



UNIVERSIDADE
ESTADUAL DE LONDRINA

JAIANA RICHARDO

**CARACTERIZAÇÃO POLÍNICA DE ESPÉCIES DE *Passiflora*
supersect. *Tacsonia* (Passifloraceae):
IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS**

Londrina
2023

JAIANA RICHARDO

**CARACTERIZAÇÃO POLÍNICA DE ESPÉCIES DE *Passiflora*
supersect. *Tacsonia* (Passifloraceae):
IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina - UEL, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas

Orientador: Dr. José Eduardo Lahoz da Silva
Ribeiro

Coorientador: Dr. Adriano Silvério

Londrina
2023

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

R513c Richardo, Jaiana .
CARACTERIZAÇÃO POLÍNICA DE ESPÉCIES DE Passiflora supersect.
Tacsonia (Passifloraceae): IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS / Jaiana Richardo.
- Londrina, 2023.
114 f.

Orientador: José Eduardo Lahoz da Silva Ribeiro.
Coorientador: Adriano Silvério.
Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2023.
Inclui bibliografia.

1. Palinologia - Tese. 2. Pólen - Tese. 3. Estrutura - Tese. 4. Colômbia - Tese.
I. Lahoz da Silva Ribeiro, José Eduardo. II. Silvério, Adriano. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU 574

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi um grande desafio na minha vida. Desde quando sonhei em ser doutora, já sabia que não seria fácil, mas não imaginei que teria tantos desafios pela frente. O primeiro deles foi não ser agraciada com a bolsa de estudo, motivo que quase me levou a desistir de tudo. No entanto, minha família foi persistente e me deu forças, de todas as maneiras para conseguir avançar. Depois, precisei trabalhar para me sustentar, pois estava ficando pesado demais para minha família e isso me impediu de ter uma dedicação exclusiva no doutorado, mesmo sendo esse o plano inicial. Como se não bastasse, veio a pandemia, e aí o desespero de não haver tempo hábil para fazer as coletas na Amazônia, conforme o planejado. Felizmente, consegui mudar o projeto. Ufa, deu certo!

E aí, veio a notícia que abalou profundamente, tanto mental como fisicamente: meu pai foi diagnosticado com câncer, no qual precisava de acompanhamento em todas as seções de quimioterapia, pois estava muito fraco. Foram meses de uma rotina incansável, pegando estrada, indo para Cascavel, voltando e indo trabalhar. Mas de novo posso dizer: Ufa, tudo passou! ele está curado e consegui alinhar meu projeto. Hoje olho para trás e me emociono do que consegui fazer.

Frente a isso, primeiramente, gostaria de agradecer a Deus por ter me dado forças para encarar tudo, tantas mudanças, tantos planos iniciados do zero e sobretudo, persistência e resiliência. Acredito que a persistência realiza o impossível.

Um agradecimento especial para meu orientador José Eduardo Lahoz Ribeiro, que não mediu esforços para entrar no mundo dos grãos de pólen comigo e que apostou tantas fichas em mim, me apoiando e incentivando sempre. Obrigada, professor!

Não posso deixar de agradecer também meu coorientador, Adriano Silvério, que desde 2016, na época do mestrado está comigo e que me permite aprender um pouco mais a cada dia com seu apoio e ensinamentos. Sem você, professor, não teria chegado até aqui. Obrigada!

Ao Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas da UEL pela

oportunidade. Aos professores da pós por todo aprendizado compartilhado, especialmente ao Weliton e Jerep, pelo compadecimento e apoio no primeiro ano do doutorado, quando soube que perdi a bolsa. Muito obrigada! Vocês são muito mais do que professores.

Agradecer aos pais não é uma tarefa fácil, talvez teria que escrever uma tese só sobre isso. Agradeço a minha mãe por todas as vezes que me levantou e me fez seguir em frente, que sempre em meio às dificuldades não me deixou desistir, me proveu o pão de cada dia e me fez enxergar que as dificuldades servem para nos tornarmos mais fortes. Agradeço também ao meu pai que, sempre com palavras sábias soube me confortar, mesmo passando por tantas coisas ao mesmo tempo. Esse ano, além da qualificação da minha tese, também vencemos o câncer, pai! Amo vocês!

Ao meu esposo Rafael que esteve comigo em tantas noites de desespero a cada mudança que acontecia no decorrer desse doutorado, que me viu derrubar lágrimas quando achei que não conseguiria e me apoiou, me incentivou, me acalmou e me reergueu. A você, meu amor, que consegue fazer das piores tempestades a melhor calmaria, minha gratidão eterna. Amo você!

À minha irmã Aline, que sempre disse que eu conseguiria e que sempre me ajudou, me reerguendo e não me deixando desistir, minha eterna gratidão. Me lembro de quando você disse que me ajudaria no começo do doutorado, você me disse: “não desista, a gente se ajuda, nós ajudamos com a compra, eu compro no vale pra você”. Essas palavras me deram tanta força para continuar que eu nem sei explicar. Nossa sintonia é eterna! Amo você minha irmã!

Aos meus sobrinhos Eduardo, Gustavo (batata), Vinícius, Manuela, Isabella e Andriely: sem vocês minha vida não faria sentido. Obrigada por todos os momentos de alegria e descontração. Amo vocês!

Aos meus amigos, em especial à Dani e a Paty, por tudo que fizeram por mim, por toda troca de experiência e de perrengues. Nossa amizade é incrível Amo vocês. A minha amiga Mariana por todo o apoio não só no decorrer da tese, mas na vida.

À minha cunhada Adriana, obrigada por toda força, você sempre se preocupou comigo e pra mim, você é minha segunda irmã. Suas gargalhadas

animam minha vida. Amo você!

Aos meus sogros Renato e Marlene e meus cunhados Marco Aurélio e Mayra, por todo apoio que me deram no decorrer do caminho, permitindo que fosse tudo mais leve e centrado. Amo vocês!

Por fim, meu último e especial agradecimento é para meu irmão Marcelo. Sem você, eu teria desistido. Você me mostrou que podia apostar e confiar em mim. Você me levou para fazer as provas de doutorado e até adivinhou que o “Schiff” era o corante que eu utilizava. Talvez esse já era um sinal de Deus para eu seguir em frente. Você me mostrou que a família é o mais importante de tudo, e quando eu soube que não teria bolsa, você não mediu esforços e me disse: “vai lá, pode estudar, eu vou pagar seu aluguel” e ainda completou: “Que mundo é esse se a gente não puder ajudar um irmão?” Eu nunca vou esquecer dessas palavras e acho que devo isso a você pro resto da vida. Amo você!

Marcelo Richardo, meu irmão, dedico essa tese de doutorado a você!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Dedico este trabalho à minha família,
sem vocês, eu não teria conseguido.

*“Viaja no tempo
livre, um grão de pólen
nas mãos do acaso”*

Christinny Olivier

RICHARDO, Jaiana. **Caracterização polínica de espécies de *Passiflora supersect. Tacsonia* (Passifloraceae):** implicações taxonômicas. 2023. 115 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2023.

RESUMO

Nos últimos anos as pesquisas palinológicas vêm sendo cada vez mais utilizadas como amparo na classificação taxonômica de diversos grupos vegetais, dentre eles, os representantes da família PASSIFLORACEAE. O gênero *Passiflora* é o mais representativo da família e suas características polínicas têm sido referidas, do ponto de vista palinológico, como bastante diversas, complexas e difíceis de interpretar. O subgênero *Passiflora* conta com seis superseções, dentre elas, a *Tacsonia*, subdividida em doze seções. A superseção *Tacsonia* compreende 61 espécies, com ocorrência principalmente nos Andes e na Colômbia. Suas flores são caracterizadas por serem grandes e com um longo tubo floral, o que restringe a polinização para beija-flores e em alguns casos, morcegos. Dados polínicos detalhados são inexistentes para a superseção na literatura, inclusive os que incluem relações taxonômicas. Dentro desse contexto, a presente tese teve como objetivo caracterizar, pela primeira vez na literatura, os grãos de pólen de espécies do subgênero *Passiflora* subsect. *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & J.M.MacDougal assim como analisar a existência de diferenças qualitativas e quantitativas entre os grãos de pólen na tentativa de fornecer subsídios que podem ser relacionados com questões taxonômicas. Das 61 espécies compreendidas nesta superseção, 37 taxons foram estudadas neste trabalho. Por meio de análises de caracteres morfopalinológicos e análises histoquímicas, nosso trabalho sugere que algumas características seguem um padrão do gênero *Passiflora*, no entanto, variações da ornamentação, características da exina, e medidas polínicas específicas podem ser distinguíveis para espécies, mas não para seções ou superseção. A descrição palinológica das 37 taxons analisados estabeleceu os seguintes elementos de caracterização polínica: unidades de dispersão; tamanho; abertura; ornamentação do lúmen; contorno em vista polar, formato e estrutura da exina e histoquímica da esporoderme. Os caracteres polínicos foram informativos para a separação das espécies, que permitiram a organização em três tipos polínicos: Tipo I (subtipos Ia e Ib), Tipo II (subtipos IIa e IIb) e Tipo III, baseados principalmente em detalhes da exina: sinuosidade dos muros, visualização, presença e quantidade de columelas e largura da abertura. Os caracteres possibilitam a separação das espécies em três subtipos, mas não refletem a classificação taxonômica, sugerindo uma reconstrução filogenética para a superseção *Tacsonia* quanto a divisão das doze seções.

Palavras-chave: beija-flor; esporopolenina; exina; pólen; superseções.

RICHARDO, Jaiana. **Pollen characterization of *Passiflora* supersect species. *Tacsonia* (Passifloraceae): taxonomic implications.** 2023. 115 p. Thesis (PhD in Biological Sciences) – State University of Londrina, Londrina, 2023.

ABSTRACT

In recent years, palynological research has been increasingly used to support the taxonomic classification of various plant groups, including representatives of the Passifloraceae family. The genus *Passiflora* is the most representative of the family and its pollen characteristics have been referred, from the palynological point of view, as quite diverse, complex and difficult to interpret. The subgenus *Passiflora* has six supersections, among them *Tacsonia*, subdivided into twelve sections. The *Tacsonia* supersection comprises 61 species, occurring mainly in the Andes and Colombia. Its flowers are characterized by being large and with a long floral tube, which restricts pollination for hummingbirds and in some cases, bats. Detailed pollen data are lacking for supersection in the literature, including those that include taxonomic relationships. Within this context, this thesis aimed to characterize, for the first time in the literature, the pollen grains of species of the subgenus *Passiflora* subsect. *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & J.M.MacDougal as well as analyze the existence of qualitative and quantitative differences between pollen grains in an attempt to provide subsidies that can be related to taxonomic questions. Of the 61 species included in this supersection, 37 taxa were studied in this work. Through analyzes of morphopalynological characters and histochemical analyses, our work suggests that some characteristics follow a pattern of the genus *Passiflora*, however, ornamentation variations, exine characteristics, and specific pollen measurements may be distinguishable for species, but not for sections or supersection. The palynological description of the 37 taxa analyzed established the following pollen characterization elements: dispersal units; size; opening; lumen ornamentation; contour in polar view, shape and structure of the exine and histochemistry of the sporoderm. The pollen characters were informative for the separation of species, which allowed the organization into three pollen types: Type I (subtypes Ia and Ib), Type II (subtypes IIa and IIb) and Type III, based mainly on details of the exine: sinuosity of the walls, visualization, presence and quantity of columellae and opening width. The characters allow the separation of the species into three subtypes, but do not reflect the taxonomic classification, suggesting a phylogenetic reconstruction for the supersection *Tacsonia* regarding the division of the twelve sections.

Key words: hummingbird; sporopollenin; exine; pollen; supersections.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** – Diagrama demonstrando as estruturas da exina dos grãos de pólen do gênero *Passiflora*.....14
- Figura 2** – Diagrama demonstrando os estratos da esporoderme dos grãos de pólen do gênero *Passiflora*.....15
- Figura 3** – Distribuição do gênero *Passiflora* L pelo mundo16
- Figura 4** – *Passiflora galbana* Mast. representando as características morfológicas das flores do gênero *Passiflora*.....17
- Figura 5** – *Passiflora mixta* supersect *Tacsonia*. Detalhe para tubo floral longo20
- Figura 6** – *Passiflora mixta* supersect *Tacsonia*. Detalhe para o néctar restrito a polinizadores com aparelho bucal longo21

SUMÁRIO

1	APRESENTAÇÃO.....	11
2	INTRODUÇÃO GERAL.....	12
2.1	PALINOLOGIA DE PASSIFLORACEAE.....	13
2.2	A FAMÍLIA PASSIFLORACEAE E O GÊNERO <i>PASSIFLORA</i>	15
2.3	A SUPERSEÇÃO <i>TACSONIA</i> (FEUILLET & MACDOUGAL, 2003).....	19
2.4	A DIVERSIDADE PALINOLÓGICA	21
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	23
	CAPÍTULO 1. PALINOLOGIA DE <i>PASSIFLORA</i> SUPERSECT. <i>TACSONIA</i> (JUSS.) FEUILLET & J.M. MACDOUGAL. (PASSIFLORACEAE): IMPLICAÇÕES TAXONÔMICAS	27
	ANEXOS	87
	ANEXO A - Normas revista <i>Review of Palaeobotany and Palynology</i>	88

1. APRESENTAÇÃO

Esta tese está organizada em uma introdução geral para contextualização e um capítulo em formato de artigo que será submetido ao periódico *Review of Palaeobotany and Palynology*, cujas normas de formatação se encontram ao final, na seção de anexos.

2. INTRODUÇÃO GERAL

A Palinologia é um ramo da ciência com foco voltado para o estudo dos grãos de pólen, esporos ou outras estruturas com parede orgânica ácido-resistentes dos diversos grupos de plantas, como Angiospermas, Gimnospermas, Pteridófitas, Fungos, dinoflagelados, cistos de algas, foraminíferos, entre outros (SALGADO-LABOURIAU, 1961). A Palinologia pode ser definida como a “ciência que trata principalmente das paredes do grão de pólen e esporos, e não de seu interior vivo” (ERDTMAN, 1952).

Os grãos de pólen apresentam especificidades e peculiaridades que permitem reconhecer o táxon de origem. Tais aspectos englobam a forma, a estrutura e a ornamentação da exina, que é característico de cada espécie, gênero ou família (SALGADO-LABOURIAU, 2007).

A alta resistência à degradação dos grãos de pólen propiciada pelo componente esporopolenina, que é um composto inerte, permite a conservação das características por longos períodos de tempo, permitindo investigações nas mais diversas áreas da ciência, como Botânica, Geografia, Paleontologia, Paleoecologia, Bioestratigrafia, Sistemática Vegetal e Arqueologia (LIMA-RIBEIRO; BARBERI, 2005). Além disso, o pólen também pode ser utilizado em estudos sobre a interação plantas-polinizadores (MICHENER, 2007).

Nos últimos anos as pesquisas palinológicas vêm sendo cada vez mais utilizadas como amparo na classificação taxonômica de diversos grupos vegetais, como exemplo em *Passiflora* subg. *Decaloba* (MILWARD-DE-AZEVEDO et al., 2004), com a Tribo Hippomaneae (Euphorbiaceae) (SAKUGAWA, 2019), com o

gênero *Lepidaploa* (Vernonieae: Asteraceae) (MARQUES, 2021). Isso se deve ao fato da ampla diversidade morfológica dos grãos de pólen e a sua importância para fins taxonômicos (MARCOS FILHO, 2005), que vêm auxiliando na produção de cladogramas filogenéticos que expressam de forma mais precisa a origem e também a evolução dos organismos em questão (JUDD, 2008).

Os estudos morfopolínicos possibilitam a identificação de quase todas as famílias, de diversos gêneros e de grande número de espécies de plantas devido à alta resistência dos grãos de pólen e, portanto, podem servir para o apoio de estudos cladísticos na busca de relações entre grupos de espécies (MELHEM et al. 2003).

Dentre todos os componentes do grão de pólen, a exina é considerada o elemento essencial para a caracterização, identificação, variabilidade e até mesmo a separação de espécies (MIRANDA, 2003), que auxilia a identidade genética e o parentesco de genótipos, que são importantes também para a exploração do germoplasma e a diversidade genética (HE et al., 1995).

2.1 Palinologia de Passifloraceae

As primeiras observações sobre a morfologia dos grãos de pólen de *Passiflora* foram realizadas por Mohl (1834) e Fischer (1890), com foco basicamente no formato. Anos mais tarde, Erdtman (1952) trouxe contribuição na fixação de alguns termos importantes para a descrição polínica do grupo, como apocolpo, mesocolpo, pontopérculo e opérculo. Mais tarde, Spirlet (1965) analisou 24 espécies do gênero *Passiflora* com o objetivo de validar o valor taxonômico das

variações polínicas para auxiliar em resoluções taxonômicas de gêneros e espécies. Como resultado, diversas características mostraram-se relevantes, como a exina, ocorrência e quantidade de báculos, distância dos lumens, variações do retículo e tipos de aberturas (Figura 1).

