole sans glandes (dans la description originale de 1922). Cependant, dans une description ultérieure, Killip (1938) mentionne que l'on peut observer des glandes atrophiées sur certains spécimens. De fait, dans un verger en Equateur, nous avons effectivement observé une variation inter- et intra-individuelle, avec des pétioles ayant deux glandes vers leur milieu ou des glandes avortées sur la même plante, montrant que ce critère n'est pas discriminant. *Passiflora popenovii* n'ayant jamais été reportée à l'état sauvage, l'absence quasi généralisée de glandes pétiolaires est très vraisemblablement liée à une sélection contre la présence de fourmis qui, en échange du nectar, défendent la plante contre l'herbivorie. Il s'agit donc d'un premier syndrome de domestication.

*Passiflora gustaviana* est la dernière espèce décrite dans la série *Laurifoliae*. Les auteurs (Ocampo et Molinari, 2017) l'ont observée dans le département de Cundinamarca, dans la Cordillère Orientale des Andes de Colombie. Ils l'ont séparée de *P. popenovii* à partir d'une analyse en composantes principales portant d'une part sur deux plantes de *P. gustaviana* issues des semences d'un même fruit et mises en culture au Jardin Botanique de Bogotá, et d'autre part quatre plantes de *P. popenovii* caractérisées dans deux vergers de Chachaguí (Nariño) et Timbío (Cauca), dans deux départements voisins du sud des Andes Colombiennes. L'étude multivariée a mis en évidence une plus grande proximité entre les deux paires de spécimens de *P. popenovii*, qu'entre celles-ci et les deux individus cultivés à Bogotá. Cependant, il paraît difficile d'interpréter si ces variations relatives sont d'ordre interspécifique ou simplement intraspécifique, entre une forme cultivée depuis longtemps et une forme sauvage étroitement apparentée (comme le suggèrent d'ailleurs Ocampo et Molinari).

Les caractérisations morphologiques et génétiques sur un échantillon plus diversifié, présentées au chapitre 4, indiquent que ces variations sont d'ordre intraspécifique. *Passiflora gustaviana* conserve ses bractées jusqu'à la maturité du fruit. Ces dernières sont non glandulaires, mais le faible nombre de plantes observées lors de la description de l'espèce ne permettent pas de préciser s'il s'agit d'un effet individuel ou populationnel. On remarque également qu'elle est plus faiblement pubescente avec des bractées, un hypanthium et des sépales glabres. Néanmoins, son fruit, et donc son ovaire, restent pubescents comme chez *P. riparia*.

Outre les observations d'Ocampo et Molinari (2017), plusieurs spécimens collectés en différents endroits des Andes de Colombie confirment l'existence de formes spontanées d'altitude, semblables aux formes cultivées plus au sud, à l'exception de la présence de glandes pétiolaires. Ainsi Escobar avait déterminé comme *P. aff. popenovii* Sánchez 1378 (Antioquia, Cordillère Occidentale) et Idrobo 1660 (Cundinamarca, Cordillère Orientale).

A l'autre extrême des Andes tropicales, *Passiflora nigradenia* semble constituer un exemple semblable de fruit de la passion cultivé ou spontané. Jusqu'à présent considérée comme endémique de Bolivie, elle fut décrite par le botaniste américain Henry Rusby en 1927, à partir d'une collecte à Rurrenabaque, à environ 300 m d'altitude sur le versant amazonien de la cordillère bolivienne. Cette espèce est particulièrement appréciée par les populations locales pour son fruit à pulpe sucrée et douce. Nommée en raison de ses glandes noires sur le pétiole, ce détail n'est pourtant pas rapporté par Vásquez (1998) et les différentes plantes que nous avons examinées ne présentaient pas ce caractère. La variabilité des bractées chez *P. riparia*, aussi bien en forme qu'en couleur, ne permet pas de distinguer *P. nigradenia* des autres. Enfin, il est intéressant de noter que, dans la description de *P. venusta*, Vásquez et Delanoy (2007) mentionnent *P. riparia* en Bolivie au milieu des populations de *P. nigradenia*.

**Ethnobotanique.** Les fruits sont consommés par les communautés locales en Amazonie et sont occasionnellement commercialisés dans les foires et les marchés de bord de route. Par exemple, des fruits de *P. riparia* étaient vendus dans les foires de São Gabriel da Cachoeira (haut Rio Negro), au cœur de l'Amazonie brésilienne, entre avril et juin 2015. Bien que l'on n'observe pas de sélection variétale en Amazonie, il existe des plantes très productives avec des fruits pesant plus de 70 g, une teneur en pulpe plus élevée et un mésocarpe plus fin (Montero et al., 2018).

Alors qu'en Amazonie, il n'est pas toujours clair qu'il s'agisse de cueillette de fruits sauvages ou de véritable culture, sa culture est documentée à des altitudes comprises entre 1200 et 2000 m le long de la Cordillère des Andes, en Colombie (Cauca, Nariño, Antioquia), en Equateur (Tungurahua, El Oro), au Pérou (Amazonas, à environ 2000 m d'altitude) et en Bolivie (Beni, La Paz)(Eljach Mosquera, 2009 ; Vásquez 1998). En Colombie, les fruits sont commercialisés de manière plus ou moins formelle mais régulière, vers Pâques, notamment à Cali où ils atteignent des prix très élevés (Coppens d'Eeckenbrugge, comm. pers.). Vásquez (1998) note que les fruits, appelés *pachío amarillo* ou *mburucuya*, sont très recherchés par les habitants de l'est de la Bolivie qui les cultivent dans les vergers près de leurs maisons ou les récoltent directement dans la nature. Il est courant de trouver ce fruit sur les marchés de Santa Cruz de la Sierra pendant les mois d'été (novembre à mars).

La forme sans glande pétiolaire, *P. popenovii*, semble résulter d'un début de domestication de *P. riparia* le long de la Cordillère en Colombie, en Equateur et au Pérou. Selon les spécimens péruviens Quipuscoa 4165 (collectés à San Martin), Rimarachín 196 (Amazonas), et Young 350 (Amazonas), cette espèce est appelée respectivement « Quijo », « Quijos » ou encore « Guijo ». En Colombie et en Equateur, et notamment selon la description du Type en Equateur, la plante se nomme « Granadilla de Quijos ». Le peuple des Quijos est natif de la vallée des Quijos (province équatorienne de Napo), voie de communication vers l'Amazonie.

**Spécimens examinés. BOLIVIE. Beni :** Province Gral. Ballivián et Yacuma, Station Biologique du Beni, 23 décembre 1993, Balderrama 23 (LPB). **La Paz:** Province Nor Yungas, Coroico, plante cultivée, 21 mai 2000, Beck 24824 (LPB). Prov. Iturrealde, Siete Cielos, Río Manupare, 4 juin 1987, Solomon 16923 (MO). **Santa Cruz :** Province Ichilo, ouest-sud-ouest de El Hondo, 14 février 1994, Nee 44966 (NY). **BRESIL. Acre :** Municipalité de Plácido de Castro, Rio Abunã, 10 janvier 1995, Figueiredo 506 (NY). **Amapá :** Parc National des Tumuc Humac, Rio Jari, 21 février 2013, Hopkins 2284 (INPA). Municipalité de Monção, bassin du Rio Turiaçú, Réserve indienne Ka'apor, 12 février 1985, Balée 794 (MO), Balée 810 (MO). **Amazonas :** Presidente Figueiredo, Nazaré, Rio Uatumã entre Rio Pitinga et Rio Uatumã, 18 Mars 1986, Ferreira 6808 (NY). Berge du Rio Madeira, Martius 3328 (M). San Gabriel da Cachoeira près de Rio Negro, avril 1852, Spruce 2191 (P). **Pará :** Ruropolis Presidente Medici, 9 février 1976, Bamps 5341 (K). Municipalité d'Almeirim, Mte. Dourado, route Mte Dourado-Munguba, 10 février 1986, Pires 784 (INPA), Mte. Dourado, 20 juin 1988, Pires 2227 (NY). Berges du Rio São Manoel, 14 Janvier 1952, Pires 3931. Belém, 29 décembre 1922, Ducke 17338 (US). Rio Xingú, île de Piracuí, 22 octobre 1986, Souza 449. **Goias :** environ 2 km S. de Guará, 19 mars 1968, Irwin 21451 (NY). **Mato Grosso :** Rio Arinos, décembre 1914, Kuhlmann 1066 (R), Kuhlmann 1064 (R). Novo Mundo, Réserve Forestière de Rio Cristalino, 11 février 2008, Zappi 1194, berge du Rio Cristalino, 29 novembre 1996, Dubs 2335 (K). Alta Floresta, propriété privée d'une réserve environnementale, 10 novembre 2006, Sasaki 1087 (K), 13 décembre 2006, Sasaki 1199 (INPA), 23 janvier 2007, Sasaki 1390 (INPA). **COLOMBIE. Antioquia :** municipalité de Frontino, haut bassin du Río Cuevas, 14 juillet 1987, Sánchez 1378 (MEDEL). **Cauca :** El Tambo, 15 janvier 1938, Sneidern 1444 (US). El Tambo, Gazabarita, 14 janvier 1965, Idrobo 5636 (COL). 5 Km à l'est d'El Tambo, 11 janvier 1979, Escobar 1017 (QCA). Popayán, La Capilla, 13 juillet 1939, Pérez Arbeláez 6025 (COL). Timbío, San Joaquín, ferme Los Naranjos, plante cultivée, 19 novembre 2004, Caetano 9 (CAUP). Timbío, zone urbaine, barrio Boyacá, 5 Mai 2002, Chicangana 22 (CAUP). Timbío, Vereda Santa Maria, Pinado s. n. (COL). **Cundinamarca :** versant occidental, collines de la Cuchilla de Cruz Grande, km 56, près de Fusagasugá, 28 mai 1954, Idrobo 1660 (COL). **Guainía :** confluence des Ríos Guaviare, Atabapo et

Inirida, 23 août 1975, García-Barriga 20929 (COL). **EQUATEUR. El Oro** : Sambotambo, plante cultivée, 24 janvier 1995, Eynden 218 (QCA), 9 février 1997, Eynden 927 (QCA). **Sucumbíos**: Réserve Faunistique Cuyabena, Río Cuyabeno à partir de la sortie de Laguna Grande et 5 km en amont, 2 avril 1989, Balslev 84715 (QCA). **Orellana** : Parc National Yasuní, sud de Río Napo, 31 Janvier 1998, Burnham 1628 (QCA), Río Tivacuno, 0,5 km en amont de la confluence avec le Río Tiputini, 24 mars 1998, Burnham 1690 (QCNE). Parc National Yasuní, 16 février 2002, Pérez 392 (QCA). **Tungurahua** : Baños, plante cultivée, 6 mars 1921, Popenoe 1291 (US). **Zamora-Chinchipe** : Route Zamora-Gualaquiza, environ 5 km au nord de Cumbaraza, 20 avril 1974, Harling 13771 (GB). Nangaritzza, Río Tzenganga, 6 Juin 2005, Quizhpe 1201 (MO). Colline à environ 2 km en aval du Camp Shaime le long du Río Nangaritzza, 15 février 1994, Werff 13084 (QCNE). **GUYANE FRANCAISE**. Route de Montsinery, 7 Mars 2017, Rome 567 (P). Route entre Cayenne et Cacao, 25 février 2017, Rome 559 (P). Route de Régina, 17 mai 2008, Rome 118 (LYJB), Rome 119 (LYJB), Rome 120 (LYJB), Rome 121 (LYJB), Rome 122 (LYJB). Route entre Régina et St Georges, 10 avril 2008, Rome 45 (LYJB), 19 mai 2008, Rome 129 (LYJB), Rome 136 (LYJB), Rome 138 (LYJB), Rome 142 (LYJB). Route de la montagne de Kaw, 24 novembre 2009, Rome 201 (LYJB), Rome 202 (LYJB), 29 janvier 2013, Rome 400 (LYJB). Route de Tonnegrande, 30 janvier 2013, Rome 405 (LYJB), Rome 406 (LYJB), Rome 407 (LYJB), Rome 408 (LYJB), Rome 409 (LYJB). Mont Kotika, 21 février 2005, de Granville 16896 (CAY). Municipalité de Saint-Georges, bassin de l'Oyapock, 15 août 1997, Berton 250 (CAY). Kamuyene Kamuyene, 12 Avril 2005, Bourdy 3128 (CAY). Route de la montagne de Kaw, 24 janvier 1983, Feuillet 573 (CAY), 1 janvier 1986, Feuillet 2975 (CAY), 25 août 2009, Feuillet 17078 (CAY). Chemin entre Roura et la crique Gabrielle, 21 avril 1979, Prevost 563 (CAY). Route de Régina, près de Camp Hervo, 14 mars 2009, Vanderplanck 1605 (CAY). **PEROU. Amazonas** : Province de Bongará, district Sipabamba, Shilla, 5 mai 1981, Young 350 (MO). Province de Luya, District Camporedondo, Tullanya, 27 novembre 1996, Vásquez 21862 (MO). Entre Uchpayaco et Rimachi, berges du Río Pastaza, 30 juillet 1979, Díaz 1283 (MO). Utcubamba, alentours de Caserío « Berlín » (Bagua Grande), 23 janvier 2004, Ibañez 111 (HUT), 12 Juillet 2005, Rimarachín 196 (HUT). **Huánuco** : Province Pachitea, région de Pucallpa, partie ouest des montagnes Sira et des basses terres adjacentes, 31 juillet 1988, Wallnöfer 12-31788 (MO). Le long du Río Pachitea, 12 juillet 1967, Schunke 2112 (US). **Junín** : Province Chanchamayo, El Bocaz, 20 novembre 1982, Vargas 64 (USM). **Loreto** : en forêt basse à Neshuya, 2 octobre 1965, Schunke 907 (US). Maynas, Iquitos, Juillet 1929, Williams 1440 (US), mars 1930, Williams 7996 (US). Yurimaguas, Bas Río Huallaga, mars 1930, Williams 7876 (US). Maynas, district d'Iquitos, Caserío, 25 février 1976, Revilla 241 (MO), Río Nanay près d'Astoria, 15 mars 1973, Rimachi 126 (USM). Tarapoto, novembre 1902, Ule 6547 (K). **Madre de Dios** : Parc National Manú, Río Manú, 1 octobre 1986, Foster 11539 (F), Foster 11558 (F). Province

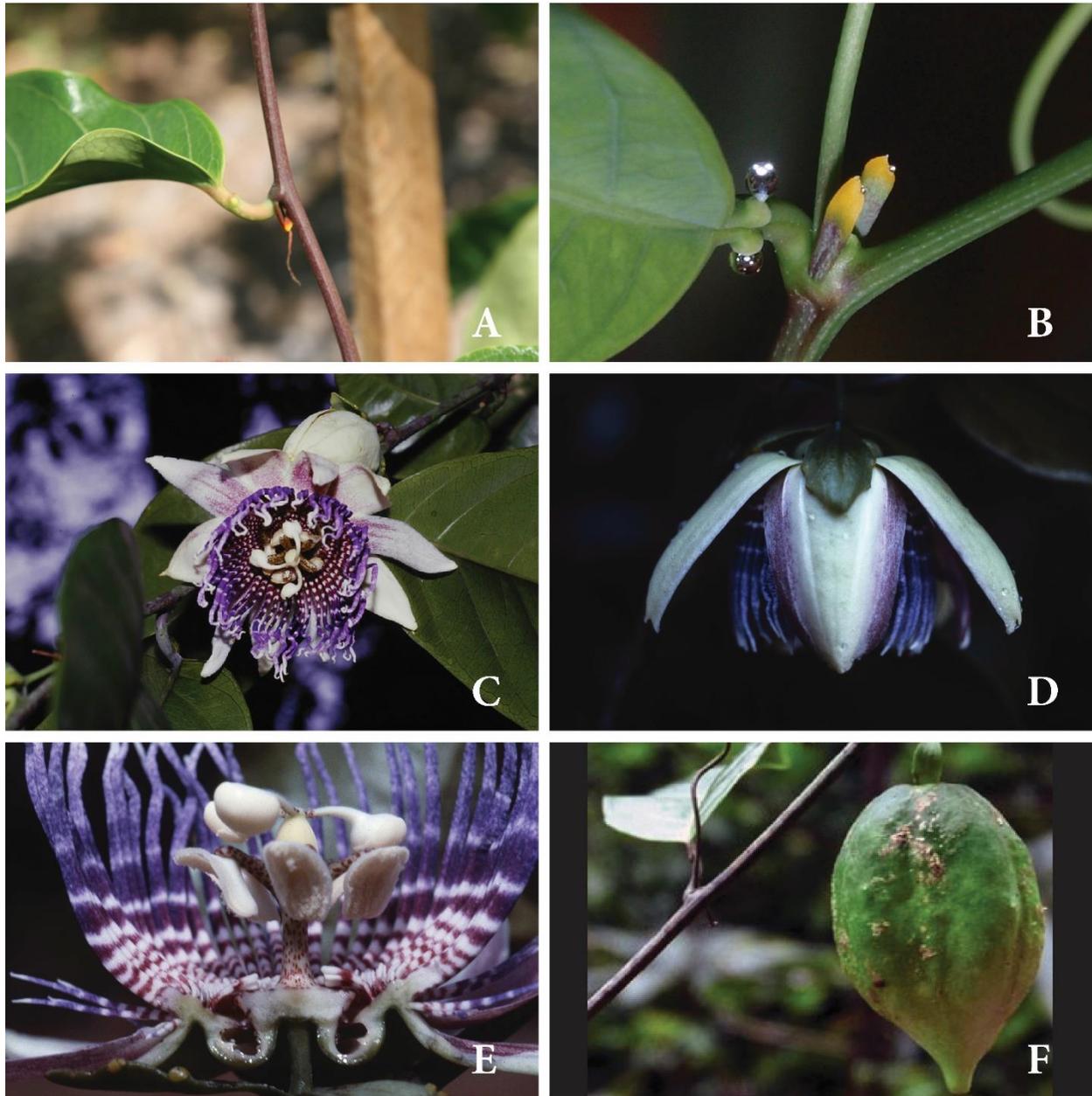
Tambopata, Las Piedras, Cusco Amazónico, 7 octobre 1991, Timaná 2457 (MO). **San Martín** : Mariscal Cáceres, embouchure du Río Tocache, 6 novembre 1969, Schunke 3579 (US). San Martín, Boca Toma del Shicayo, N de Tarapoto le long du Río Shilcayo, 27 mai 1986, Alcorn 10 (MO). Juan Jui, Alto Río Huallaga, octobre 1934, Klug 3897 (MO). Chazuta, Río Huallaga, mars 1935, Klug 4037 (K). Mariscal Cáceres, Cañón de Huaquisha, berge droite du Río Huallaga, 30 juin 1974, Schunke 7083 (MO). Moyobamba, district Soritor, constructions Pré-Inca, forêt Nueva Jerusalén, 8 Juin 2008, Quipuscoa 4165 (HUSA). **Pasco** : 5 Km au SE de Oxapampa, 9 Décembre 1982, Smith 2928 (MO). Oxapampa, Puerto Bermúdez, 14 juillet 1929, Killip 26683 (US). Oxapampa, environ 1 km à partir de la division de la route Villa Rica-Pto. Bermúdez et de la route Villa Rica-Palcazu, sur la partie en direction de Palcazu, 15 août 1984, Knapp 6633 (MO). **Ucayali** : Pucapanga, marge du Río Ucayali, 20 août 1965, Sagástegui 5739 (HUT). **SURINAME**. Sipaliwini, environs de l'aéroport, près du fleuve Ulemari, 1 mai 1998, Evans 2971 (MO).

***Passiflora rufostipulata*** Feuillet, *Candollea* 41: 173, f. 1. 1986.

**Type.** GUYANE FRANÇAISE, montagne de Kaw, à 500 m de Camp Caïman sur la piste de Degrad Lalanne, 5 déc. 1985, fl., *Feuillet 2929* (holotype : CAY!; isotype: B, F, G, MG, MO, NY, P, U, US; paratype, HUA!).

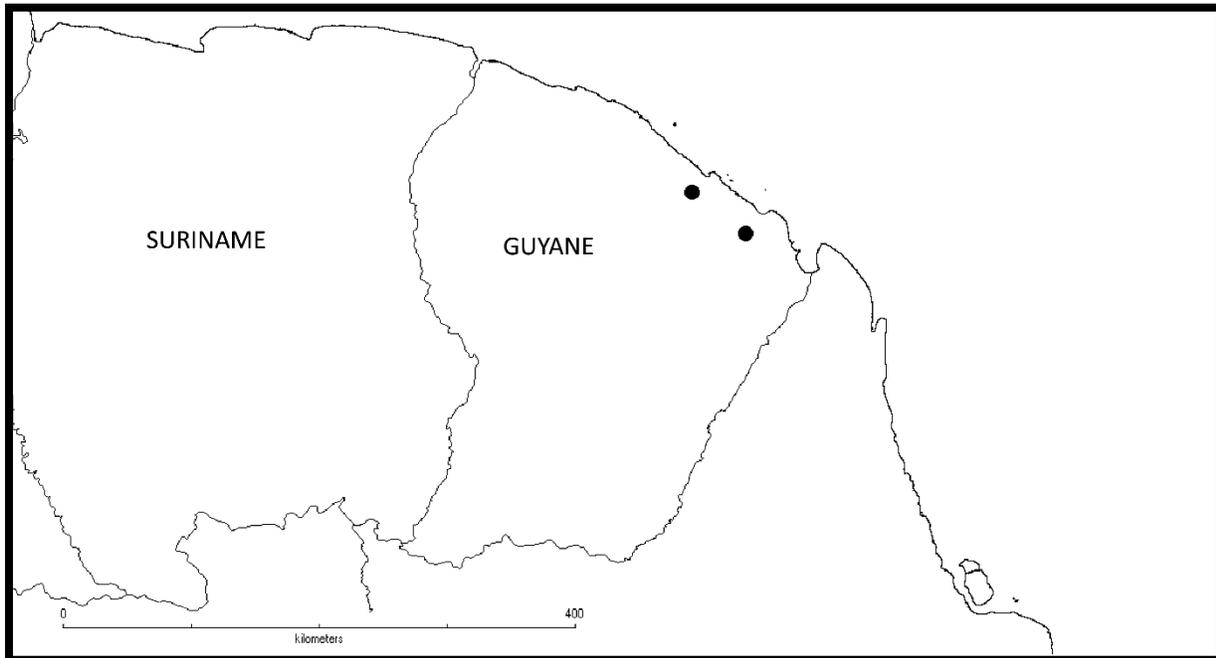
**Description.** Liane à vrille, glabre sauf les bractées et l'ovaire. Tige cylindrique. Vrille axillaire. Stipules spatulées, à extrémité jaune devenant rousse puis brun rouge. Feuilles à nervure médiane arquée ; pétiole épais, long de 20-25 mm, portant deux grosses glandes sessiles dans son tiers apical; limbe coriace, 15 x 10 cm, largement elliptique, brièvement aigu au sommet, arrondi à tronqué à la base, à marge entière. Fleur solitaire, très parfumée. Pédoncule vert, long de 20 mm, portant trois bractées vertes distribuées en étoile dans un plan perpendiculaire au pédoncule 6 à 7 mm sous la fleur, une petite de 15 x 6 mm et deux grandes de 25 x 10 mm, couvertes de poils courts plus denses dessous, marge à dents glanduleuses. Hypanthium ventru à la base, largement campanulé, 1 x 1.5 cm, vert clair. Sépales elliptiques, avec un ergot dorsal subterminal, 35-40 x 18 mm, extérieurement vert clair (et blancs sur les parties recouvertes dans le bouton), intérieurement blanc taché de rouge violacé. Pétales linéaires, presque aussi longs que les sépales et larges de 12 mm, extérieurement blancs, intérieurement blanc taché de rouge violacé. Couronne en 7 à 10 séries, les deux externes composées de filaments rouge violacé à bleu violacé, annelés de blanc, ceux de la série la plus externe grêles et longs de 15 mm, ceux de la deuxième série charnus et longs de 35 pour 2 mm de large, les 5 à 8 séries internes composées de filaments blancs de 2 à 6 mm. Opercule membraneux, pendant, récurvé à l'extrémité, rougeâtre, à

marge entière; limen annulaire, charnu, blanc verdâtre piqueté de rouge. Androgynophore de même couleur, 10 x 2 mm; étamines à filet de même couleur, aplati, de 10 mm, à anthère blanche, de 12 mm; gynophore blanchâtre, 2 mm; ovaire complètement recouvert de poils blanc jaunâtre, ovoïde, 8 x 6 mm, styles blancs, longs de 6 mm, stigmates blancs, de 6 mm de diamètre. Fruit obpyriforme à elliptique.



**Figure 41.** *Passiflora rufostipulata*, Guyane française, sauf B (Suriname). A : glandes en dessous de l'apex du pétiole. B : Stipules orangées (photo : Larry E. Gilbert). C : fleur (photo : Mauricio Vecchia). D : fleur et bractées, Guyane (photo : Christian Feuillet). E : coupe longitudinale de la fleur, (photo : Christian Feuillet). F : fruit, (photo : Mauricio Vecchia).

**Distribution et écologie.** L'espèce n'était connue que de trois stations en Guyane française, dont deux sur la montagne de Kaw et une sur la piste FRG à Montsinéry, mais de récentes photographies de Larry Gilbert en 2010, montrent que l'espèce est présente au Suriname ; la localité n'est pas précisée.



**Figure 42.** Observations de *P. rufostipulata* selon les données d'herbiers.

**Notes.** Cette espèce montre une structure florale interne proche de *P. cerasina*. Cependant, elle présente des stipules orangées, d'où son nom, et des glandes à l'apex du pétiole.

**Spécimens examinés. GUYANE FRANÇAISE.** Après Camp Patawa en direction du Degrad, 22 avril 2008, Rome 58 (LYBG). Montagne de Kaw, à 500 m de Camp Caïman, sur la piste du Degrad Lalanne, 5 décembre 1985, Feuillet 2929 (NY).

***Passiflora tinifolia*** Juss., *Ann. Mus. Natl. Hist. Nat.* 6 : 113, pl. 41, f. 2. 1805.

**Type.** Juss. *Ann. Mus. Natl. Hist. Nat.* 6 : 113, pl. 41, f. 2. 1805 (iconotype), *Vanderplanck 1434* (épitope, K!)

*Passiflora laurifolia* var. *tinifolia* (Juss.) Bois, *Pl. Alimentaires* 2 : 357. 1928.

*Passiflora oblongifolia* Pulle, *Enum. Vasc. Pl. Surinam* 321, t. 14, f. 2. 1906.

Type. SURINAME. Bord du fleuve Tapanahoni, près de Drie Tabbetje, Juillet 1904, *Versteeg 652* (holotype et isotype, U!)

*Passiflora gabrielleana* Vanderpl., *Curtis's Bot. Mag., New Ed.* 23(3) : 239, pl. 564. 2006.