Dentro desse contexto, a família Passifloraceae Juss. mostra-se bastante interessante do ponto de vista palinológico devido a sua gama de características, ainda pouco exploradas com detalhes. Erdtman (1952) descreve que a família Passifloraceae é considerada euripolínica por apresentar grande variabilidade de caracteres polínicos, principalmente quanto ao tipo de aberturas e às variações de ornamentação da parede externa, distância dos lúmens e quantidade de báculos.

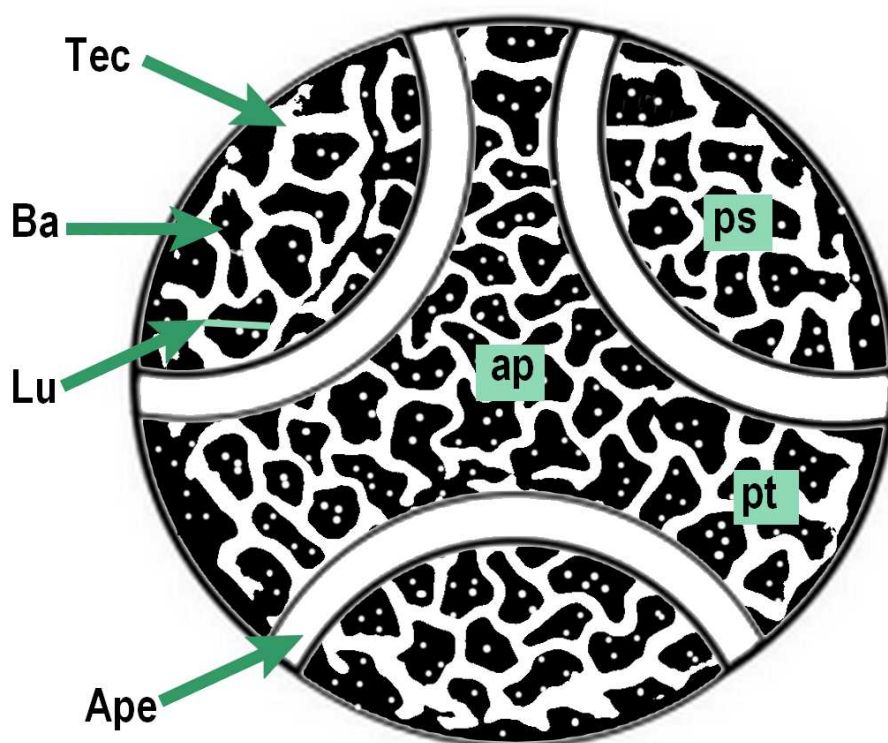


Figura 1 – Diagrama demonstrando as estruturas da exina dos grãos de pólen do gênero *Passiflora*. Fonte: A autora, redesenhado a partir do desenho original de Presting (1965), fig.1, pág 197. Ap = apocolpo, ps = pseudopérculo, pt = pontopérculo, lu = lúmen, Ba: báculos, Tec: porção tectada com columelas, Ape = aberturas.

Quanto a parede do grão de pólen, chamada de esporoderme, apresenta estratificação formada por duas camadas. A exina, mais externa e a intina, mais interna em relação ao citoplasma. A exina é dividida em: endexina e ectexina, que é composta pela camada basal, báculos, teto e columelas. Já a intina, é a parede do grão de pólen, com importantes funções fisiológicas (Figura 2) (Erdtman, 1952). Os estratos da esporoderme podem variar quanto espessura, presença e ausência.

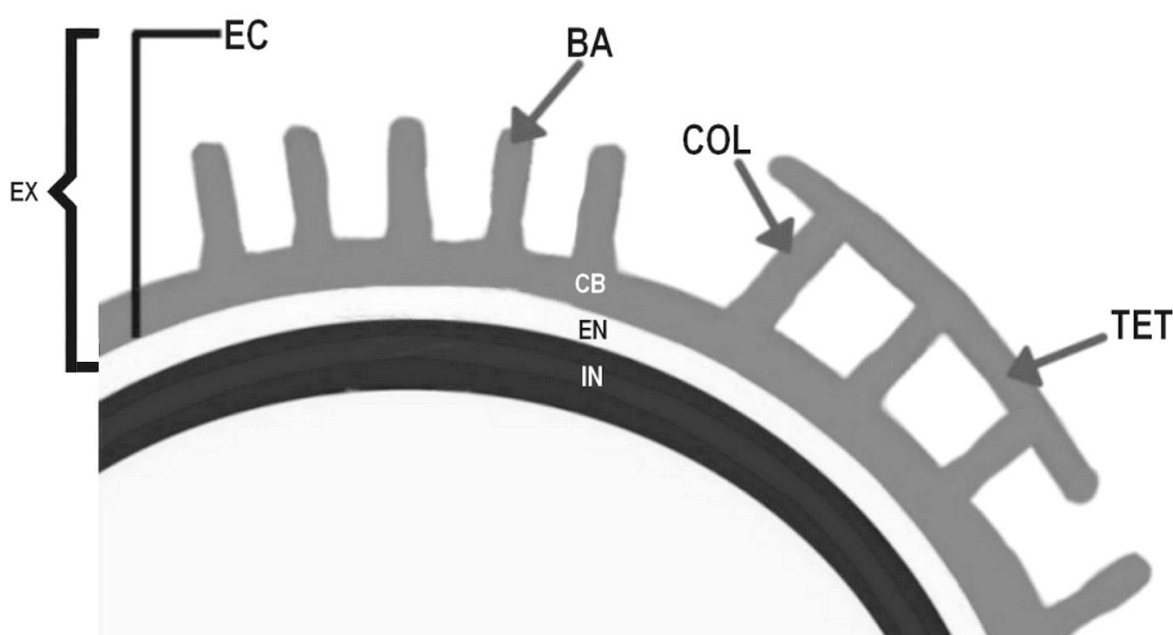


Figura 2 – Diagrama demonstrando os estratos da esporoderme dos grãos de pólen do gênero *Passiflora*. Fonte: A autora. Ec= ectexina, Ba: Báculos, Col = columelas, Tet = teto/porção tectada, Cb = camada basal, ex = exina, en = endexina, in = intina.

2.2 A família Passifloraceae e o gênero *Passiflora*

Passifloraceae Juss. pertence à ordem Malpighiales (APG IV, 2016) e conta com 16 gêneros e aproximadamente 750 espécies (FEUILLET; MACDOUGAL 2003). A distribuição da família está principalmente em regiões tropicais e

subtropicais do mundo, com maior diversidade na Região Neotropical onde cerca de 500 espécies ocorrem (Figura 3) (ULMER; MACDOUGAL 2004).

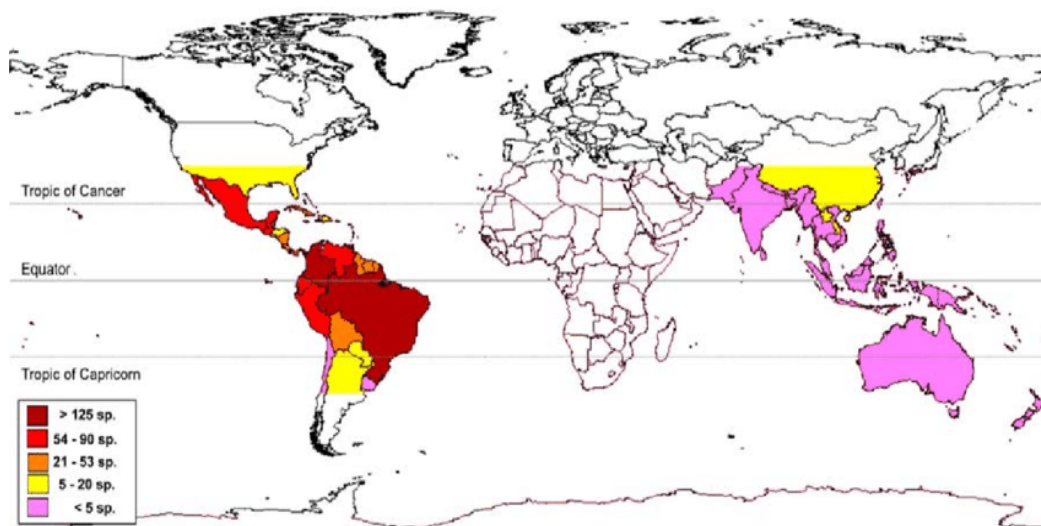


Figura 3 – Distribuição do gênero *Passiflora* L pelo mundo. Fonte: Ocampo, 2013.

A família é conhecida por sua importância econômica principalmente quanto aos frutos comestíveis, utilização em fármacos e ornamentação pela exuberância de suas flores, que também apresentam características importantes para a taxonomia da família (ULMER; MACDOUGAL 2004) como é o caso da coroa de filamentos (JUDD et al. 2008).

Conhecida como "Flor da Paixão", *Passiflora* foi uma planta originária das Américas que atraiu a atenção e a admiração dos colonizadores portugueses e espanhóis nos séculos XVI e XVII, durante a conquista e expansão espanhola da Europa. A beleza excêntrica das flores e a mística criada pelos povos que passaram a espalhar suas "flores" no sentido religioso fez da planta um notável significado cultural criado entre os povos (CERVI, 1982).

O gênero *Passiflora* L., é representado por aproximadamente 625-650 espécies (CERVI, 2006) e suas espécies são reconhecidas por apresentarem cinco estames e presença de androginóforo (Figura 4) (ULMER; MACDOUGAL 2004).

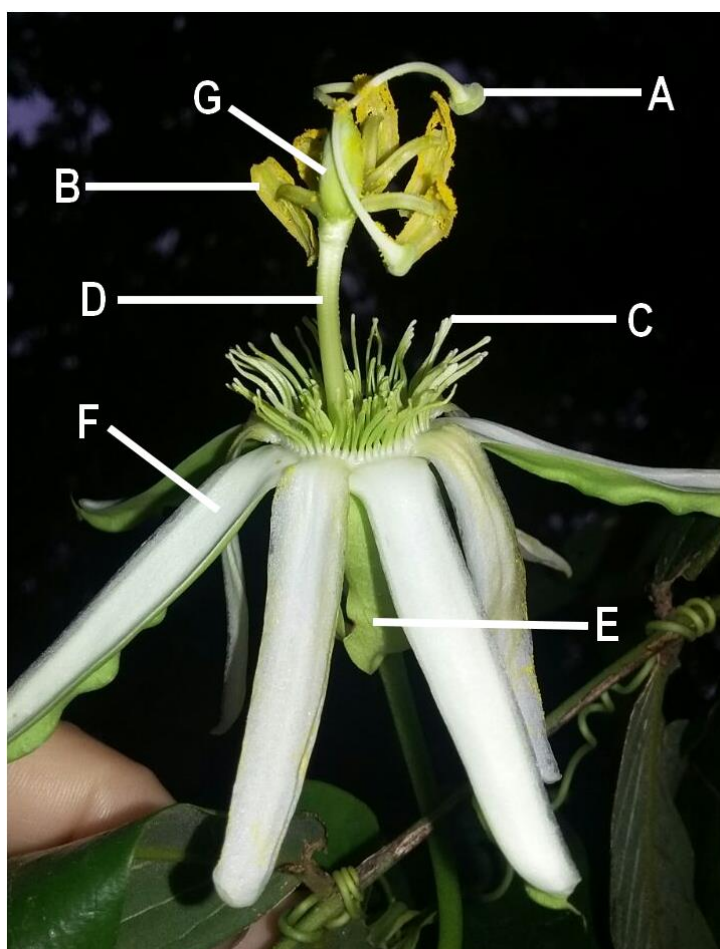


Figura 4 – *Passiflora galbana* Mast. Representando as características morfológicas das flores do gênero *Passiflora*. Fonte: a autora. A. Estigma B. Antera C. Corona de filamentos D. Coluna do androginóforo E. Sépala. F. Pétala G. Ovário.

Geralmente as plantas são trepadeiras ou lianas, com presença de gavinhas. As folhas são alternas, muitas vezes simples e lobadas, com nervuras palmadas e nectários presentes no pecíolo da flor. As flores têm uma ampla gama de cores e são geralmente monóicas. A corona de filamentos consiste de uma a

várias fileiras de fibras e geralmente é colorida para atrair polinizadores (JUDD et al. 1999).

Quanto às questões infragenéricas, Passifloraceae apresentou diversas classificações, começando por Killip (1938), que propôs uma subdivisão de 22 subgêneros, que se dividiam em várias seções e algumas séries. Em 1989, Escobar (1989) adicionou mais um subgênero, totalizando 23 subgêneros para a classificação. Somente em 2003, Feuillet e MacDougal (2003) propuseram o agrupamento das espécies de *Passiflora* em apenas quatro subgêneros: *Passiflora* subg. *Astrophea* (DC.) Mast.; *Passiflora* subg. *Deidamioides* (Harms) Killip, *Passiflora* subg. *Decaloba* (DC.) Rchb. e *Passiflora* subg. *Passiflora* L., ainda com base exclusiva em caracteres morfológicos e ecológicos. Atualmente, outros dois subgêneros são reconhecidos: *Passiflora* subg. *Tetrapathea* com 3 espécies (KROSNICK et al., 2009) e *Passiflora* subg. *Tryphostemmatoides* formado por uma única espécie, *Passiflora tryphostemmatoides*, anteriormente pertencente ao subgênero *Deidamioides* (MUSCHNER et al, 2012).

A lobação da folha é um caráter de delimitação de três subgêneros. O subgênero *Decaloba* apresenta folhas bilobadas e trilobadas; *Deidamioides*, conta com folhas não lobadas, no entanto, algumas espécies apresentam folhas compostas; já o subgênero *Passiflora*, possui folhas não lobadas e lobadas com até nove lobos (ULMER; MACDOUGAL 2004, FEUILLET; MACDOUGAL 2007).

Passiflora subgênero *Passiflora* conta com cerca de 236 espécies e é organizado em seis superseções, sendo elas: *Passiflora* supersect. *Passiflora* Feuillet & Macdougale, *Passiflora* supersect. *Stipulata* Feuillet & Macdougale, *Passiflora* supersect. *Laurifolia* (Cervi) Feuillet & Macdougale, *Passiflora* supersect.

Coccinea Feuillet & Macdougall, *Passiflora* supersect. *Distephana* (DC.) Feuillet & Macdougall e *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & Macdougall (Feuillet & MacDougall, 2003).

A grande diversidade pautada para o gênero *Passiflora* L. está também em ser considerado um dos grupos mais ricos em espécies polinizadas por beija-flores, como exemplo, a superseção *Tacsonia* (ABRAHAMCZYK, 2014).

2.3 A superseção *Tacsonia* (Feuillet & MacDougall, 2003).

A superseção *Tacsonia* é caracterizada por estípulas lineares a cordadas, glândulas no pecíolo, hipanto alongado e corona de filamentos reduzida. No entanto, a principal característica que a difere das demais superseções são tubos florais longos de 14 cm de comprimento em média, com polinização especialmente por beija-flores, devido a restrição do néctar aos polinizadores com aparelhos bucais longos (ABRAHAMCZYK, 2014) (Figura 5 e 6).

Algumas espécies são possivelmente polinizadas por morcegos, como a seção *Manicata* (exceto *P. manicata*) e a seção *Rathea*, como por exemplo a espécie *P. unipétala*, polinizada por *Anoura fistulata* Muchala, Mena-Valenzuela & Albuja, 2005 (JØRGENSEN et al., 2012).

A superseção em questão conta com uma subdivisão em 12 seções, sendo elas: *Boliviana*, *Colombiana*, *Leptomischa*, *Elkea*, *Fimbriatistipula*, *Insignes*, *Manicata*, *Parritana*, *Rathea*, *Tacsonia*, *Tacsoniopsis*, *Trifoliata* e uma única seção híbrida: x *Inkea* (Feuilleit & MacDougall, 2003).

Com aproximadamente 61 espécies, a superseção *Tacsonia* apresenta ocorrência nos Andes, com altitude de 1700 a 4000 m (JØRGENSEN et. al. 2012), com registro também na Cordilheira de Mérida, no noroeste da Venezuela, até a Bolívia (ESCOBAR, 1992), distribuição geográfica que coincide com a de *Ensifera ensifera* (Boissonneau, 18939), o beija-flor-de-bico-de-espada, um dos seus principais polinizadores (ESCOBAR, 1989; SCHAUENSEE, 1982).



Figura 5 – *Passiflora mixta* L. supersect *Tacsonia*. Detalhe para tubo floral longo. Fonte: Adriano Silvério, 2020.