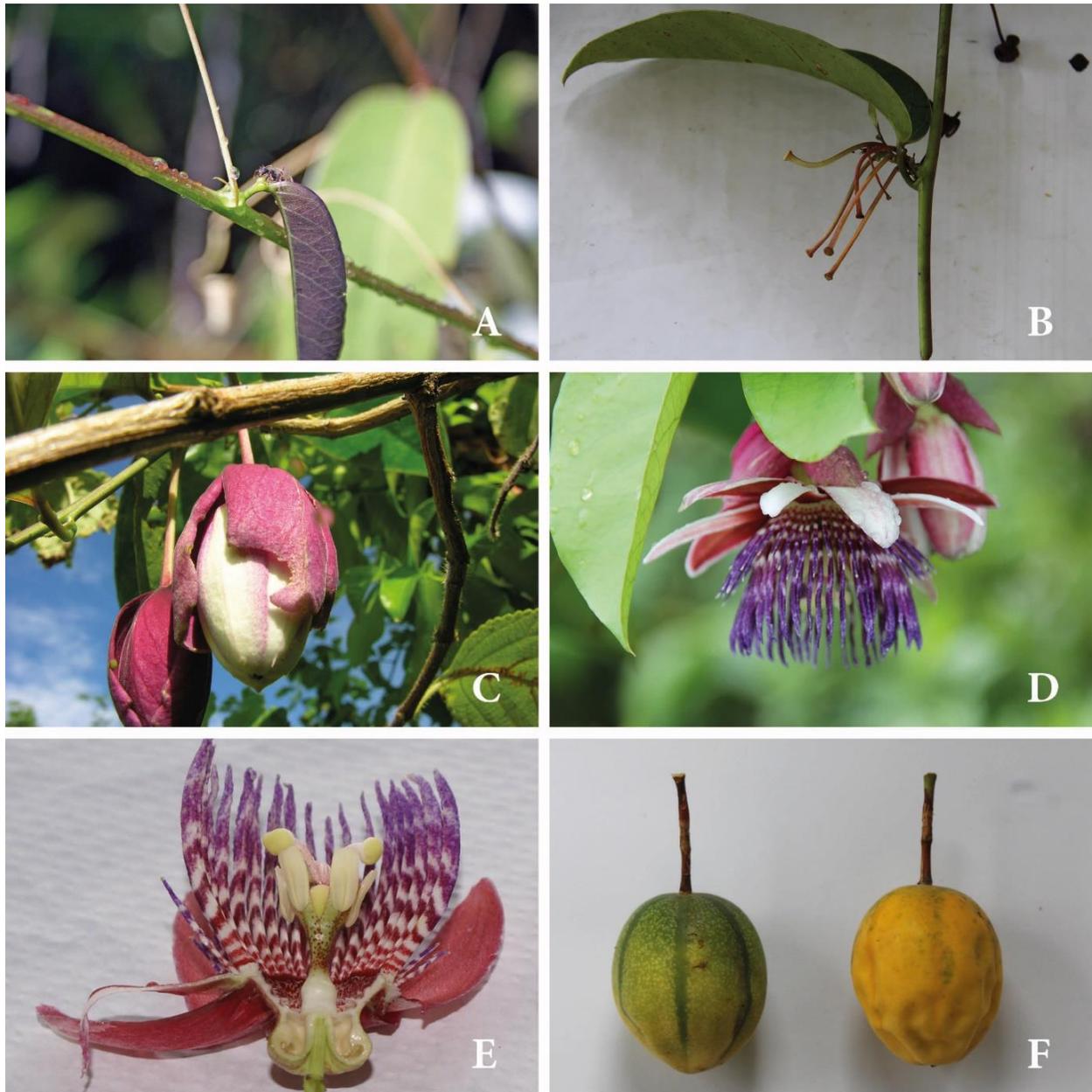
Type. GUYANE FRANÇAISE. Près de la rivière Tonnegrande, *Vanderplanck 1434* (holotype, K! ; isotypes, CAY!, MO!)

*Passiflora favardensis* Kuethe, *Passiflora* 1(1) : 20-25. 2011.

Type. GUYANE FRANÇAISE. Montagne Favard, le long de la route de Kaw, *Moerman s. n.*, 2003 (holotype, LU)

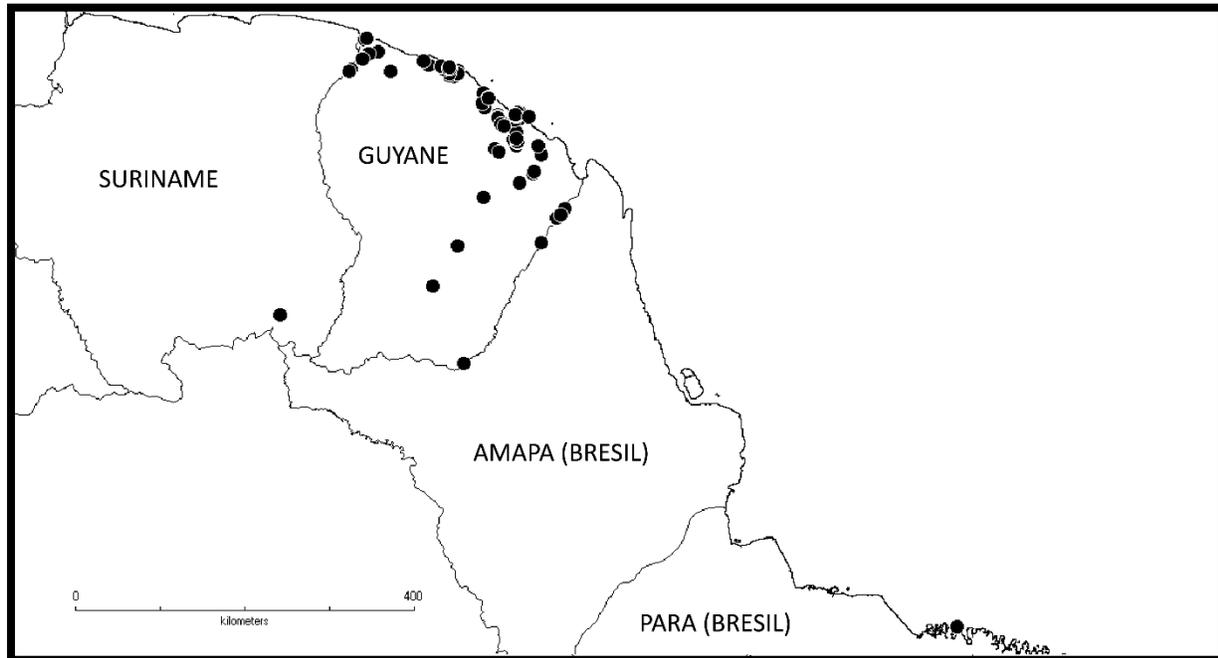
**Description.** Liane robuste. Tige ronde, glabre et verte. Vrilles glabres. Stipules linéaires, falciformes, vert à vert brun, entières à glandulaires (0-2 glandes), glabres, 4-12 × 0,5-2 mm, décidues. Pétiole de 7-23 mm de long, vert à vert foncé, légèrement canaliculé sur le dessus, glabre, avec deux glandes sessiles ovales situées à l'apex du pétiole (6-18 mm de sa base). Feuilles simples, 9,2-18,2 × 3,6-8,5 cm, coriaces, entièrement glabres, vert à vert foncé, surface adaxiale brillante, base cunée à subcordée, apex aigu, légèrement acuminées et mucronées ; marge entière à glandulaire (0-31 nectaires marginaux). Pédoncules de 1,5-6,3 cm de long, à section ronde, verts, glabres, robustes (diamètre 1-3 mm); pédicelle de 7-19 mm de long. Bractées décidues, pubescentes, pourpres, parcheminées, concaves, de 2,7-5 cm de long, de 1-3,4 cm de large, avec 2-10 glandes nectarifères sessiles, marginales, dans les deux tiers supérieurs. Fleurs axillaires, solitaires ou en pseudoracèmes, pendantes, de 13 à 40 mm de long (de la chambre nectarifère à l'apex de l'ovaire). Hypanthium pubescent, verdâtre plus ou moins anthocyané à l'extérieur et blanc à l'intérieur, 7-17 mm (chambre nectarifère incluse), avec un diamètre de 10-22 mm à la base des sépales. Chambre nectarifère pubescente, verdâtre, parfois anthocyanée à l'extérieur et blanche à l'intérieur, de 3-9 mm de long, avec un diamètre de 11-18 mm. Sépales pubescents, oblongs, de 3,5-7 cm de long, de 1,3-2,2 cm de large, blanc fortement ponctué de rouge, légèrement concave avec un cornicule subapical (0,5-7 mm de long). Pétales glabres, oblongs, de 3,2-5,3 cm de long et 1-2 cm de large, blanc à blanc rosé. Couronne composée de 3-7 séries de filaments, annelés de blanc et de rouge à violet foncé (pourpre sur la moitié distale et rayé de rouge à violet sur leur moitié proximale); deux séries principales, de longueur différente, la plus externe 9-29 mm de long, la seconde 31-49 mm de long ; les autres séries d'environ 1-2 mm de long. Ovaire pubescent, blanc jaunâtre, 5,8-12,1 mm de long; styles blancs ponctués de pourpre, 9-14 mm de long, stigmates jaune clair. Étamines de 7-10 mm de long. Androgynophore glabre, blanc plus ou moins ponctué de pourpre, 14-21 mm de long avec une base légèrement élargie. Opercule membraneux, de 2-4 mm de long, plus ou moins dressé, brièvement frangé. Fruit ovoïde, pubescent, de 3,5-4,8 cm de long, de 3,1-4,2 cm de diamètre, à section transversale ronde, épicarpe de 0,5-0,7 cm d'épaisseur; fruits immatures verts avec des points blancs et avec six

nervures longitudinales (trois d'entre elles remarquables) ; fruits mûrs orange jaunâtre avec de nombreux et minuscules points orange clair. Pulpe translucide et douce. Graines obcordées, noires.



**Figure 43.** *Passiflora tinifolia*, Guyane française (photos : Maxime Rome). A : jeune feuille avec glandes à l'apex du pétiole et stipules linéaires. B : feuille mature avec pédoncules rassemblés en pseudoracème. C : bouton floral avec bractées. D : fleur. E : coupe longitudinale de fleur. F : fruits immature et mature.

**Distribution et écologie.** L'espèce, clairement ripicole, se retrouve le long des rivières, fossés humides et zones inondées en Guyane française (fréquente), Suriname et au Brésil (Amapá, Pará). Quelques spécimens ont également été trouvés sur sable blanc près du village d'Awala Yalimapo, en bord de mer.



**Figure 44.** Distribution de *Passiflora tinifolia* selon les données d'herbiers.

**Phénologie.** L'espèce fleurit principalement de décembre à mars, avec une fructification de février à mai. Des floraisons sporadiques ont été également observées au mois de juillet.

**Notes.** Initialement placée comme synonyme de *P. laurifolia*, *P. tinifolia* s'en distingue par ses bractées parcheminées pourpre foncé. Elle est décrite en 1805 par Antoine Laurent de Jussieu (botaniste lyonnais) en Guyane française. Dans sa description en français, il mentionne que l'espèce croît à Cayenne où elle est commune, ce que nous avons pu vérifier lors de nos différentes expéditions en Guyane. Elle est appelée « maritambour » et vendue sur les marchés pour son fruit comestible de la taille d'un abricot. La description n'indique aucune couleur et est accompagnée d'un dessin botanique présentant la plante dans sa globalité. D'après Killip (1938), aucun herbier de *P. tinifolia* n'est présent dans l'herbier de Jussieu conservé au Museum d'Histoire Naturelle de Paris. Nous regroupons sous cette espèce *P. oblongifolia*, *P. laurifolia* var. *tinifolia*, anciennement synonymes de *P. laurifolia*, et *P. gabrielleana* et *P. favardensis*, décrites a posteriori.

D'après Vanderplanck (2006), *P. gabrielleana* possède des bractées, un ovaire et un hypanthium glabres, seuls caractéristiques divergentes de *P. tinifolia*. L'analyse de spécimens frais sur l'île de Cayenne, près de la crique Gabrielle où elle a été découverte, ainsi que de l'holotype, montre en réalité un ovaire et des bractées pubescentes, tandis que l'hypanthium est glabre à pubescent.

En 1906, August Adriaan Pulle décrit *Passiflora oblongifolia* du Suriname. Le type, collecté par le botaniste hollandais Gerard Martinus Versteeg, provient de Drietabbetje, un village situé le long de la rivière Tapanahoni, affluent du Maroni, fleuve-frontière entre le Suriname et la Guyane française. Cette description donne des mesures précises des différents organes de la plante, comparables à celles de *P. tinifolia*, sans en détailler les couleurs. Cependant, le type montre des bractées parcheminées et brunâtres laissant penser que ces organes frais présentaient une coloration rougeâtre. L'absence de caractère divergent couplé au fait que plusieurs échantillons de *P. tinifolia* ont été retrouvés plus en aval le long du fleuve Maroni, expliquent sa mise en synonymie.

*Passiflora favardensis* est également placée sous *P. tinifolia*. Sa description originale présente la plante avec des feuilles arrondies à l'apex, comme seul critère la distinguant de la précédente. L'observation de plusieurs populations du *Locus Classicus* de cette espèce et aux alentours montre que ce critère est variable et ne peut être considéré.

Le spécimen d'herbier Vanderplanck 1434 est proposé comme épitype, compte tenu du manque d'informations (couleurs, pubescences) disponible sur l'iconographie accompagnant la description originale.

**Ethnobotanique.** Localement appelé *marietambour* en créole (*tapulumale* en Wayãpi, et *mahiktamu* en Palikur), l'espèce est collectée par les Amérindiens au mois de février et vendue sur les marchés, par lots d'une dizaine de fruits, à 1 euro. La plante est également utilisée comme plante médicinale par les Palikur. La décoction des racines et des jeunes feuilles, consommée froide (ou tiède) et salée pendant trois jours est un vermifuge énergique. La même décoction prise en bain est antipaludique (Grenand et al., 2004).

**Spécimens examinés.** **BRESIL.** Amapá. Rio Oiapoque, bord de fleuve entre Clevelandia et la Cascade Grande Roche, 28 juillet 1960, Irwin 47194 (MO). Oiapoque, sur les bords du fleuve Oiapoque, février 2013, Rome 414 (LYJB). **GUYANE FRANÇAISE.** Basse Mana, à Saut Sabat, 16 juillet 1981, de Granville 7172 (P). Basse rivière Iracoubo, entre le Dégrad Bellevue et le carbet de gendarmerie, 27 décembre 2010, Lachenaud (CAY). Cayenne, Carrefour Leblond, novembre 2008, Rome 240, Rome 241, Rome 242

(LYJB), janvier 2013, Rome 401, Rome 402 (LYJB). Cayenne, chemin de Montabo, Avril 2007, Rome 108, Rome 109, Rome 110, Rome 111, Rome 113 (LYJB). Charvein, 29 décembre 1913, Benoist 474 (P). Chemin des Emerillons, à proximité de Saut Verdun, 23 juillet 1973, de Granville 1895 (P). Cours inférieur, entre le Canal de Kaw et la Crique « Deux Sœurs », 22 février 2002, de Granville 14731 (CAY). Crique Bagot, Montagne Kwata, 18 juin 2005, Rignon 11 (CAY). Crique Mira, Mars 1967, Oldeman 975 (P). Dégrad Saramaka, Maripa, 24 janvier 2003, Rignon 7 (CAY). Entre Crique Plomb et Saut Tigre sur le Sinnamary, 15 juillet 1984, Prevost 1556 (CAY). Entre le village Payuyu et Saint Georges, 28 décembre 1791, Grenand 1791 (CAY). Fleuve Comté, Pont Route de l'Est, 27 février 1984, Sabatier 819 (P). Fleuve Maroni, Crique Saipan près de l'île Portal, 10 mars 2006, Andel 5008 (K). Fleuve Sinnamary, avant Petit Saut, 28 février 1985, Prevost 1785 (P). Fleuve Oyapock, Ilets Yacarescin, 10 décembre 1966, Oldeman 1722 (U). Haute Approuague, à la Crique Calebasse, 10 août 1968, Oldeman 1789 (P). Ile du Salut, juin 1854, Sagot s.n. (P). Jardin de Châton, Cayenne, 19 janvier 1979, Jacquemin 22690 (P). Jardin du Centre IRD à Cayenne, 15 janvier 2002, Bourdy 2874 (CAY), 19 juin 1997, Prévost 3318 (CAY), 14 février 1999, Prévost 3637 (CAY), 7 mars 1999, Prévost 3644 (CAY), 18 février 2001, Prévost 4120 (CAY). Ile de Cayenne, Larivot, 13 février 2004, Rignon 10 (CAY). Karouany, année 1857, Sagot 281 (P). Kourou, Route de Guatemala, 16 janvier 2003, Rignon 2 (CAY), novembre 2008, Rome 229, Rome 230 (LYJB). Les Nouragues, Station Aratai, 2 mars 1999, Ulitzka 11 (CAY). Maroni, année 1877, Mélinon 419 (P). Montagne de Kaw, Camp Patawa, avril 2007, Rome 9 (LYJB), Placer Trésor, 14 mars 2009, Vanderplanck 1600 (CAY). Montsinéry, 20 janvier 2003, Rignon 6 (CAY). Piste de Saint Elie, confluence du Sinnamary et du Counamana, 9 janvier 1995, Prévost 3089 (P). Plage des Hattes, 26 mars 1992, Cremers 12905 (CAY). Plage de Zéphir, 16 février 1986, Feuillet 2990 (CAY). Pont des Cascades, janvier 2013, Rome 404 (LYJB). Régina, le long de la route de l'Auberge de l'Approuague, novembre 2008, Rome 208, Rome 209, Rome 210, Rome 212, Rome 213 (LYJB). Régina, avril 2007, Rome 123 (LYJB), février 2013, Rome 416, Rome 417, Rome 418, Rome 419 (LYJB). Réserve Naturelle des marais de Kaw-Roura, entre le village et l'embouchure, 27 janvier 2006, Delnatte 597 (CAY). Rivière la Comté, 27 janvier 2003, Rignon 8 (CAY). Rivière Orapu, 23 janvier 2003, Pérez 894 (CAY). RN 2 entre Cayenne et Régina, 20 janvier 2003, Rignon 5 (CAY). RN 2 entre PK 40 et 60, 3 juillet 1984, Feuillet 1984 (CAY). Route d'Awala Yalimapo (les Hattes), novembre 2008, Rome 232, Rome 233 (LYJB). Route de l'Anse, Sinnamary, bord de la Crique Philippon, Puig 12020 (CAY). Route de Régina, pont sur le fleuve Comté, novembre 2008, Rome 204, Rome 205, Rome 2006 (LYJB). Route de St Elie, novembre 2008, Rome 231 (LYJB). Salines de Montjoly, 1 février 2006, Hequet 3028 (CAY). Saut Nacibo, 25 mars 1994, Bordenave 891 (CAY). St Georges de l'Oyapock, Saut Maripa, février 2013, Rome 413 (LYJB). Saint Georges de l'Oyapock, îlots sur le fleuve Oyapock, près

de Saut Maripa, février 2013, Rome 414 (LYJB). St Georges de l'Oyapock, Saut Maripa, février 2013, Rome 413 (LYJB). Trois Sauts, village Zidock, 6 mars 1976, Grenand 1203 (CAY). Saut Mapaou, Basse Approuague, 21 janvier 1970, Oldeman 2812 (P). Savane derrière Sinnamary, Avril 1901, Lemée s.n. (P). **SURINAME.** Hassman s.n. (U). En 1843, Hostmann 541 (K), Hostmann 543 (K). Bords du fleuve Cottica, près de Moengo, aux pieds du sommet de bauxite, 22 janvier 1956, Jonker 492 (U). Crique Mapane, février 1961, Lindeman 8675 (U). Environs du fleuve Ulemari, environ 150 Km en amont à partir de sa confluence avec la fleuve Litani, 18 avril 1998, Evans 2888 (MO). Forêt de Zandery, 31 mai 1916, Samuels 468 (K). Jardin Expérimental Dirkshoop dans le district Saramacca, 15 février 1968, Groenendijk 143 (WAG). Maroni, Kappler 1991 (U). Près de Paramaribo, octobre 1901, Brent 357 (U).

***Passiflora venusta*** R. Vásquez & M. Delanoy, *Novon* 17(1) : 120. 2007.

**Type.** BOLIVIE. La Paz : Nor Yungas, route pour Mururata, 21 janvier 1984, R. Vásquez, C. Luer, J. Luer & N. Williams 1967 (holotype, LPB ; isotypes, GENT, MO).

**Description.** Tige ronde à striée. Stipules 4-6 x 0,5 mm, linéaires subulées, rapidement décidues. Vrille vertes, glabres. Pétiole 7-15 mm, canaliculé sur sa partie supérieure, avec une paire de glandes de 1 mm de diamètre, rondes, sessiles, fixées au-dessus du milieu du pétiole (5-10 mm à partir de la base). Feuilles 8-14,3 x 3-6 cm, oblongues lancéolées, coriaces, lustrées, vert foncé sur le dessus, glabres, vert pâle en dessous ; apex généralement rapidement acuminé et mucroné (rarement arrondi) ; base arrondie ou subtronquée ; marge entière à serrulée glandulaire. Pédoncules droits, 3-5 cm de long. Bractées concaves, vertes, ovales lancéolées, légèrement pubescentes sur la face interne, glabres sur la face externe, 3-5 x 1,5-2,5 cm ; apex aigu ; base arrondie ; marge avec 4 à 6 glandes. Pédicelle d'environ 6 mm de long. Fleurs solitaires, pendantes, environ 12 cm de diamètre. Hypanthium campanulé, contracté, environ 2 cm de large à la base et 3 cm de large au sommet, glabre. Sépales blancs à l'extérieur, rouge pourpre à l'intérieur avec une marge blanche, 3-5 x 1.5-2.5 cm, glabres, oblongs lancéolés, subcoriaces, en forme de coque de bateau avec un cornicule subapical d'environ 3 mm, apex aigu. Pétales blanc à l'extérieur avec des veines et des veinules rouges (entièrement rouge sur le tiers basal), rouge pourpre à l'intérieur, 4-5 x 1-2 cm, linéaires, lancéolés, membraneux ; apex obtus. Couronnes de filaments en trois séries, les deux séries externes de longueurs différentes, rayées de blanc et pourpre foncé ; la plus externe d'environ 2 cm de long et 2 mm de large, la seconde d'environ 4,5 cm de long. La troisième série de filaments, plus interne, 1-2 mm de long, pourpre foncé. Opercule membraneux, fortement incurvé,

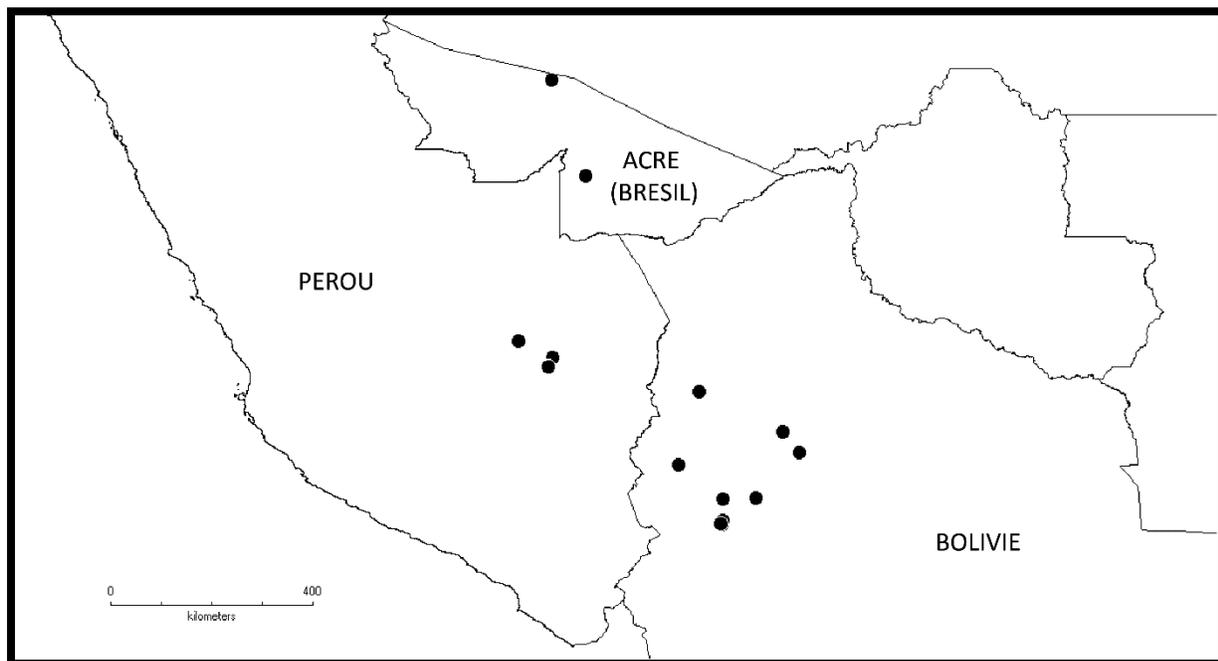
rouge. Androgynophore, 3,5 cm de long, blanc. Filets des anthères de 1,5 cm de long, unis à la base, blancs ; anthères blanches. Ovaire d'environ 5 x 3,5 mm, brièvement stipité, ellipsoïdal, pubérent, partiellement entouré par la fusion des filets. Styles érigés, pubescents à la base, blanchâtres. Stigmates globuleux, blanchâtres. Fruit 3,9-5,9 x 3,2-4,3 cm, subglobuleux, pubescent, orange jaunâtre maculé de blanc (fruit vert parcouru de 6 stries blanchâtres longitudinales) ; endocarpe 0,2-0,5 cm, blanc, spongieux ; pulpe comestible, douce et sucrée. Graines obcordées, 6-8 x 3-5 mm.



**Figure 45.** *Passiflora venusta*. A : Feuillage (photo : Ronald Boender), en culture. B : boutons floraux avec bractées, Bolivie (photo : Marleen Delanoy). C : fleur, Bolivie (photo : Josef Alexander Wirth). D : Coupe longitudinale de

fleur, Jardin Botanique de Lyon (photo : David Scherberich). E : fruit immature, Collection Nationale de Passiflores, Italie (photo : Mauricio Vecchia). F : fruit mature (photo : Ronald Boender), en culture.

**Distribution et écologie.** La publication originale de l'espèce (Delanoy et *al.*, 2007) présente *P. venusta* comme endémique du nord de la Bolivie, dans les forêts humides des Yungas entre 575 et 1 620 m d'altitude. Les récentes données collectées nous montrent que l'espèce est également distribuée plus au nord jusque dans la région de San Martín au Pérou et également plus à l'est dans l'état brésilien de l'Acre. Ainsi, on la retrouve préférentiellement dans les forêts humides du collinéen au montagnard mais également dans des zones plus basses amazoniennes et forestières, autour de 100 m d'altitude.



**Figure 46.** Distribution de *Passiflora venusta* selon les données d'herbiers et d'observations naturalistes.

**Phénologie.** L'espèce a principalement été observée en fleur entre novembre et février et en fruit entre décembre et avril. Quelques individus montrent des fructifications en août et en octobre ainsi que des floraisons en septembre.

**Notes.** L'espèce présente des glandes dans la moitié supérieure du pétiole. Le fruit, par sa coloration, rappelle ceux de *P. laurifolia* et *P. tinifolia*. Cependant, cette espèce présente des étamines dont les filets sont soudés sur près de la moitié de leur longueur, englobant ainsi l'ovaire. Les styles sont pubescents, caractéristique que l'on retrouve chez *P. cerasina*, *P. killipiana*, *P. rufostipulata* et *P. pachyantha*. Son

hypanthium est largement campanulé, avec une seule couronne de filaments d'à peine 1 mm de long, souvent colorée en rouge.

**Spécimens examinés. PEROU. Cusco** : province Quispicanchis, Quincemil, sommets forestiers 292 km à partir de Cusco, 24 juillet 1991 Nuñez 13780 (MO), 10 août 1991, Nuñez 14133 (MO). Quispicanchis, sur les bords du Río Cadena, près du Village de Cadena, environ 20 km à l'ouest de Quincemil, sur la route pour Cusco, 30 avril 1984, Knapp 6414 (K). Quispicanchis, le long du Río Sausipata près du village de Cadena, 30 avril 1984, Knapp 6410 (USM). **BOLIVIE. Beni** : Provinces Ballivián et Yacuna, Station Biologique du Beni, communauté Estancia Porvenir, 22 septembre 1994, Caity 155 (MO), 5 décembre 1994, Balderrama 187 (MO). Ballivián, route pour Trinidad, 14 novembre 1985, Solomon 14708 (MO). Province Gral. Ballivián, Santa Rosa, 40 km au nord via Riberalta, 22 octobre 1991, Beck 20721 (MO). **La Paz** : province d'Abel Iturralde, communauté Ixiamas, 11 septembre 1997, Roca 492 (MO). Province Muñecas, avant Tolapampa, route Charazani-Camata, 19 août 2008, Fuentes 13298 (LPB). Province Sud Yungas, Remolino, 18 novembre 2003, Delanoy 70 (GENT), 19 novembre 2003, Delanoy 71 (GENT). Province Larecaja, 7,9 km au nord-ouest de Alcoche, 29 janvier 1988, Solomon 17727 (MO). Province Nor Yungas, autour de Challa, 23 novembre 2003, Delanoy 166 (GENT), 28 novembre 2003, Delanoy 167 (GENT). Province Nor Yungas, 20.9 km au nord de Yolósí sur la route de Caranavi, 30 octobre 1984, Solomon 12605 (MO). Province Nor Yungas, route de Coroico à Santa Bárbara, 26 novembre 2003, Delanoy 151 (GENT), Delanoy 157 (LPB), Delanoy 160 (GENT), Delanoy 161 (GENT), Delanoy 164 (GENT). Province Nor Yungas, route pour Mururata, 21 janvier 1984, Vásquez 1967 (MO). Province Nor Yungas, 4,6 km en dessous de Yolosa, 12 novembre 1982, Solomon 8786 (MO).