A Colômbia é um dos países mais diverso em Passifloraceae, contando com 141 espécies inventariadas (HERNÁNDEZ et al., 2000), tanto na forma cultivada quanto na silvestre. Entre as espécies presentes na Colômbia, 48 são endêmicas e 70 estão distribuídas na faixa da zona cafeeira, entre 1000 e 2000m.

Aproximadamente 28 espécies andinas estão ameaçadas e 5 são consideradas extintas e não foram coletadas nas últimas décadas (HERNÁNDEZ et al., 2000)

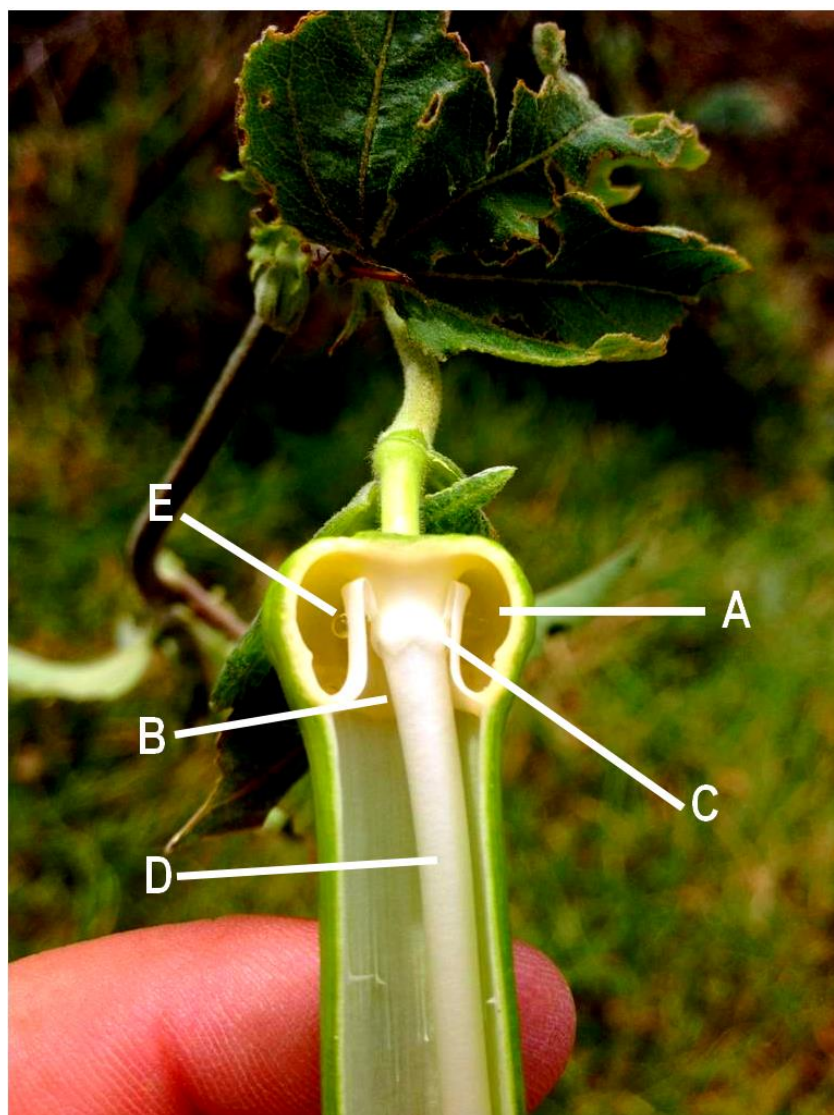


Figura 6 – *Passiflora mixta* supersect *Tacsonia*. Detalhe para o néctar restrito a polinizadores com aparelho bucal longo. Fonte: Adriano Silvério, 2020. A. Tubo do cálice B. Opérculo C. Límen D. Coluna do androginóforo E. Néctar.

2.4 A diversidade palinológica

Uma vez que a maioria dos subgêneros do gênero *Passiflora* que estão confinados nos altos Andes produzem flores adaptadas para a polinização por

beija-flores (ESCOBAR, 1989) é provável que os táxons de tubo curto, que são mais comuns no sul do Equador e norte do Peru, se especiaram em resposta às pressões seletivas exercidas por seus polinizadores (ESCOBAR, 1992).

Tal resposta às pressões seletivas pode estar também intimamente associada à padrões de características polínicas, pois, o grupo conta com grãos de pólen com características diversificadas, como o número de aberturas, variando de 3-12 colgado ou colporado, estrutura da exina e composição química das paredes polínicas, podendo variar dentro de subgêneros, seção ou até espécie (JUDD et al., 2009).

Devido à inexistência de pesquisas sobre a palinologia da superseção *Tacsonia*, até o momento, não se têm dados polínicos sobre a superseção em questão. Por isso, estudar a morfologia dos grãos de pólen deste grupo pode ser útil para contribuir para uma delimitação mais precisa dos táxons. Assim, uma análise comparativa da morfopalinologia e histoquímica polínica de espécimes dessa seção pode fornecer informações úteis para futuros estudos filogenéticos do grupo e também para a ecologia e taxonomia das espécies.

Desta forma, o presente estudo teve como objetivo caracterizar, pela primeira vez na literatura, os grãos de pólen de diversas espécies do gênero *Passiflora* L. superseção *Tacsonia* buscando analisar a existência de diferenças qualitativas e quantitativas entre os grãos de pólen na tentativa de fornecer subsídios que podem ser relacionados com questões taxonômicas. Por meio de análises minuciosas, a caracterização dos grãos de pólen foi desenvolvida buscando conhecer padrões de caracteres que possam caracterizar superseções, seções ou mesmo táxons.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABRAHAMCZYK, S., SOUTO-VILARÓS, D., RENNER, S. S. Escape from extreme specialization: passionflowers, bats and the sword-billed hummingbird. **Proceedings of the Royal Society** v. 281, p.1795, 2014.

APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society** v. 181, p.1-20, 2016.

CERVI, A. C. **Revision del genero *Passiflora* (*Passiflora* *ceae*) del estado do parana (brasil)**. Tese de Doutorado. Universitat de Barcelona, 1982.

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

ERDTMAN, G. **Pollen morphology and plant taxonomy: Angiosperms**. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 1952.

ESCOBAR, L. K. *Passiflora brachyantha* (Passifloraceae), a new species from the Andes of southern Ecuador. **Novon** v.2, p.198-200, 1992.

ESCOBAR, L. K. Speciation in the Andes: The genus *Passiflora*. **American Journal of Botany**, v.76, p.212-213, 1989.

FEUILLET, C., MACDOUGAL, J. M. A new infrageneric classification of *Passiflora* L. (Passifloraceae). **Passiflora**, v.13, p.34-38, 2003.

FISCHER, H. - **Beiträge zur Vergleichenden Morphologie der Pollenkörner**. Breslau. Nischkowsky, 1890.

- HERNÁNDEZ, A., BERNAL, R. Lista de especies de *Passifloraceae* de Colombia. **Biota Colombiana**, v.1, n.3, p.320-335, 2000.
- HERNÁNDEZ, A. Revisión taxonómica de *Passiflora*, subgénero *Decaloba* (Passifloraceae) en Colombia. **Trabajo de grado. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá**, 2003.
- HE, G., PRAKASH, C. S., JARRET, R. L. Analysis of genetic diversity in a sweetpotato (*Ipomoea batatas*) germplasm collection using DNA amplification fingerprinting. **Genome**, v.38, p.938-945, 1995.
- JØRGENSEN, P. M., MUCHHALA, N., MACDOUGAL J. M. *Passiflora unipetala*, a new bat-pollinated species of *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Passifloraceae). **Novon**, v.22, p.174–179, 2012.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS, P. F., DONOGHUE, M. J. **Plant Systematics and Evolution: A phylogenetic approach**, Sinauer Associates. Inc. USA, v.349, 2008.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS, P. F., DONOGHUE, M. J. **Sistemática Vegetal: Um Enfoque Filogenético**. Artmed Editora, 2009.
- KILLIP, E. The American species of Passifloraceae. **Field Museum of Natural History, Botanical Series** v.19, p.1-613, 1938.
- KROSNICK, S. E.; FORD, A. J.; FREUDENSTEIN, J. V. Taxonomic revision of *Passiflora* subgenus *Tetrapathea* including the monotypic genera *Hollrungia* and *Tetrapathea* (Passifloraceae), and a new species of *Passiflora*. **Systematic Botany**, v.34, n.2, p.375–385, 2009.

- LIMA-RIBEIRO, M. S.; BARBERI, M. Análise palinológica: fundamentos e perspectivas na pesquisa arqueológica. **Habitus**, v.3, n.2, p.261-290, 2005.
- MARQUES, D. Pollen morphology and its systematic value to southern South American species of *Lepidaploa* (Vernonieae: Asteraceae). **Rodriguésia**, v.72, 2021.
- MELHEM, T. S. A., CRUZ-BARROS, M. A .V., CORRÊA, A. M. S., MAKINO-WATANABE, H., SILVESTRECAPELATO, M. S. F., ESTEVES, V. L. G. Variabilidade polínica em plantas de Campos de Jordão (São Paulo, Brasil). **Boletim do Instituto de Botânica**, v.16, p.1-101, 2003.
- MARCOS FILHO, J. Deterioração de sementes. **Fisiologia de sementes de plantas cultivadas**. Piracicaba: Fealq v.12, p.291-352, 2005.
- MICHENER, C. D. **The bees of the word**. 2 ed. John Hopkins University Press, Baltimore, 2007.
- MILWARD-DE-AZEVEDO, M. A., GONÇALVES-ESTEVES, V.; BAUMGRATZ, J. F. A. Palinotaxonomia das espécies de *Passiflora* L. subg. *Decaloba* (DC.) Rchb.(Passifloraceae) no sudeste do Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 27, p.655-665, 2004.
- MIRANDA, I. P. de A. Importância do estudo do pólen para apoiar programas de conservação da biodiversidade. In: **Desafios da Botânica no Novo Milênio: Inventário, Sistematização e Conservação da Diversidade Vegetal-54 Congresso Nacional de Botânica**, p.79-80, 2003.
- MOHL, H.. **Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse: Erstes Heft, über den Bau und die Formen des Pollenkörner**. Chr. Fischer, 1834.

- MUSCHNER, V., C. ZAMBERLAN, P. M., BONATTO, S. L., FREITAS, L. B
Phylogeny, biogeography and divergence times in *Passiflora*
(Passifloraceae). **Genetics and Molecular Biology**, v.35, p.1036-1043,
2012.
- PRESTING, D. Zur morphologie der Pollenkörner der Passifloraceen. **Pollen et
Spores**, v.7, p.193-247, 1965.
- SAKUGAWA, G. C. **Palinotaxonomia da Tribo Hippomaneae (Euphorbiaceae)**.
Tese de Doutorado. Dissertação, Instituto de Botânica, São Paulo, 2019.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. Palinologia. Fundamentos, técnicas e algumas
perspectivas. **Revista Brasileira de Geografia**, v.23, p.695-717, 1961.
- SALGADO-LABOURIAU, M. L. **Critérios e Técnicas para o Quaternário**. São
Paulo: Editora Edgard Blücher, 2007.
- SCHAUENSEE, M. **A guide to the birds of South America**. INTERCOLLEGIATE
PRESS, 1982.
- SPIRLET, M. L. Utilisation taxonomique des grains de pollen de
Passifloracées. **Pollen et Spores**, v.7, n.2, p.249-301, 1965.
- ULMER, T., MACDOUGAL, J. M.. **Passiflora: passionflowers of the world**.
Timber Press, Portland, USA, 2004.

Capítulo I

**Palinologia de *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & J.M. MacDougal.
(PASSIFLORACEAE): implicações taxonômicas.**

(Artigo a ser submetido ao periódico *Review of Palaeobotany and Palynology*)

1 Palinologia de *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Juss.) Feuillet & J.M. MacDougal
2 (PASSIFLORACEAE): implicações taxonômicas.

3

4 Jaiana Richardo^{a1}, Ana Carolina Mezzonato-Pires^{b2}, José Eduardo Lahoz da Silva
5 Ribeiro^{a3}, Adriano Silvério^{c4}

6 ^a Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas - Universidade Estadual de Londrina
7 - UEL, 86057-970, Londrina, Paraná, Brasil.

8 ^b Department of Botany, Universidade Federal de Juiz de Fora, São Pedro, 36033-900, Juiz
9 de Fora, Minas Gerais, Brazil.

10 ^c Programa de Pós-graduação em Biologia Evolutiva - Universidade Estadual do Centro-
11 Oeste - UNICENTRO - *campus* CEDETEG, 85040-167, Guarapuava, Paraná, Brasil.

12 ¹ Corresponding author: jaiana.richardo@gmail.com

13 ² author e-mail: carolina.mezzonato@gmail.com

14 ³ Corresponding author: jeduardo@uel.br

15 ⁴ Corresponding author: adrianosilverio@unicentro.br

16

17 Abstract

18 O subgênero *Passiflora* contém cerca de 236 espécies e está subdividida em seis
19 superseções, incluindo *Tacsonia*, que conta com 12 seções. *P.* superseção *Tacsonia*
20 compreende 61 espécies e são diferenciadas por suas flores apresentarem um longo tubo
21 floral com síndrome de polinização registrada principalmente por beija-flores e morcegos.
22 Alguns autores sugerem que dados polínicos são relevantes para a taxonomia de alguns

23 grupos de plantas, no entanto, a superseção *Tacsonia* não apresenta qualquer abordagem
24 palinológica nesse quesito. Este trabalho buscou realizar uma análise palinológica
25 detalhada, pela primeira vez, da esporoderme de grãos de pólen de espécies de **Passiflora**
26 superseção *Tacsonia* na tentativa de encontrar caracteres diagnósticos que possam
27 corroborar o posicionamento taxonômico e a delimitação de seções e espécies dentro da
28 superseção. Por meio de análises de caracteres morfopalinológicos e análises
29 histoquímicas, nosso trabalho sugere que variações da ornamentação, características da
30 exina, e medidas polínico específicas podem ser distinguíveis para espécies, mas não para
31 seções ou superseção. Os caracteres polínicos foram informativos para a separação das
32 espécies, que permitiram a organização em três tipos polínicos: Tipo I (subtipos Ia e Ib),
33 Tipo II (subtipos IIa e IIb) e Tipo III, baseados principalmente em detalhes da exina:
34 sinuosidade dos muros, visualização, presença e quantidade de columelas e largura da
35 abertura. Por meio de análises de agrupamento (HCA) e análises de componentes
36 principais (PCA), nosso estudo demonstrou que, mesmo a palinologia sendo útil para
37 diferenciar espécies, não há agrupamento de espécies da superseção em seções, sugerindo
38 uma reconstrução filogenética para a superseção *Tacsonia* quanto a divisão das seções.

39

40 Keywords: Apocolpo, Beija-flores, Exina, Intina, Histoquímica.

41

42 1. Introdução

43 *PASSIFLORACEAE sensu stricto* pertence a ordem Malpighiales (APG IV, 2016)
44 e compreende 16 gêneros e cerca 630 espécies distribuídas em regiões tropicais e
45 subtropicais. A maior diversidade está concentrada na região Neotropical, onde existem
46 aproximadamente 576 espécies (Ocampo & d'Eeckenbrugge 2017).

47 O gênero **Passiflora** é o mais representativo em número de espécies e contém
48 quatro subgêneros: **Passiflora** subg. *Astrophea* (DC.) Mast., **Passiflora** subg.
49 *Deidamioides* (Harms) Killip, **Passiflora** subg. *Decaloba* (DC.) Rchb. e **Passiflora** subg.
50 *Passiflora* L. (Feuillet & MacDougal, 2003). Atualmente, outros dois subgêneros são
51 reconhecidos: *Passiflora* subg. *Tetrapathea* com 3 espécies (Krosnick et al., 2009) e
52 *Passiflora* subg. *Tryphostemmatoides* formado por uma única espécie, *Passiflora*
53 *tryphostemmatoides* Harms., anteriormente pertencente ao subgênero *Deidamioides*
54 (Muschner et al., 2012).

55 **Passiflora** subg. *Passiflora* possui relevância econômica devido ao uso dos frutos
56 de suas espécies como alimento e sua grande adaptabilidade ao cultivo de plantas
57 ornamentais (Killip, 1938), além de seu reconhecido sedativo e propriedades ansiolíticas
58 (Dhawan et al. 2001, 2004).

59 Contando com cerca de 236 espécies, **Passiflora** subg. *Passiflora* está subdividido
60 em seis superseções (Feuillet & MacDougal, 2003), incluindo *Tacsonia*, com ocorrência
61 principalmente nos Andes Chilenos (Jørgensen et. al. 2012), com registro também na
62 Colômbia, Venezuela, até a Bolívia (Escobar, 1992). Essa distribuição geográfica coincide
63 com a de *Ensifera ensifera* (Boissoneau, 1839), o beija-flor-de-bico-de-espada, principal
64 polinizador das espécies dessa superseção (Escobar, 1989; Meyer de Schauensee, 1982)
65 que se estende da Venezuela à Bolívia (Fjeldså & Krabbe, 1990).