## Chapitre 6.

### Biogéographie et écologie de *Passiflora* série *Laurifoliae* dans les Néotropiques

Les Néotropiques sont caractérisés par des écosystèmes forestiers riches en espèces, et plus ou moins perturbés par l'homme, d'une latitude allant du sud du Mexique jusqu'au sud du Brésil. Ces écosystèmes sont distribués dans différents contextes bioclimatiques et biogéographiques, et la distribution des arbres à travers ces contextes a été largement documentée ces quarante dernières années (Gentry, 1982 ; Ter Steege et *al.*, 2003 ; Losos et Leigh, 2004 ; Tovo et *al.*, 2017). En revanche, les facteurs qui régissent la distribution des espèces lianescentes ont été dans l'ensemble moins étudiés, en lien avec des données plus réduites et restreintes à certaines zones géographiques (Verbeeck et Kearsley, 2009). Considérées comme des marqueurs importants des perturbations du milieu, les lianes peuvent pourtant représenter jusqu'à 55 % de l'ensemble des espèces ligneuses en Guyane Française, occuper jusqu'à 85 % des arbres au Costa Rica et constituer jusqu'à 40 % de la canopée foliaire au Panama (Caballé, 2008).

Dans une étude sur les Néotropiques, Van der Heijden et Phillips (2009) proposent que la longueur de la saison sèche est un déterminant majeur de la richesse spécifique en lianes. Ces dernières ont de larges vaisseaux, des tiges étroites et non isolées, et sont donc sujets aux embolies causées par la sécheresse (Ewers et *al.*, 1990). Seules les espèces de lianes adaptées pour faire face à ces conditions peuvent être capable de survivre dans les zones à forte saison sèche (Currie et *al.*, 2004). De plus, une saison sèche plus longue raccourcit la saison de croissance, ce qui affecte la survie et les taux d'établissement, qui à leur tour peuvent réduire le nombre des types fonctionnels coexistant potentiels dont les espèces de lianes (Van der Heijden et Phillips, 2009).

Van der Heijden et Phillips (2009) indiquent également que la richesse en espèces de lianes augmente avec la fertilité du sol, bien que cette relation disparaisse lorsque les variables climatiques sont incluses comme prédicteurs. Pour les auteurs, il s'agit probablement d'un artefact de la forte corrélation de la fertilité du sol avec les précipitations. Mais cela peut également suggérer que le sol est un déterminant plus direct que le climat pour l'écologie des lianes. D'ailleurs, Gentry (1981) proposait que la diversité de quatre espèces péruviennes du genre *Passiflora*, appartenant au complexe *Distephana* (*P. coccinea* Aublet, *P. vitifolia* HBK, *P. quadriglandulosa* Rodschied et *P. involucrata* (Mast.) Gentry), traduisait une adaptation à quatre types de sols : *P. quadriglandulosa* est inféodée aux forêts saisonnièrement inondées, *P. involucrata* aux sols de sable blanc non inondés, *P. coccinea* aux sols latéritiques non inondés, et *P. vitifolia* principalement aux sols alluviaux non inondés.

Le genre *Passiflora*, composé de 593 espèces (Vanderplank et King, 2020), est un des représentants majeurs des lianes sous les Néotropiques. Distribuées d'une latitude allant du sud des Etats-Unis au sud du Brésil, l'essentiel des espèces est néotropical, avec quelques taxons en Asie du Sud-Est et Océanie. Le genre *Passiflora* a divergé des autres *Passifloraceae* néotropicales autour de 42,9 millions d'années BP (Sader et al., 2019), et sa diversification serait ainsi fortement liée aux événements géologiques et climatiques post-Eocène (Muschner et al., 2012). La classification actuelle (Feuillet et MacDougal, 2003 ; Krosnick et al., 2009) distingue cinq sous-genres : *Astrophea* (DC.) Masters (arbres et arbustes, plus rarement des lianes), *Decaloba* (DC.) Rchb. (lianes, herbacées ou ligneuses, à petites fleurs et baies, ces dernières généralement noires), *Deidamioides* (Harms) Killip (groupe morphologiquement mal défini de petites lianes herbacées, à pédoncules à deux fleurs), *Passiflora* (plantes grimpantes herbacées ou ligneuses, avec de grandes fleurs et fruits) et *Tetrapathea* (DC.) PS Green (plantes dioïques d'Asie du Sud-Est).

Avec 265 espèces américaines, le sous-genre *Passiflora* est le plus grand et le mieux connu. Ces espèces présentent des interactions avec de nombreux animaux, tant au niveau de la pollinisation (colibris, insectes, chauves-souris), de la prédation (herbivorie notamment par les papillons du genre *Heliconius*), et de la protection par les fourmis (Gilbert, 1971 ; Castro et al., 2018 ; Spencer, 2013 ; Lindberg et Olesen, 2001). De plus, le sous-genre comprend près de 60 espèces comestibles et cultivées par l'Homme (Martin, 1970), dont certaines ont une importance économique en Amérique du Sud (Yockteng et al., 2011). Ce sous-genre est remarquable par l'existence de séries assez uniformes, identifiables par des schémas morphologiques clairs, et rassemblées en supersections.

La série *Laurifoliae* est un petit groupe de 15 espèces (cf. chapitre 5), principalement distribuées en Amazonie, mais également dans le Chocó et les contreforts andins, entre zéro et environ 2000 m d'altitude. Certaines espèces présentent des distributions très larges telles que *P. riparia* et *P. acuminata* (bassin amazonien et le long des Andes tropicales), *P. nitida* Kunth (bassin amazonien et Amérique centrale), *P. ambigua* Hemsl. (du sud du Mexique au Pérou) et *P. laurifolia* L. (bassin amazonien et Caraïbes). A l'inverse, plusieurs espèces sont connues de moins de 10 spécimens d'herbier, comme *P. phellos* Feuillet (Amazonas, Brésil et Pérou), *P. rufostipulata* Feuillet (Montagne de Kaw et alentours, Guyane française), *P. pachyantha* Killip (sud de la Guyane) et *P. killipiana* Cuatrec. (Amazonas, Colombie), ou même uniquement du type, comme *P. chaparensis* R. Vásquez (Chapare, Bolivie) et *P. fissurosa* M.A.D. Souza (Réserve forestière de Ducke, Manaus, Brésil).

Ainsi, la série *Laurifoliae* occupe une grande partie des Néotropiques, dans des régions biogéographiques et écologiques variées. La présence de taxons en sympatrie implique une forme d'isolation reproductive pouvant être liée à des variations écologiques fines telles que des variations de niches édaphiques, et/ou une différenciation dans les périodes de reproduction.

Dans cette étude, nous travaillons sur *P. acuminata*, *P. ambigua*, *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. riparia*, *P. tinifolia* et *P. venusta* de la série *Laurifoliae*, pour lesquelles suffisamment d'occurrences disponibles permettent une analyse statistique robuste des variations de phénologie et de niche environnementale. Cet échantillon comprend à la fois des espèces à large distribution et d'autres plus restreintes. Nous examinons dans quelle mesure la diversité et les distributions de ces espèces dépendent (i) de facteurs écologiques actuels (climat, sol et phénologique) et (ii) biogéographiques (diversification et diffusion entre zones biogéographiques). Une importante compilation de données issues de huit campagnes de terrain, d'herbiers et du site *Inaturalist*, nous ont permis de collecter 661 spécimens géoréférencés pour les sept espèces étudiées. Pour tester (i), nous avons évalué quelles variables environnementales semblent influencer la distribution de chacune des espèces. Afin d'appréhender le lien entre sympatrie et différenciation écologique, nous évaluons et analysons dans quelle mesure le recouvrement entre aires géographiques des espèces est associé au chevauchement de leurs niches écologiques. Nous évaluons la période de floraison des espèces et leur synchronisation par rapport à la saison des pluies, pouvant compléter l'analyse des niches environnementales et expliquer le maintien d'espèces sympatriques par séparation temporelle de la reproduction. Pour éprouver l'influence de la biogéographie sur la répartition des espèces (ii), nous testons si la fréquence de chacune des espèces varie en fonction des régions biogéographiques (Morrone 2014).

Nos premiers résultats montrent que les niches des espèces se chevauchent tandis que la séparation reproductive géographique et phénologique ne permet pas d'expliquer le maintien global de cette diversité. Le lien entre vicariance géographique de certaines espèces et l'histoire évolutive de la série n'a pu être confirmé mais une hypothèse est proposée à partir des distributions actuelles des espèces.

## 6.1- Matériel et méthodes

### 6.1.1- Données d'occurrences

Nous avons recueilli des données d'occurrence de sept espèces de *Passiflora* série *Laurifoliae* ayant une localisation du lieu de collecte précise (environ 90 m) et une identification certaine. Pour cela, nous nous sommes basés sur quatre types de données : les échantillons collectés sur le terrain, les herbiers conservés dans les institutions botaniques, et les données de terrain de botanistes sud-américains avec lesquels nous sommes en lien ou par l'intermédiaire du site *iNaturalist*, soit un total de 661 données géoréférencées.

Les échantillons collectés sur le terrain sont issus de 8 campagnes de terrain comprenant 4 expéditions en Guyane française (2007, 2008 et 2013, 2017), une en Martinique et Guadeloupe (2009), une au Costa Rica (2014), une en Equateur (2014) et une au Panama (2015).

Les spécimens conservés en herbier ont été ré-identifiés et localisés au mieux en comparant les coordonnées GPS (quand elles étaient disponibles) et les informations des collecteurs à l'aide de *Google Earth*. Ceux pour lesquels la localisation n'était pas assez précise ou l'identification impossible, compte tenu des informations associées aux spécimens, n'ont pas été inclus dans le jeu de données. Ce travail de compilation a été réalisé à partir des spécimens d'herbiers issus des institutions suivantes (acronymes selon Thiers 2017) : AAU, B, BM, CAUP, CAY, CEN, COAH, COL, CR, CUVC, F, FAUC, FHO, FTG, GB, GENT, HOXA, HUA, HUT, INPA, JAUM, K, L, LINN, LPB, LYJB, MEDEL, MEXU, MG, MO, MSB, NY, P, PMA, PORT, QCA, QCNE, R, SPF, U, US, USJ, USM, UPCB, VEN, W. Les données extraites du site *www.inaturalist.org* et/ou issues de botanistes locaux ont été vérifiées sur photographie. Enfin, parmi les spécimens géoréférencés retenus, 542 étaient en floraison. Les dates de floraison mises en évidence à partir des dates de récolte/photographie des individus fleuris, ont été compilées pour une analyse de la phénologie florale.

**Tableau 8.** Nombre d'échantillons par espèce utilisés dans les différents types d'analyses présentés ci-après. Légende : acu : *P. acuminata*, amb : *P. ambigua*, lau : *P. laurifolia*, nit : *P. nitida*, rip : *P. riparia*, tin : *P. tinifolia*, ven : *P. venusta*.

type d'analyse	Espèces						
	acu	amb	lau	nit	rip	tin	ven
niche écologique	60	106	75	191	75	91	25
biogéographie	65	106	91	197	78	95	26
phénologie	62	106	91	197	78	95	26

### 6.1.2 - Variables environnementales

Nous avons étudié la niche écologique des espèces en fonction de données climatiques, édaphiques et topographiques. Nous avons sélectionné des variables dont la valeur absolue du coefficient de corrélation ( $r$ ) entre elles est inférieure à 0.7 (test de corrélation de Spearman, Annexe).

Les variables climatiques (couvrant la période 1979-2013), d'une résolution de 30 arc secondes (environ 1 km) ont été extraites du portail *the Climatologies at High resolution for the Earth's Land Surface Areas (CHELSA)* (Karger et al. 2017, <http://chelsa-climate.org/>). Nous avons retenu pour l'analyse : la variation moyenne journalière des températures (bio 2, en °C\*10), la saisonnalité de température (bio 4, en °C\*100), la température moyenne du trimestre le plus chaud (bio 10, en °C\*10), la moyenne annuelle des précipitations (bio 12, en mm), et les précipitations du mois le plus sec (bio 14, en mm).

Les variables édaphiques, modélisées à partir d'un ensemble de données de terrain et d'inférences à partir de variables environnementales (cf. Annexe), sont d'une résolution spatiale de 250 m. Elles sont extraites du système de cartographie numérique globale des sols *Soilgrids* (<https://soilgrids.org/>). Les variables extraites correspondent aux fractions de sable, argile, limon et de fractions grossières, le pH en solution KCl et en solution aqueuse, la capacité d'échange cationique, la teneur en carbone organique du sol, la réserve utile en eau du sol, capacité disponible en eau du sol jusqu'au point de flétrissement et la granulométrie du sol. Chaque variable est déclinée sur six couches de profondeur de sol : 0-5 cm, 5-15 cm, 15-30 cm, 30-60, 60-100 cm et 100-200 cm. Les différentes variables de sol étant très fortement corrélées ( $|r| > 0.7$ ), seule la première couche de surface est choisie, comme suggéré dans Hageer et al. (2017). Les variables édaphiques retenues sont : la fraction de sable (en %, notée SNDPPT), la capacité d'échange cationique du sol (cmol/kg, noté CECSOL), la teneur en carbone organique du sol (en g/kg, notée ORCDRC), le pH en solution en solution aqueuse (noté PHIHOX), la réserve utile en eau du sol (en %, notée AWCh), et la fraction de fragments grossiers (en % volumétrique, notée CRFVOL).

Nous considérons également une variable topographique associée à l'accumulation et l'humidité du sol, l'indice d'humidité topographique (TWI), calculé en fonction de l'aire contributive en amont de l'échantillon,  $\alpha$ , et la pente,  $\beta$  :  $TWI = \ln(\alpha / \tan\beta)$  (Beven et Kirkby, 1979). Ces deux variables sont extraites à partir de la base de données *Hydrologic Derivatives for Modeling and Applications (HDMA, Verdin, 2017)*, avec une résolution spatiale de 3 arc secondes (environ 90 m). En outre, l'examen des étiquettes d'herbiers, avec vérification de la localisation sur Google Earth, a permis d'estimer la proximité de chaque occurrence à une zone hydromorphe (bord de fleuve, zones inondées, fossés humides, marais). Cette information est codée comme une variable binaire de présence ou absence d'eau.

### 6.1.3 - Zones biogéographiques

La définition de zones biogéographiques est basée sur les aires de répartition des plantes et animaux terrestres et vise à rendre compte de contextes biogéographiques distincts (Morrone, 2014a). Nous avons utilisé la cartographie des écorégions néotropicales proposée par Morrone (2014a) et numérisée par Loewenberg-Neto et *al.* (2014). À l'aide du logiciel Qgis 3.16, nous avons projeté les spécimens géoréférencés sur la carte des écorégions (cf. Annexe), afin d'extraire les informations biogéographiques de chaque spécimen. Chaque occurrence de passiflore est associée à l'un des dominions biogéographiques suivants, Boreal Brazilian (n=305), Chacoan (16), Mesoamerican (19), Pacific (157), South-eastern Amazonian (13) et South Brazilian (99) et aux sous-régions suivantes, Antillean subregion (38) et South American Transition zone (11).

### 6.1.4 - Méthodes et analyses

#### *Distributions géographiques*

Nous calculons l'enveloppe convexe géographique de chacune des espèces à partir des données géoréférencées de chaque spécimen, et le pourcentage de chevauchement de ces différentes enveloppes par paire d'espèces. L'enveloppe convexe d'un ensemble de points est l'ensemble convexe le plus petit englobant ces points. La quantification du recouvrement représente le pourcentage de l'aire occupée par l'enveloppe convexe d'une espèce A dans celle d'une espèce B.

### *Influence de la biogéographie*

Une analyse des correspondances est réalisée pour observer comment les espèces se répartissent en fonction des aires biogéographiques (dominions). Elle est complétée par un test de Khi-Deux pour évaluer les différences d'aires biogéographiques entre espèces deux à deux.

### *Niche environnementale*

Nous calculons la niche environnementale des espèces par la méthode bayésienne de Swanson et *al.* (2015), évaluant les moyennes *a posteriori* de la niche des espèces et son incertitude pour chaque variable environnementale quantitative. La niche moyenne est alors définie comme une fonction de densité conjointe des indicateurs de niche multidimensionnels, à un alpha de probabilité défini par l'utilisateur (ici, 95%). Nous évaluons la différenciation de niche par paire d'espèces en fonction du recouvrement des distributions *a posteriori* des moyennes de niche entre espèces. On évalue également si on observe une différence entre espèces dans la proportion d'individus proches de l'eau, à l'aide du test du khi-deux.

Enfin, on définit à l'aide de la méthode de Swanson et *al.* (2015) la taille de niche de chacune des espèces comme l'hypervolume de la niche, ainsi que la probabilité de chevauchement de niche d'une espèce A dans une espèce B comme la probabilité qu'un individu appartenant à une espèce A soit trouvé dans la niche d'une espèce B.

### *Phénologie florale*

Un premier test d'ANOVA circulaire est pratiqué sur les distributions de floraison de chacune des espèces. Il permet d'évaluer si les fréquences d'observation des échantillons par mois diffèrent entre espèces, tout en prenant en compte le caractère circulaire des données calendaires.

La phénologie des espèces est ensuite analysée par rapport à sa synchronisation à la saison des pluies. Nous calculons une moyenne des précipitations pondérée en positif par le décalage sur les 5 mois précédant le mois de floraison, et en négatif par le décalage sur les 5 mois suivant le mois de floraison. Cette moyenne pondérée est positive si davantage de précipitations ont lieu dans les 5 mois avant la floraison, et négatif s'il y a davantage de pluies dans les 5 mois après la floraison. L'indice est d'autant plus fort en valeur absolue qu'il y a un déphasage net et important entre pic de précipitations et floraison. L'indice vaut 0 s'il y a symétrie des précipitations dans les 5 mois précédant et 5 mois suivant la floraison. L'indice est pondéré par les précipitations sur l'ensemble des mois, et ne doit pas être interprété comme un nombre de mois de décalage par rapport à un pic de précipitations. Il est calculé pour chaque observation, ce qui permet de représenter sa distribution sur l'ensemble des occurrences

d'une espèce. Un test de comparaison (test de Wilcoxon) de ces distributions par rapport à 0 est réalisé par paire d'espèces, ce qui permet d'évaluer si deux espèces présentent un calage similaire par rapport au timing des précipitations.

L'ensemble des analyses statistiques sont réalisées avec le logiciel R 4.0.3.

## 6.2 - Résultats

### 6.2.1 - Répartition des espèces et recouvrement géographique entre espèces

Avec une enveloppe convexe de 9040414 km<sup>2</sup>, *Passiflora nitida* présente l'aire de répartition la plus grande des espèces étudiées, du sud du Mexique jusqu'en Bolivie, en passant par l'ensemble du bassin amazonien et le nord du Cerrado brésilien. *P. laurifolia* est la deuxième espèce avec la plus grande aire géographique (6891789 km<sup>2</sup>). Elle occupe une aire allant des Caraïbes au Cerrado brésilien sans trop s'étendre à l'ouest (absente en Equateur, Pérou et Bolivie et ouest du Brésil). *Passiflora riparia* est distribuée principalement dans le bassin amazonien et les contrefort andins. Elle pousse également dans le nord du Cerrado brésilien avec une aire de 6187106 km<sup>2</sup>. Avec une superficie de 2785229 km<sup>2</sup>, l'aire de *P. ambigua* s'étend du sud du Mexique au nord du Pérou.

**Tableau 9.** Tailles des enveloppes convexes de chaque espèce, réalisées à partir de leurs points d'occurrences. L'aire est donnée en km<sup>2</sup>.

Espèce	aire du polygone (km2)
<i>P. nitida</i>	9040414
<i>P. laurifolia</i>	6891789
<i>P. riparia</i>	6187106
<i>P. ambigua</i>	2785229
<i>P. acuminata</i>	506835
<i>P. venusta</i>	205002,3
<i>P. tinifolia</i>	189326,1

Les trois plus petites aires géographiques correspondent à celles de *Passiflora acuminata* (bassins amazonien et de l'Orénoque et piémont andins), *P. venusta* (sud du Pérou et nord de la Bolivie) et *P. tinifolia* (Sud du plateau des Guyanes) par ordre décroissant. Pour donner un ordre de grandeur, l'aire de *P. nitida* est 48 fois plus étendue que celle de *P. tinifolia*.

**Tableau 10.** Pourcentage de recouvrement entre les différentes enveloppes convexes des différentes espèces. Les chiffres indiqués correspondent au pourcentage de l'aire occupée par l'enveloppe convexe de l'espèce A dans celle de l'espèce B. Dans la construction des enveloppes, les zones maritimes et fluviales ne sont pas exclues. Les cases en gris correspondent aux espèces allopatriques. Légende : acu : *P. acuminata*, amb : *P. ambigua*, lau : *P. laurifolia*, nit : *P. nitida*, rip : *P. riparia*, tin : *P. tinifolia* et ven : *P. venusta*.

		B						
A dans B	acu	amb	lau	nit	rip	tin	ven	
acu	100	26	43	56	75	19	35	
amb	14	100	0	16	14	0	0	
lau	59	0	100	54	55	100	0	
nit	99	51	70	100	98	96	72	
rip	91	31	50	67	100	74	62	
tin	1	0	3	2	2	100	0	
ven	1	0	0	2	2	0	100	

Le tableau 10 présente les pourcentages de recouvrement entre enveloppes convexes de chacune des espèces. *Passiflora laurifolia*, *P. tinifolia* et *P. venusta* sont allopatriques avec *P. ambigua*. On observe également une absence de recouvrement entre la distribution de *P. venusta* et *P. laurifolia*, ainsi que *P. venusta* et *P. tinifolia*. A l'inverse certaines espèces se chevauchent fortement, telles que *P. nitida* qui recouvre 99 % de l'aire de *P. acuminata*, 98 % de celle de *P. riparia* et 96 % de celle de *P. tinifolia*, tandis que l'aire de *P. laurifolia* englobe complètement celle de *P. tinifolia*, mais d'après nos observations, en Guyane notamment, *P. laurifolia* est absente là où *P. tinifolia* est présente.

### 6.2.2 - L'influence de la biogéographie

Le tableau 11 présente les différentes répartitions des individus de chacune des espèces entre régions biogéographiques.

*Passiflora venusta* et *P. tinifolia* sont restreintes à deux régions biogéographiques distinctes (respectivement le South Brazilian Dominion et le Boreal Brazilian Dominion), tandis que les autres espèces sont réparties sur plusieurs régions biogéographiques. On peut noter que ces cinq dernières espèces présentent toutes des individus dans le Boreal Brazilian Dominion et le South Brazilian Dominion.

**Tableau 11.** Nombre d'individus par régions biogéographique pour chacune des espèces. Légende : acu : *P. acuminata*, amb : *P. ambigua*, lau : *P. laurifolia*, nit : *P. nitida*, rip : *P. riparia*, tin : *P. tinifolia*, ven : *P. venusta*. Zones biogéographiques : AS : Antillean Subregion, BBD : Boreal Brazilian Dominion, CD : Chacoan Dominion, MD : Mesoamerican Dominion, PD : Pacific Dominion, SEAD : South-Eastern Amazonian Dominion, SATZ : South American Transition Zone, SBD : South Brazilian Dominion.

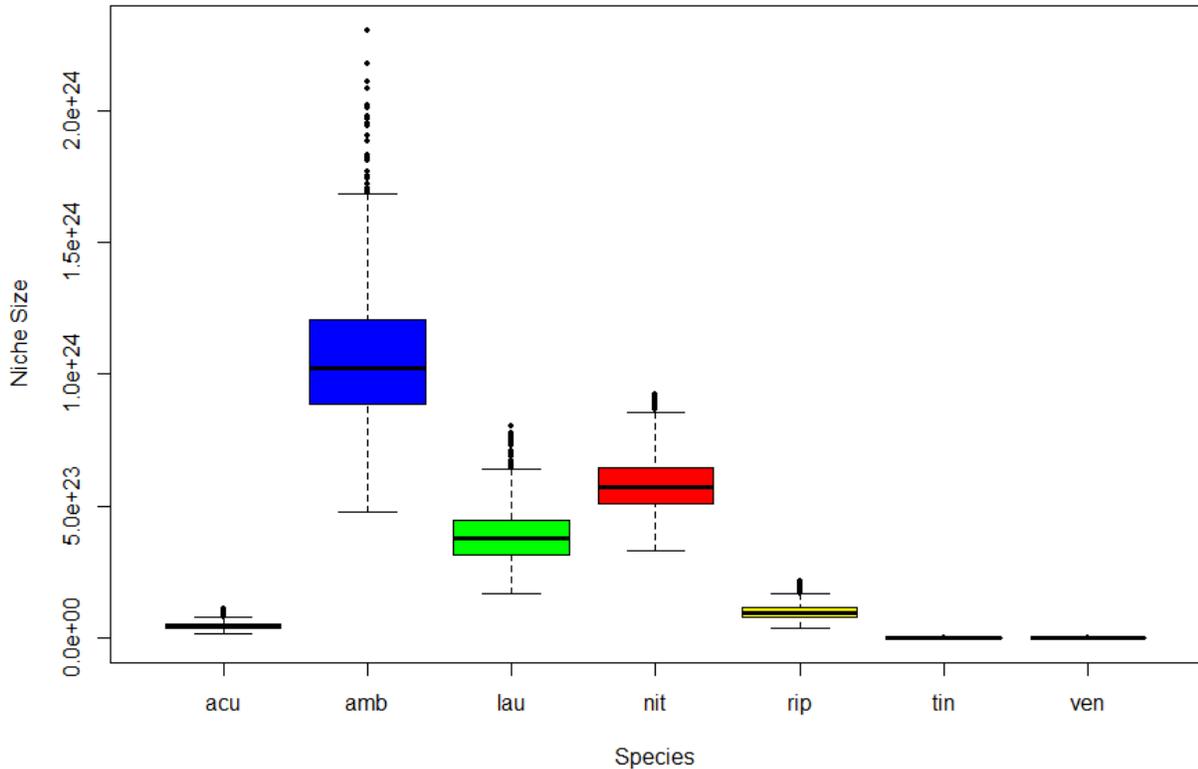
	AS	BBD	CD	MD	PD	SEAD	SATZ	SBD
acu	0	33	0	0	16	3	3	10
amb	0	8	0	19	74	0	4	1
lau	38	41	6	0	4	1	0	1
nit	0	87	9	0	57	6	0	38
rip	0	41	1	0	6	3	4	23
tin	0	95	0	0	0	0	0	0
ven	0	0	0	0	0	0	0	26

*Passiflora acuminata* est principalement distribuée dans le Boreal Brazilian Dominion, le Pacific Dominion et le South Brazilian Dominion. *P. ambigua*, quant à elle, présente des individus surtout dans le Mesoamerica Dominion et le Pacific Dominion, tandis que ceux de *P. laurifolia* se trouvent essentiellement dans l'Antillean Subregion et le Boreal Brazilian Dominion. *P. nitida* est bien représentée dans trois régions biogéographiques : le Boreal Brazilian Dominion, le Pacific Dominion et le South Brazilian Dominion. Enfin, *P. riparia* est majoritairement distribuée dans le Boreal Brazilian Dominion et le South Brazilian Dominion. D'une manière générale, les bassins de l'Orénoque et de l'Amazone, et le Chocó biogéographique, couvrant trois régions biogéographiques (Boreal Brazilian Dominion, South Brazilian Dominion, Pacific Dominion) totalisent 85 % des individus de l'ensemble des espèces.

### 6.2.3 - Analyse des niches et de leur chevauchement

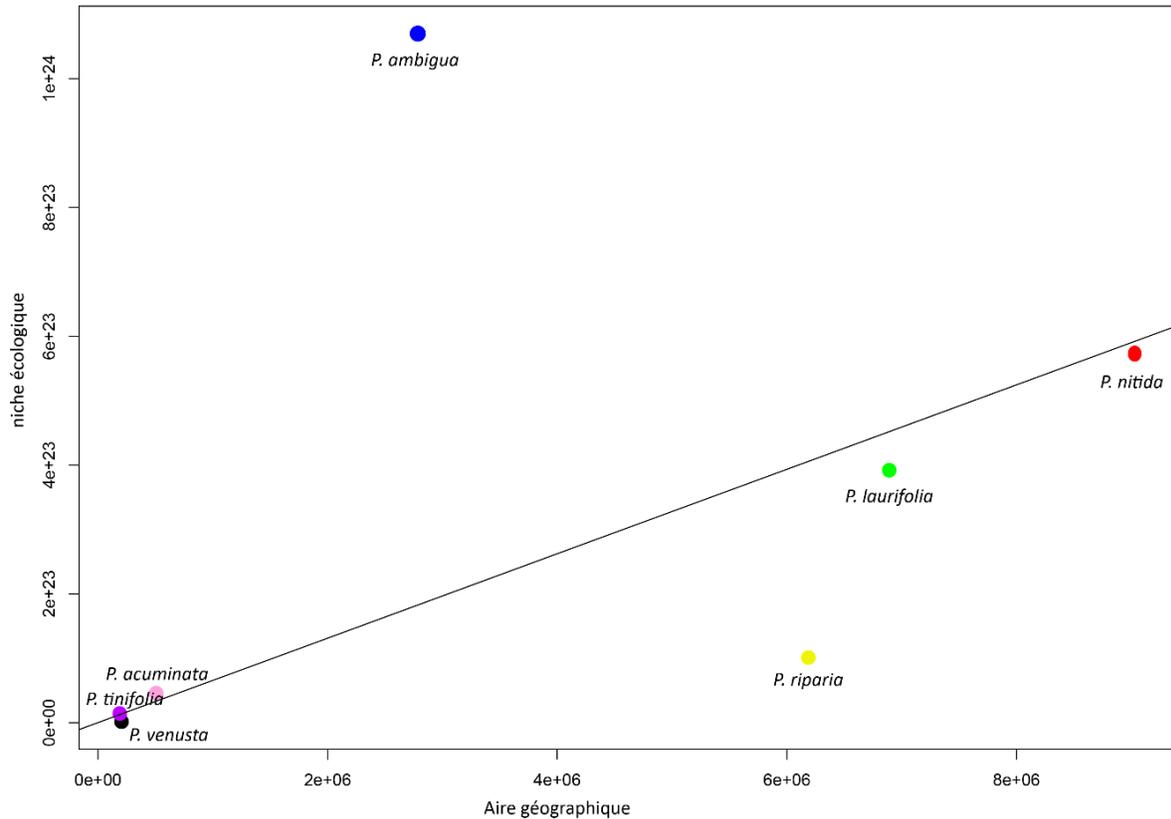
Le graphique ci-dessous présente les tailles de niches calculées à partir de l'ensemble des variables environnementale quantitatives.

*Passiflora ambigua* présente la niche environnementale la plus grande ( $1.065 \times 10^{24}$ ), tandis que celle de *P. venusta* est la plus étroite ( $1.47 \times 10^{19}$ ). Celle de *P. tinifolia* est légèrement plus large ( $1.42 \times 10^{20}$ ). Les niches de *P. laurifolia* et *P. nitida* occupent une position intermédiaire (respectivement  $3.29 \times 10^{23}$  et  $5.81 \times 10^{23}$ ), plus grandes que celles de *P. riparia* et *P. acuminata* (respectivement  $1 \times 10^{23}$  et  $4.58 \times 10^{22}$ ).



**Figure 47.** Diagrammes des tailles des niches des différentes espèces (avec  $\alpha = 0,95$ ) réalisés à partir de l'ensemble des variables environnementales quantitatives. Les boxplots présente les moyennes a posteriori et l'erreur standard de la taille de niche de chacune des espèces.

La figure 48 représente la régression linéaire entre les aires géographiques des espèces et la taille de leurs niches écologiques. La taille de l'aire géographique suit en partie la taille de la niche écologique des espèces. *Passiflora acuminata*, *P. venusta* et *P. tinifolia* qui possèdent les plus petites aires géographiques, ont également les niches écologiques les plus petites tandis que *P. nitida* et *P. laurifolia* correspondant aux deux espèces les plus largement distribuées ont aussi des niches parmi les plus grandes. Néanmoins, *P. ambigua* montre la niche écologique la plus grande alors qu'elle possède une aire géographique plus petite que *P. riparia*, *P. laurifolia* et *P. nitida*, et semble nettement plus généraliste d'un point de vue de leur écologie que les autres espèces. A l'inverse, *P. riparia* montre un positionnement bien en dessous de la droite de la régression linéaire, avec une niche écologique plus petite que la tendance observée comparée à son aire géographique. Cette espèce semble ainsi davantage spécialiste que les autres espèces.



**Figure 48.** Régression linéaire entre les aires géographiques (en km<sup>2</sup>) des espèces et la taille de leurs niches environnementales calculées à partir des données environnementales quantitatives.

Le tableau 12 indique les probabilités de chevauchement de niches entre les espèces sous la forme d'une probabilité moyenne de trouver un individu d'une espèce A dans la niche d'une espèce B. L'observation de l'ensemble des espèces montre que toutes les niches d'espèces se chevauchent les unes des autres. Ici, la notion de niche, est réduite à la niche environnementale élaborée à partir des variables sélectionnées.

La probabilité de trouver des individus des autres espèces dans la niche de *Passiflora venusta* est nulle. De même, il est quasi impossible de trouver des représentants des autres espèces dans celle de *P. tinifolia*. Néanmoins, ces deux niches sont chevauchantes avec celles de toutes autres espèces, puisque la probabilité de trouver des individus de *P. venusta* et *P. tinifolia* dans les autres niches est nettement supérieure à 0. Cette dissymétrie est expliquée par la taille de niches des espèces nettement plus petites que celles des autres espèces. Ainsi, on observe une faible probabilité (moins de 22 %) de trouver *P. venusta* dans les niches de *P. acuminata*, *P. riparia*, *P. laurifolia* et *P. nitida* tandis qu'il y a 63.46 % de chance de trouver des individus de *P. venusta* dans la niche de *P. ambigua*. La niche de *P. tinifolia* est

chevauchée à 74.23 % par celle de *P. nitida*, à 82.12 % par celle de *P. laurifolia*, à 49.92 % par celle de *P. ambigua*, à 49.49 % par celle de *P. riparia* et à seulement 28.18 % par celle de *P. acuminata*. Les niches de *P. laurifolia* et *P. ambigua* sont peu chevauchantes, avec une probabilité de 25.68 % de trouver un individu de *P. laurifolia* dans la niche de *P. ambigua* (11.04 % de chance de trouver *P. ambigua* dans la niche de *P. laurifolia*). Enfin, Les niches de *P. laurifolia* et *P. nitida* apparaissent relativement différentes avec seulement environ 29 % de chance de trouver un individu d'une espèce dans la niche de l'autre.

Species B (95% niche region size)	Species A	mean overlap probability [credible interval]
acu	amb	4.51 [2, 7]
	lau	9.5 [6, 14]
	nit	19.39 [14, 25]
	rip	30.79 [22, 40]
	tin	28.18 [18, 41]
	ven	5.43 [1, 12]
amb	acu	52.84 [32, 56]
	lau	25.68 [18, 35]
	nit	46.49 [37, 57]
	rip	51.60 [40, 63]
	tin	49.92 [38, 64]
	ven	63.46 [44, 79]
lau	acu	44.36 [32, 59]
	amb	11.04 [6, 17]
	nit	28.57 [21, 36]
	rip	35.86 [25, 46]
	tin	82.12 [70, 92]
	ven	15.07 [6, 27]
nit	acu	72.68 [63, 83]
	amb	39.84 [31, 49]
	lau	29.61 [22, 38]
	rip	60.02 [49, 70]
	tin	74.23 [64, 84]
	ven	21.88 [12, 36]
rip	acu	49.40 [38, 62]
	amb	16.76 [10, 24]
	lau	12.86 [8, 19]
	nit	32.42 [25, 41]
	tin	49.49 [38, 62]
	ven	12.88 [5, 24]
tin	acu	0.40 [0, 1]
	amb	0.02
	lau	0.24 [0, 1]
	nit	0.19
	rip	0.40 [0, 1]
	ven	0
ven	acu	0
	amb	0
	lau	0
	nit	0
	rip	0
	tin	0

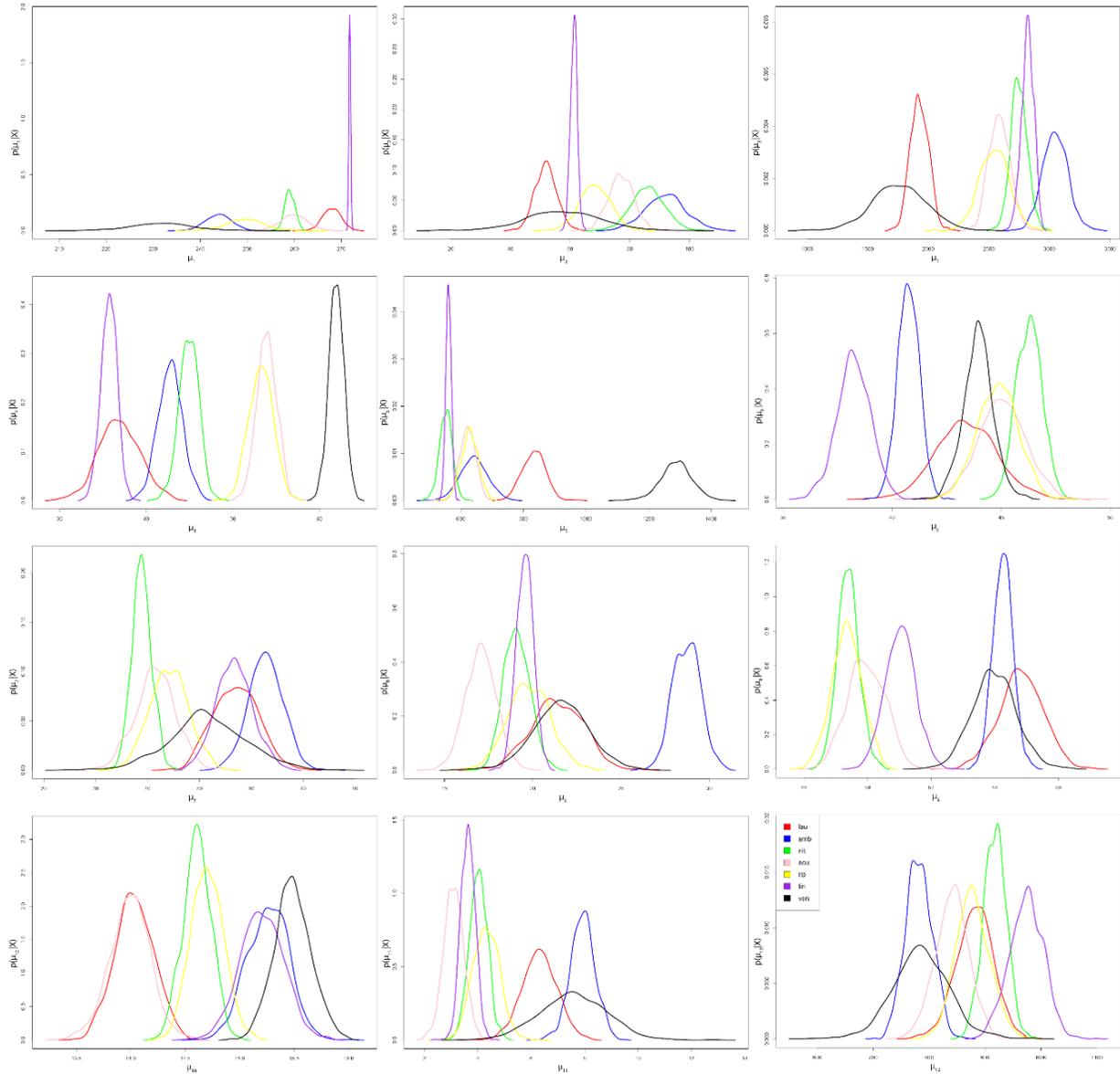
**Tableau 12.** Résultats des probabilités de chevauchement de niches à travers les espèces de la série (voir Fig. 2 pour les abréviations des espèces). La probabilité moyenne indique la probabilité que la niche de l'espèce A se trouve dans la niche de l'espèce B. La probabilité de chevauchement est indiquée par des intervalles moyens et crédibles (2,5%, 97,5%). Les chevauchements de niche ont été calculés en utilisant  $\alpha = 0,95$ . 95% de la taille de la région de niche ( $\alpha = 0,95$ ) de chaque espèce étaient calculé à l'aide des données bioclimatiques, topographique et édaphiques.

## 6.2.5 - Variables environnementales influençant la distribution des espèces

La figure ci-dessous représente les graphiques des distributions a posteriori de la moyenne des différentes variables environnementales pour chaque espèce. Celles de *P. laurifolia* et *P. tinifolia* présentent les températures moyennes du trimestre le plus chaud les plus élevées, tandis que celle de *P. tinifolia* montre un pic à environ 27.2 °C avec une courbe très resserrée, qui en l'absence de *P. laurifolia*, la sépare des autres espèces avec des températures inférieures. Les distributions a posteriori de la moyenne des précipitations du mois le plus sec sont particulièrement chevauchantes entre espèces, suggérant une faible différenciation de niche. Seules celles de *P. laurifolia* et *P. ambigua* se séparent avec des pics à 50 mm et 95 mm respectivement. La distribution de *P. ambigua* se détache également de celle de *P. tinifolia* avec un pic à environ 62 mm. Le graphique des précipitations annuelles montre que la distribution de la moyenne de *P. laurifolia* (pic autour d'environ 2000 mm) est isolée de celles de *P. acuminata*, *P. nitida*, *P. tinifolia* et *P. ambigua*, dont les pics oscillent entre 2600 et 3200 mm. La distribution de la moyenne a posteriori de l'amplitude moyenne journalière de *P. venusta* se sépare des autres espèces, avec des écarts journaliers les plus importants (pic à environ 6.3 °C), tandis que *P. acuminata* et *P. riparia* se distinguent de *P. ambigua*, *P. laurifolia* et *P. tinifolia* par une préférence de variation journalière plus basse. Enfin, la préférence moyenne de *P. tinifolia* (pic autour de 3.5 °C) diffère de celle de *P. nitida* (pic autour de 4.5°C). Dans le graphique de la saisonnalité de température, la distribution de la moyenne de *P. venusta* (pic à 13°C) se distingue de celles des autres espèces avec des températures plus basses, tandis que les distributions de *P. nitida*, *P. tinifolia*, *P. acuminata* et *P. riparia* se séparent de celle de *P. tinifolia*.

Seules les distributions de la moyenne a posteriori de la fraction de sable de *P. tinifolia* (pic à 38 %) et *P. ambigua* (pic à 41 %) se séparent de celle de *P. nitida* (pic à 47 %). Dans le cas de la quantité de carbone organique, seules les distributions de *P. nitida* (pic à 39 %) et *P. ambigua* (pic à 65%) ne se chevauchent pas. La distribution de la moyenne de *P. ambigua* affiche des valeurs les plus élevées de capacité d'échange cationique, se séparant de celles de *P. acuminata* (avec les valeurs les plus basses et un pic à 17), *P. nitida*, *P. laurifolia* et *P. riparia*. La distribution de la moyenne du pH de *P. ambigua* montre des valeurs plus élevées (pic autour de 5.4) que celles de *P. tinifolia*, *P. acuminata*, *P. nitida* et *P. riparia*, tandis que celle de *P. laurifolia* se sépare de celles de *P. acuminata*, *P. riparia* et *P. nitida*. La distribution de la moyenne du pH de *P. venusta* se distingue de *P. riparia* et *P. nitida*. Le graphique des distributions de la moyenne de la réserve en eau montre que seules les distributions de *P. laurifolia* et *P. acuminata* se détachent de celle de *P. venusta*. La distribution de la moyenne de la quantité de fragments grossiers

dans le sol de *P. ambigua* (pic à 8%) est détachée de celles de *P. nitida* (pic à 4 %), *P. tinifolia* (pic à 3.5 %) et *P. acuminata* (pic à 3 %). Enfin, les distributions de la moyenne de l'indice d'humidité topographique des différentes espèces se chevauchent toutes.



**Figure 49.** Distributions a posteriori de la moyenne des différentes variables environnementales pour les espèces (voir légende).  $\mu_1$  : moyenne a posteriori de la température moyenne du trimestre le plus chaud (en  $^{\circ}\text{C} \cdot 10$ ),  $\mu_2$  : moyenne a posteriori des précipitations du mois le plus sec (bio 14, en mm),  $\mu_3$  : moyenne a posteriori des précipitations annuelles (bio 12, en mm),  $\mu_4$  : moyenne a posteriori de l'amplitude moyenne journalière des températures (en  $^{\circ}\text{C} \cdot 10$ ),  $\mu_5$  : moyenne à posteriori de la température de saisonnalité (en  $^{\circ}\text{C} \cdot 100$ ),  $\mu_6$  : moyenne a posteriori de la fraction de sable (en % volumétrique),  $\mu_7$  : moyenne a posteriori de la teneur en carbone organique

(en g/kg),  $\mu_8$  : moyenne a posteriori de la capacité d'échange cationique du sol (mmol/kg),  $\mu_9$  : moyenne à posteriori du pH,  $\mu_{10}$  : moyenne à posteriori de la réserve utile en eau du sol (en % volumétrique),  $\mu_{11}$  : moyenne à posteriori du volume de fragments grossiers (en % volumétrique)  $\mu_{12}$  : moyenne à posteriori de l'humidité topographique. Légende : acu : *P. acuminata*, amb : *P. ambigua*, lau : *P. laurifolia*, nit : *P. nitida*, rip : *P. riparia*, tin : *P. tinifolia*, ven : *P. venusta*.

**Tableau 13.** Résultats du test du khi-deux par paire d'espèces concernant différence entre espèces dans la proportion d'individus proches de l'eau. Les différences significatives (p-value < 0.05) sont colorées en gris. Le nombre d'individus par espèce en fonction de leur proximité à une zone humide est indiqué sur la droite du tableau. Légende : acu : *P. acuminata*, amb : *P. ambigua*, lau : *P. laurifolia*, nit : *P. nitida*, rip : *P. riparia*, tin : *P. tinifolia*, ven : *P. venusta*.

	acu	amb	lau	nit	rip	tin	humide	non humide
acu	NA	NA	NA	NA	NA	NA	18	47
amb	0,34	NA	NA	NA	NA	NA	19	87
lau	0,53	0,03	NA	NA	NA	NA	31	59
nit	0,85	0,05	0,56	NA	NA	NA	59	138
rip	0,53	0,02	0,91	0,53	NA	NA	28	50
tin	0,01	0,01	0,05	0,01	0,09	NA	50	45
ven	0,56	1,00	0,30	0,53	0,30	0,02	5	21

Le tableau 11 présente le test du khi-deux réalisé par paire d'espèces afin d'estimer si les différences d'individus proches de l'eau observées entre espèces étaient significatives. Seules *Passiflora ambigua* et *P. tinifolia* se démarquent de la plupart des espèces. Sur les 106 individus échantillonnés de *P. ambigua*, 87 provenaient de sites éloignés de l'eau tandis que 19 poussaient en bord de fleuve. Les proportions de cette espèce sont significativement différentes de celles de *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. riparia* et *P. tinifolia*. Cette dernière présente un échantillon avec 50 individus proche de l'eau et 45 éloignés d'une zone humide. Ces proportions sont significativement différentes de la majorité des espèces à l'exception de *P. riparia*. Les proportions observées chez *P. laurifolia*, *P. venusta*, *P. riparia*, *P. nitida* et *P. acuminata* ne sont pas significativement différentes entre elles.

## 6.2.6 - Phénologie des espèces

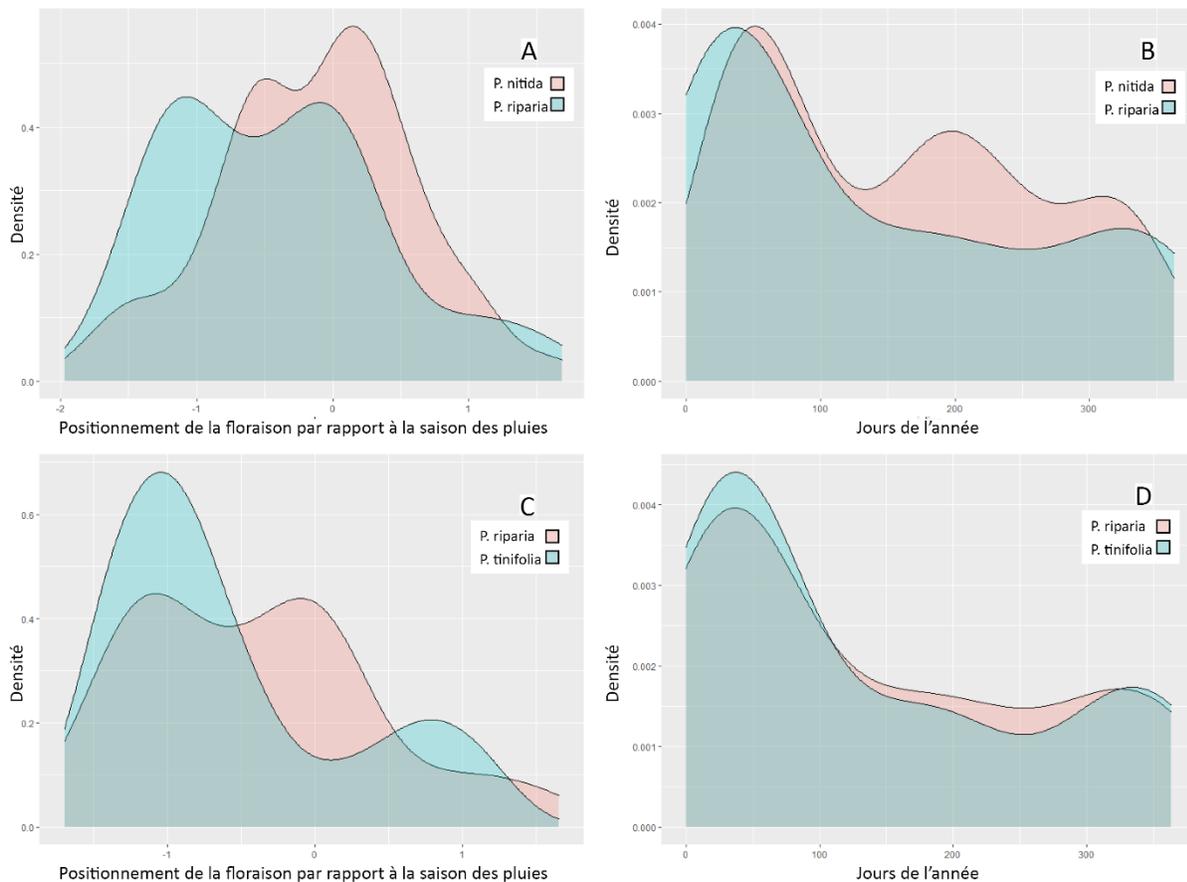
Le tableau ci-dessous présente les résultats de l'ANOVA circulaire sur les distributions de floraison par paire d'espèces. *Passiflora acuminata* et *P. venusta* montre des distributions de floraison significativement différentes de celles de *P. ambigua*, *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. riparia*, et *P. tinifolia*, tandis que l'on n'observe pas de différences significatives entre la distribution de la floraison de *P. ambigua* et celles de *P. nitida*, et *P. tinifolia*. La distribution de floraison de *P. laurifolia* est différente de toutes les autres, alors que celle de *P. nitida* n'est pas différente de celles de *P. ambigua*, et *P. tinifolia*. On observe également que *P. riparia* ne possède pas une distribution de floraison différente de celle de *P. tinifolia*.

**Tableau 14.** Résultats de l'ANOVA circulaire réalisée sur les distributions de floraison de *P. acuminata* (acu), *P. ambigua*, *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. riparia*, *P. tinifolia* et *P. venusta*. Les paires d'espèces dont les distributions sont significativement différentes (p-value < 0.05) sont en gris.

	<i>P. acuminata</i>	<i>P. ambigua</i>	<i>P. laurifolia</i>	<i>P. nitida</i>	<i>P. riparia</i>	<i>P. tinifolia</i>
<i>P. acuminata</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>P. ambigua</i>	0,00	NA	NA	NA	NA	NA
<i>P. laurifolia</i>	0,00	0,01	NA	NA	NA	NA
<i>P. nitida</i>	0,00	0,70	0,00	NA	NA	NA
<i>P. riparia</i>	0,01	0,02	0,00	0,02	NA	NA
<i>P. tinifolia</i>	0,01	0,08	0,00	0,08	0,56	NA
<i>P. venusta</i>	0,54	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

La comparaison des distributions de floraison à la saison des pluies par paire d'espèces montre une différence significative (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ) pour plusieurs espèces. Ainsi, *P. laurifolia* a tendance à fleurir avant *P. acuminata*, *P. ambigua* et *P. nitida*. *P. riparia* fleurit avant *P. ambigua* ainsi qu'avant *P. nitida*. *P. tinifolia* montre une floraison plus précoce que celles de *P. acuminata*, et *P. nitida*. Enfin, *P. venusta* apparaît fleurir avant *P. acuminata*, *P. nitida* et *P. ambigua* (cf. graphe Annexe). L'analyse du calage phénologique par rapport à la saison des pluies montre que seules *P. laurifolia*, *P. riparia* et *P. tinifolia* ont tendance à fleurir avant les pluies (Wilcoxon,  $p < 0,01$ ).

La figure 50 illustre deux exemples dans les différences phénologiques observées, avec *P. nitida* et *P. riparia* fleurissant à des moments distincts et *P. tinifolia* et *P. riparia* qui ne montrent pas de différence dans leurs floraisons respectives.



**Figure 50.** Graphiques illustrant les analyses réalisées sur la distribution annuelle de la floraison ainsi que son calage sur la saison des pluies par paire d'espèces. *P. nitida* et *P. riparia* montrent une différence significative aussi bien dans leur distribution annuelle que leur calage phénologique par rapport à la saison des pluies, tandis que *P. tinifolia* et *P. riparia* ne présentent de différence significative dans les deux analyses.

## 6.3 – Discussion

### 6.3.1 – Distribution géographique et biogéographie

Dans l'échantillon d'espèces analysées de *Passiflora* série *Laurifoliae*, on observe à la fois des espèces à large distributions géographique et des espèces à distribution beaucoup plus étroite. *Passiflora venusta* montre une séparation géographique avec *P. ambigua*, *P. laurifolia* et *P. tinifolia*, tandis que *P. ambigua* est isolée de *P. tinifolia* et *P. laurifolia*, suggérant qu'il existe des facteurs abiotiques ou biotiques qui limitent leur distribution.

La majorité des espèces analysées a une distribution centrée sur le bassin amazonien (Boreal Brazilian Dominion, South Brazilian Dominion et Pacific Dominion). A l'échelle de la série *Laurifoliae*, cela est confirmé (chapitre 5) par une majorité des espèces (à l'exception de *P. venusta*, *P. ambigua* et *P. chaparensis*) présentant un pourcentage d'individus le plus important dans le Boreal Brazilian Dominion. Deux groupes d'espèces se différencient par leur répartition biogéographique : les espèces amazoniennes et celles des piémonts andins et d'Amérique centrale. Les espèces amazoniennes représentées par *P. laurifolia*, *P. tinifolia*, *P. acuminata*, *P. nitida* et *P. riparia* ont majoritairement des individus dans le Boreal Brazilian Dominion. Dans le deuxième groupe, *P. ambigua* est particulièrement représentée dans le Pacific Dominion et prolonge sa distribution jusque dans le Mesoamerican Dominion où elle est la seule représentante de la série, tandis que *P. venusta* est limitée au South Brazilian Dominion. Néanmoins, à l'exception de *P. venusta* et *P. chaparensis*, toutes autres espèces présentent des individus dans le Boreal Brazilian Dominion, correspondant à la forêt amazonienne au nord du fleuve Amazone. Cette région biogéographique est incluse dans l'écorégion Amazonienne (Olson & *al.*, 2001). Cette dernière, regroupe également le South Brazilian Dominion et le Pacific Dominion de Morrone (2014), a déjà été mentionnée comme la région qui a le plus contribué à la biodiversité totale des Néotropiques (Antonelli et *al.*, 2018).