66 A superseção *Tacsonia* compreende 61 espécies, das quais 11 são cultivadas e
67 conhecidas com o nome de maracujá-banana (Yockteng, et. al, 2011). As espécies deste
68 grupo são diferenciadas por suas flores grandes apresentarem um longo tubo floral e isso
69 justifica sua síndrome de polinização. Na maioria das flores, o comprimento do hipanto
70 varia entre 7 e 14 cm, restringindo o acesso do néctar ao *Ensifera ensifera* para a maioria

71 das espécies (Snow e Snow 1980; Lindberg e Olesen 2001). No entanto, algumas espécies
72 com flores vermelhas tubulares mais curtas podem ser polinizadas por beija-flores de bico
73 curto ou morcegos (Escobar, 1992).

74 A ampla variação morfológica dessa superseção, parece ser resultado da sua
75 diversidade de habitat, bem como suas relações coevolutivas com pássaros e morcegos
76 (Ulmer e MacDougal 2004). Para algumas espécies, como no caso de *Passiflora mixta* L.,
77 sugere-se até mesmo co-evolução com *E. ensifera* (Lindberg e Olesen, 2001).

78 A revisão sistemática mais recente e amplamente aceita para o gênero **Passiflora**
79 foi realizada com base em caracteres morfológicos por Feuillet e MacDougal (2003). Os
80 autores realocam o subgênero *Tacsonia*, como uma superseção dentro do subgênero
81 *Passiflora*. Esta classificação é validada pela filogenia com base em dados moleculares,
82 onde a superseção *Tacsonia* é monofilética e tem como apormofia a síndrome de
83 polinização por beija-flores (Abrahamczyk et al. 2014). No entanto, poucas espécies da
84 superseção em questão foram inseridas nessa filogenia, sendo assim, a mesma não
85 apresenta uma filogenia robusta.

86 A superseção *Tacsonia* conta atualmente com doze seções, sendo elas: *Boliviana*,
87 *Colombiana*, *Leptomischa*, *Elkea*, *Fimbriatistipula*, *Insignes*, *Manicata*, *Parritana*,
88 *Rathea*, *Tacsonia*, *Tacsoniopsis*, *Trifoliata* e uma única seção híbrida natural: x *Inkea*
89 (Feulleit & MacDougal, 2013), classificação esta, adotada por meio da análise de dados
90 morfológicos.

91 Dentro destas seções, existe também espécies de seções diferentes que hibridizam
92 naturalmente e resultam em híbridos estéreis, que são difíceis de diferenciar até que
93 floresçam. Este é o caso de *P. pinnatistipula* Cav. (seção *Insignes*) e *P. tripartita* var.
94 *mollissima* Kunth Holm-Niels. & P.Jørg. (seção *Elkea*) que resulta em *P. x rosea* H. Kart.,

95 única representante da seção x *Inkea*.

96 PASSIFLORACEAE subgênero *Passiflora* reúne uma série de estudos
97 morfológicos que tem sido adotado nos últimos anos em apoio à estudos de relações intra
98 e interespecíficas e/ou infra-sub genéricas. As características polínicas do gênero têm sido
99 referidas, do ponto de vista palinológico, como bastante diversas, complexas e difícil de
100 interpretar, principalmente do ponto de vista das aberturas (Araújo et al. 2021).

101 Presting (1965) iniciou estudos palinológicos de PASSIFLORACEAE e propôs
102 uma filogenia para a família baseada nas características polínicas e na classificação de
103 Killip (1938), que considerava 22 subgêneros para o gênero **Passiflora**. Anos mais tarde,
104 outros estudos surgiram contribuindo com dados relevantes para o conhecimento polínico
105 de espécies do gênero **Passiflora** aliado a taxonomia, como Milward-de-Azevedo et al.
106 (2004, 2010, 2014), que estudaram algumas seções como *Xerogona* (Raf.) Killip e Cruz et.
107 al (2020) com abordagem na seção *Granadillastrum* Triana & Planch.

108 No entanto, a superseção *Tacsonia* não apresenta nenhuma abordagem palinológica
109 dentro do quesito apresentado e, além disso, a taxonomia do gênero *Passiflora* é bastante
110 complexa, pois são bastante controversos os limites de delimitações de vários subgêneros,
111 seções e séries (FEUILLET; MACDOUGAL, 2003)

112 Considerando o fato da inexistência de trabalhos polínicos sobre a superseção
113 *Tacsonia* e, levando em consideração a grande representatividade das espécies
114 colombianas bem como a peculiaridade das suas flores, este trabalho aborda 36 espécies e
115 37 taxons, representando 10 das seções reconhecidas para a superseção.

116 Este estudo buscou realizar uma análise palinológica detalhada, pela primeira vez,
117 da esporoderme de grãos de pólen de espécies de **Passiflora** supersect. *Tacsonia* Feuillet e
118 MacDougal (2003) coletadas na Colômbia, na tentativa de encontrar caracteres

119 diagnósticos que possam corroborar o posicionamento taxonômico e a delimitação das 10
120 seções e dos taxons dentro da superseção.

121

122 2. Material e métodos

123

124 O presente estudo analisou grãos de pólen de 37 taxons do subgênero *Passiflora*
125 superseção *Tacsonia*. O material botânico foi coletado de flores em antese ou pré-antese
126 em diferentes regiões da Colômbia, principalmente em Valle del Cauca. O material foi
127 depositado em diferentes Herbários, incluindo: Herbario Nacional Colombiano (COL),
128 Herbario Universidad de Antioquia (HUA), Herbario Universidad Nacional de Loja
129 (LOJA) e Herbario do Museu Botânico Municipal de Curitiba (MBM). Das doze seções
130 reconhecidas, o presente trabalho aborda espécies representantes de dez delas, com
131 exceção de *P. sect. Leptomischa* e *P. sect. Trifoliata*. As espécies representantes de cada
132 seção são:

133 - Seção *Colombiana* L.K. Escobar: *P. adulterina*, *P. crispolanata*, *P. lanata*, *P.*
134 *cuatrecasasii*, *P. truxillensis*, *P. rugosa*, *P. antioquiensis*, *P. flexipes*, *P. tenerefensis*, *P.*
135 *ampullacea*, *P. coactilis*, *P. linearistipulata*, *P. quindiensis*.

136 - Seção *Elkea* Feuillet & J.M. MacDougal: *P. cumbalensis*, *P. luzmarina*, *P. tarminiana*,
137 *P. tripartita* var. *molíssima*, *P. tripartita* var. *tripartita*, *P. roseorum*.

138 - Seção *Fimbriatistipula* L.K. Escobar: *P. fimbriatistipula*, *P. uribei*.

139 - Seção *Insignes* Feuillet & J.M. MacDougal: *P. pinnatistipula*, *P. insignes*, *P. mandonii*.

140 - Seção *Manicata* (Harms) Feuillet & J.M. MacDougal: *P. manicata*, *P. peduncularis*, *P.*
141 *trisecta*, *P. macropoda*.

142 - Seção *Parritana* L.K. Escobar: *P. parritae*, *P. jardinensis*.

- 143 - Seção *Rathea* (Karsten) Harms: *P. colombiana*, *P. andina*.
- 144 - Seção *Tacsonia* (Juss.) Harms: *P. mathewsii*, *P. mixta*, *P. anastomosans*.
- 145 - Seção *Tacsoniopsis* Triana & Planch: *P. bracteosa*
- 146 - Seção x *Inkea* Feuillet & J.M. MacDougal: *P. x rosea*
- 147 O material de estudo e seus respectivos vouchers são: *P. adulterina* L.f
- 148 (COL000381909); *P. ampullacea* Mast (COL000381995); *P. anastomosans* Lamb. ex
- 149 DC. (HUA0008491); *P. andina* Killip. (MBM149069); *P. antioquiensis* H. Karst.
- 150 (COL000007020); *P. bracteosa* Planch. (COL000382392); *P. coactilis* (Mast.) Killip
- 151 (HUA0008517); *P. colombiana* L.K Escobar (HUA0000610); *P. crispolanata* L. Uribe.
- 152 (COL000024598); *P. cuatrecasasii* Killip. (COL000002960); *P. cumbalensis* (H.Karst.)
- 153 Harms (COL000057913); *P. fimbriatistipula* Harms. (COL000382789); *P. flexipes* Triana
- 154 & Planch. (COL000008218); *P. insignes* (Mast.) Hook.f. (COL000382958); *P. jardinensis*
- 155 L.K. Escobar (COL000382971); *P. lanata* (Juss.) Poir. (COL000057932); *P. linearistipula*
- 156 L.K. Escobar (HUA0008588); *P. luzmarina* P.M.Jørg. (LOJA213690); *P. macropoda*
- 157 Killip. (HUA0008630); *P. mandonii* (Mast.) Killip. (HUA0008635); *P. manicata* (A.Juss.)
- 158 Pers. (COL000008195); *P. mathewsii* Mast.(COL000383240); *P. mixta* L.f.
- 159 (COL000007046); *P. parritae* (Mast.) L.H. (COL000388468); *P. peduncularis* Cav.
- 160 (COL000388437); *P. pinnatistipula* Cav. (COL000388448); *P. quindiensis* Killip.
- 161 (COL000388531); *P. x rosea* (H. Karst.) (HUA0008596); *P. roseorum* Killip.
- 162 (HUA0008597); *P. rugosa* (Mast.) Planch. & Triana (COL000388577); *P. tarminiana*
- 163 Coppens & Barney (COL000398429); *P. tenerifensis* L.K.Escobar (COL000419762); *P.*
- 164 *tripartita* var *mollissima* (Kunth) Holm-Niels. & P.Jørg. (COL000007027); *P. tripartita*
- 165 var *tripartita* (Kunth) (COL000409469); *P. trisecta* Mast. (HUA0008684); *P. truxilensis*
- 166 Planch. & Linden ex Triana & Planch. (COL000388827); *P. uribei* L.K.Escobar.

167 (HUA0008691).

168 Para a realização das análises em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) foi
169 utilizado o Microscópio Vega.3 – Tecsan, sob 15kV. Os grãos de pólen foram submetidos
170 ao método de Acetólise (Erdtman, 1960), que posteriormente passaram por microscopia de
171 varredura e fotomicrografados através do *software* Zen lite. Em seguida, foi realizada uma
172 análise palinológica de uma média de 25 pólenes de cada espécie, utilizando o software
173 ImageJ versão 1.8.0 para obtenção das medidas de forma mais exata.

174 Para a realização da análise da histoquímica da esporoderme, os dados foram
175 obtidos por meio do material infiltrado em hidroxietilmetacrilato (Gerrits; Smid, 1983) que
176 posteriormente foi preenchido de modo a formar um pequeno bloco, que na sequência foi
177 aparado e levado ao micrótomo para a confecção de cortes semifinos de 1 a 2 μm
178 (Johansen, 1940). Os cortes foram montados em lâmina sob lamínula depois de corados
179 com Azul de Astra 1% em solução aquosa e Fucsina Básica 0,05% em solução aquosa
180 (Kraus et al., 1998; O'brien; McCully, 1981) para distinção de intina e exina. As amostras
181 foram analisadas através do Microscópio Olympus CX31 equipado com câmera Axio Cam
182 Erc 5s.

183 Para a descrição palinológica dos grãos de pólen foram utilizados os termos
184 adotados pela IFPS (International Federation of Palynological Society), de acordo com o
185 Glossário de Terminologia de Pólen e Esporos de Punt et al. (2007).

186 As medidas das aberturas dos grãos caracterizadas como larga, muito larga e
187 estreita seguiu um padrão de até 2 μm (estreita), de 2,1 μm a 4,5 μm (larga) e acima de 4,5
188 μm (muito larga). Esse padrão diz respeito à proporcionalidade entre o tamanho do pólen
189 com a abertura e a análise palinológica das espécies.

190 A análise de componentes principais (PCA) e a análise hierárquica de agrupamento

191 (HCA) foram realizadas utilizando o software PC-ORD 5.0 (McCune e Mefford, 2006).
192 Para ambas as análises foram utilizadas 10 variáveis quantitativas. As medidas dos grãos
193 de pólen foram transformadas elevando à potência de 0,5 raiz quadrada para as análises.
194 Para classificar as amostras na PCA, foi utilizada a matriz de variância e covariância
195 baseada na distância do biplot.

196 Os resultados foram apresentados em um gráfico bidimensional do primeiro e
197 segundo componentes principais. A variância cumulativa e os valores dos vetores dos
198 eixos foram representados na Tabela 5. Para a análise de agrupamento hierárquico foi
199 utilizado a medida de distância euclidiana e o método de Ward. Para descrição dos
200 resultados, o critério de corte foi considerado como 75% das demais informações. Uma
201 análise de agrupamento das características quantitativas dos grãos de pólen por meio de
202 uma matriz de presença e ausência também foi realizada, utilizando o Programa Mesquite
203 3.40 (build 877).

204

205 3. Resultados

206

207 A descrição palinológica das 37 espécies de *Tacsonia* analisadas estabeleceu os
208 seguintes elementos de caracterização polínica: unidades de dispersão; tamanho; abertura;
209 formato; ornamentação do lúmen; contorno em vista polar, formato e estrutura da exina e
210 histoquímica da esporoderme. Os resultados estão organizados em uma descrição completa
211 dos grãos, apresentados nas Tabelas 1 e 2 e Figuras I-IV

212 *Unidades de dispersão e tamanho:*

213 Grãos de pólen isopolares foram encontrados em todas as espécies da superseção
214 *Tacsonia*. Quase todas as espécies apresentaram grãos de tamanho mediano (31,97 a 49,39

215 μm) (Tabela 1), com exceção de *P. coactilis*, *P. mandonii*, *P. manicata*, *P. pinnatistipula* e
216 *P. tripartita* var. *mollissima*, que apresentaram grãos de tamanho grande (acima de 50 μm)
217 (Tabela 1). A ornamentação do lúmen (OL) variou entre gemada, granulosa, baculada e
218 verrugosa, com exceção de *P. manicata* que apresentou lúmen psilado (Tabela 1). O
219 contorno em vista polar (CVP) esferoidal apareceu na grande maioria das espécies, com
220 exceção de *P. rugosa* e *P. adulterina* que apresentaram contorno oblato e *P. antioquiensis*
221 que foi o único representante com CVP triangular (Tabela 1).

222

223 *Abertura e formato:*

224 Todos os grãos analisados são 6-colpado (Tabela 2), com três pseudopérculos e três
225 pontopérculos. Por meio da proporção do diâmetro polar e equatorial (DP/DE) o formato
226 dos grãos de pólen variaram entre prolatoesferoidal para *P. adulterina*, *P. ampullacea*, *P.*
227 *anastomosans*, *P. andina*, *P. antioquiensis*, *P. bracteosa*, *P. coactilis*, *P. colombiana*, *P.*
228 *crispolanata*, *P. cuatrecasasii*, *P. cumbalensis*, *P. flexipes*, *P. insignes*, *P. lanata*, *P.*
229 *luzmarina*, *P. mandonii*, *P. manicata*, *P. mathewsii*, *P. parritae*, *P. pinnatistipula*, *P. rosea*,
230 *P. roseorum*, *P. tenerifensis*, *P. tripartita* var. *mollissima*, *P. tripartita* var. *tripartita*, *P.*
231 *trisecta* e *P. truxilensis*. A forma suboblata foi observada somente em *P. fimbriatistipula* e
232 a subprolata foi observado em *P. jardinensis*, *P. macropoda*, *P. mixta*, *P. peduncularis*, *P.*
233 *rugosa* e *P. tarminiana*. A única espécie com grão de pólen esferoidal é o de *P.*
234 *quindiensis* e os únicos oblatoesferoidais foram encontrados em *P. linearistipula* e *P.*
235 *uribei* (Tabela 2).

236

237 *Estrutura da exina:*

238 Por meio da análise de índice da exina (IE) - (ESP/DE) e observação da

239 histoquímica da esporoderme dos grãos de pólen analisados, todas as exinas caracterizam-
240 se como espessas, com IE variando de 0,12 a 1,06 (Tabela 3). No entanto, as exinas
241 apresentaram variações de sinuosidade dos muros, presença de columelas e quantidade,
242 tamanho do báculo (baixos - menor que 3 μm e altos - acima de 3 μm) e tipo de abertura
243 (Tabela 3). Por isso, os grãos de pólen e suas respectivas variações foram subdivididos em
244 Tipo I (subtipo Ia, Ib), Tipo II (subtipo IIa e IIb) e Tipo III. Quando apresentam pouca
245 variação dentro do tipo, foram classificados em subtipos:

246 **Tipo I** - Grãos de pólen com exina apresentando muros sinuosos, columelas presentes,
247 báculos altos e em grande quantidade e ausência de protuberância no apocolpo.