La diversification du sous genre *Passiflora* démarre à partir du Miocène (Muschner et *al.*, 2012 ; Sader et *al.*, 2018). Cette période est fortement influencée par le soulèvement des Andes et par la mise en place d'un immense réseau de lacs appelé Lac Pebas inondant la totalité de l'Amazonie occidentale (Fig. 51). Cet ensemble d'évènements géotectoniques a favorisé de nouvelles opportunités de niches associées aux environnements inondés (Antonelli et *al.*, 2009), allant jusqu'à modérer la distribution de la flore moderne (Morrone, 2014b).



**Figure 51.** Schéma illustrant la situation géologique du milieu du Miocène avec le soulèvement progressif de la cordillère orientale qui crée un immense bassin versant, le lac Pebas (extrait de Antonelli et *al.*, 2009). Légende : LP : lac Pebas, F : forêt amazonienne, G : plateau des Guyanes, H : sud-est de l'Amérique du Sud.

En l'absence d'une phylogénie robuste sur ces espèces, il est difficile de conclure sur leur évolution, mais la répartition de l'ensemble des espèces semble suggérer une histoire évolutive commune de ces espèces dans le Boreal Brazilian Dominion. La mise en place du réseau du lac Pebas entre 17 et 11 millions d'années, aurait pu favoriser la vicariance des espèces entre les régions du Boreal Brazilian Dominion, du Pacific Dominion et du South Brazilian Dominion et expliquer pourquoi certaines espèces sont davantage liées à l'eau que d'autres. Cette hypothèse qui propose que *P. ambigua* et *P. venusta* aurait divergées à partir de la mise en place de ce réseau hydrographique est renforcée par les affinités génétiques observées entre ces deux espèces et *P. acuminata* au chapitre 4. Les grandes distributions observées de *P. nitida*, *P. riparia* et *P. laurifolia* seraient des dispersions postérieures à cette épisode géologique.

Dans cette analyse de la répartition des espèces, la domestication de *P. riparia*, *P. laurifolia* et *P. nitida* pose des questions sur leur répartition naturelle, les deux dernières montrant les plus grandes aires géographiques. Nous avons systématiquement éliminé les individus cultivés mais il semble plus difficile de définir ceux correspondant aux individus féraux.

### 6.3.2 - Différentiation écologique

Les niches environnementales des espèces montrent des différences importantes de taille, proportionnelle à la taille de leur aire géographique, à l'exception de *Passiflora ambigua* et *P. riparia* (Fig. 48). Les espèces présentent des préférences moyennes différentes concernant les variables environnementales quantitatives. Ainsi, *P. ambigua* préfère des sols avec une fertilité supérieure aux espèces qui lui sont sympatriques. *Passiflora venusta*, préfère un climat avec une température de saisonnalité et une amplitude moyenne journalière des températures plus élevées que les autres espèces, en lien notamment avec une présence à une altitude moyenne de 575 m. Contrairement aux deux précédentes espèces, les autres taxons échantillonnés ne se détachent pas aussi nettement sur une variable, la dissociation d'une espèce par rapport au reste des taxons résultant de la combinaison de plusieurs variables environnementales. Néanmoins, le calcul de la niche écologique à partir des variables environnementales quantitatives montre que l'ensemble des niches des espèces se chevauchent quel que soit la taille de la niche. Même les espèces géographiquement séparées peuvent présenter des chevauchements importants de leurs niches. Notre variable qualitative de proximité à l'eau montre que

*P. ambigua* est moins liée aux zones humides et semble ainsi moins capable de vivre dans les sols asphyxiés par l'eau, tandis qu'on observe une plus grande plasticité chez les autres espèces.

*P. ambigua* présente la plus grande niche parmi les espèces étudiées, alors qu'elle ne possède pas la plus grande aire géographique. Sa niche écologique recouvre de 26 à 63 % celles des autres espèces, mais son aire géographique reste cantonnée aux piémonts andins du Nord du Pérou au sud du Mexique sans s'étendre dans l'Amazonie. La forte capacité d'échange cationique du sol sur lequel pousse cette espèce tend à la différencier des autres. Etant donnée sa distribution suivant les chaînes volcaniques, dont les sols ont une capacité d'échange cationique plus élevée que ceux de l'Amazonie (cf. carte de la capacité d'échange cationique, Soilgrids.org), la fertilité du sol pourrait être un facteur limitant sa répartition plus à l'Est. On observe également que, malgré sa plasticité climatique, sa distribution de part et d'autre de l'équateur est clairement dissymétrique, sa dispersion plus au sud (vers *P. venusta*) étant plus limitée. Pourtant les niches de *P. ambigua* et *P. venusta* présente un fort pourcentage de recouvrement (63 %). Une des barrières les plus évidente séparant les deux espèces est le réseau hydrographique de l'Amazone. En s'appuyant sur l'hypothèse des barrières fluviales énoncée par Wallace (1852), Nazareno et al. (2017) montrent que, dans le cas d'*Amphirrhox longifolia* (Violaceae), le Rio Negro (débit moyen 29 300 m<sup>3</sup>/s) est une importante barrière génétique tandis que, de part et d'autre du Rio Branco (fleuve moins large que le précédent, débit moyen 5 400 m<sup>3</sup>/s), il n'observe pas de différenciation génétique entre les populations de cette espèce. Dans le cas de ce dernier fleuve, ces premiers résultats sont confirmés en utilisant trois espèces ripicoles dont *P. spinosa* (Nazareno et al., 2019). Les affluents péruviens de l'Amazone qui barrent la potentielle progression de *P. ambigua* vers le sud sont les fleuves Ucayali (débit moyen 13 300 m<sup>3</sup>/s) et Marañon (16 400 m<sup>3</sup>/s). Leur débit plus important que celui du Rio Branco couplé au fait que *P. ambigua* semble être une espèce de terre ferme sont des hypothèses à envisager quant à sa limitation géographique.

*Passiflora tinifolia* et *P. laurifolia* montrent le plus fort pourcentage de recouvrement de niche, les individus de *P. tinifolia* présentant 82 % de chance de se trouver dans la niche environnementale de *P. laurifolia*. Pourtant au cœur même de sa distribution en Guyane, *P. tinifolia* ne partage aucune sympatrie avec *P. laurifolia*. *Passiflora tinifolia* semble davantage liée à l'eau que *P. laurifolia*, mais là encore les différences écologiques entre espèces apparaissent tenues, *P. laurifolia* étant utilisée comme porte greffe dans les Antilles pour sa capacité à pousser dans les sols asphyxiés par l'eau (chapitre 5). Son lien morphologique avéré avec *P. tinifolia* (chapitre 4), son aire géographique qui englobe celle de cette dernière ainsi que les similarités écologiques de ces deux espèces laisse d'ailleurs penser à une

spéciation parapatrique, l'hypothèse étant que *P. tinifolia* aurait dérivée de *P. laurifolia* par un isolement reproductif temporel d'une partie de la population de cette dernière au niveau du plateau des Guyanes.

*P. nitida* et *P. acuminata* possède également un recouvrement de niche important avec 73 % de chance de trouver des individus de *P. acuminata* dans la niche environnementale de *P. nitida*. Leurs proximités à l'eau respectives ne les différencient pas non plus. De surcroit, *P. nitida* occupe 99 % de l'aire géographique de *P. acuminata* soutenant ainsi l'idée que la séparation reproductrice de ces deux espèces n'est ni écologique ni géographique.

A l'inverse, *Passiflora laurifolia* et *P. nitida*, toutes deux largement distribuées et fortement sympatriques (*P. nitida* recouvrant 70 % de l'aire de *P. laurifolia*), sont assez peu chevauchantes écologiquement. La probabilité de trouver des individus de *P. laurifolia* dans la niche de *P. nitida* n'étant que 30 %, *P. nitida* tend à avoir des valeurs de pH et une température de saisonnalité plus basses que *P. laurifolia*. Cette dernière montre une moyenne annuelle des précipitations plus basse que *P. nitida*. Ces observations qui tendent à montrer que *P. laurifolia* est liée à une saisonnalité plus marquée est contradictoire avec sa répartition qui relie les Antilles au Cerrado Brésilien, soutenant un sous échantillonnage de ses individus dans sa distribution amazonienne.

Ce travail se veut précis quant au positionnement géographique des points d'occurrence des individus des différentes espèces. Néanmoins, la précision des variables du sol peut s'avérer être un frein à l'analyse de niche notamment dans un contexte de structuration de sols en mosaïque sur de faible distance comme observé autour de Iquitos au Pérou (Moulatlet et al., 2017). Ainsi, le fait que *P. acuminata* pousse préférentiellement sur sable blanc (chapitre 3) n'est pas ressorti dans l'analyse. De plus, ces variables de sol restent des données inférées à partir d'un nombre faible de profils de sol complétées par une série de co-variables environnementales. L'analyse de l'humidité du sol est également complexe. Au-delà des compensations hydriques résultant de combinaisons sol-climat, la variation du niveau des fleuves dans cette région de la planète peut être considérable, l'Amazone pouvant présenter une amplitude annuelle de son niveau d'eau allant jusqu'à 15 m (de Oliveira Campos et al., 2001), engendrant une variation forte de cette humidité à l'échelle de l'année. De surcroit l'indice d'humidité topographique ne prend pas en compte la nature du sol (plus ou moins drainant) pouvant avoir un effet sur l'humidité du sol. Il sera intéressant d'observer les combinaisons entre topographie, bioclimat et sol dans le cadre de futures modélisations de répartition de ces espèces.

### 6.3.3 – La différenciation phénologique peut-elle expliquer le maintien d'espèces en sympatrie ?

La majorité des espèces étudiées existent en sympatrie, liée aux aires géographiques très étendues de la plupart d'entre elles, à l'exception des couples d'espèces : *P. laurifolia*/*P. venusta*, *P. ambigua*/*P. laurifolia*, *P. ambigua*/*P. tinifolia*, *P. tinifolia*/*P. venusta* et *P. venusta*/*P. ambigua*. Dans ce contexte, quatre groupes phénologiques sont observés : (1) les couples d'espèces dont la distribution de la floraison à l'échelle de l'année ainsi que le calage phénologique par rapport à la saison des pluies sont différents, (2) les couples d'espèces dont la distribution annuelle de la floraison est différente entre espèces mais le calage à la saison des pluies ne montrent pas de différence significative, (3) les couples d'espèces dont les distributions à l'échelle de l'année ne sont pas significativement différentes mais leur calage à la saison des pluies sépare la floraison de ces espèces à cette période, et enfin les couples d'espèces n'ayant aucune différence de période de floraison ni à l'échelle de l'année ni à la saison des pluies (4). Dans le cas (1), les couples d'espèces *P. acuminata*/*P. laurifolia*, *P. ambigua*/*P. riparia*, *P. laurifolia*/*P. nitida*, *P. venusta*/*P. nitida* et *P. riparia*/*P. nitida* ont des floraisons séparées dans le temps, permettant ainsi un isolement reproductif temporel aussi bien au moment de la période des pluies qu'en dehors. Le cas (2) concerne les périodes de floraison de *P. acuminata* avec celles de *P. ambigua*, *P. nitida*, *P. riparia* et *P. tinifolia*, celle de *P. laurifolia* avec celles de *P. riparia* et *P. tinifolia* et enfin la période de *P. venusta* et celle de *P. riparia*. Le cas (3) correspond seulement aux périodes de floraison de *P. acuminata* et *P. venusta*. Enfin, le cas (4) concerne la période de floraison de *P. tinifolia* et celles de *P. nitida* et *P. riparia*, suggérant que d'autres facteurs, que la phénologie à l'échelle de l'année, maintiennent ces espèces en sympatrie.

Ces résultats soutiennent l'idée que la différenciation phénologique n'est pas le seul facteur pouvant expliquer le maintien d'espèces en sympatrie. Par exemple, *Passiflora riparia* et *P. tinifolia* ne montrent pas de différence significative concernant leurs distributions de floraisons respectives. Les observations réalisées en Guyane amènent l'hypothèse que les floraisons des deux espèces s'évitent à l'échelle de la journée, les fleurs de *P. riparia* étant déjà fanées dans la matinée alors que celles de *P. tinifolia* étaient encore bien ouvertes. De plus, les fleurs blanches à couronnes de filaments violet de *P. riparia* dégagent une odeur très désagréable, rappelant la pollinisation par les chauves-souris, tandis que *P. tinifolia* à fleurs rouges exhalaient un parfum de lys. Ainsi, cette séparation des espèces pourrait être une nouvelle fois d'ordre temporel, mais à l'échelle de la journée et/ou liée à des pollinisateurs différents. L'idée d'une incompatibilité interspécifique dans ce cas semble peu probable compte tenu de la proximité

génétique des espèces (chapitre 4), et des travaux publiés sur l'existence importante de la spéciation hybridogène au sein du sous genre *Passiflora* (Hansen et al., 2007).

*Passiflora venusta* et *P. acuminata* sont capables de fleurir en même temps, *P. acuminata* semblant présenter plusieurs périodes de floraison dans l'année (3 environ tous les trois mois) tandis que *P. venusta* montre quelques floraisons secondaires éparses. Même si cela peut se produire, leur sympatrie est relativement faible, l'aire géographique de *P. acuminata* occupant 35 % de celle de *P. venusta*, et leurs niches écologiques sont très faiblement chevauchantes (5 % de probabilité de trouver des individus de *P. venusta* dans la niche de *P. acuminata*). On peut souligner également que ces deux espèces ont des types de fleurs différents (chapitre 5), suggérant des pollinisateurs différents.

Les proximités géographiques, écologiques et phénologiques existantes entre *P. laurifolia* et *P. tinifolia* montrent les liens étroits qu'ils existent entre ces deux espèces. Il semble exister des zones de sympatrie, dans l'Amapa (Brésil) et au Suriname, en marge de distributions de ces deux espèces dans lesquelles une observation plus poussée de leur phénologie et de leur pollinisation serait nécessaire.

Par ailleurs, le nombre d'individus par espèce reste trop faible par rapport à l'étendue géographique de la plupart de ces dernières pour une compréhension suffisamment précise de leur phénologie. La possibilité de créer des zones climatiquement homogènes, permettant d'analyser la phénologie des espèces indépendamment du climat comme développé sur le genre *Cecropia* par Zalamea et al. (2011) n'a pu être développé ici et reste un objectif pour comprendre les modèles phénologiques (encore trop peu étudiés) dans le genre *Passiflora*.

## 6.4 – Conclusion

Cette première analyse confirme que, outre son homogénéité morphologique, *Passiflora* série *Laurifoliae*, montre des liens écologiques importants entre espèces qui permettent la sympatrie de plusieurs d'entre elles. Les taxons échantillonnés montrent des préférences écologiques, mais l'importance de ces variables quant à la limitation des aires géographiques des espèces n'a pu être démontré. Même si dans le cas de *P. ambigua*, les hypothèses proposées sur la limitation de sa distribution apparaissent séduisantes, on ne peut ignorer les interactions biotiques nombreuses (herbivorie par les papillons du genre *Heliconius*, protection par les fourmis, pollinisation ou encore

dispersion des fruits comestibles) qui existent dans ce groupe d'espèces et qui peuvent contribuer à façonner les aires géographiques de ces espèces.

Les hypothèses biogéographiques et les diversifications proposées seront à replacer à terme dans un contexte phylogénétique robuste pour mieux comprendre les liens de parenté entre espèces et l'histoire qui en découle.

En l'état, l'isolement géographique et les variations phénologiques entre espèces ne suffisent pas à expliquer la séparation reproductrice des espèces. Les limites méthodologiques liées à l'échantillonnage n'ont pas permis de décrire les modèles phénologiques entre espèces, mais ce premier travail renforce l'idée d'accroître les connaissances sur les mécanismes de maintien de cette diversité en situation de sympatrie, les pollinisateurs et la période d'ouverture des fleurs de chacune des espèces à l'échelle de la journée étant encore insuffisamment documentés.

## Discussion générale

« La botanique n'est pas une science sédentaire et paresseuse qui se puisse acquérir dans le repos et l'ombre d'un cabinet »,  
Éloge de Joseph Pitton de Tournefort par Bernard le Bouyer de Fontenelle (1708).

Ce travail apporte un nouvel éclairage sur *Passiflora* série *Laurifoliae*. Depuis la monographie de Killip (1938), celle-ci accumulait de nouvelles espèces alors que la variabilité des caractères morphologiques diagnostiques séparant les différentes espèces n'avait pas été étudiée. A l'issue de notre synthèse monographique (chapitre 5), elle comprend désormais 15 espèces : *P. acuminata*, *P. ambigua*, *P. cerasina*, *P. chaparensis*, *P. fissurosa*, *P. kapiensis*, *P. killipiana*, *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. pachyantha*, *P. phellos*, *P. riparia*, *P. rufostipulata*, *P. tinifolia* et *P. venusta*.

Dans la monographie de Killip (1938), le traitement taxonomique de la série *Laurifoliae* s'appuyait sur un nombre important de spécimens stériles ou incomplets, qui a certainement nui à une bonne compréhension de ce groupe. De surcroît, les premières diagnoses comme celles de Linné, qui ont servi de base à cette série, étaient particulièrement approximatives et ne permettaient pas une distinction aisée des espèces (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2018). Nous avons pu compléter les carences sur les descriptions et données antérieures. Un néotype est assigné à *P. cerasina* en l'absence de l'holotype original (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2020). Après plusieurs expéditions en Guyane française permettant de collecter ses fleurs puis ses fruits, *P. kapiensis* a été décrite près de Régina (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2016).

Afin de clarifier la validité des critères morphologiques discriminants au sein de la section, nous avons évalué la variabilité de chacun d'eux au sein de ce groupe, et mis à jour les combinaisons de caractères

différenciant les espèces pour faciliter leur identification. Ainsi, l'analyse statistique nous a permis d'invalider les distinctions basées sur certains caractères, notamment la taille et la couleur des bractées, qui montrent de grandes variations au sein d'espèces comme *Passiflora acuminata* et *P. riparia*, ce qui nous a d'ailleurs poussés à placer plusieurs taxons dans leur synonymie (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2019 ; Rome et *al.*, 2021 soumis). A l'inverse, l'analyse a validé plusieurs caractères diagnostiques mis en avant par Killip (1938), tels que la position des glandes nectarifères sur le pétiole, la différence de longueur des couronnes de filaments extérieures, ou encore la pubescence de l'ovaire. En outre, nous avons mis en évidence trois types de fleurs qui diffèrent en termes d'accès à la chambre nectarifère et posent la question de syndromes de pollinisation distincts (Fig. 15). L'ensemble des caractères validés et de ces trois structures florales permet de séparer l'ensemble des espèces les plus répandues, à l'exception relative de *P. riparia* et *P. ambigua*, ou encore de *P. laurifolia* et *P. tinifolia*. Pour les espèces beaucoup moins fréquentes, il faut compléter le diagnostic par la prise en considération de caractères également plus rares comme la couleur des stipules (*P. rufostipulata*), la présence de liège (*P. fissurosa* et *P. phellos*) ou d'une pubescence rufo-tomenteuse (*P. killipiana* et *P. pachyantha*).

L'analyse génétique présentée dans le chapitre 4 produit des résultats congruents avec la morphologie. Néanmoins, les groupes génétiques formés convergent pour décrire une diversité complexe de combinaisons, non étayée par des traits clairement spécifiques et probablement liée à de faibles barrières interspécifiques, comme le suggèrent également des regroupements par zones géographiques. Au regard de l'ensemble de ces résultats, nous rassemblons sous *P. riparia* les noms *P. popenovii*, *P. nigradenia* et *P. gustaviana*. *Passiflora capparidifolia* est placée comme synonyme de *P. laurifolia*, considérant que ses caractères caractères végétatifs diagnostiques se retrouvent aussi dans certaines populations de *P. laurifolia*.

La compilation d'un nombre important de données a permis d'améliorer significativement les connaissances sur la répartition des espèces (Rome et Coppens d'Eeckenbrugge, 2016, 2020). Cette série qui était perçue comme étant constituée d'un nombre important d'endémiques étroites s'avère en réalité posséder plusieurs espèces à très large répartition telles que *P. nitida*, *P. laurifolia*, *P. ambigua*, *P. riparia* et *P. acuminata*. Un premier travail d'étude de la biogéographie et de l'écologie de la série a pu être réalisé sur les espèces pour lesquelles suffisamment d'occurrences étaient disponibles (chapitre 6). Les niches écologiques des espèces se chevauchent, même pour celles séparées géographiquement tandis que la proximité à l'eau est variable selon les taxons, *P. ambigua* apparaissant être l'espèce la moins liée à cette variable. Des séparations reproductives géographiques et phénologiques entre

espèces sont observées mais elles ne suffisent pas à expliquer le maintien global de cette diversité. L'ensemble des espèces montre un grand nombre d'individus (à l'exception de *P. venusta* et *P. chaparensis*) dans le Boreal Brazilian Dominion, région biogéographique délimitée au sud par le fleuve Amazone et au nord par l'Orénoque et fortement liée au soulèvement andin et à la mise en place du système hydrographique Pebas au Miocène (Morrone, 2014b).

Enfin, les données ethnobotaniques présentées dans le chapitre 5 pour chacune des espèces montre le potentiel agronomique sous-exploité de ce groupe de plantes, tant dans leur résistance aux maladies cryptogamiques (*P. laurifolia* et *P. nitida* notamment), que dans leur capacité à produire de nombreux fruits de taille intéressante (sans sélection) et à pulpe douce (*P. kapiensis*).

Ici, nous présenterons les idées émergentes de ce travail, ses limitations et perspectives. Nous discuterons en quoi le genre *Passiflora* constitue un modèle « liane » intéressant en écologie, évolution et biogéographie de la biodiversité des forêts tropicales humides néotropicales. Enfin, nous aborderons la nécessité d'une taxonomie intégrative indispensable à la compréhension des écosystèmes néotropicaux.

## 7.1 – Déterminants éco-évolutifs de la diversification du groupe

### 7.1.1 – Une diversification liée au sol et/ou au climat ?

Le chapitre 6 nous montre les préférences écologiques de quelques espèces appuyant l'idée que certaines variables environnementales pourraient s'avérer limitantes quant à la distribution des espèces et/ou ont favorisé la diversification de certaines espèces de ce groupe. Les membres de la série *Laurifoliae* apparaissent être capables de pousser dans des sols engorgés même si la proximité à l'eau est variable selon les espèces. *Passiflora ambigua* et *P. venusta* sont deux exemples de diversifications possibles au sein de la série *Laurifoliae*. Avec sa forte amplitude latitudinale le long de la cordillère andine jusqu'au sud du Mexique, *P. ambigua* montre une forte plasticité climatique tandis qu'elle reste relativement prostrée au niveau des piémonts andins suggérant une limitation par la fertilité de ces sols volcaniques qui se diluent dans l'Amazonie. *P. venusta* semble davantage limitée par le climat avec des préférences écologiques à saisonnalité plus marquée et à amplitude journalière des températures en moyenne plus élevée que les autres espèces. La compréhension de la diversification des autres espèces

est plus complexe et s'apparente davantage à une combinaison de préférences écologiques permettant de les isoler les unes des autres.

### 7.1.2 – Rôle de la dispersion et de la vicariance

Dans sa diversité, la série *Laurifoliae*, présente à la fois des espèces à large distribution et des endémiques très localisées, comme on peut l'observer dans d'autres groupes morphologiquement très uniformes telles que les supersections *Tacsonia*, le long de la cordillère andine, ou *Coccinea* dans les basses terres de l'Amazonie et du Chocó biogéographique. Ce mélange de distributions étendues et restreintes est cohérent avec l'extension des habitats humides pendant l'Holocène (Mayle et *al.*, 2000; Mayle et *al.*, 2004), dans la mesure où les différentes espèces se propagent à des rythmes différents à partir de différents refuges restreints au cours du Pléistocène. Des taux de dispersion différentiels pourraient être expliqués par des disperseurs différents, tant entre espèces qu'entre populations d'une même espèce. Pour la Guyane française, la littérature et nos propres observations en indiquent que le processus de dispersion n'est pas le fait d'un seul animal disperseur par espèce. Ainsi, *P. tinifolia* a été retrouvée dans l'estomac de poissons frugivores (Characidées) dans les rivières de l'Approuague et du Sinnamary (Boujard et *al.*, 1990), tandis que l'on peut l'observer sur sable blanc, près des Hattes et loin de tout fleuve, ce qui implique nécessairement un ou plusieurs disperseurs terrestres. Dans l'état brésilien du Pará, de Oliveira et *al.*, 2014 montrent que *P. coccinea* (supersection *Coccinea*) est consommée par plusieurs espèces de capucins. Dans ce contexte, il faut aussi prendre en compte le nombre et la durée des périodes de floraison, qui déterminent la relation avec les disperseurs comme le nombre de graines à disperser. Nos données sont encore insuffisantes pour tester cette vision mais nous pouvons noter que *P. laurifolia*, *P. nitida*, *P. acuminata*, qui présentent les plus grandes aires de répartition, fleurissent plusieurs fois dans l'année.

### 7.1.3 - Morphologie florale et interaction plante-pollinisateur

Comme nombre d'espèces du sous-genre *Passiflora*, les espèces de la série *Laurifoliae* présentent un opercule membraneux plus ou moins fimbrié avec un androgynophore à base élargie. Ces structures florales rendent le nectar accessible uniquement à certains pollinisateurs, car elles s'emboîtent de telle sorte que seul un visiteur suffisamment puissant, avec un embout buccal long et résistant, comme les grandes abeilles, puisse écartier l'operculum et avoir accès à la chambre nectarifère (Koschnitzka et Sazima, 1997, Faegri et Van der Pijl, 2013). Pourtant, alors que plusieurs espèces de la série *Laurifoliae*

sont cultivées, peu de publications renseignent sur la pollinisation de ces espèces, les principales connaissances sur ce domaine étant limitées aux espèces les plus consommées comme *P. edulis*. A Puerto Rico, Jackson et Woodbury (1976) mentionnent *Xylocopa brasilianorum* L. comme pollinisateur de *P. laurifolia*. Au centre agronomique du campus de Jaboticabal (Sao Paulo), Malerbo-Souza et al. (2002) montrent que *P. nitida* est auto-incompatible, et principalement pollinisée par *Xylocopa grisescens* Lepeletier et dans une moindre mesure par *Xylocopa frontalis* Olivier. Dans cette étude, ces deux abeilles apparaissent généralistes, pollinisant également *P. giberti* et *P. edulis*. Néanmoins, les auteurs observent que chacune de ces deux espèces d'abeille est la plus fréquente à des moments différents de la journée. Par exemple, *X. frontalis* visitait, principalement, *P. nitida* à 13h00, *P. edulis* à 15h00 et *P. giberti* à 17h00, transportant à un instant donné un seul type de pollen, assurant ainsi une pollinisation efficace pour chacune de ces passiflores. Mais qu'en est-il en Amazonie ou dans le Chocó biogéographique où *P. nitida* est sauvage ? *Xylocopa grisescens* semble limité à une grande partie du Brésil, à l'exception notamment de son extrême ouest, tandis que *X. frontalis* est présent dans l'ensemble des Néotropiques (Mawdsley, 2018), suggérant que *P. nitida* est pollinisée par plusieurs pollinisateurs à travers son aire de répartition, chacun pouvant présenter des comportements de pollinisation différente à l'échelle de la journée (Malerbo-Souza et al., 2002). Ce glissement d'un pollinisateur à un autre, tous deux partagés avec d'autres espèces de passiflores, pourrait expliquer les regroupements géographiques entre espèces observés dans l'analyse génétique du chapitre 4.

A cette complexité vient se rajouter la présence au sein de la série de trois patrons de fleurs différents correspondant à la présence ou non d'une couronne de filaments internes presque perpendiculaire ou parallèle à l'androgynophore. Ces différentes morphologies florales se retrouvent d'ailleurs au-delà de la série *Laurifoliae* (chapitre 4) et correspondent toutes à une accessibilité différente à la chambre nectarifère qui doit donc influencer sur le type de pollinisateur. On peut noter que le tube formé par la couronne interne de *P. nitida* et *P. fissurosa* rappelle celui de *P. murucuja*, pollinisée par les colibris, tandis que les populations de *P. riparia* observées en Guyane montraient des fleurs blanches en début de fanaison dès le matin, avec une odeur désagréable, suggérant une pollinisation par les chauves-souris.