248 **Subtipo Ia:** Grãos de pólen com abertura larga (2,1 μm a 4,5 μm) ou muito larga (acima
249 de 4,5 μm): *P. bracteosa*, *P. coactilis*, *P. colombiana*, *P. flexipes*, *P. insignes*, *P.*
250 *jardinensis*, *P. linearistipula*, *P. macropoda*, *P. mixta*, *P. pinnatistipula*, *P. quindiensis*, *P.*
251 *roseorum*, *P. tarminiana*, *P. tenerifensis*, *P. tripartita* var. *tripartita*, *P. trisecta*, *P. uribei*.
252 (Plate I)

253 Importante destacar uma peculiaridade presente somente em *P. mixta*: a presença
254 de muros ora sinuosos, ora retos, principalmente na região do apocolpo (Plate I 9-12).
255 Entretanto, pela predominância de muros sinuosos, a espécie foi inserida no Tipo I.

256 **Subtipo Ib:** Grãos de pólen com abertura estreita (até 2 μm): *P. adulterina*, *P.*
257 *cuatrecasasii*, *P. x rosea*, *P. rugosa* (Plate III).

258 **Tipo II** - Grãos de pólen com exina apresentando muros sinuosos, columelas pouco ou
259 nada visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade e ausência de protuberância no
260 apocolpo.

261 **Subtipo IIa:** Grãos de pólen com abertura larga (2,1 μm a 4,5 μm) ou muito larga (acima
262 de 4,5 μm): *P. anastomosans*, *P. andina*, *P. crispolanata*, *P. fimbriatistipula*, *P. lanata*, *P.*

263 *luzmarina*, *P. mandonii*, *P. peduncularis*, e *P. tripartita var molissima*. (Plate IV)

264 **Subtipo II.b:** Grãos de pólen com abertura estreita (até 2 μm): *P. ampullacea*, *P.*
265 *manicata*, *P. mathewsii*, *P. parritae*, *P. truxilensis* (Plate IV).

266 **Tipo III:** Grão de pólen com exina apresentando muros sinuosos, columelas não visíveis,
267 báculos baixos e em pouca quantidade, protuberância no apocolpo com abertura estreita
268 (até 2 μm): *P. antioquensis* e *P. cumbalensis* (Plate IV).

269

270 *Histoquímica da esporoderme:*

271 Todas espécies pertencentes a superseção *Tacsonia* não apresentaram camada basal
272 estruturada e conseqüentemente, as columelas encontram-se imersas diretamente na
273 endexina (Plate II - 6). A endexina também foi detectável em todos os pólenes. Um maior
274 incremento de pectina na região dos colpos, indicado pela coloração Azul de Astra (Plate II
275 - 6) indica a presença de ácidos pécnicos na região da intina (Plate II - 6).

276 A coloração rosa com duas tonalidades indicada por Fucsina Básica, encontrada em
277 todos os pólenes indica a exina que é subdividida em endexina e ectexina. Esta última é
278 composta por columelas, teto e báculos, o que pode ser observado em todos os cortes
279 (Plate II - 6 e Plate I - 12). Os cortes histoquímicos seguiram um padrão de caracterização
280 e por isso foi estabelecido como exemplo o pólen de *P. anastomosans* (Plate I - 12) e *P.*
281 *mixta* (Plate II - 6) como representantes do grupo.

282 Assim como todas as espécies estudadas, *P. x rosea* e *P. pinnatistipula* apresentam
283 grãos 6-colpados. No entanto, os grãos de pólen de *P. pinnatistipula* apresentam uma
284 média de diâmetro polar e equatorial maior (50,17 μm e 44,32 μm) em relação a *P. x rosea*
285 (45,27 e 40,73 μm). Quando aplicado a relação entre DP/DE, ambas resultaram em um
286 formato prolatoesferoidal (Tabela 2).

287 Quanto à caracterização da esporoderme, *P. pinnatistipula* foi classificada dentro
288 do Tipo I e *P. x rosea* no Subtipo I.b, devido a presença de abertura do colpo estreita em
289 relação a *P. pinnatistipula* (Tabela 3), o que pode também ser observado visualmente
290 (Plate II - 1 e Plate III - 6). Utilizando o software ImageJ foi possível identificar que a
291 abertura do colpo de *P. pinnatistipula* alcançou uma média de 5 μm em 25 medidas
292 analisadas, enquanto que *P. x rosea* obteve uma média de 1 μm na mesma proporção.

293 As duas espécies apresentaram diferenças também no tamanho, onde *P.*
294 *pinnatistipula* foi categorizada com grãos de pólen de tamanho grande e *P. x rosea* com
295 pólenes medianos (Tabela 1). Quanto a análise da histoquímica da esporoderme, ambas as
296 espécies não apresentaram camada basal, com exina espessa e índice de exina (IE)
297 similares (Tabela 3).

298 *Análises quantitativas:*

299 Todas as medidas que culminam a largura dos muros (LM), o lado do apocolpo
300 (LA) e o índice de área polar (IAP) estão organizadas na Tabela 4. A largura dos muros
301 variou entre 0,62 μm e 1,19 μm , com destaque para *P. insignes* com o menor valor e *P.*
302 *linearistipula* com o maior valor. As análises do lado do apocolpo (LA) variaram entre
303 5,93 μm (*P. linearistipula*) e 14,04 μm (*P. peduncularis*) (Tabela 4).

304 Todos os pólenes apresentaram exina espessa, o que pode ser observado por meio da
305 análise histoquímica e microscopia eletrônica de varredura. A variação foi de 5,51 μm em
306 *P. linearistipula* e 7,80 μm para *P. peduncularis*. Todas as medidas estão organizadas na
307 Tabela 3.

308 *Análise de Componentes Principais (PCA):*

309 O primeiro e segundo eixos da PCA explicaram 87,61% da variação acumulada
310 (Tabela 5). O primeiro eixo explicou 68,72% da variância, sendo diâmetro polar (PD),

311 diâmetro equatorial (ED) e diâmetro equatorial em vista polar (EDPV) as variáveis mais
312 significativas (Tabela 5). Um total de 16 espécies pertencentes a oito seções estão
313 posicionadas no lado positivo do eixo 1, enquanto as demais espécies estão posicionadas
314 no lado negativo do eixo 1 (Fig. 1). A seção com predominância de espécies no lado
315 positivo do eixo 1, é *P. seção Colombiana* (Fig. 1, símbolo = círculo cheio).
316 Representantes de *P. seção Fimbriatistipula* (símbolo = círculo vazio) encontram-se
317 exclusivamente no primeiro quadrante do eixo 1. Do lado negativo do eixo 1 são
318 encontradas 21 espécies também distribuídas em oito seções. O segundo eixo explica
319 apenas 18.89% da variância, com o lado do apocolpo (LA), diâmetro equatorial em vista
320 polar (DEVP) e diâmetro polar (DP) sendo as variáveis mais importantes (Tabela 5). Um
321 total de 19 espécies ficaram posicionadas no lado positivo do eixo 2, incluindo os dois
322 representantes estudados de *P. seção Parritana* (símbolo = losango vazio) que não
323 apresentou nenhuma espécie no lado negativo do eixo 2. Os representantes de *P. seção*
324 *Manicata*, *P. seção Tacsoniopsis* e *P. seção Inkea*, estão posicionados exclusivamente no
325 lado negativo do eixo 2 .

326 *Passiflora colombiana* posicionada isoladamente no lado positivo do eixo 1 possui
327 o menor valor de DE (Fig. 1), bem como *P. uribei*, *P. jardinensis* e *P. fimbriatistipula* que
328 além de apresentarem os menores valores de DE possuem também os menores valores de
329 DP. Todas as espécies posicionadas no lado negativo do eixo 1 tem valores de DE maiores
330 que 40 μm , exceto *P. lanata* que posicionou-se no lado positivo e tem DE = 41,12 μm e *P.*
331 *mathewsii* DE = 40,27 μm . *Passiflora macropoda* e *P. peduncularis* possuem os maiores
332 valores de LA, em contrapartida *P. linearistipulata* o menor valor, ficando posicionada no
333 lado oposto, no quadrante positivo do eixo 2, assim como *P. tripartita* var. *molissima* e *P.*
334 *uribei*, que também possuem valores menores de LA. Curiosamente *P. tripartita* var.

335 *mollissima* ficou mais próxima de *P. coactilis*, devido aos maiores valores de DE, do que
 336 com a variedade *P. tripartita* var. *tripartita* que possui valores um pouco menor de DE.

337 *Hierarchical cluster analysis (HCA):*

338 A formação de três agrupamentos foi observada a partir da Análise hierárquica de
 339 agrupamento (Fig. 2). O cluster 1 é formado por oito espécie pertencentes a cinco
 340 diferentes seções: *P. section Colombiana* (*P. adulterina*, *P. crispolanata*, *P. truxilensis*), *P.*
 341 *section Insignes* (*P. insignis*) , *P. section Rathea* (*P. colombiana*), *P. section*
 342 *Fimbriatistipula* (*P. fimbriatistipula*, *P. uribei*) e *P. section Parritana* (*P. jardinensis*). O
 343 cluster 2 agrega a maioria das espécies perfazendo um total de 16, classificadas em sete
 344 seções: *P. section Fimbriatistipula* (*P. ampullacea*, *P. quindensis*, *P. linearstipula*, *P.*
 345 *cuatrecasasii*, *P. lanata*, *P. flexipes* e *P. rugosa*); *P. section Parritana* (*P. parritae*); *P.*
 346 *section Elkea* (*P. roseorum*, *P. tarminiana*); *P. section Tacsoniopsis* (*P. bracteosa*); *P.*
 347 *section Tacsonia* (*P. mathewsii*, *P. mixta*); *P. section Inkea* (*P. rosea*); *P. section Manicata*
 348 (*P. macropoda*, *P. peduncularis*). O cluster 3 possui 13 espécies em seis seções: *P. section*
 349 *Tacsonia* (*P. anastomosans*); *P. section Manicata* (*P. trisecta*, *P. manicata*); *P. section*
 350 *Elkea* (*P. luzmarina*, *P. tripartita* var. *tripartita*, *P. cumbalensis*, *P. tripartita* var.
 351 *mollissima*); *P. section Colombiana* (*P. antioquiensis*, *P. tenerifensis*, *P. coactilis*); *P.*
 352 *section Rathea* (*P. andina*); *P. section Insignes* (*P. pinnatistipula*, *P. mandonii*).

353 A análise de agrupamentos das características palinológicas (Fig. 3) resultou em um
 354 dendrograma, no qual observa-se que não houve agrupamento de seções por
 355 compartilhamento de caracteres polínicos. Somente algumas espécies apresentaram
 356 afinidade de características compartilhando a mesma seção, como é o caso de *P. rugosa*, *P.*
 357 *adulterina*, *P. cuatrecasasii* e *P. coactilis*, (pertencentes à seção *Colombiana*).

358

359 4. Discussão

360

361 Com base na análise dos grãos de pólen da superseção *Tacsonia*, as características
362 gerais dos pólenes do gênero *Passiflora* seguem os padrões propostos por diversos
363 trabalhos, (Erdtman, 1952; Presting, 1965; Spirlet 1965; Amela Garcia et al., 2002; Araújo;
364 Santos, 2004; Barrios et al. 2005; Dettke; Santos, 2009; Silvério; Mariath, 2013,
365 Mezzonato-Pires, 2017) e portanto, o número de aberturas (6-colpado) já era esperado.
366 Tais aberturas possivelmente tiveram origem a partir de pólenes 3-colporados, onde as
367 ectoaberturas se fusionaram aos pares no apocolpo formando “pseudopérculos” que
368 funcionam como uma espécie de opérculo que posteriormente, é o ponto de partida para o
369 tubo polínico encontrar o estigma (Presting, 1965).

370 Quanto a funcionalidade das aberturas, é a partir delas que ocorre a emergência do
371 tubo polínico, onde o grão de pólen entra em contato com o estigma da flor e com isso,
372 acredita-se que uma abertura larga pode estar relacionada com um maior sucesso
373 reprodutivo, pois aumenta a área de contato com o estigma (Presting, 1965).

374 Os grãos isopolares encontrados indicam que os pólos e a região equatorial são bem
375 definidos, sendo os pólos distal e proximal bastante semelhantes. O tamanho grande e
376 médio dos grãos de pólen das espécies da superseção *Tacsonia* parece ser característico das
377 espécies do gênero *Passiflora*, uma vez que o mesmo resultado foi encontrado para
378 algumas espécies do subgênero *Passiflora* (Evaldt et. al 2011). No entanto, o padrão de
379 tamanho também foi encontrado em alguns subgêneros como *Deidamioides* (Araújo et. al
380 2021), em algumas espécies como *P. capsularis* L., *P. misera* Kunth, *P. morifolia* Mast. e
381 *P. porophylla* Vell. do subgênero *Decaloba* (Milward-de-Azevedo et.al 2004), e em *P.*
382 *macrophylla*, *P. jussieui*, *P. cardonae*, *P. maguirei*, *P. ovata*, por exemplo, do *Passiflora*

383 subgênero *Astrohpea* (Mezzonato-Pires, 2017). Portanto, o tamanho grande e médio
384 parece não ser uma peculiaridade da superseção, no entanto, é uma característica forte do
385 gênero.

386 As variações na ornamentação do lúmen indicam que os padrões podem ser
387 diferenciados entre as espécies estudadas da superseção. Lúmen com ornamentação
388 gemada também foi encontrado em *P. setacea* (Mezzonato-Pires et. al 2015). Esse tipo de
389 ornamentação é caracterizado por apresentar báculo maior do que 1 μm com
390 aproximadamente a mesma largura que a altura. A ornamentação baculada foi encontrada
391 somente em *P. trisecta*, que indica báculo com mais de 1 μm de comprimento e menos do
392 que 1 μm de diâmetro (Da Silva, 2014).

393 Um lúmen ornamentado resulta em uma exina reticulada e semi-tectada que
394 possivelmente pode aumentar a aderência do pólen no corpo do polinizador por aumentar a
395 atração eletrostática entre eles. Portanto, quanto maior a distância de um lúmen a outro,
396 maior tende ser a aderência (Corbet; Beament; Eisikowitch, 1982). Tal característica foi
397 encontrada em diversas espécies, como *P. bracteosa*, *P. mixta*, *P. macropoda*, *P.*
398 *antioquensis*, *P. coactilis* e *P. flexipes*, podendo ser um fator positivo para as mesmas.

399 Considerando a síndrome de polinização para a maioria das espécies da superseção
400 *Tacsonia*, sendo beija-flores e morcegos (Killip, 1938; Escobar ,1992; Jørgensen et. al
401 2012) um lúmen ornamentado é de extrema importância para o grupo, já que as espécies
402 são autoincompatíveis e dependem da polinização cruzada para reprodução (Yockteng, et.
403 al, 2011).

404 A maioria dos grãos de pólen das espécies estudadas apresentou abertura
405 fortemente ornamentada com um grande número de báculos inserido no lúmen. Esta
406 característica pode indicar um mecanismo contra desidratação, principalmente durante a

407 polinização (Soares et. al. 2017) , uma vez que a grande maioria das espécies analisadas
408 apresentou área de abertura relativamente grande.

409 A análise da exina dos pólenes com classificação em Tipo I, II e III indica que há
410 variações palinológicas importantes dentro de um mesmo subgênero ou até mesmo dentro
411 de uma superseção, como é observado em *Tacsonia*, o que pode ser caracterizado como um
412 importante caráter para as espécies. A palinologia tem uma grande importância taxonômica
413 e evolutiva, já que as variações principalmente a nível de exina podem ser analisadas entre
414 os gêneros ou categorias superiores a estes, e em alguns casos entre espécies,
415 representando alto valor taxonômico e evolutivo (Melhem, 1978).

416 Características polínicas similares ao Tipo I foram também encontradas em *P.*
417 *actinia* Hook., *P. eichleriana* Mast. e *P. gardneri* Mast. (superseção *Stipulata*), que
418 apresentaram exina reticulada, muros sinuosos e columelas aparentes (Cruz et. al 2020).
419 No entanto, as mesmas espécies se diferenciam quanto a polaridade, que no caso dessas
420 espécies foi descrito como apolar, devido a diferença no número de aberturas (6-9 colpos)
421 enquanto que as espécies descritas com os parâmetros do Tipo I são isopolares.
422 Curiosamente, em uma análise filogenética recente utilizando marcadores moleculares, a
423 superseção *Stipulata* parece ser proximamente relacionada à superseção *Tacsonia*
424 (Zamberlan, 2007). Portanto, a característica polínica da polaridade parece ser um caracter
425 interessante e pode também ser um atributo adicional na organização das superseções em
426 *Passiflora*, complementando as análises moleculares dentro do grupo.

427 Com base nos caracteres polínicos, observa-se que as superseções *Tacsonia* e
428 *Stipulata* podem ser circunscritas pela forma e pelas características da exina. Nesse caso,
429 apesar de compartilharem grãos de pólen com o mesmo arranjo de aberturas (colpado),
430 estas superseções se diferem por um conjunto de particularidades polínicas também mais

431 específicas, como por exemplo o número de aberturas. Dentro da superseção *Stipulata*, são
432 encontrados grãos de pólen com 10 a 12 colpos em *P. actinia* ; 8-10 colpos em *P. elegans* e
433 *P. tenuifila* (Detke; Santos, 2009; Richardo; Silvério, 2019), o que não acontece na
434 superseção *Tacsonia*, já que os padrões de abertura mostraram-se padronizados e
435 homogêneos.

436 A análise da histoquímica da esporoderme indicou três estratos da intina (Plate I
437 12): o estrato i1, i2 e i3. O estrato i3 é composto de pectina, o estrato i2 é composto de
438 pectina e proteína e o estrato i1 é pectico e celulósico (Heslop-Harrison, 1977). O estrato
439 externo (i3) é importante durante a hidratação do pólen no estigma, pois devido ao seu
440 aumento de volume promove forças para a saída do tubo polínico (Suárez-Cervera et al.,
441 2002). O estrato intermediário (i2) está relacionado ao processo de reconhecimento do
442 pólen (Knox, 1984; Edlund et al., 2004) e o estrato interno (i1), responsável pelo
443 desenvolvimento do tubo polínico (Heslop-Harrison, 1977; Heslop-Harrison; Heslop-
444 Harrison, 1991).

445 Nota-se que a distinção dos estratos da intina só é possível em grãos de pólen com
446 intinas espessas, que permitem a visibilidade de diferentes tons dos corantes Azul de Astra
447 ou Azul de Toluidina devido a presença de pectina (Kraus, et al., 1998). Tal distinção
448 parece ser melhor detectada no subgênero *Passiflora*, onde as espécies possuem intinas
449 espessas ou muito espessas. No caso do subgênero *Astrophea* e *Decaloba*, por exemplo,
450 essa distinção não foi encontrada por alguns autores (Detke; Santos, 2009; Richardo;
451 Silvério, 2019), devido ao fato de apresentarem intinas delgadas.

452 A intina também pode ser filogeneticamente importante para o grupo das
453 *Tacsonias*, além disso, uma intina espessa ajudaria a melhorar o processo de
454 reconhecimento do pólen-estigma e o crescimento do tubo polínico, auxiliando no sucesso

455 reprodutivo (Silvério; Mariath, 2014), o que pode ser ressaltado pela diferença no número
456 de espécies para os subgêneros, sendo *Passiflora* (240 spp.) o mais populoso em relação a
457 *Decaloba* (200 spp.) e *Astrophea* (60 spp.) (Feuillet & MacDougal, 2013).

458 Dentro dessas seções, existe uma questão bastante interessante: a seção *x Inkea*
459 apresenta como único representante *P. x rosea* H. Karst., um híbrido natural. Todos os
460 nomes baseados neste tipo são consequentemente híbridos, ou seja, o gênero e a seção. A
461 espécie contém material genético de duas espécies pertencentes a duas seções diferentes
462 (*Insignes* e *Elkea*) e logicamente não pode ser inserida exclusivamente em uma dessas
463 seções, como determinado por Escobar (1980, 1988). Esta situação inusitada, cria
464 simultaneamente o dilema de que *Passiflora x rosea* não pode ser aceita dentro da seção
465 *Insignes* ou *Elkea*. e em consequência Feuillet & MacDougal (2013) estabeleceram a
466 superseção híbrida *xInkea* com seu único membro *Passiflora x rosea* (Jørgensen, 2009).

467 Outra peculiaridade dentro do grupo é *Passiflora pinnatistipula* Cav., uma espécie
468 muito particular da superseção *Tacsonia* que apresenta um problema potencial: ela
469 hibridiza muito facilmente com *P. tripartita* var. *mollissima* Kunth Holm-Niels. & P.Jørg.,
470 resultando híbridos estéreis (*P. x rosea*) que são difíceis de distinguir de *P. pinnatistipula*,
471 até que floresçam (Yockteng, et. al, 2011).

472 A análise polínica de *P. x rosea* x *P. pinnatistipula* constatou que há diferença nas
473 medidas da abertura do colpo e inserção em tipos polínicos distintos: Tipo I, subtipo I.a e
474 I.b. Além disso, as análises multivariadas confirmam a distinção, com base na PCA e
475 HCA, em que as espécies se posicionaram distantes na PCA e agrupadas em diferentes
476 clusters (*P. rosea*: cluster 2 e *P. pinnatistipula*: cluster 3). Quando se trata destas duas
477 espécies, essas diferenças podem ser um adicional para identificação das mesmas. No
478 entanto, vale ressaltar que essas diferenças não são visíveis a olho nu e devem ser

479 analisadas por meio de um estudo palinológico completo para serem caracteres de
480 diferenciação, uma vez que tais detalhes muitas vezes passam despercebidos até mesmo
481 por especialistas da área.

482 Ao realizarmos a correlação entre os resultados das análises multivariadas com a
483 delimitação dos tipos polínicos, observamos que o tipo polínico I (com seus subtipos Ia e
484 Ib), bem como o tipo polínico II (com seus subtipos IIa e IIb) são encontrados nos três
485 clusters. As duas espécies estabelecidas como pertencentes ao tipo polínico III encontram-
486 se no cluster III. Houve correspondência entre os resultados dos agrupamentos dos três
487 clusters com a disposição bidimensional das espécies na análise de PCA. Dessa forma, há
488 uma nítida distinção entre a grande maioria das espécies analisadas, entretanto, não entre
489 as seções da superseção *Tacsonia*.

490 A análise de agrupamento de espécies com base nas características polínicas (Fig.
491 3) indicou que também não há compartilhamento de afinidades entre espécies da mesma
492 seção dentro da superseção *Tacsonia*. Curiosamente, uma análise filogenética utilizando
493 marcadores de DNA nuclear e plastidial (Abrahamczyk, 2014) também não indicou o
494 agrupamento das espécies em seções, apenas *P. pinnatistipula*, *P. mandonii* e *P. insignes*
495 (seção *Insignes*) mostraram proximidade. As demais espécies de uma mesma seção,
496 mostraram-se distantes, assim como em nossa análise de agrupamento. Sendo assim, frente
497 aos nossos resultados e ao número de seções atualmente conhecidas para a superseção
498 *Tacsonia*, sugerimos uma reconstrução filogenética das divisões infragenéricas da
499 superseção.

500 As características polínicas encontradas neste estudo são bastante úteis para
501 diferenciar e estabelecer relações entre diferentes espécies de *Passiflora* superseção
502 *Tacsonia*, por se tratarem de caracteres geneticamente determinados e específicos para

503 cada espécie (Mert 2010, Tangarife et al. 2011). Embora a superseção seja homogênea
504 principalmente pelo tipo de abertura, outros atributos como tamanho, forma e detalhes da
505 ornamentação da exina, têm um alto valor taxonômico e podem preencher lacunas
506 existentes dentro do grupo.

507

508 5. Conclusão

509

510 Todos os grãos de pólen das espécies de *P. superseção Tacsonia* estudados
511 apresentaram aberturas 6-colpadas, com exina semitectada. A presença de um lúmen
512 grande ornamentado, nas espécies dessa superseção possivelmente está associado a
513 aderência do pólen no corpo dos polinizadores que são beija-flores e morcegos.

514 Os caracteres polínicos foram informativos para a separação das espécies, que
515 permitiram a separação em três tipos polínicos: Tipo I (subtipos Ia e Ib), Tipo II (subtipos
516 IIa e IIb) e Tipo III, baseados principalmente em detalhes da exina: sinuosidade dos muros,
517 visualização, presença e quantidade de columelas e largura da abertura. As análises
518 multivariadas utilizando caracteres quantitativos indicaram a presença de uma nítida
519 distinção entre a grande maioria das espécies, entretanto, não houve separação entre as
520 seções existente na classificação infragenérica de *P. superseção Tacsonia*.

521 *Passiflora x rosea* e *P. pinnatistipula* podem ser separadas com base em atributos
522 polínicos como o tamanho das aberturas e caracteres da exina, o que justifica a separação
523 em diferentes tipos polínicos, além das análises multivariadas que revelaram um
524 posicionamento distante na PCA e agrupamento em diferentes clusters.

525 Nosso estudo mostrou que a morfologia e a histoquímica do grão de pólen

526 fornecem caracteres taxonomicamente informativos e relevantes para a delimitação e
527 caracterização de espécies dentro da superseção *Tacsonia*, o que pode ser levado em
528 consideração para futuras análises taxonômicas do grupo. No entanto, a não delimitação de
529 seções sugere uma reconstrução filogenética da superseção para testar a possibilidade das
530 seções serem ou não monofiléticas.

531

532 6. Acknowledgments

533

534 A primeira autora agradece o apoio do Laboratório de Botânica Estrutural da Universidade
535 Estadual do Centro-Oeste e ao Herbário da Universidade Estadual de Londrina pelo apoio
536 no desenvolvimento das práticas. O presente trabalho foi realizado com apoio da
537 Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) -
538 Finance code 001. Os demais autores agradecem à professora Creuci Maria Caetano pelo
539 apoio na organização dos materiais coletados.

540

541 7. References

542 Abrahamczyk, S., Souto-Vilarós, D., Renner, S. S. 2014. Escape from extreme
543 specialization: passionflowers, bats and the sword-billed hummingbird. *Proc. Royal Soc.*
544 *B.* 281:1795. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0888>

545

546 APG IV, The Angiosperm Phylogeny Group. 2016. An update of the Angiosperm
547 Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV.
548 *Bot. J. Linn. Soc.* 181:1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>

549

- 550 Araújo, R. de C.M. dos S., Nunes, T. S., Saba, M.D., Andrade, B.R., Nascimento, A.P. do,
551 Santos, F. de A.R. dos, 2020. Palynotaxonomy of Brazilian species of Passifloraceae sensu
552 stricto. Acta Bot. Bras. 34:54-65. <https://doi.org/10.1590/0102-33062019abb0229>
553
- 554 Araújo, R. de C.M. dos S., Nunes, T. S., Saba, M.D., Andrade, B.R., Nascimento, A. P. do,
555 Santos, F. de A.R. dos, 2021. Taxonomic implications of pollen morphology for species of
556 *Passiflora* L., subgenus *Deidamioides* (Harms) Killip (Passifloraceae). Palynology,
557 45.3:521-530. <https://doi.org/10.1080/01916122.2021.1887952>
558
- 559 Cruz, P. de F., Gonçalves-Esteves, Mezzonato-Pires, A. C., Barbieri Ferreira Mendonça,
560 C., 2020. Pollen morphology of *Passiflora* section *Granadillastrum* (Passifloraceae) with a
561 detailed description of the aperture. Grana, 59.5:319-334.
562 <https://doi.org/10.1080/00173134.2020.1725107>
563
- 564 Da Silva, C. I., Bauermann, S. G., dos Santos, F. D. A. R., Saraiva, A. M, 2014.
565 Producción de Bases de Datos Computacionales para la construcción de la red de catálogos
566 palinológicos online (RCPOL) con claves interactivas para la identificación de especies.
567
- 568 Dettke, G. A., Santos, R. P. dos., 2009. Tipos de aberturas dos grãos de pólen de espécies
569 de *Passiflora* L. (Passifloraceae). Acta Bot. Bras., 23:1119-1128.
570 <https://doi.org/10.1590/S0102-33062009000400021>
571
- 572 Dhawan, K., Kumar S., Sharma A. 2001. Anxiolytic abtivity of aerial and underground
573 parts of *Passiflora incarnata*. Rev. Fitoter. 72.6:698–702. <https://doi.org/10.1016/S0367->

574 326X(01)00322-7

575

576 Dhawan, K., Dhawan S., Sharma, A. 2004. Passiflora: a review update. J. Ethnopharmacol

577 94.1:1-23. <https://doi.org/10.1016/j.jep.2004.02.023>

578

579 Edlund, A.F., Swanson, R, Preuss, D., 2004. Pollen and stigma structure and function: the

580 role of diversity in pollination. The Plant Cell 16:84-97. <https://doi.org/10.1105/tpc.015800>

581

582 Escobar, L. K., 1980. Interrelationships of the edible species of Passiflora centering

583 around *Passiflora mollissima* (HBK) Baily. Tese de Doutorado. Dissertation, University of

584 Texas, Austin.

585

586 Escobar, L. K., 1988. Passifloraceae: *Passiflora*, subgeneros: *Tacsonia*, *Rathea*, *Manicata*

587 y *Distephana*. Flora de Col., 10:1-138.

588

589 Escobar, L. K., 1989. Speciation in the Andes: The genus *Passiflora*. Amer. J. Bot. Suppl.

590 76:212-213.

591

592 Escobar, L. K., 1992. *Passiflora brachyantha* (Passifloraceae), a new species from the

593 Andes of southern Ecuador. Novon St. Louis Mo. 3:198-200.

594 <https://doi.org/10.2307/3391547>

595

596 Evaldt, A. C. P., Bauermann, S. G., Cancelli, R. R., Acioli, M., das Neves, P. C. P., 2011

597 Morfologia polínica de Passifloraceae Juss. ex Kunth. no Rio Grande do Sul, Brasil. Rev.

598 Bras. Bioc., 9:S1.

599

600 Fazal, H., Ahmad, N., & Haider Abbasi, B., 2013. Research Article Identification,
601 Characterization, and Palynology of High-Valued Medicinal Plants. Sci. World J. 2013:1-
602 9. <https://doi.org/10.1155/2013/283484>

603

604 Feuillet, C.; MacDougal, J., 2003. A new infrageneric classification of *Passiflora* L.
605 (Passifloraceae). Passiflora, 13.2:34-38.

606

607 Fjeldså, J., Krabbe, N., 1990. Birds of the High Andes. Zoological Museum, University of
608 Copenhagen.

609

610 Gerrits, P. O., Smid, L., 1983. A new, less toxic polymerisation system for the embedding
611 of soft tissue in glycol methacrylate and subsequent preparing of serial sections. J.
612 Microsc. 132:81-85. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2818.1983.tb04711.x>

613

614 Heslop-Harrison, Y., 1977. The pollen–stigma interaction: pollen-tube penetration in
615 Crocus. Ann. Bot. 41: 913–922. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a085387>

616

617 Heslop-Harrison, J., Heslop-Harrison, Y., 1991. Structural and functional variation in
618 pollen intines. p. 331-343. In: S. Blackmore & S.H. Barnes (Eds.) Pollen and spores:
619 patterns of diversification. Oxford, Clarendon Press.

620

621 Johansen, D. A., 1940. Plant microtechnique. New York, USA: McGraw-Hill Book Co.

622 Ltd.

623

624 Jørgensen, P. M., Vásquez, R., 2009. A revision of "*Passiflora*" sections "*Insignes*" and ×"
625 *Inkea*"(Passifloraceae). In: An. Jard. Bot. Madr. Real Jardín Botánico, 35-53. doi:
626 10.3989/ajbm.2204

627

628 Jørgensen, P. M., Muchhala, N., & MacDougal, J. M., 2012. *Passiflora unipetala*, a new
629 bat-pollinated species of *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Passifloraceae). Novon St. Louis
630 Mo. 22.2:174-179. <https://doi.org/10.3417/2011095>

631

632 Killip, E. P., 1960. Supplemental notes on the American species of Passifloraceae with
633 descriptions of new species. Plant Syst. Stud. 1-23. Contributions from the United States
634 National Herbarium. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

635

636 Knox, R.B., 1984. The pollen grain. In: B.M Johri (ed) Embryology of angiosperms.
637 Springer, Berlin, Heidelberg, 197-271.

638

639 Kraus, J. E., de Sousa, H. C., Rezende, M. H., Castro, N. M., Vecchi, C., Luque, R., 1998.
640 Astra blue and basic fuchsin double staining for plant material. Biotech Histochem 73:235-
641 243. <https://doi.org/10.3109/10520299809141117>

642

643 Krosnick, Shawn. E., Ford, Andrew. J., Freudenstein, John. V., 2009. Taxonomic revision
644 of *Passiflora* subgenus *Tetrapathea* including the monotypic genera *Hollrungia* and
645 *Tetrapathea* (Passifloraceae), and a new species of *Passiflora*. **Systematic Botany**,

646 34.2:375–385. <https://doi.org/10.1600/036364409788606343>

647

648 Lindberg, A. B., Olesen, J. M., 2001. The fragility of extreme specialization: *Passiflora*
649 *mixta* and its pollinating hummingbird *Ensifera ensifera*. J. Trop. Ecol. 17.2:323-329.
650 <https://doi.org/10.1017/S0266467401001213>

651 McCune B., Mefford M.J., 2006. Pc-Ord, version 5.0, Multivariate analysis of ecological
652 data. MjM Software Desing, Glaneden Beach.