#### 7.1.4 – D'autres pistes pour expliquer la géographie et l'évolution de ces espèces?

Au travers ces paragraphes nous avons suggéré des hypothèses quant à l'évolution et la distribution géographique de ces espèces, liées notamment à la biogéographie de ce groupe, à ses préférences

écologiques, à la présence/absence de ses pollinisateurs et disperseurs. A cela s'ajoute la présence d'herbivores comme les papillons du genre *Heliconius* ou les termites dont l'activité sur les espèces de passiflores est limitée par l'action de fourmis protectrices. Ainsi la distribution d'une espèce de passiflore pourrait être limitée par l'aire géographique de sa fourmi protectrice. Mais cette relation pourrait s'avérer altérée par une composante climatique, Wirth et Leal (2001) montrant que la pluie pourrait contraindre l'activité anti-herbivore des fourmis fréquentant les nectaires extrafloraux. Néanmoins, ces relations myrmécophiles existent chez d'autres espèces africaines de la famille des *Passifloraceae* utilisées à plusieurs reprises comme outgroup dans les phylogénies du genre *Passiflora* (Muschner et al., 2012), suggérant que cette association très ancienne existait dès son arrivée sur le continent américain et a dû jouer un rôle non négligeable dans l'évolution de celui-ci.

Enfin, les passiflores n'étant pas des organismes autoportés, leur accession à la lumière permettant leur croissance est fortement liée à leurs supports, les arbres. La diversité des communautés végétales qui les entourent ont un impact sur leur développement et donc sur leur répartition. En prenant comme modèle la tribu des *Bignoniaceae* (*Bignoniaceae*), Meyer et al. (2020) montre que la hauteur de la canopée est un facteur clé de la richesse des espèces de lianes, en plus du climat et du sol.

## 7.2 - Limitations et contraintes de l'étude

### 7.2.1 – Un échantillonnage disparate

Une des contraintes majeures dans ce travail de thèse a été l'impossibilité de disposer du même échantillonnage d'espèces pour la morphologie, la génétique, la phénologie et la distribution des plantes (cf. Matériel et Méthode, chapitres 4 et 6). En outre, les herbiers, qui apportaient principalement des données géographiques et phénologiques, montraient un grand nombre d'erreurs de détermination. Sur les 1152 spécimens d'herbiers consultés dans les différentes institutions (herbiers déposés pour ma thèse non compris), seulement 560 (48,61 %) étaient exploitables pour un travail d'analyse environnementale (données géographiques absentes ou trop imprécises ou identification impossible). Dans cet échantillon correctement géoréférencé, nous avons identifié 21,6 % d'erreurs ou d'absences d'identification. Cela montre qu'utiliser directement des bases de données globalisées pour ce groupe d'espèces est peu envisageable, confirmant ainsi les travaux de De Giovanni et al. (2012) sur le faible pourcentage de données géoréférencées fiables et précises pour les passifloracées au Brésil. Dans le

même temps, l'acquisition de matériel frais de l'ensemble des espèces, si possible en fleur pour la morphologie et bien conservé pour la génétique, est rendue quasiment impossible de par (i) la dispersion spatiale des espèces, impactant nécessairement les temps de prospection et le budget disponible pour de telles expéditions, (ii) le manque de données de localisations précises notamment pour les espèces endémiques et rares, et (iii) une période de floraison individuelle très brève (une semaine environ avec des fleurs qui fanent en une journée).

### 7.2.2 – Marqueurs génétiques

Les analyses génétiques réalisées permettent de confirmer le travail en morphologie mais ne permettent pas d'appréhender les liens phylogénétiques entre espèces (chapitre 4). Les faibles financements obtenus par la collaboration du Jardin Botanique de Lyon et du Cirad de Montpellier, sur leurs fonds propres, n'ont notamment pas permis d'utiliser des techniques en génétique permettant d'appréhender les liens phylogénétiques entre espèces ni de réaliser un échantillonnage plus homogène sur le terrain, et les appels à projets des bailleurs de fonds de recherche ne favorisent pas une recherche taxonomique de base.

Même si les travaux de Pacheco et *al.* (2020) et Rabah et *al.* (2018), réalisés à partir des séquences complètes des plastomes, montrent des phylogénies regroupant des espèces de *Laurifoliae*, l'échantillon reste trop faible pour conclure à la monophylie du groupe. Dans les perspectives, nous proposons une approche différente à l'échelle du sous-genre pour tenter d'appréhender les liens entre espèces.

### 7.2.3 - Temps versus argent

Ce travail taxonomique a été davantage chronophage que coûteux. Les mesures morphologiques ont été essentiellement longues et répétitives mais nécessitent peu de matériel (chapitre 4). De même, la collecte de données d'herbiers est relativement simplifiée par la mise en ligne sur internet d'un grand nombre de spécimens par les institutions ou via des envois postaux des herbiers demandés. La mise en place d'un réseau de botanistes sur place, dans les différents pays demande également du temps, mais facilite l'accumulation de connaissances une fois sur place et les relations auprès des institutions pour obtenir des permis de collecte. Cela a été particulièrement précieux pour obtenir des photos ou des herbiers qui n'étaient pas disponibles en ligne, des informations sur la phénologie et l'ethnobotanique

des plantes. Seuls les coûts des missions de terrain et des analyses génétiques contraignent le budget, de surcroît quand on ne dépend directement d'aucune institution.

## 7.3 - Perspectives

### 7.3.1 – Acquisition de nouvelles données sur *Passiflora* et futurs axes de travail

Cette thèse montre comme il est nécessaire de poursuivre les inventaires floristiques sous les Néotropiques. Les zones amazoniennes du Pérou, de la Bolivie, ainsi que les zones du bassin de l'Orénoque et du nord du plateau des Guyanes comme l'est du Venezuela, le Guyana et le Suriname restent sous-prospectées, et leurs espèces sous-représentées. A titre d'exemple, *Passiflora chaparensis*, dans le Chapare en Bolivie, doit être retrouvée et néotypifiée comme souligné dans le chapitre 5. D'autres espèces beaucoup plus étendues géographiquement comme *P. killipiana* n'ont jamais été photographiées et le nombre de collectes en reste très limité. Dans le même sens, l'observation de la phénologie des espèces et la connaissance de leurs pollinisateurs doivent être approfondies pour faciliter la compréhension de l'évolution et du maintien de cette diversité. Pour ce faire, la consolidation d'un réseau autour du genre *Passiflora* issu de la nouvelle génération de chercheurs travaillant dans ce domaine et de botanistes locaux est primordiale.

Un des objectifs à la suite de la thèse est la publication des chapitres 4, 5 et 6. Une mise à jour sera nécessaire pour la publication du dernier chapitre avec la prise en compte de nouvelles données récoltées entre la période d'analyse (mars 2020) et aujourd'hui. Les connaissances et les données géographiques sur les espèces évoluent rapidement grâce à des outils participatifs particulièrement dynamiques comme le site *iNaturalist*, initié par le National Geographic et l'Académie des sciences de Californie. Dans le même sens, l'accumulation de données sur les espèces les plus courantes, les rend utilisables pour approfondir les premiers travaux de modélisation de niches (SDM) et les élargir à d'autres espèces que *P. riparia* et *P. acuminata*.

Il est également prévu d'appréhender la diversité (génétique et morphologique) des espèces proches de notre groupe d'étude tels que celles de la série *Quadrangulares*.

Enfin, en parallèle de ce travail, nous avons initié un projet de checklist des espèces du sous-genre *Passiflora* en collaboration avec plusieurs spécialistes du genre tels que Harlan Svoboda (Washington, USA), Ana Carolina Mezzonato et Michael Milward-de-Azevedo (Rio de Janeiro, Brésil) et John

MacDougal (Saint Louis, USA) pour dresser un état des lieux des espèces reconnues et constituer une base bibliographique pour les futurs travaux de taxonomie sur le sous genre.

### 7.3.2 – Relations entre diversités morphologique et génétique

Le manque de résolution des marqueurs génétiques a été jusqu'à présent une caractéristique importante dans la plupart des études phylogénétiques sur le genre *Passiflora* (en particulier le sous-genre *Passiflora*), comme présenté dans les chapitres 1 et 4. Certains de ces problèmes peuvent désormais être surmontés grâce à l'avènement du séquençage de nouvelle génération (NGS), qui offre des possibilités sans précédent en phylogénomique en accroissant progressivement à la fois la couverture taxonomique et la quantité de données de séquence, tout en restant à un coût relativement faible. La reconstruction complète de l'ADN plastomique chez *P. edulis* (Cauz-Santos et al., 2017) ouvre la voie vers une meilleure connaissance de la phylogénie du genre, mais l'hérédité complexe du chloroplaste (Muschner et al., 2006 ; Hansen et al., 2007), la présence d'hétéroplasmie (Cauz-Santos, 2020) liée à la spéciation hybridogène, voire des cas de capture extrême de ce dernier entre sous genres (Hansen et al., 2006), rappellent que cela permet d'illustrer l'histoire évolutive de cette organelle mais pas forcément celle des espèces qui les portent. Une comparaison avec l'histoire du génome nucléaire est donc indispensable (Pacheco et al., 2020), tout en prenant en compte les phénomènes d'hybridation et de tri incomplet des lignées (ILS), comme cela été réalisé sur d'autres groupes néotropicaux à diversification rapide et récente (Pouchon et al., 2018).

L'analyse de l'évolution et de la diversification des taxons nécessite en outre des analyses intégratives qui combinent données morphologiques, géographiques et écologiques dans un cadre phylogénétique, au niveau de l'espèce, et calibré dans le temps. L'apport de la morphologie dans un contexte de reconstruction de l'évolution du genre *Passiflora* n'a été que peu exploré depuis la phylogénie de Yockteng et Nadot (2004). Le protocole développé durant cette thèse en s'appuyant sur les travaux de Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge (2017) est un formidable outil pour étudier la variabilité des caractères entre espèces et pourrait être étendu à d'autre groupes dans le sous-genre *Passiflora*. L'accumulation d'analyses de ce type pourrait déboucher sur une base de données de traits morphologiques, l'idée étant de pouvoir discuter les futures phylogénies et de pouvoir identifier les différentes synapomorphies à l'intérieur du genre *Passiflora*. Dans ce contexte, il sera également intéressant de prendre en compte l'impact des multiples relations de coévolutions liés avec de

nombreux organismes (pollinisateurs, herbivores, protecteurs et disperseurs). Alors que les convergences évolutives traduisant les relations de pollinisation ont déjà été abordés (Abrahamczyk et *al.*, 2014; Ocampo et Coppens d'Eeckenbrugge, 2017), l'influence de la coévolution avec les autres organismes pouvant avoir eu un impact sur la morphologie des espèces (et leur taxonomie) n'a encore été que trop peu étudiée.

### 7.3.3 - Centrer l'effort de recherche sur le sous genre *Passiflora*

Comme développé en introduction, le genre *Passiflora* présente cinq sous-genres. Sous les Néotropiques, quatre sont présents : *Passiflora*, *Decaloba*, *Astrophea* et *Deidamioides*. Seuls les trois premiers sont définis comme monophylétiques et correspondent à des groupes cytogénétiques différents. Le sous-genre *Decaloba*, avec environ 251 espèces, a été particulièrement bien étudié tant dans sa morphologie que dans sa génétique, et les publications récentes (Krosnick et *al.*, 2013) montrent une bonne congruence entre ces deux approches. La taxonomie (sur des bases morphologiques) du sous-genre *Astrophea* avec ses 66 espèces a été récemment révisée à l'échelle du Brésil (Mezzonato-Pires et *al.*, 2020). Le sous genre *Deidamioides* semble, quant à lui, polyphylétique (Pacheco et *al.*, 2020) et le placement de ses espèces est encore incertain. Enfin, Le sous genre *Passiflora*, avec environ 265 espèces est le moins avancé d'un point de vue taxonomique. Pourtant il est le groupe contenant le plus d'espèces consommées par l'homme (près de 60 !), et certainement le plus intéressant d'un point de vue de sa coévolution avec ses pollinisateurs, comprenant trois syndromes de pollinisation (insectes, oiseaux et chauves-souris). Alors que l'on observe une incongruence entre la classification taxonomique de MacDougal et Feuillet, et les phylogénies de ce sous-genre, on note également que de nombreuses espèces présentent des caractères intermédiaires entre les différents groupes (séries, sections, supersections) définies dans cette classification. La compréhension de son évolution et la résolution de sa taxonomie sont, sans nul doute, les prochains défis à relever pour les taxonomistes.

### 7.3.5 - Le genre *Passiflora* : vers un modèle liane ?

Éléments constitutifs importants des écosystèmes forestiers néotropicaux, les lianes peuvent représenter jusqu'à 55 % des espèces ligneuses en Guyane Française, occupent jusqu'à 85 % des arbres au Costa Rica et constituent jusqu'à 40 % de la canopée foliaire au Panama (Caballé, 2008).

Actuellement, notamment en lien avec la perturbation des milieux et les changements globaux, on observe une prolifération des lianes au sein des forêts néotropicales (Phillips et *al.*, 2002, Schnitzer et Bongers, 2011), réduisant l'accumulation et le stockage du carbone dans ces écosystèmes (van der Heijden et *al.*, 2015), et rendant indispensable leur intégration dans les modèles de végétation (Verbeeck et Kearsley, 2016). Ceci est d'autant plus urgent que les efforts pour examiner les facteurs de diversité végétale dans les forêts tropicales se sont jusqu'à présent concentrés sur les arbres, alors que les lianes, qui dépendent de ces derniers pour se soutenir, ont été largement ignorées dans les recherches sur la diversité (van der Heijden et Phillips, 2009). De 1950 à 2018, seules 169 publications ont été écrites exclusivement sur les lianes dans les Néotropiques, toutes disciplines confondues (Vargas et *al.*, 2020). Ainsi, la nécessité d'étudier ce type biologique pour comprendre la structure, l'histoire et l'évolution des forêts néotropicales est évidente.

La tribu des *Bignoniaceae* (*Bignoniaceae*) est considérée par ses auteurs comme « le plus grand clade de lianes néotropicales » avec 21 genres et 400 espèces distribuées dans l'ensemble des Néotropiques et occupant des habitats variés (Lohmann et Taylor, 2014). Elle semble être le modèle de lianes néotropicales le plus avancé en écologie, évolution et biogéographie (Gentry, 1974 ; Lohmann, 2006 ; Lohmann et *al.*, 2013 ; Fonseca et Lohmann, 2015). Sa taxonomie a été particulièrement révisée avec un total de 14 publications entre 1950 et 2018 (Vargas et *al.*, 2020). Cette classification permet d'obtenir de petits groupes monophylétiques (représentés ici par les genres), facilitant la compréhension de l'histoire évolutive de ce groupe. La divergence de ce clade par rapport au reste des *Bignoniaceae* néotropicales apparaît en Amérique du Sud et est datée entre 54.2 et 45.6 millions d'années à l'Eocène (Lohmann et *al.*, 2012). Les syndromes de pollinisation observés chez les fleurs de ce clade sont très diversifiés (insectes, oiseaux et chauves-souris) et leur évolution a été étudiée (Alcantara et Lohmann, 2010).

Avec environ 600 espèces dont la plus plupart (environ 550) sont natives du Nouveau Monde, les passiflores sont, en réalité, le plus grand clade de lianes des Néotropiques (Feuillet et Acevedo-Rodriguez, 2020). Le genre présente une distribution allant du sud des Etats-Unis au nord du Chili et de l'Argentine. Les espèces qui le composent, occupent un large éventail d'habitats humides et secs, allant des forêts tropicales de basse altitude (par exemple les forêts atlantiques et amazoniennes) à celles des forêts des nuages de la Cordillère des Andes en dessous des paramos, en passant par des zones boisées saisonnièrement sèches tels que la Caatinga ou les savanes comme le Cerrado au Brésil, tout en interagissant avec de nombreux animaux (pollinisateurs, protecteurs, parasites). Comme nous l'avons observé dans la série *Laurifoliae*, les espèces présentent une variété de modèles de distribution.

Certaines espèces sont localement endémiques, tandis que d'autres ont de larges aires de répartition. De même, certaines sont limitées à un seul habitat, tandis que d'autres sont davantage généralistes. Le nombre d'espèces du genre, la diversité d'habitats et les interactions avec leur milieu, fait du genre *Passiflora* un excellent modèle pour l'étude de la biogéographie et de l'écologie néotropicales.

Comme pour les *Bignoniaceae*, la taxonomie de ce genre a été fortement étudiée mais principalement sur des bases morphologiques (Killip, 1938 ; Feuillet et MacDougal, 2003). De nombreuses études phylogénétiques ont en bonne partie permis de circonscrire les différents sous-genres (Muschner et al., 2003 ; Yockteng et Nadot, 2004 ; Pacheco et al., 2020 ; Krosnick et al., 2013) dans *Passiflora*, mais les liens entre espèces dans ces différents groupes (à l'exception du sous genre *Decaloba*) restent le plus souvent flous, liés aux problèmes de complexité génétique précédemment évoqués. Ainsi, malgré l'utilisation de marqueurs relativement similaires dans les études phylogénétiques de ce genre et des *Bignoniaceae*, la résolution des phylogénies apparaît moins ardue chez les *Bignoniaceae*.

Comme pour les *Bignoniaceae*, la période de divergence du genre *Passiflora* par rapport aux autres *Passifloraceae* néotropicales se situe à l'Eocène (Sader et al., 2019 ; Muschner et al., 2012). Néanmoins, le sous-genre *Astrophea* est le dernier groupe de passiflores à se diversifier autour de 20 millions d'années (Miocène), quand la plupart des clades majeurs de *Bignoniaceae* ont réalisé l'essentiel de leur diversification avant 25 millions d'années, à l'Oligocène (Lohmann et al., 2013). Contrairement à ces derniers, les zones biogéographiques de diversification des différents sous-genres de passiflores n'ont pas été étudiées. Enfin, à l'instar des *Bignoniaceae*, le genre *Passiflora* montre des syndromes de pollinisation divers mais l'étude de l'évolution de la morphologie florale et du système de pollinisation s'est limitée à la supersection *Tacsonia* dans le sous-genre *Passiflora* (Abrahamczyk et al., 2014).

Ainsi, l'instabilité taxonomique, doublée d'un manque de phylogénies résolutive et calibrées, explique que, malgré son large potentiel en tant que modèle biologique, le genre *Passiflora* ne soit pas encore au niveau des *Bignoniaceae*, en tant que modèle pour les lianes néotropicales. Comme le mentionnent Lohmann et al. (2013), il sera particulièrement intéressant de voir comment ces différents modèles de lianes se comparent pour apporter une meilleure compréhension de l'histoire évolutive de ces formes de vie dans les Néotropiques.

## 7.4 - L'importance de la taxonomie dans la compréhension des écosystèmes néotropicaux

Les Néotropiques comprennent les régions les plus riches en espèces de la planète (Antonelli et Sanmartin, 2011) et l'Amazonie en est la principale (Antonelli et *al.*, 2017). De nombreuses et récentes publications en biogéographie, phylogénie, écologie montrent le potentiel exceptionnel de cette zone de la planète en termes de compréhension de sa biodiversité passée, présente et future. Ces études variées bénéficient de l'immense travail de terrain de la part des taxonomistes de la fin du 20<sup>ème</sup> siècle (Mori, 1992). Plusieurs d'entre eux, tels Alwyn Gentry (USA), Scott Mori (USA), Tom Croat (USA), Hiltje et Paul Maas (Pays-Bas), Julian A. Steyermark (USA), José Cuatrecasas (Espagne/USA), Jean-Jacques De Granville (France) et Ellsworth Paine Killip (USA), pour ne citer qu'eux, sont de véritables défricheurs de connaissances, dont la profusion de collectes, d'articles (monographies et flores) et d'expéditions souvent longues et dans des conditions difficiles, profitent encore aux chercheurs actuels travaillant de près ou de loin sur la diversité végétale des Néotropiques. Ainsi, ce travail de terrain reste l'outil indispensable permettant d'accumuler suffisamment de connaissances pour décrire les espèces, puis les classer. Comme nous l'avons démontré à travers cette thèse, le concept d'espèce, en particulier dans le règne végétal dans des groupes difficiles comme le genre *Passiflora*, ne peut s'appréhender qu'en intégrant un ensemble de critères (morphologique, génétique, écologique) offrant des perspectives complémentaires. Cependant, entre le moment où les espèces sont décrites et celui où la classification de ces dernières est « stable », la connaissance de ces différents critères évolue comme nous l'avons nous-même observé à travers ce travail. Cette vision actuelle de la botanique souligne que les frontières entre taxonomie et biologie évolutive continuent de s'estomper, les taxonomistes utilisant de plus en plus leurs connaissances pour comprendre les modèles et les processus en écologie et évolution (Lagomarsino et Frost, 2020).

Pourtant malgré que l'on perçoit aisément l'utilité de la taxonomie, on observe que de nombreux taxonomistes se dirigent vers la retraite sans garanties d'être remplacés (Lagomarsino et Frost, 2020 ; Wheeler, 2020). C'est notamment le cas pour les *Passifloraceae*, où les experts qui avaient réalisé les dernières révisions taxonomiques sont soit proches de la retraite comme John MacDougal (Etats-Unis), retraités comme Peter Jorgensen (Etats-Unis), Christian Feuillet (Etats-Unis), Stephen Tillett (Venezuela), Armando Cervi (Brésil) soit récemment décédés tel que Roberto Vásquez (Bolivie). De nombreux pays d'Amérique du Sud, à l'exception du Brésil, qui est aujourd'hui le pays publiant le plus sur le genre *Passiflora*, n'ont plus de spécialistes dans ce domaine, rendant notamment les déterminations des

espèces très incertaines dans les herbiers (comme montré précédemment). Plus largement, certains groupes taxonomiques sont dépourvus ou en manque d'experts (Tobler et *al.*, 2007) et la flore du bassin amazonien reste méconnue en raison d'effort de collecte et de révision taxonomique très insuffisants (Cardoso et *al.*, 2017). Pourtant, Des changements sans précédent dans le biote terrestre incitent à déployer d'urgence des efforts pour décrire et conserver la diversité végétale (Grace et *al.*, 2021). Lagomorsino et Frost (2020) parlent d'un obstacle taxonomique qui se prépare et font référence à la déconnexion existant entre le vivier décroissant de chercheurs qui génèrent des inventaires floristiques et prennent des décisions taxonomiques, et ceux qui les utilisent.

Dans le même temps, alors que l'importance des herbiers comme matériel indispensable aux questions de biogéographie et d'évolution est admise (Lavoie, 2013 ; Besnard et *al.* 2018), l'intensité de leur collecte a diminué d'une manière générale après la Seconde Guerre Mondiale avec la période de décolonisation qui s'ensuivit. Le rythme de croissance des collections d'herbiers commença à baisser en France, en Australie et en Allemagne, à cause également de la baisse des financements de projets permettant la collecte de nouveaux spécimens d'herbiers et à une perception sociétale de ces collections considérées comme non-importantes voir inutiles (Le Bras et *al.*, 2017). Une situation similaire a été observée aux Etats-Unis (Prather et *al.*, 2004).

A l'inverse, des solutions émergent avec la numérisation et la mise en ligne d'un grand nombre de spécimens d'herbiers au niveau des Néotropiques, avec le projet REFLORE au Brésil (Forzza et *al.*, 2021 ; Canteiro et *al.*, 2019) ou le projet e-Recolnat en France (Pignal et Pérez, 2013). Parallèlement, le projet de science participative *iNaturalist*, précédemment présenté, permet d'obtenir des données géographiques et phénologiques récentes et de qualité pour les espèces du continent sud-américain.

Ainsi, par ce travail de thèse, nous prônons une taxonomie moderne basée sur une approche pluridisciplinaire (morphologie, génétique, écologie, phénologie), appelée taxonomie intégrative par Deyrat (2005) et permettant de mieux appréhender et délimiter le concept d'espèce, tout en synthétisant les connaissances sur les taxons. Cette science doit nous permettre de prolonger, au-delà de la paresse décrite par Fontenelle, notre curiosité du vivant. Cette notion de classer et nommer si évidente dès l'enfance (cf. avant-propos), n'a pourtant jamais été aussi prégnante devant les défis que nous imposent les changements globaux.

## Références

<https://naturalhistory.si.edu/sites/default/files/media/file/passifloraceae-final-small.pdf>

Alcantara S., et Lohmann L. G., 2010. Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, 97(5), 782-796.

Abrahamczyk, S., Souto-Vilarós, D., et Renner, S. S., 2014. Escape from extreme specialization: passionflowers, bats and the sword-billed hummingbird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281: 1-7.

Annonay H. et Feuillet C., 1997. *Passiflora cerasina*, a new species of *Passiflora* subgenus *Passiflora* (Passifloraceae) from French Guiana. *SIDA* 17: 551–554.

Antonelli A., Nylander J. A., Persson C., et Sanmartín I., 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(24) : 9749-9754.

APG II, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399-436. Arbo M. M., 2007. Turneraceae in Kubitzki K., *The families and genera of vascular plants*, Springer. Vol. IX : 458-466.

Batjes, N. H., Ribeiro, E., and van Oostrum, A., 2020. Standardised soil profile data to support global mapping and modelling (WoSIS snapshot 2019), *Earth Syst. Sci. Data*, 12, 299–320

Bentham G. et Hooker J.D., 1867. *Genera plantarum*, Reeves, London, vol. 1(3) : 810-811.

Bernacci L. C., 2001. Notas sobre *Passiflora ischnoclada* Harms (Passifloraceae). *Acta Botanica Brasilica* 15: 197–199.

Besnard G., Gaudeul M., Lavergne S., Muller S., Rouhan G., Sukhorukov A. P., ... et Jabbour F. 2018. Herbarium-based science in the twenty-first century. *Botany Letters* 165 (3-4) : 323-327.

Beven K. J., et Kirkby M. J. 1979. A physically based, variable contributing area model of basin hydrology/Un modèle à base physique de zone d'appel variable de l'hydrologie du bassin versant. *Hydrological Sciences Journal*, 24(1), 43-69.

Bois, D. G. J. M., 1928. *Passiflora laurifolia*. *Les plantes alimentaires chez tous les peuples: et à travers les âges : histoire, utilisation, culture* 2: 356-357.

Bonilla Morales M. M., Aguirre-Morales A. C. et Caetano C. M., 2016. *Passiflora metae*, a new species of *Passiflora* series *Laurifoliae* (Passifloraceae) of the Andean piedmont in the Colombian Orinoquia. *Phytotaxa* 267: 129–136.

Boujard T., Sabatier D., Rojas-Beltran R., Prevost M. F., et Renno, J. F., 1990. The food habits of three allochthonous feeding characoids in French Guiana. *Revue d'écologie*.

Le Bras, G., Pignal, M., Jeanson, M. L., Muller, S., Aupic, C., Carré, B., ... et Jabbour, F. 2017. The French Muséum national d'histoire naturelle vascular plant herbarium collection dataset. *Scientific data*, 4(1), 1-16.

Caballé G. 2008. du sol à la canopée : les lianes in Hallé, F. 2008. *Aux origines des plantes, Fayard*, Tome 1 : 282-297.

de Candolle A. P., 1821. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève* vol. 1 : 434-436.

de Candolle A. P., 1828. *Enumeratio contracta ordinum, generum, specierumque plantarum. Prodrum Systematis Naturalis Regni Vegetabilis*, 3 : 1-491.

Canteiro C., Barcelos L., Filardi F., Forzza R., Green L., Lanna J., ... et Nic Lughadha E., 2019. Enhancement of conservation knowledge through increased access to botanical information. *Conservation Biology*, 33(3), 523-533.

Cardoso, D., Särkinen, T., Alexander, S., Amorim, A. M., Bittrich, V., Celis, M., ... et Forzza, R. C. 2017. Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(40) : 10695-10700.

de Castro E. C., Zagrobelny M., Cardoso M. Z., et Bak S., 2018. The arms race between heliconiine butterflies and *Passiflora* plants—new insights on an ancient subject. *Biological Reviews*, 93(1) : 555-573.

Cauz-Santos, L. A., da Costa, Z. P., Callot, C., Cauet, S., Zucchi, M. I., Bergès, H., ... et Vieira, M. L. C. 2020. A repertory of rearrangements and the loss of an inverted repeat region in *Passiflora* chloroplast genomes. *Genome Biology and Evolution* 12(10) : 1841-1857.