653 Melhen, T. S., 1978. Palinologia: suas aplicações e perspectivas no Brasil. Colec. M.
654 Paulista S. Ens. 2:325-368.

655

656 Mert, C., 2010. Anther and pollen morphology and anatomy in walnut (*Juglans regia* L.).
657 HortScience 45.5:757-760. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.45.5.757>

658

659 Meyer de Schauensee, R., 1982. A guide to the birds of South America.
660 INTERCOLLEGIATE PRESS.

661

662 Mezzonato-Pires, A. C., Mendonça, C. B. F., Gonçalves-Esteves, V., 2015. Pollen
663 morphology of selected species of *Passiflora* L.(Passifloraceae) from the Atlantic Forest.
664 Acta Bot. Bras. 29:391-399. <https://doi.org/10.1590/0102-33062015abb0014>

665

666 Mezzonato-Pires, A., Mendonça, C., Milward-de-Azevedo, M., Gonçalves-Esteves, V.,
667 2017. The systematic value of pollen morphology of *Passiflora* subgenus *Astrophea*
668 (Passifloraceae). Phytotaxa 298.1:1-19. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.298.1.1>

669

670 Milward-de-Azevedo, M. A., Gonçalves-Esteves, V., & Baumgratz, J. F. A. 2004.

671 Palinotaxonomia das espécies de *Passiflora* L. subg. *Decaloba* (DC.)

672 Rchb.(Passifloraceae) no sudeste do Brasil. Ver. Bras. Bot. 27:655-665.

673 <https://doi.org/10.1590/S0100-84042004000400006>

674

675 Milward-de-Azevedo, M. A., Souza, F. C., Baumgratz, J. F. A., Gonçalves-Esteves, V.

676 2010. Palinotaxonomia de *Passiflora* L. subg. *Decaloba* (DC.) Rchb. (Passifloraceae) no

677 Brasil. Ver. Bras. Bot. 24.1:133–145. <http://dx.doi.org/10.1590/s0102->

678 33062010000100013

679

680 Milward-de-Azevedo, M. A., De Souza, F. C., Gonçalves-Esteves, V., Kinoshita, L. S.

681 (2014). Palinotaxonomy of *Passiflora* section *Xerogona* (Passifloraceae). *Phytotaxa*,

682 159.1:1-10. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.159.1.1>

683

684 Muschner, V. C., Zamberlan, P. M., Bonatto, S. L., Freitas, L. B. 2012. Phylogeny,

685 biogeography and divergence times in *Passiflora* (Passifloraceae). *Genetics and Molecular*

686 *Biology* 35: 1036-1043.

687

688 O'Brien, T. P., & McCully, M. E., 1981. The study of plant structure - principles and

689 selected methods. Melbourne, Termarcarphi Pty.

690

691 Ocampo Pérez, J., Coppens d'Eeckenbrugge, G., 2017. Morphological characterization in

692 the genus *Passiflora* L.: an approach to understanding its complex variability.

693 Plant Systematics and Evolution 303.4:531-558.

694

695 Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S., Le Thomas, A., 2007. Glossary of pollen
696 and spore terminology. Review of Palaeobotany and Palynology 143:1–81.

697 <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2006.06.008>

698

699 Silvério, A., de Araujo Mariath, J. E. 2014. Comparative structure of the pollen in species
700 of Passiflora: insights from the pollen wall and cytoplasm contents. Plant systematics and
701 evolution, 300:347-358.

702

703 Snow, D. W., Snow, D. W. S., 1980. Relationships between hummingbirds and flowers
704 in the Andes of Colombia. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool) 38:105–139.

705

706 Soares, T. L., Jesus, O. N., Souza, E. H., Rossi, M. L., Oliveira, E. J., 2017. Comparative
707 pollen morphological analysis in the subgenera Passiflora and Decaloba. An. Acad. Bras.

708 Cienc. 90:2381-2396. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201720170248>

709

710 Suárez-Cervera, M., Arcalís, E., Le Thomas, A., & Seoane-Camba, J. A., 2002. Pectin
711 distribution pattern in the apertural intine of *Euphorbia peplus* L. (Euphorbiaceae) pollen.

712 Sex. Plant Reprod. 14:291-298. <https://doi.org/10.1007/s00497-001-0121-5>

713

714 Tangarife, M. M. M., Caetano, C. M., Chávezséria, J. L., 2011. Palinology of some
715 species of Passifloraceae Neotropical: Palynology of some Passifloraceae. Ver. Investig.

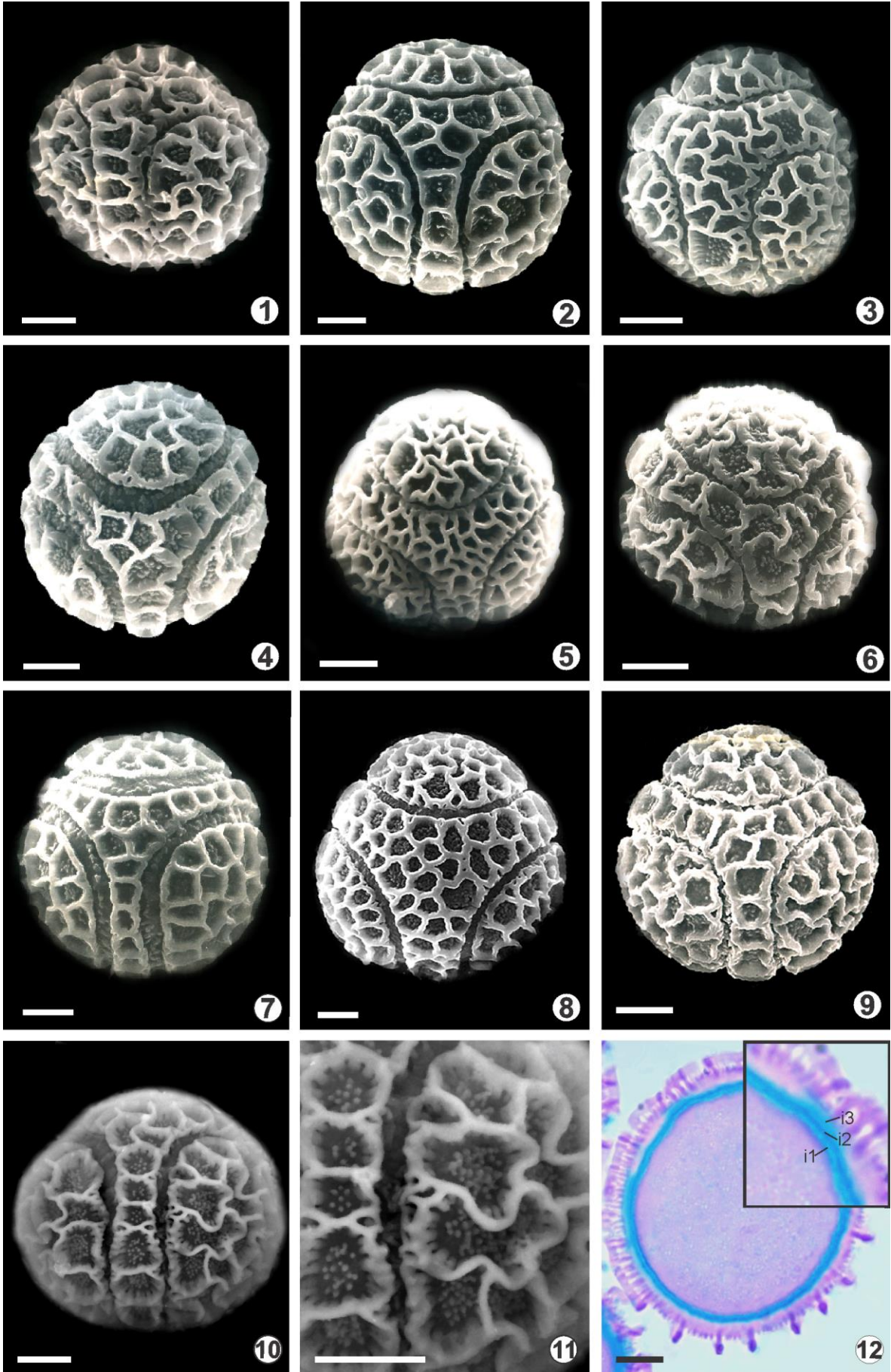
716 Univ. Quíndio 22:141-149.

717

718 Yockteng, R., d'Eeckenbrugge, G. C., Souza-Chies, T. T., 2011. *Passiflora*. In *Wild Crop*
719 *Relatives: Genomic and Breeding Resources. Tropical and Subtropical Fruits*, C. Kole, ed.
720 (Berlin, Heidelberg: Springer Verlag), 129–171. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-20447-](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20447-0_7)
721 [0_7](https://doi.org/10.1007/978-3-642-20447-0_7)

722 Zamberlan, P. M. 2007. Filogenia de *Passiflora L.* (Passifloraceae): questões infra-
723 subgenéricas. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
724 Programa de Pós-graduação em Genética e Biologia Molecular. Porto Alegre.

725



727 Plate I. Título: Fotomicrografias e eletrofotomicrografias de grãos de pólen de espécies

728 Supersect. *Tacsonia*.

729 Caption: Tipo I.a: 1. *Passiflora bracteosa* Planch. 2. *Passiflora coactilis* (Mast). 3.

730 *Passiflora colombiana* L. K Escobar. 4. *Passiflora flexipes* Triana & Planch. 5. *Passiflora*

731 *insignes* (Mast). Hook.f. 6. *Passiflora jardinensis* L. K Escobar. 7. *Passiflora linearistipula*

732 L. K Escobar. 8. *Passiflora macropoda* Killip. 9-12. *Passiflora mixta* L.f.. 9. Vista polar.

733 10. Vista equatorial. 11. Detalhe da ornamentação e abertura. 12. Histoquímica, detalhe da

734 intina. Barras: 10 μm (1-12).

735

736

737

738

739

740

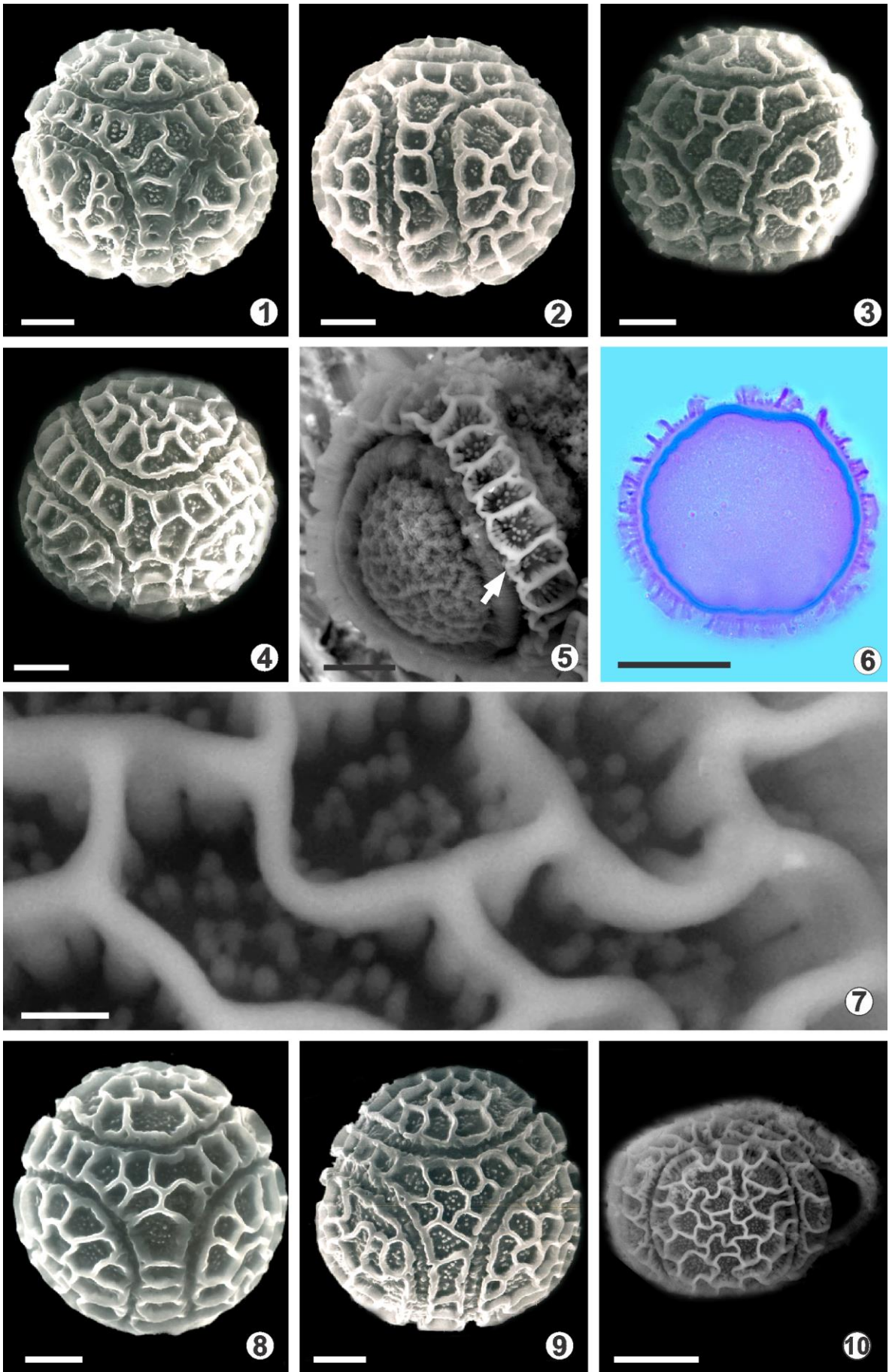
741

742

743

744

745



747 Plate II. Título: Fotomicrografias e eletrofotomicrografias de grãos de pólen de espécies

748 Supersect. *Tacsonia*.

749 Caption: Tipo I.a: 1. *Passiflora pinnatistipula* Cav. 2. *Passiflora quindensis* Killip. 3.

750 *Passiflora roseorum* Killip. 4-7. *Passiflora tarminiana* Coppens & Barney. 8. *Passiflora*

751 *tenerifensis* L. K Escobar. 9-10. *Passiflora tripartita* var. *tripartita*. (Kunth). 1, 3, 4, 8, 9.