Cauz-Santos L. A., Munhoz C. F., Rodde N., Cauet S., Santos A. A., Penha H. A., ... et Vieira M. L. C., 2017. The chloroplast genome of *Passiflora edulis* (Passifloraceae) assembled from long sequence reads: structural organization and phylogenomic studies in Malpighiales. *Frontiers in Plant Science*, 8, 334.

Cervi A. C., 1997. Passifloraceae do Brasil: estudo do gênero *Passiflora* L. subgênero *Passiflora*. *Fontqueria* 45(1): 1–92.

Cervi A. C., 2010. *Passiflora kikiana*, a new species of Passifloraceae from the Brazilian Amazon. *Acta Botanica Brasilica* 24: 1062–1064.

Chase M. W., Zmarzty S., Lledo' M. D., Wurdack K. J., Swensen S. M. et Fay M. F., 2002. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid rbcL DNA sequences. *Kew Bulletin* 57:141-181

Coppens d'Eeckenbrugge, G., Rome, M., Ocampo, J. 2017. Diversity and fruit potential of the wild and cultivated granadillas of the series Laurifoliae (Passiflora, subgenus Passiflora). Primer Congreso Latinoamericano y Mundial de Pasifloras, Neiva, Huila (Colombie).

Coppens d'Eeckenbrugge G., Segura S. D., Hodson de Jaramillo E. et Góngora G. A., 2001. Passion Fruits. In: Charrier A., Jacquot M. & Hamon S. (eds.) : *Tropical plant breeding*. Montpellier, France, Cirad; Enfield, U.S.A., Science Publishers, 381-401.

Cronquist A., 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.

Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Gue ´gan J.-F., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E. et Turner J.R.G., 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7 : 1121–1134.

Cusset G., 1967. *Flore du Cambodge, du Laos et du Vietnam* 5: 119.

Cuvier M. F., 1823. *Dictionnaire des sciences naturelles*, F. G. Levrault and Le Normant, Strasbourg and Paris, tome 29: 187.

Davis C. C., Webb C. O., Wurdack K. J., Jaramillo C. A., et Donoghue M. J., 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist* 165(3) : 36-65.

Dayrat B., 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85(3), 407-417.

Duncan, W. P., et Fernandes, M. N. 2010. Physicochemical characterization of the white, black, and clearwater rivers of the Amazon Basin and its implications on the distribution of freshwater stingrays (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 5(3) : 454-464.

Escobar L. K., 1988. Passifloraceae. *Passiflora*. Subgéneros: *Tacsonia*, *Rathea*, *Manicata* and *Distephana*. *Flora de Colombia*, Monografía N°10. Bogotá: Universidad Nacional de Colombia, 138 pp.

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

Escobar L. K., 1989. Two new species of Passifloraceae from South America. *Phytologia* 66 : 80–82.

Ewers F.W., Fisher J.B. et Chiu S.T., 1990. A survey of vessel diameter in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* 84 : 544–552.

Faegri, K., et Van der Pijl, L. (2013). *Principles of pollination ecology*, Pergamon Press.

- Fajardo D., Angel F., Grum M., Tohme J., Lobo M., Roca W.M. et Sanchez I., 1998. Genetic variation analysis of the genus *Passiflora* L. using RAPD markers. *Euphytica*, 101(3) : 341-347.
- Fay M. F., Swensen S. M. & Chase M. W., 1997. Taxonomic affinities of *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae). *Kew Bulletin* 52 : 111-120.
- FAO, 2011. Committee on commodity problems, intergovernmental group on bananas and tropical fruits, Yaounde' (Cameroon), Tropical Fruits Compendium.
- Feuillet C. et Cremers G., 1984. Studies on the flora of the Guiana. 6. Passifloraceae nouvelles ou méconnues de Guyane française. *Botany, Proceedings Koninglijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen ser. C.* 87: 377–386.
- Feuillet C., 1986. Etudes sur la flore des Guyanes. 22. Deux Passifloraceae nouvelles et quelques espèces rares en Guyane française. *Candollea* 41 : 173–178.
- Feuillet C., et MacDougal J.M., 2007. Passifloraceae. In: Kubitzki K (ed) *The families genera of vascular plants*. Springer, Berlin.
- Feuillet C., et MacDougal J. M., 2003. A new infrageneric classification of *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Passiflora* 13 : 34-38.
- Feuillet C., 2004. *Passiflora phellos*, a new species in subgenus *Passiflora* (Passifloraceae). *Novon* 14 : 285–287.
- Fine P. V. A., Daly D. C., Villa Muñoz G., Mesones I., Cameron K. M. 2005. The contribution of edaphic heterogeneity to the evolution and diversity of *Burseraceae* trees in the western Amazon. *Evolution* 59: 1464-1478.
- Flora of China Editorial Committee. 2007. Flora of China (Clusiaceae through Araliaceae) 13 : 1–548. In C. Y. Wu, P. H. Raven & D. Y. Hong (eds.) *Fl. China*. Science Press & Missouri Botanical Garden Press, Beijing & St. Louis.
- Fonseca L. H. M., et Lohmann L. G., 2015. Biogeography and evolution of *Dolichandra* (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Botanical journal of the Linnean society*, 179(3), 403-420.
- Forzza R. C., Filardi, F. L. R., dos Santos Condack, J. P., Accardo, M. A. P. A. F., Leitman, P., Monteiro, S. H. N., et Monteiro, V., F. 2016. Herbário Virtual Reflora. *Unisanta BioScience*, 4(7), 88-94.
- Frankie G. W., Baker H. G., Opler P. A., 1974. Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica. *J Ecol* 62 : 881–919. Gentry A. H., 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. In *Evolutionary biology* (pp. 1-84). Springer, Boston, MA.
- Gentry A. H., 1981. Distributional patterns and an additional species of the *Passiflora vitifolia* complex : Amazonian species diversity due to edaphically differentiated communities. *Pl. Syst. Evol.* 137 : 95-105.

Gentry A. H., 1974. Coevolutionary patterns in central American Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 61(3), 728-759.

Gilbert L. E., 1971. Butterfly-plant coevolution : has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science*, 172(3983) : 585-586.

de Giovanni, R., Bernacci, L. C., de Siqueira, M. F., et Rocha, F. S., 2012. The real task of selecting records for ecological niche modelling. *Nat Conserv* 10 : 139-144.

de Giovanni, R., et Bernacci, L. 2015. Progressively approaching the distribution of *Passiflora ischnoclada* (Passifloraceae) from a single occurrence record. *Check List* 11 : 1.

Glaziou A. F. M., 1909. Liste des plantes du Brésil Central recueillies en 1861-1895. Fam. 62 : – Passifloracées. *Bulletin de la Société Botanique de France*, tome 56, Mémoires 3d : 313–316.

Grace O. M., Pérez-Escobar O. A., Lucas E. J., Vorontsova M. S., Lewis G. P., Walker B. E., ... et Antonelli A., 2021. Botanical monography in the Anthropocene. *Trends in Plant Science*.

Hansen A. K., Gilbert L. E., Simpson B. B., Downie S. R., Cervi A. C. & Jansen R. K., 2006. Phylogenetic relationships and chromosome number evolution in *Passiflora*. *Systematic Botany* 31 : 138-150.

Hansen A. K., Escobar L. K., Lawrence E., Gilbert E., & Jansen K., 2007. Paternal, maternal and biparental inheritance of chloroplast genome in *Passiflora* (Passifloraceae): *American Journal of Botany* 94 (1) : 42-46.

Harms H., 1894. Plantae lehmannianae in Columbia et Ecuador collectae. Passifloraceae. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 18 : 9.

Harms H., 1922. Neue Arten der Gattung *Passiflora*. In : Fedde, F. (ed.) *Repertorium specierum novarum regni vegetabilis* 18, Selbstverlag des Herausgeber, Berlin : pp. 294–299.

Harms H., 1925. Passifloraceae. In: Engler A., Prantl K. (eds.) *Die natürlichen Pflanzenfamilien*. 2d ed. Vol 21. Engelmann, Leipzig, 470-507.

Harms H., 1929. Passifloraceae americanae novae. *Notizblatt des Botanischen Gartens und Museums zu Berlin-Dahlem* 10 : 812.

Hearn D. J., 2006. *Adenia* (Passifloraceae) and its adaptive radiation : phylogeny and growth form diversification. *Systematic Botany* 31 : 805 – 821.

Hemsley W., 1902. *Passiflora ambigua*, native of Nicaragua. *Botanical Magazine* 128 : t. 7822.

Hernández de Toledo F., 1651. *Rerum medicarum Novae Hispaniae thesaurus*, Ex typographeio Vitalis Mascardi, Rome, 1-904.

Holm-Nielsen L. B., Jørgensen P. M. et Lawesson J. E., 1988. Passifloraceae. In: Harling & L. Andersson (eds.), *Flora of Ecuador* 31 : 124 pp.

Hooker W. J. et *al.*, 1857. *Passiflora tinifolia*, *Curtis's botanical magazine* 83 (3).

Jackson G. C., et Woodbury R. O., 1976. Host Plants of the Carpenter Bee, *Xylocopa brasiliatorum* L. (Hymenoptera: Apoidea) in Puerto Rico. *The Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico*, 60(4), 639-660.

Jacquin (von) N.J., 1776. *Hortus Vindobonensis seu plantarum rariorum*, Typis J.M. Gerold-Aulae Imperialis Typographi, Vienna, vol 2 : 76.

Jussieu A. L., 1789. *Genera Plantarum*. 498 pp.

Jussieu A. L., 1805. Premier mémoire sur quelques espèces du genre *Passiflora*, et sur la nécessité d'établir une famille des passifloracées, *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle* 6 : 102-116.

Karsten G. K. W. H., 1859. *Passiflora nymphaeoides*, *Linnaea* 30 : 165.

Killip E. P., 1922. Three new species of *Passiflora* from Venezuela and Ecuador. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 12 : 332.

Killip E. P., 1924. New species of *Passiflora* from tropical America. *Journal of the Washington Academy of Sciences* 14: 112–113.

Killip E. P., 1938. *The American species of Passifloraceae*. Field Museum Natural History, Botanical Series 19 : 613pp.

Killip E. P., 1939. *Passiflora pachyantha*. *Lloydia* 2: 198.

Killip E. P., 1960. Supplemental notes on the American species of Passifloraceae with descriptions of new species. *Contributions from the United States National Herbarium* 35(1) : 1-23.

Koschnitzke C., et Sazima M., 1997. Biología floral de cinco especies de *Passiflora* L.(Passifloraceae) em mata semidecídua. *Brazilian Journal of Botany*, 20(2), 119-126.

Kunth K. S., 1817. *Passiflora nitida*. In: Humboldt F.W.H.A., Bonpland A.J.A., Kunth K.S. (Eds) *Nova Genera et Species Plantarum* (quarto ed.), Gide Filium, Bibliopolam, Paris, tome 2: 130.

Krosnick S. E., 2006. Phylogenetic relationships and patterns of morphological evolution in the Old World species of *Passiflora* (subgenus *Decaloba*: supersection *Disemma* and subgenus *Tetrapathea*) (dissertation doctorale, The Ohio State University).

Krosnick S. E., Ford A. J. et Freudenstein, J. V., 2009. Taxonomic revision of *Passiflora* subgenus *Tetrapathea* including the monotypic genera *Hollrungia* and *Tetrapathea* (Passifloraceae), and a new species of *Passiflora*. *Systematic Botany* 34(2) : 375-385.

Krosnick S. E., Porter-Utley K. E., MacDougal J. M., Jørgensen P. M. et McDade L. A., 2013. New insights into the evolution of *Passiflora* subgenus *Decaloba* (Passifloraceae): phylogenetic relationships and morphological synapomorphies. *Systematic Botany* 38(3) : 692-713

Kubitzki K., 2007. Malesherbiaceae. In : Kubitzki K (ed) The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin.

Labeyrie E., Pascal L., Delabie J., Orivel J., Dejean A. et Hossaert-McKey M., 2001. Protection of *Passiflora glandulosa* (Passifloraceae) against herbivory: Impact of ants exploiting extrafloral nectaries. *Sociobiology* 38 : 317-321.

Lavoie, C. 2013. Biological collections in an ever changing world: Herbaria as tools for biogeographical and environmental studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(1), 68-76.

Lindberg A. B., et Olesen, J. M., 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. *Journal of Tropical Ecology* 17(2) : 323-329.

Linnaeus C., 1737. *Critica botanica*, Conrad Wishoff, Leiden, 372 pp.

Linnaeus C., 1749. *Amoenitates academicae*, Cornelium Haak, Leiden, volume 1: 255.

Linnaeus C., 1753. *Species Plantarum*. Impensis Laurentii Salvii, Stockholm, volume 2: 956.

Linnaeus C., 1775. *Plantae surinamensis*. Typis Edmannianis, Uppsala, 1-18.

Loewenberg-Neto P., 2014. Neotropical region : a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. *Zootaxa*, 3802(2) : 300-300.

Lohmann L. G., et Taylor C. M., 2014. A new generic classification of tribe Bignonieae (Bignoniaceae) 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 99(3), 348-489.

Lohmann L. G., Bell, C. D., Calió M. F., et Winkworth R. C., 2013. Pattern and timing of biogeographical history in the Neotropical tribe Bignonieae (Bignoniaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(1) : 154-170.

Lohmann L. G., 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, 93(2), 304-318.

Lorenz-Lemke A. P., Muschner V. C., Bonatto S. L., Cervi A. C., Salzano F. M. et Freitas L. B., 2005. Phylogeographic inferences concerning evolution of Brazilian *Passiflora actinia* and *P. elegans* (Passifloraceae) based on ITS (nrDNA) variation. *Annals of Botany* 95 : 799-806.

Losos, E. C., & Leigh, E. G. 2004. *Tropical forest diversity and dynamism*. University of Chicago Press.

Mäder G., Zamberlan P. M., Fagundes N. J. R., Magnus T., Salzano F. M., Bonatto S. L., Freitas L. B., 2010. The use and limits of ITS data in the analysis of intraspecific variation in *Passiflora*. L. (Passifloraceae). *Genetics and Molecular Biology* 33 : 99-108.

Malerbo-Souza D. T., Nogueira-Couto R. H., et de Toledo V. D. A. A., 2002. Insetos associados às flores de diferentes espécies de maracujá (*Passiflora* spp.). *Acta Scientiarum. Agronomy*, 24, 1269-1274.

Martínez C., 2017. Passifloraceae seeds from the late Eocene of Colombia, *American Journal of Botany* 104 (12) : 1857-1866.

Masters M.T., 1872. Passifloraceae; In: Martius CFP von, Eichler AW, Urban I (Eds) *Flora Brasiliensis: enumeratio plantarum in Brasilia hactenus detectarum : quas suis aliorumque botanicorum studiis descriptas et methodo naturali digestas partim icone illustratas*. R. Oldenbourg, Munchen, 529–628.

Mawdsley, J. R., 2018. New records and diagnostic notes on large carpenter bees (Hymenoptera : Apidae : genus *Xylocopa* Latreille), from the Amazon River basin of South America.

Mayle F. E., Beerling D. J., Gosling W. D., Bush MB, 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric carbon dioxide changes since the last glacial maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 359: 499–514.

Mayle F. E., Burbidge R., Killeen T. J., 2000. Millennial-scale dynamics of southern Amazonian rain forests. *Science* 290 : 2291–2294.

Medikus F. K., 1787. *Ueber einige künstliche Geschlechter aus der Malven-Familie, denn der Klasse der Monadelphien*, in der neuen Hof und akademischen Buchhandlung (Mannheim), 159 pp.

Mezzonato-Pires A. C., Milward-De-Azevedo M. A., Mendonça C. B. F., & Goncalves-Esteves V., 2020. A Taxonomic Revision of *Passiflora* subgenus *Astrophea* (Passifloraceae sensu stricto) in Brazil. *Phytotaxa*, 473(1) : 1-60.

McNeill J., Barrie F. R., Buck W. R., Demoulin V., Greuter W., Hawksworth D. L., Herendeen S., Knapp S., Marhold K., Prado J., Prud'Homme Van Reine F., Smith G. F., Wiersema J. H., 2012. *International Code of Nomenclature for*

*algae, fungi, and plants* (Melbourne Code), 18th International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011 (electronic ed.). Bratislava : International Association for Plant Taxonomy.

Merian M. S., 1705. *Metamorphosis insectorum surinamensium*, G. Valk, Amsterdam, pl. 21.

Medicus F. C., 1787. *Ueber einige künstliche Geschlechter aus der Malven-Familie, denn der Klasse der Monadelphien* (etc.). Neue Hof-und akad. Buchh.

Meyer L., Diniz-Filho J. A. F., Lohmann L. G., Hortal J., Barreto E., Rangel T., et Kissling W. D., 2020. Canopy height explains species richness in the largest clade of Neotropical lianas. *Global Ecology and Biogeography* 29(1) : 26-37.

Montero D. A. V., Gonçalves M. C., Ming L. C., 2018. *Os maracujazeiros (Passiflora spp.) da Reserva Extrativista Chico Mendes* in Ming L.C., de Mello Amorozo M. C., Ferreira A. B., 2018. *Experiência etnobotânica na Reserva Extrativista Chico Mendes*, Botucatu : Fundação de Estudos e Pesquisas Agrícolas e Florestais, 148 p.

Morrone J. J., 2014a. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1) : 1-110.

Morrone J. J., 2014b. Cladistic biogeography of the Neotropical region : identifying the main events in the diversification of the terrestrial biota. *Cladistics*, 30(2) : 202-214.

Muschner V. C., Lorenz A. P., Cervi A. C., Bonatto S. L., Souza-Chies T. T., Salzano F. M. et 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., et Freitas L. B., 2006. Differential organellar inheritance in *Passiflora* (Passifloraceae) subgenera. *Genetica* 128 : 449-453.

Muschner V. C., Zamberlan P. M., Bonatto S. L. et Freitas L. B., 2012. Phylogeny, biogeography and divergence times in *Passiflora* (Passifloraceae). *Genetics and Molecular Biology* 35 : 1036-1043.

National Research Council. 1989. Part V, Fruits, Passionfruits. Pp. 287–295 in *Lost Crops of the Incas: Little-known Plants of the Andes with Promise for Worldwide Cultivation*. National Academy Press, Washington D.C.

Nazareno, A. G., Dick, C. W., et Lohmann, L. G. (2017). Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. *Molecular Ecology*, 26(14), 3636-3648.

Nazareno, A. G., Dick, C. W., et Lohmann, L. G. (2019). Tangled banks: A landscape genomic evaluation of Wallace's Riverine barrier hypothesis for three Amazon plant species. *Molecular ecology*, 28(5), 980-997.

Newstrom L. E., Frankie G. W., et Baker H. G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica* : 141-159.

Ocampo J., Coppens d'Eeckenbrugge G., Olano C., et Schnell R., 2004. AFLP analysis for the study of genetic relationships among cultivated *Passiflora* species of the subgenera *Passiflora* and *Tacsonia*. *Proceedings of the Interamerican Society for Tropical Horticulture* 47 : 72-76.

Ocampo, J. A., 2007. Etude de la diversité du genre *Passiflora* L. (Passifloraceae) et de sa distribution en Colombie. Doctoral thesis. Montpellier, France. Ecole Nationale Supérieure Agronomique De Montpellier.

Ocampo Pérez J., Coppens d'Eeckenbrugge G., 2017. Morphological characterization in the genus *Passiflora* L.: an approach to understanding its complex variability. *Plant Systematics and Evolution* 303(4) : 531-558.

Ocampo Pérez, J. et Molinari M., 2017. *Passiflora gustaviana*, a New Species of *Passiflora* (Supersection *Laurifolia*) from Colombia Revealed by Multivariate Analysis. *Systematic Botany* 42(4) : 1-11.

De Oliveira S. G., Lynch Alfaro J. W., et Veiga L. M., 2014. Activity budget, diet, and habitat use in the critically endangered Ka'apor capuchin monkey (*Cebus kaapori*) in Pará State, Brazil: A preliminary comparison to other capuchin monkeys. *American journal of primatology*, 76(10), 919-931.

de Oliveira Campos I., Mercier F., Maheu C., Cochonneau G., Kosuth P., Blitzkow D., et Cazenave A., 2001. Temporal variations of river basin waters from Topex/Poseidon satellite altimetry. Application to the Amazon basin. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series IIA-Earth and Planetary Science* 333(10) : 633-643.

Olson D.M. et al., 2001. Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on earth : A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity. *Bioscience* 51 : 933-938.

Pacheco, T. G., de Santana Lopes, A., Welter, J. F., Yotoko, K. S. C., Otoni, W. C., do Nascimento Vieira, L., ... & Rogalski, M., 2020. Plastome sequences of the subgenus *Passiflora* reveal highly divergent genes and specific evolutionary features. *Plant Molecular Biology*, 104(1) : 21-37.

Perrier X., Jacquemoud-Collet J. P., 2006. DARwin software <http://darwin.cirad.fr/>

Phillips, O. L., Vargas, P. N., Monteagudo, A. L., Cruz, A. P., Zans, M. E. C., Sánchez, W. G., ... Rose, S., 2003. Habitat association among Amazonian tree species: A landscape- scale approach. *Journal of Ecology* 91 : 757-775.

Pignal M., et Pérez E., 2013. Numériser et promouvoir les collections d'histoire naturelle. *Bulletin des bibliothèques de France (BBF)* 5 : 27-30.

Piso W., 1648. De Murucuja, variisque illius speciebus, & facultatibus (Cap. LXXIII). In Piso W., Marcgrave G., *Historia naturalis Brasiliae*. Hackium F (Ed.), Leiden et Lud. Elzevirium, Amsterdam, 106-107.

- Pitman N. C. A., Mogollón H., Dávila N., Ríos M., García-Villacorta R., Guevara J., ... Valderrama E., 2008. Tree community change across 700 km of lowland Amazonian Forest from the Andean Foothills to Brazil. *Biotropica* 40 : 525–535.
- Plukenet L., 1692. *Phytographia*, Sumptibus Autoris, London, volume 3: 211, fig. 3.
- Plukenet L., 1696. *Almagestum botanicum*, Sumptibus auctoris, London, 282.
- Plumier C., 1693. *Description des plantes de l'Amérique*. Imprimerie Royale, Paris, 64-66.
- Pouchon C., Fernández A., Nassar J. M., Boyer F., Aubert S., Lavergne S., et Mavárez J., 2018. Phylogenomic analysis of the explosive adaptive radiation of the Espeletia complex (Asteraceae) in the tropical Andes. *Systematic Biology*, 67(6), 1041-1060.
- Prather L. A., Alvarez-Fuentes O., Mayfield M. H., et Ferguson C. J., 2004. Implications of the decline in plant collecting for systematic and floristic research. *Systematic Botany*, 29(1), 216-220.
- Puig H., 2001. *La forêt tropicale humide*, Belin, pp. 169-178.
- Pulle, A. A., 1906. Passiflora oblongifolia. *An Enumeration of the Vascular Plants Known from Surinam* 321-322, t. 14, f. 2. Putz F. E., 1979. Aseasonality in Malaysian tree phenology. *Malay For* 42:1–24.
- Rabah S. O., Shrestha B., Hajrah N. H., Sabir M. J., Alharby H. F., Sabir M. J., ... et Jansen R. K., 2019. Passiflora plastome sequencing reveals widespread genomic rearrangements. *Journal of systematics and evolution*, 57(1), 1-14.
- Ray J., 1686. *Historia plantarum*, Typis Mariæ Clark (Ed.), prostant apud Henricum Faithorne [etc.], London, vol 1 : 650.
- Reichenbach H. G. L., 1828. Passifloreae. P. 132 in *Conspectus regni vegetabilis*. Leipzig : Carl Cnobloch.
- Ribeiro E., Batjes N.H. et van Oostrum A.J.M., 2020. World Soil Information Service (WoSIS) - Towards the standardization and harmonization of world soil data. *Procedures Manual 2020*. ISRIC Report 2020/01, ISRIC - World Soil Information, Wageningen, 166 p.
- Rome M., Coppens d'Eeckenbrugge G., 2019. Imprecise descriptions of Passiflora riparia Martius ex Masters led to redundant descriptions as P. emiliae Sacco, P. crenata Feuillet & Cremers, P. pergrandis Holm-Nielsen & Lawesson and P. fernandezii Escobar, *PhytoKeys* 117(1) : 9-35.
- Rome M., Coppens d'Eeckenbrugge G., 2018a. A new lectotype for Passiflora laurifolia L., *Phytokeys* 95 : 107-120.

- Rome M., Coppens d'Eeckenbrugge G., 2018b. Taxonomie et évolution dans le genre *Passiflora* : synthèse des connaissances actuelles, *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon* 87 (5-6) : 121 – 136.
- Rome M., Coppens d'Eeckenbrugge G., 2017. Delimitation of the series Laurifoliae in the genus *Passiflora* (Passifloraceae). *Phytotaxa*, 309(3) : 245-252.
- Rome M., Coppens d'Eeckenbrugge G., 2016. *Passiflora kapiensis* (Passifloraceae), a new species from French Guiana. *Blumea journal of plant taxonomy and plant geography* 61(1):8-12.
- Rome M., Coppens d'Eeckenbrugge G., Pascal L., 2014. La série Laurifoliae dans le genre *Passiflora* : un vaste sujet d'étude. *Sauvages et Cultivées*, 6 : 53-56.
- Roussel H. F. A., 1806. *Flore du Calvados et terrains adjacents, composée suivant la méthode de Jussieu*. Caen : Poisson.
- Royen (van) A., 1740. *Florae leydenensis prodromus exhibens plantas quae in Horto academico Lugduno-Batavo aluntur*. Samuelen Luchtmans academiae typographum, Leiden, 1-532.
- Rudas Lleras A., & Prieto Cruz A., 2005. Flórmula del Parque Nacional Natural Amacayacu, Amazonas, Colombia. *Monographs in systematic botany from the Missouri Botanical Garden*, 99.
- Rusby H. H., 1927. Description of new genera and species of plants collected on the Mulford biological exploration of the Amazon valley. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 7: 311.
- Sader M. A., Amorim B. S., Costa L., Souza G., et Pedrosa-Harand A., 2019. The role of chromosome changes in the diversification of *Passiflora* L. (Passifloraceae). *Systematics and Biodiversity* 17(1) : 7-21.
- Sánchez I., Angel F., Grum M., Duque M. C., Lobo M., Tohme J., et Roca W., 1999. Variability of chloroplast DNA in the genus *Passiflora* L. *Euphytica* 106(1) : 15-26.
- Savolainen V., Chase M. W., Hoot S.B., Morton C. M., Soltis D. E., Bayer C., Fay M. F., Bruijn A. Y., Sullivan S. et Qiu Y. L., 2000. Phylogenetics of flowering plants based on combined analysis of plastid *atpB* and *rbcl* gene sequences. *Systematic Biology* 49 : 306-362.
- Schnitzer S. A., Kuzee M. E., et Bongers F., 2005. Disentangling above-and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 93(6), 1115-1125. Spencer, K. C. (Ed.). (2013). *Chemical mediation of coevolution*. Elsevier.
- Schnitzer S. A., et Bongers F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17(5) : 223-230.

- Segura S. D., Coppens d'Eeckenbrugge G., Ocampo C. H. et Ollitrault P., 2003. Isozyme variation in *Passiflora* subgenera *Tacsonia* and *Manicata*. Relationships between cultivated and wild species. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50(4) : 417-427.
- Segura S. D., Coppens d'Eeckenbrugge, G., Ocampo C. H. et Ollitrault P., 2005. Isozyme variation in *Passiflora* subgenus *Tacsonia*: geographic and interspecific differentiation among the three most common species. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52(4) : 455-463.
- Shore J. S., & Triassi M., 1998. Paternally biased CpDNA inheritance in *Turnera ulmifolia* (Turneraceae), *American Journal of Botany* 85(3) : 328-332.
- Sokal, R. R., & Michener, C. D., 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. Univ. Kansas, *Sci. Bull.* 38 : 1409-1438.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Chase M. W., Mort M. E., Albach D. C., Zanis M., Savolainen V., Hahn W. H., Hoot S. B., Fay M. F., Axtell M., Swensen S. M., Prince L. M., Kress W. J., Nixon K. C. et Farris J. S., 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, *rbcl*, and *atpB* sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133 : 381-461
- Soltis D. E., Soltis P. S., Endress P. K. et Chase M. W., 2005. *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sunderland, MA. 370 pp.
- de Souza M. A. D. et Hopkins M. J. G., 2011. *Passiflora fissurosa*, uma nova espécie de Passifloraceae para o Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 41: 449–452.
- Spencer K. C. et Seigler D. S., 1985a. Cyanogenic glycosides of *Malesherbia*. *Biochemical Systematics and Ecology* 13 : 421-431
- Spencer K. C. et Seigler D. S., 1985b. Cyanogenetic glycosides and systematics of the Flacourtiaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 13 : 433-435.
- Spencer K. C., 1988. *Chemical mediation of evolution*. San Diego: Academic Press.
- Takhtajan A., 1997. *Diversity and classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York.
- Ter Steege H., Pitman, N., Sabatier D. *et al.* 2003. A spatial model of tree  $\alpha$ -diversity and tree density for the Amazon. *Biodiversity and Conservation* 12 : 2255–2277.
- Ter Steege H., Pitman N. C. A., Phillips O. L., Chave J., Sabatier D., Duque A., ... Vásquez R., 2006. Continental-scale patterns of canopy tree composition and function across Amazonia. *Nature* 443 : 444–447.

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

Thiers B, 2017 (and continuously updated) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/>

Thisse G., Veldkamp J. F., 2003. *The Van Royen herbarium* (short guide to the microform collection, including the supplement). IDC publishers, Leiden.

Thode V. A., et Lohmann L. G., 2019. Comparative chloroplast genomics at low taxonomic levels: a case study using *Amphilophium* (Bignoniaceae, Bignoniaceae). *Frontiers in plant science*, 10, 796.

Till-Bottraud I., Poncet B. N., Rioux D., Girel J., 2010. Spatial structure and clonal distribution of genotypes in the rare *Typha minima* Hoppe (Typhaceae) along a river system. *Botanica Helvetica*, 120 : 53-62.

Tobler M., Honorio E., Janovec J., et Reynel C., 2007. Implications of collection patterns of botanical specimens on their usefulness for conservation planning: an example of two neotropical plant families (Moraceae and Myristicaceae) in Peru. *Biodiversity and Conservation*, 16(3), 659-677.

Tokuoka T., 2012. Molecular phylogenetic analysis of Passifloraceae sensu lato (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Journal of Plant Research* 125 : 489-497.

Toledo M., Poorter L., Peña-Claros M., Alarcón A., Balcázar J., Chuvifía J., ... Bongers F., 2011. Patterns and Determinants of Floristic Variation across Lowland Forests of Bolivia. *Biotropica* 43 : 405-413.

Tournefort (de) J. P., 1700-1703. *Institutiones rei herbariae*. Typographia Regia, Paris 1: 241.

Tovo A., Suweis S., Formentin M., Favretti M., Volkov I., Banavar J. R., ... et Maritan A., 2017. Upscaling species richness and abundances in tropical forests. *Science advances* 3(10).

Triana J. & Planchon J. E., 1873. Prodromus florum novo-granatensis, XIX. — Passifloreae Juss. *Annales de Sciences Naturelles Et de Botanique* sér. 5 (17) : 122-186.

Tuomisto H., et Poulsen, A. D., 1996. Influence of edaphic specialization on pteridophyte distribution in neotropical rain forests. *Journal of Biogeography* 23 : 283-293.

Tuomisto H., Zuquim G., et Cárdenas G., 2014. Species richness and diversity along edaphic and climatic gradients in Amazonia. *Ecography* 37 : 1034-1046.

Ulmer T. & MacDougal J. M., 2004. *Passiflora : passionflowers of the world*. Portland: Timber Press, Inc.

- Van Der Heijden G. M., et Phillips O. L. 2009. Environmental effects on Neotropical liana species richness. *Journal of Biogeography*, 36(8), 1561-1572.
- Vanderplank J., et King C., 2020. 937. *Passiflora punicea*. *Curtis's Botanical Magazine*, 37(1) : 91-102.
- Vanderplank J. et Laurens C., 2006. *Passiflora gabrielliana* (Passifloraceae). *Curtis's Botanical Magazine* 23 : 237–242.
- Vargas B., Grombone-Guaratini M. T., et Morellato L. P. C., 2020. Lianas research in the Neotropics: overview, interaction with trees, and future perspectives. *Trees*, 1-13.
- Vásquez R., 1998. Las especies de *Passiflora* subgenera *Granadilla* series *Laurifoliae* (Passifloraceae) en Bolivia. *Revista de la Sociedad Boliviana Botánica* 2(1) : 36–45.
- Vásquez R. et Delanoy M., 2007. *Passiflora venusta*, a new species of *Passiflora* series *Laurifoliae* (Passifloraceae) from Bolivia. *Novon* 17: 120–124.
- Verbeeck H., et Kearsley E. 2016. The importance of including lianas in global vegetation models. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(1), E4-E4.
- Vos P., Hogers R., Bleeker M., et al., 1995. AFLP : a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*. 23 : 4407-4414.
- Wallace A. R., 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London* , 20, 107–110.
- Williams K. S. et Gilbert L.E., 1981. Insects as selective agents on plant vegetative morphology: egg mimicry reduces egg-laying by butterflies. *Science* 212 : 467-469.
- Wirth R. W., et Leal I. R., 2001. Does rainfall affect temporal variability of ant protection in *Passiflora coccinea*? *Ecoscience*, 8(4), 450-453.
- Wolfe, A. D., et Randle, C. P., 2004. Recombination, heteroplasmy, haplotype polymorphism, and paralogy in plastid genes: implications for plant molecular systematics. *Systematic Botany*, 29(4): 1011-1020.
- Yockteng R. et Nadot S., 2004a. Phylogenetic relationships among *Passiflora* species based on the glutamine synthetase nuclear gene expressed in chloroplast (ncpGS). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31 : 379-396.
- Yockteng R. et Nadot S., 2004b. Infrageneric phylogenies : a comparison of chloroplast-expressed glutamine synthetase, cytosol-expressed glutamine synthetase and cpDNA maturase K in *Passiflora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31 : 397-402.

Yockteng R., Coppens d'Eeckenbrugge G., et Souza-Chies T. T., 2011. Passiflora. In Kole C. (ed.) : *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Springer Berlin Heidelberg. pp. 129-171.

## Annexes

Annexe 1. Protocole de mesure (en Anglais) utilisé pour les traits morphologiques analysés dans le chapitre 4.

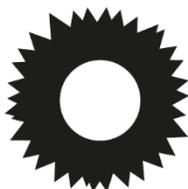
### STEM

#### EXTERNAL SHAPE (STSH)

1. Round
2. Striate
3. Subangulate
4. Angulate (e. g. *P. quadrangularis*)
5. Others



1



2



3



4

#### ANTHOCYAN (STAN)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

#### PUBESCENCE (STPU)

1. Glabrous
2. Few density

3. Tomentose

4. Villous



#### INTERNODE LENGTH (STIN)

Measure 5 consecutive internodes

#### TENDRIL

1.1 SPIRAL SHAPE (TESH) when the tendril is free

1. Cylindrical

2. Conical

3. Compound

4. Linear

5. Undefined

#### PUBESCENCE (TEPU)

1. Glabrous

2. Low Density

3. Tomentose

4. Villous



#### ANTHOCYANIN (TEAN)

1. Absent

2. Medium (<80%)

3. High (>80%)

STIPULE

DURATION (SPPE)

1. Permanent
2. Deciduous

COLOR (SPCO) with Kew index

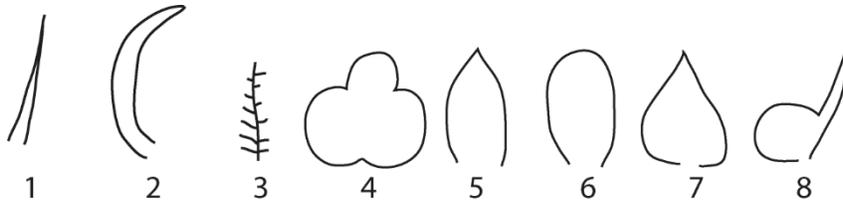
PUBESCENCE (SPPU)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



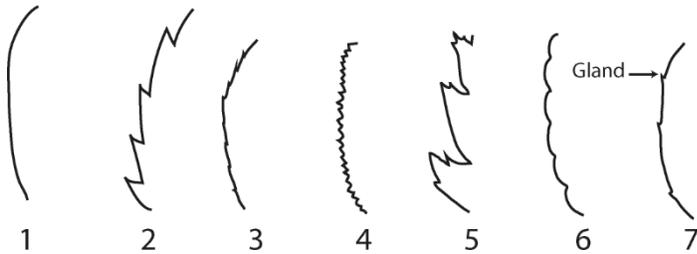
SHAPE (SPSH)

1. Setaceous
2. Linear
3. Pinnatisect
4. Lobed
5. Lanceolate
6. Oblate
7. Ovate
8. Reniform (or auricular)
9. Other (specify)



MARGIN (SPMA)

1. Entire
2. Serrate
3. Serrulate
4. Dentate
5. Doubly dentate
6. Crenate
7. Serrulate glandular



GLANDS NUMBER (SPGL)

On the margin of 5 different stipules

ANTHOCYANIN (SPAN)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

LENGTH (SPLE) (including the arist)

On 5 different stipules on the same plant

WIDTH (SPWI)

On 5 different stipules on the same plant

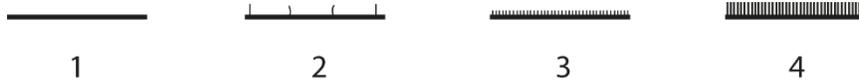
PETIOLE

ANTHOCYANIN (PEAN)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

PUBESCENCE (PEPU)

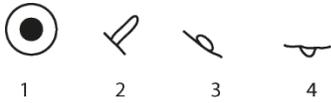
1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



COLOR (PECA) with Kew index

NECTARY SHAPE (PENS)

1. Discoid (e.g. *P. edulis*)
2. Extended (e.g. *P. ligularis*)
3. Spherical (e.g. *P. adenopoda*)
4. Other (specify)



STIPE OF NECTARIES (PESN)

1. Absent
2. Intermediate
3. Present

LENGTH (PELE)

On 5 different petioles on the same plant

DISTANCE FROM BASE TO FIRST GLAND (PEDG)

On 5 different petioles on the same plant

LEAF

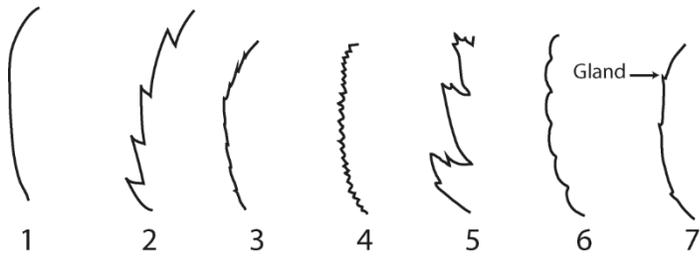
HETEROPHYLLY (LEHO)

1. Present
2. Absent

MARGIN (LEMA)

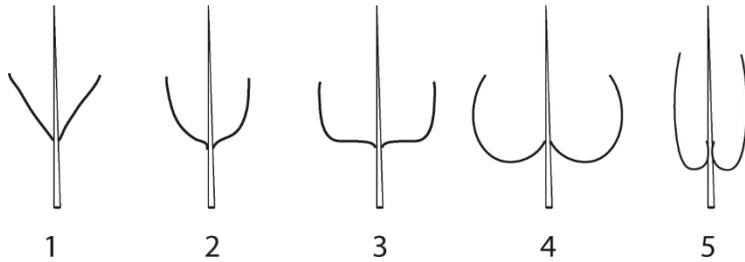
1. Entire
2. Serrate
3. Serrulate
4. Dentate
5. Doubly dentate
6. Crenate

7. Serrulate glandular



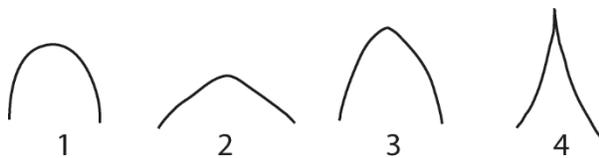
BASE SHAPE (LEBS)

1. Cuneate
2. Rounded
3. Truncate
4. Cordate
5. Deeply cordate



APEX SHAPE (LEAS)

1. Rounded
2. Obtuse ( $>90^\circ$ )
3. Acute (between  $45^\circ$  and  $90^\circ$ )



ACUMEN (LEPA)

1. Absent

2. Present

MUCRON (LEMU)

1. Absent
2. Present

PUBESCENCE ADAXIAL (LEAX)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



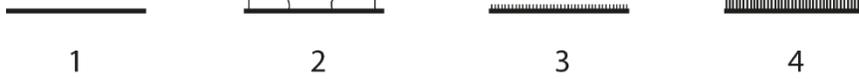
PUBESCENCE ABAXIAL

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



PUBESCENCE ABAXIAL NERVES (LAPU)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



ANTHOCYANIN LAMINA (AL)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

ANTHOCYANIN NERVES (LEAN)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

COLOR ADAXIAL (LECA)

Use the Kew index

MARGIN SERRATION DENSITY ON 2 CM (LEMS)

On 5 different leaves, from the apex, measure the serration number on a length of 2 cm

CENTRAL LOBE LENGTH (LECL)

Measure 5 leaves on the same plant

CENTRAL LOBE WIDTH (LECW)

Measure 5 leaves on the same plant

HETEROBLASTY (LEPH)

1. Absent

2. present

#### MARGINAL NECTARIES (LEMN)

1. Absent
2. present

#### NECTARIES NUMBER ON LEAF MARGIN (LENN)

On 5 leaves on the same plant

#### NECTARY SHAPE (LENS)

1. Discoid
2. Extended
3. Spherical
4. Other



1



2



3

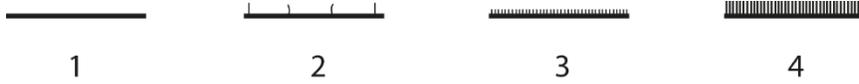


4

#### PEDUNCLE & PEDICEL

#### PUBESCENCE (PDPU)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



ANTHOCYANIN (PDAN)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

LENGTH (PDLE)

On 5 flowers on the same plant

DIAMETER (PDDI) ON MIDDLE OF PEDUNCLE

On 5 flowers on the same plant

PEDICEL LENGTH (PDPL)

On 5 flowers on the same plant

BRACTS

PUBESCENCE (BRPU)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



POSITION OF PUBESCENCE (BRPP)

1. Absent

2. Adaxial
3. Abaxial
4. Both sides

COLOR (BRCO)

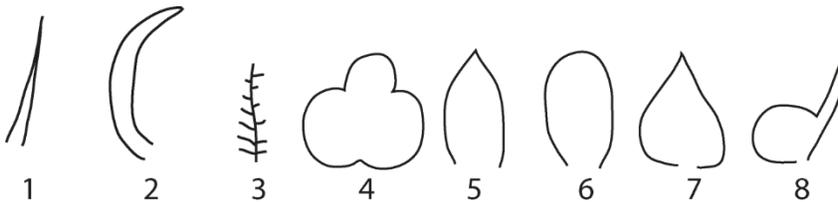
Use the Kew index

ANTHOCYANIN (BRAN)

1. Absent
2. Medium (<80%)
3. High (>80%)

SHAPE (BRSH)

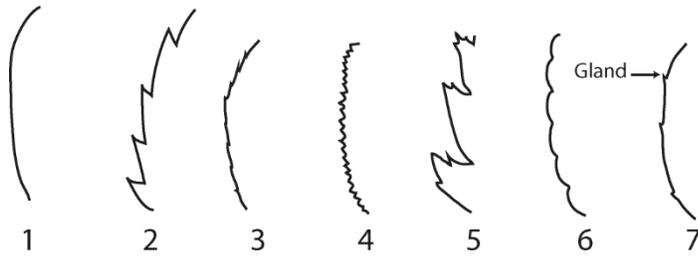
1. Setaceous
2. Linear
3. Pinnatisectate
4. Lobate
5. Lanceolate
6. Oblate
7. Ovate
8. Other (specify)



MARGIN (BRMA)

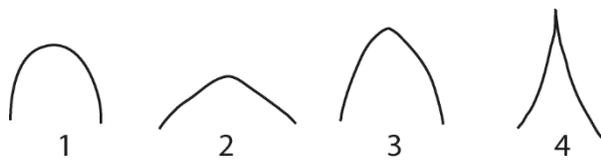
1. Entire

2. Serrate
3. Serrulate
4. Dentate
5. Doubly dentate
6. Crenate
7. Serrulate-glandular



APEX SHAPE (BRAS)

1. Round
2. Obtuse ( $>90^\circ$ )
3. Acute (between  $45$  and  $90^\circ$ )
4. Very acute ( $<45^\circ$ )



NUMBER OF MARGIN NECTARIES (BRNN)

On 5 flowers (1 bract by flower)

DISTANCE FROM BASE TO FIRST GLAND (BMN)

On 5 flowers (1 bract by flower)

LENGTH (BRLE)

On 5 flowers (1 bract by flower)

WIDTH (BRWI)

On 5 flowers (1 bract by flower)

FLOWER

COROLLA TYPE (FLCT)

1. Campanulate (e.g. *P. mixta*)
2. Intermediate (eg. *P. manicata*)
3. Reflex (eg. *P. nitida*)

ORIENTATION (FLOF)

1. Pendular
2. Intermediate
3. Erect

ORIENTATION (in degrees to vertical) (FLOG)

PUBESCENCE ON COROLLA (FLPU)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



HYPANTHIUM PUBESCENCE (FLHP)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous

DOMINANT PETAL COLOR

Use the Kew index

CHLOROPHYLL ON EXTERIOR OF SEPAL (FLCS)

1. Absent
2. Present

KEEL-SHAPED SEPALS (FLKS)

1. Absent
2. Present

SEPAL AWN (FLSA)

Length of sepal awn on 5 different flowers on the same plant

PETAL LENGTH (FLPL)

on 5 different flowers on the same plant

SEPAL LENGTH (FLSL)

on 5 different flowers on the same plant

SEPAL WIDTH (FLSW)

on 5 different flowers on the same plant

DIAMETER OF NECTARY CHAMBER (FLNC)

on 5 different flowers on the same plant

HYPANTHIUM DIAMETER ABOVE NECTARY CHAMBER (FLHD)

on 5 different flowers on the same plant

HYPANTHIUM DIAMETER DISTAL (FLHS)

on 5 different flowers on the same plant

FLOWER LENGTH (FLLE) DISTANCE FROM BASE OF ANDROGYNOPHORE TO THE TOP OF APEX

on 5 different flowers on the same plant

HYPANTHIUM LENGTH INCLUDING THE NECTARY CHAMBER (FLHL)

on 5 different flowers on the same plant

LENGTH OF NECTARY CHAMBER (FLNL)

on 5 different flowers on the same plant

NUMBER OF CORONA SERIES (FLNS)

on 5 different flowers on the same plant

DISTRIBUTION OF ANTHERS (FLDA)

1. Symmetry radial
2. Symmetry bilateral
3. Other

COLOR OF STAMINAL FILAMENTS (FLSC)

Use the Kew index

STAMINAL FILAMENTS LENGTH (FLSF)

On 5 different flowers on the same plant

OVARY PUBESCENCE (FLOP)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



COLOR OF OVARY (FLCO)

Use the Kew index

OVARY LENGTH (FLOL)

on 5 different flowers on the same plant

COLOR OF STYLE (FLCS)

Use the Kew index

STYLE LENGTH WITH STIGMA (FLSL)

on 5 different flowers on the same plant

COLOR DISTRIBUTION ON STYLES (FLDS)

1. Uniform
2. Specked
3. Apex
4. Base
5. Other

COLOR OF STIGMA (FLCG)

Use the Kew index

COLOR OF ANDROGYNOPHORE (FLCA)

Use the Kew index

COLOR DISTRIBUTION ON ANDROGYNOPHORE (FLDA)

1. Uniform
2. Specked
3. Apex
4. Base
5. Other

PUBESCENCE OF ANDROGYNOPHORE (FLPA)

1. Glabrous
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



GYNOPHORE LENGTH (FLGL)

On 5 different flowers on the same plant

ANDROGYNOPHORE LENGTH (FLAL)

On 5 different flowers on the same plant

OPERCULUM LENGTH (FLOC)

On 5 different flowers on the same plant

LIMEN LENGTH (FLLL)

On 5 different flowers on the same plant

LIMEN MARGIN (FLML)

1. Flat-entire
2. Flat-serrate
3. Wavy-entire

WIDTH OF ANDROGYNOPHORE BASE (FLBAN)

On 5 different flowers on the same plant

NECTARY CHAMBER RING (FLNR)

1. Absent
2. Present

INTERNAL COLOR OF HYPANTHIUM (FLCI)

Use the kew index

CHLOROPHYLLA ON EXTERIOR OF HYPANTHIUM (FLCE)

1. Absent
2. Present

ANTHOCYANIN ON EXTERIOR OF HYPANTHIUM (FLAE)

1. Absent
2. Present

DOMINANT SEPAL COLOR (FLCS)

Use the Kew index

ANTHOCYANIN ON EXTERIOR OF SEPALS (FLSH)

1. Absent
2. Present

CORONA

LENGTH OF FILAMENTS ON THE OUTERMOST SERIES (C1LE)

On 5 different flowers on the same plant

FUSION LENGTH OF FILAMENTS ON THE OUTERMOST SERIES (C1LF)

On 5 different flowers on the same plant

DARKEST COLOR OF FILAMENTS ON THE OUTERMOST SERIES (C1DC)

Use the Kew index

CLEAREST COLOR OF FILAMENTS ON THE OUTERMOST SERIES (C1CC)

Use the Kew index

LENGTH OF FILAMENTS ON THE SECOND SERIES (C2LE)

On 5 different flowers on the same plant

FUSION LENGTH OF FILAMENTS ON THE SECOND SERIES (C2LF)

On 5 different flowers on the same plant

DARKEST COLOR OF FILAMENTS ON THE SECOND SERIES (C2DC)

Use the Kew index

CLEAREST COLOR OF FILAMENTS ON THE SECOND SERIES (C2CC)

Use the Kew index

FRUIT (OPTIONAL)

PIGMENTATION OF FRUITS (FRM)

1. Uniform
2. Dotted
3. Lined
4. Other

PIGMENTATION OF IMMATURE FRUITS (FRIM)

1. Uniform
2. Dotted
3. Lined
4. Other

DOMINANT COLOR OF THE RIPE FRUIT (FRCF)

Use the Kew index

SHAPE (FRSH)

1. Spherical/round
2. Ovoid
3. Oblate
4. Oblong
5. Ellipsoid
6. Fusiform
7. Other

PUBESCENCE (FRPU)

1. Absent
2. Low density
3. Tomentose
4. Villous



WEIGHT (FRWH)

On 5 different fruits on the same plant

LENGTH (FRLE)

On 5 different fruits on the same plant

DIAMETER (FRDM)

On 5 different fruits on the same plant

TRANSVERSAL SECTION (FRTS)

1. Round
2. Hexagonal
3. Triangular
4. Other (Specify)

PERICARP THICKNESS (FRPT)

On 5 different fruits on the same plant

MESOCARP TEXTURE (FRMT)

1. Hard
2. Soft rough
3. Soft
4. Other

ARIL TASTE (FRAT)

1. Acid
2. Acid sweet
3. Sweet
4. Insipid
5. Other

EPICARP TEXTURE (FRST)

1. Soft
2. Resistant to the pressure
3. Brittle

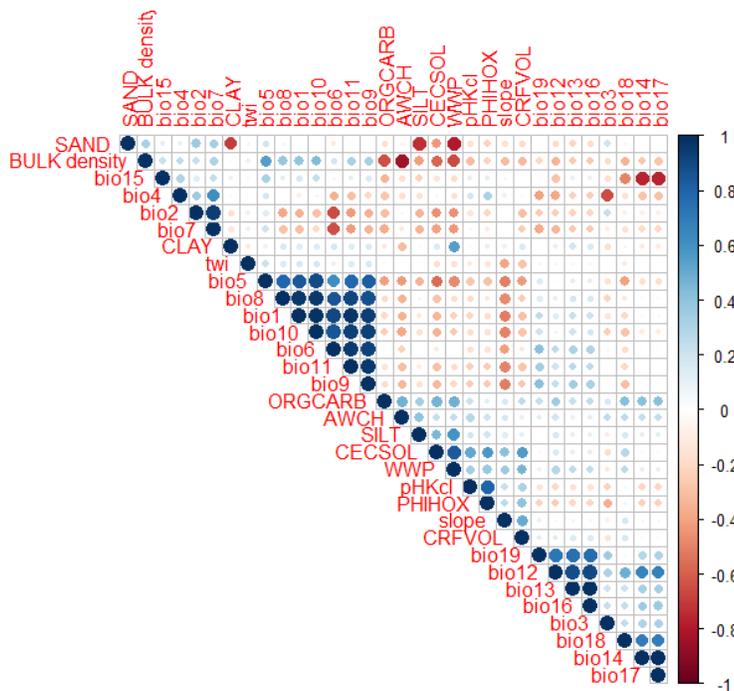
SEED SURFACE TYPE (SEST)

1. Smooth
2. Reticulate
3. Other

SEED SHAPE (SESS)

1. Obovate
2. Cordate
3. Pyramidal
4. Obcordate
5. Cuneate
6. Other (specify)

Annexe 2. Diagramme de corrélation de Spearman entre les variables bioclimatiques, édaphiques et topographiques. Légende : annexe 3.



### Annexe 3. Liste des variables environnementales (chapitre 6)

ORGCARB: carbone organique du sol (g/kg),

PHI: Soil pH in H<sub>2</sub>O and KCl solution,

SAND, SILT, CLAY: fractions de sable, limon et argile (poids %),

BLD: granulométrie (kg/m<sup>3</sup>),

CEC: capacité d'échange cationique (cmol<sup>+</sup>/kg),

CRF: fragment grossier (% volumétrique),

DBR, DBT: profondeur à la roche mère (cm) et présence de l'horizon R (nous n'avons pas pu l'inclure dans le modèle car le taux de couverture était trop faible)

TWI : topographic wetness index, également connu sous le nom d'indice topographique composé (CTI), est un indice d'humidité à l'état d'équilibre. Il est couramment utilisé pour quantifier le contrôle topographique des processus hydrologiques. L'indice est fonction à la fois de la pente et de la zone de contribution en amont par unité de largeur orthogonale à la direction de l'écoulement.

BIO1 = température moyenne annuelle

BIO2 = amplitude moyenne journalière (Moyenne par mois de (max temp - min temp))

BIO3 = isothermalité (BIO2/BIO7) (×100)

BIO4 = saisonnalité de la température (déviation standard ×100)

BIO5 = température maximale du mois le plus chaud

BIO6 = température minimale du mois le plus froid

BIO7 = amplitude des températures annuelles (BIO5-BIO6)

BIO8 = moyenne des températures du trimestre le plus humide

BIO9 = moyenne des températures du trimestre le plus sec

BIO10 = moyenne des températures du trimestre le plus chaud

BIO11 = moyenne des températures du trimestre le plus chaud

BIO12 = précipitations annuelles

BIO13 = précipitations du mois le plus humide

BIO14 = précipitations du mois le plus ec

BIO15 = saisonnalité des précipitations (Coefficient de variation)

BIO16 = précipitations du trimestre le plus humide

BIO17 = précipitations du trimestre le plus sec

BIO18 = précipitations du trimestre le plus chaud

BIO19 = précipitations du trimestre le plus froid

#### Annexe 4. Complément d'information sur les données extraites de Soilgrids.org

Il s'agit un système qui utilise des méthodes d'apprentissage automatique de pointe pour cartographier la distribution spatiale des propriétés du sol à travers le monde. Les modèles de prédiction SoilGrids sont ajustés en utilisant plus de 230 000 observations de profils de sol de la base de données WoSIS (Ribeiro & al. 2020) et une série de covariables environnementales. Les covariables ont été sélectionnées dans un pool de plus de 400 couches environnementales à partir de produits dérivés de l'observation de la Terre et d'autres informations environnementales, notamment le climat, la couverture terrestre et la morphologie du terrain.

Annexe 5. Carte des régions biogéographiques définies par Morrone, extraite de Morrone (2014).