752 Vista polar. 2, 10. Vista equatorial. 5. Detalhe do pontopérculo. 6. Histoquímica. 7.

753 Detalhe da ornamentação. Barras: 10 μm (1-6, 8-10); 2 μm (7).

754

755

756

757

758

759

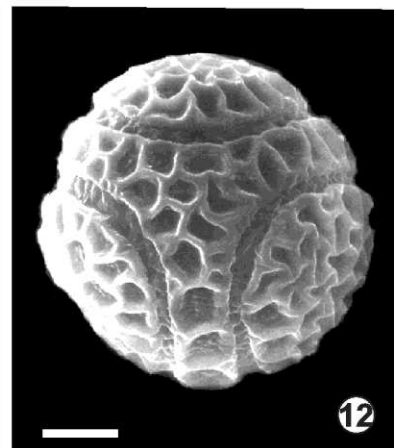
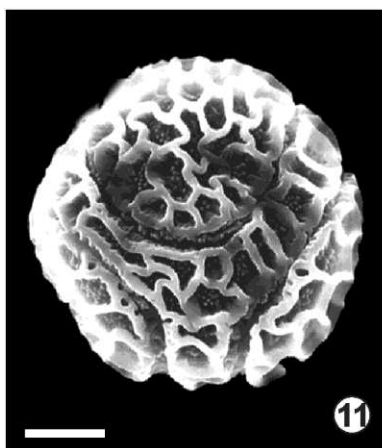
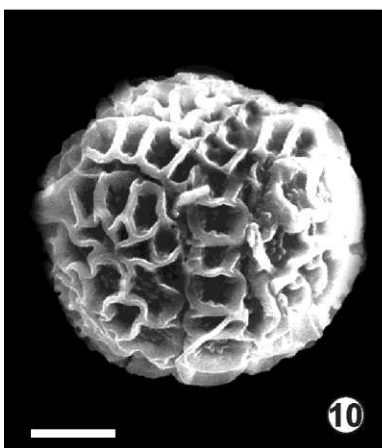
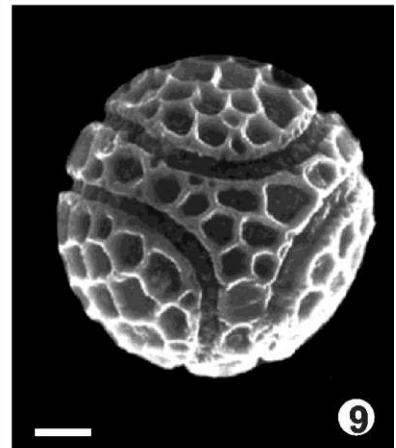
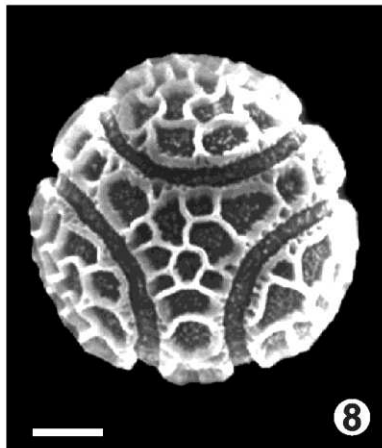
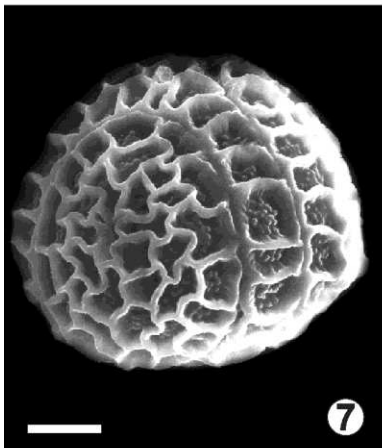
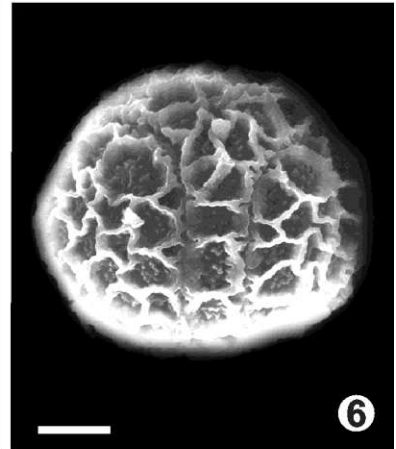
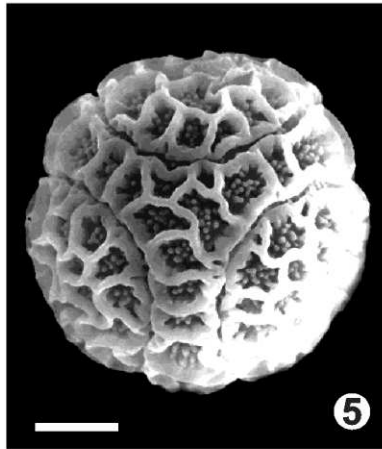
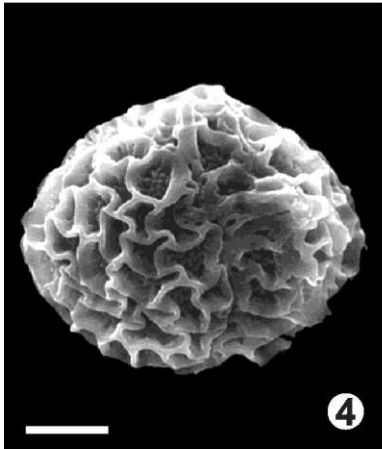
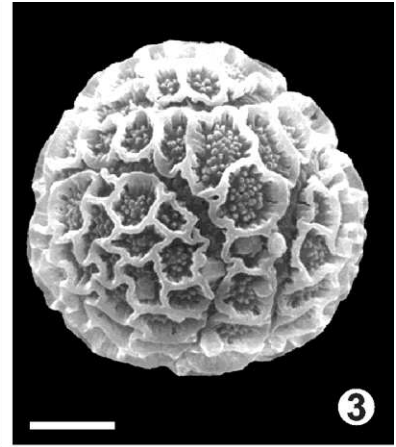
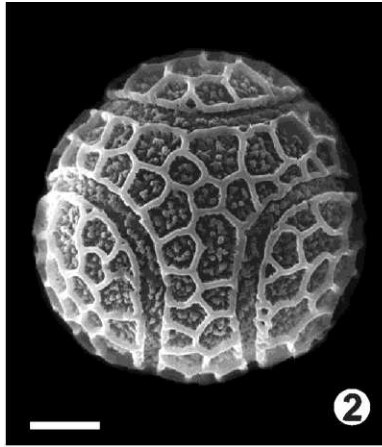
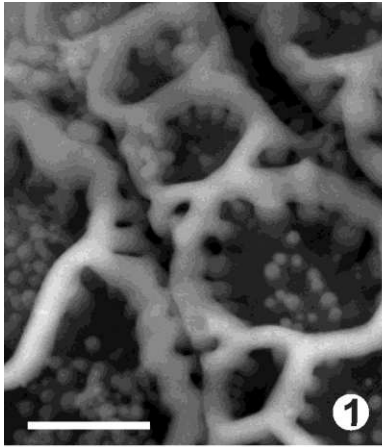
760

761

762

763

764



766 Plate III. Título: Fotomicrografias e eletrofotomicrografias de grãos de pólen de espécies

767 Supersect. *Tacsonia*.

768 Caption: Tipo I.a: 1. *Passiflora tripartita* var. *tripartita* (Kunth). 2. *Passiflora trisecta*

769 Mast. 3. *Passiflora uribei* L. K. Escobar. Tipo I.b: 4. *Passiflora adulterina* L. f. 5.

770 *Passiflora cuatrecasasii* Killip. 6. *Passiflora rósea* (H. Karst). 7. *Passiflora rugosa* (Mast).

771 Tipo II.a: 8. *Passiflora anastomosans* Lamb. ex. DC. 9. *Passiflora andina* Killip. 10.

772 *Passiflora crispolanata* L. Uribe. 11. *Passiflora fimbriastistipula* Harms. 12. *Passiflora*

773 *lanata* (Juss.). 1. Detalhe da ornamentação. 2, 3, 5, 8-12. Vista polar. 4, 6, 7. Vista

774 equatorial. Barras: 10 μm (1-12).

775

776

777

778

779

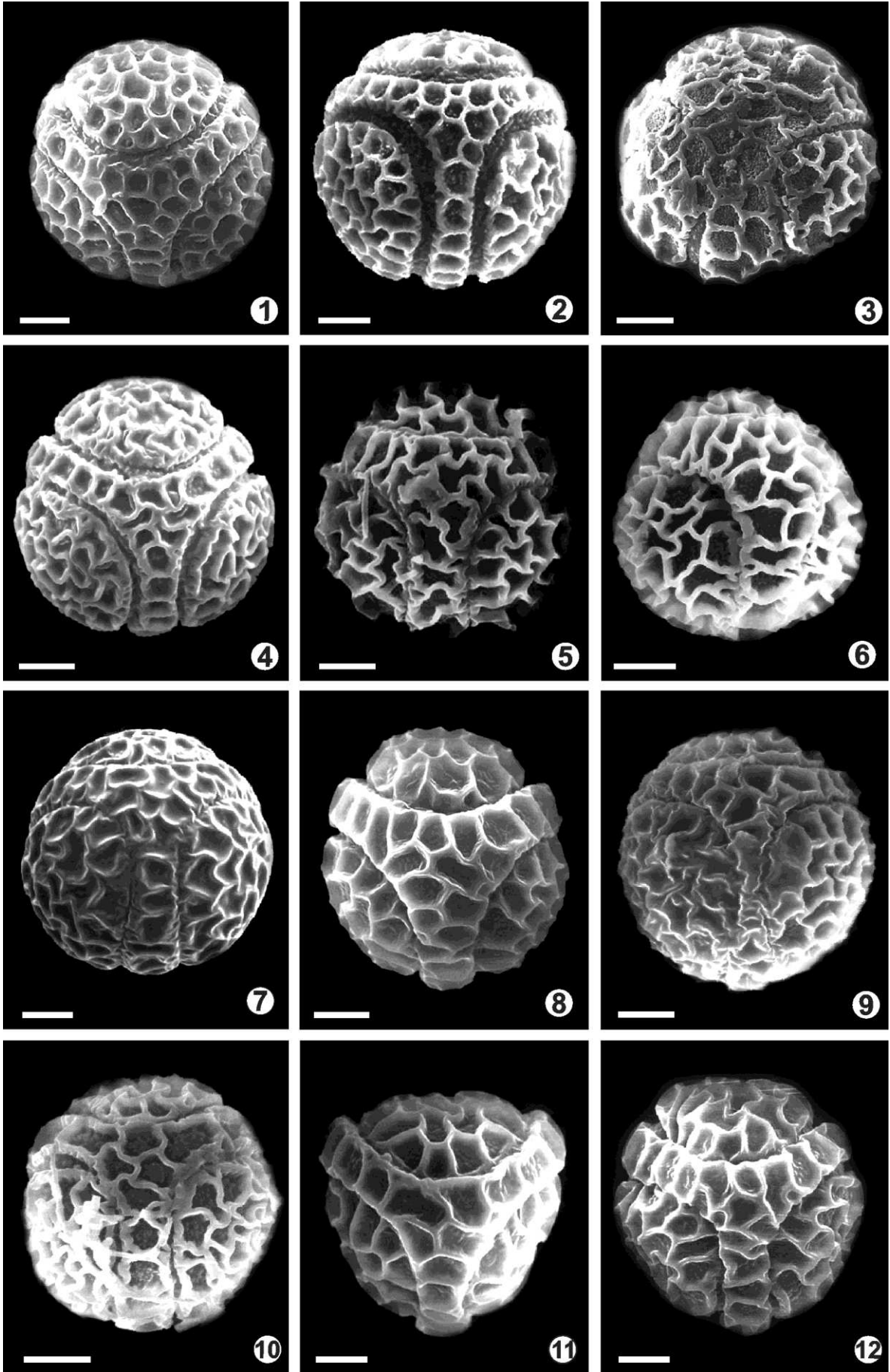
780

781

782

783

784



786 Plate IV. Título: Fotomicrografias e eletrofotomicrografias de grãos de pólen de espécies

787 Supersect. *Tacsonia*.

788 Caption: Tipo II.a: 1. *Passiflora luzmarina* P. M. Jorg. 2. *Passiflora mandonii* (Mast.). 3.

789 *Passiflora peduncularis* Cav. 4. *Passiflora tripartita* var. *molíssima* (Kunth). Tipo II.b: 5-

790 6. *Passiflora ampullacea* Mast. 7. *Passiflora manicata* (A. Juss.). 8. *Passiflora mathewsii*

791 Mast. 9. *Passiflora parritae* Mast. 10. *Passiflora truxilensis* Planch. & Linden ex Triana &

792 Planch. Tipo III: 11. *Passiflora antioquiensis* H. Karst. 12. *Passiflora cumbalensis* H.

793 Karst. 1-12. Vista polar. Barras: 10 μ m (1-12).

794

795

796

797

798

799

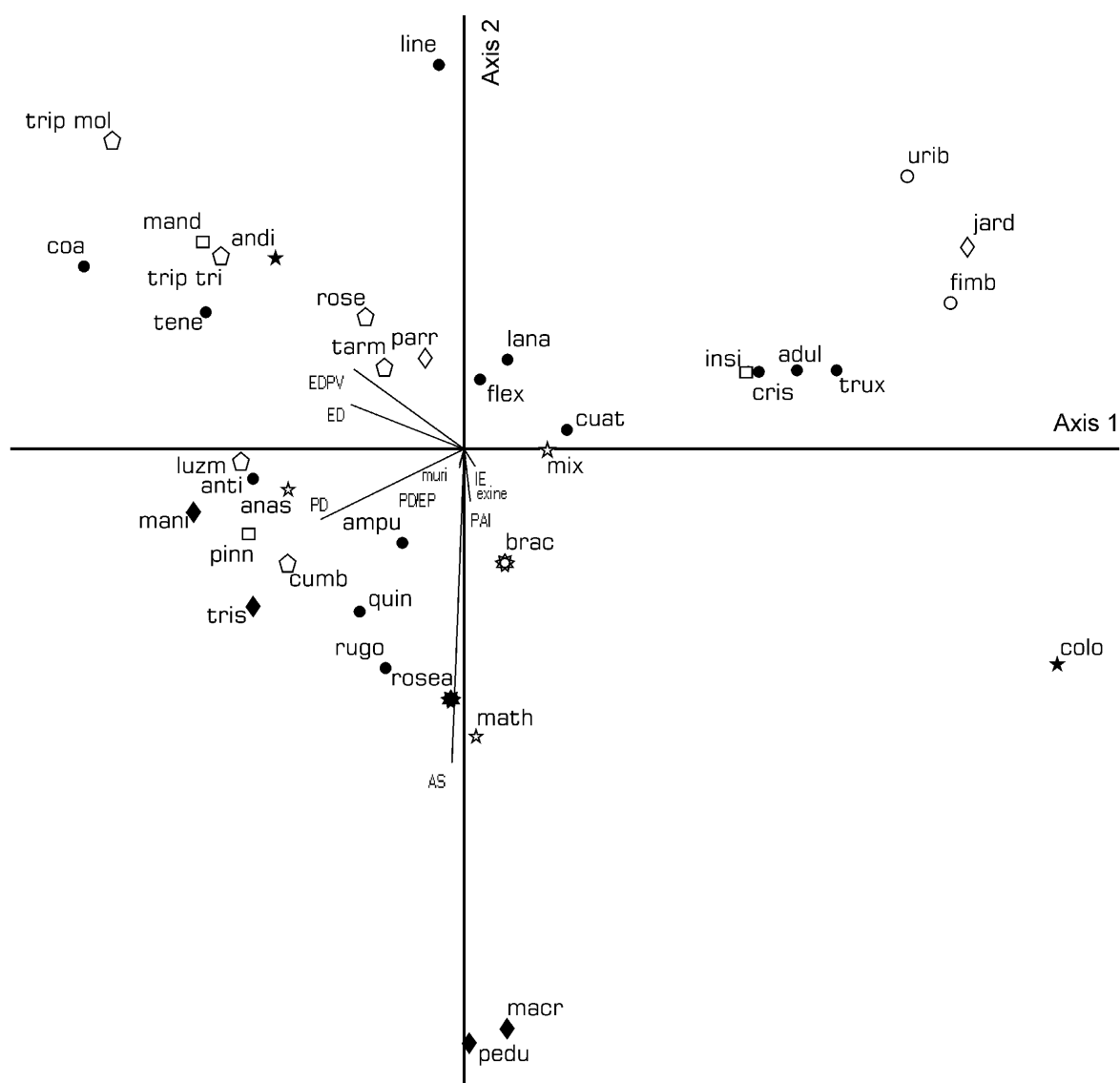
800

801

802

803

804



805

806 Figura 1. Análise de componentes principais realizada com as variáveis métricas do pólen
 807 das espécies de *Passiflora supersect. Tacsonia* (Passifloraceae s.s.). Os nomes das espécies
 808 são abreviados com as primeiras letras do epíteto. adul. *P. adulterina*; ampu. *P.*
 809 *ampullacea*; anas. *P. anastomosans*; andi. *P. andina*; anti. *P. antioquiensis*; bract. *P.*
 810 *bracteosa*; coa. *P. coactilis*; colo. *P. colombiana*; cris. *P. crispolanata*; cuat. *P.*
 811 *cuatrecasatii*; cumb. *P. cumbalensis*; fimb. *P. fimbriatistipula*; flex. *P. flexipes*; insi. *P.*
 812 *insignis*; jard. *P. jardinensis*; lana. *P. lanata*; line. *P. linearstipula*; luzm. *P. luzmarina*;

813 macr. *P. macropoda*; mand. *P. mandonii*; mani. *P. manicata*; math. *P. mathewsii*; mix. *P.*
814 *mixta*; parr. *P. parritae*; pedu. *P. peduncularis*; pinn. *P. pinnatistipula*; quin. *P.*
815 *quindiensis*; rosea. *P. rosea*, rose. *P. roseorum*; rugo. *P. rugosa*; tarm. *P. tarminiana*; tene.
816 *P. tenerifensis*; trip moll. *P. tripartita* var. *mollissima*; trip trip. *P. tripartita* var. *tripartita*;
817 tris. *P. trisecta*; trux. *P. truxilensis*; urib. *P. uribei*. Symbols. Círculo cheio (*P.* section
818 *Colombiana*); pentágono vazio (*P.* section *Elkea*); círculo vazio (*P.* section
819 *Fimbriastipulata*); quadrado vazio (*P.* section *Insignes*); losango cheio (*P.* section
820 *Manicata*); losango vazio (*P.* section *Parritana*); estrela cheia (*P.* section *Rathea*); estrela
821 vazia (*P.* section *Tacsonia*); estrela várias pontas vazia *P.* section *Yacsoniopsis*); estrela
822 várias pontas cheias (*P.* section *Inkea*).

823

824

825

826

827

828

829

830

831

833 Figura 2. Análise de agrupamento hierárquico realizada com as variáveis métricas de pólen
834 de espécies de *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Passifloraceae s.s.). Abreviações: ver
835 legenda da Figura 1.

836

837

838

839

840

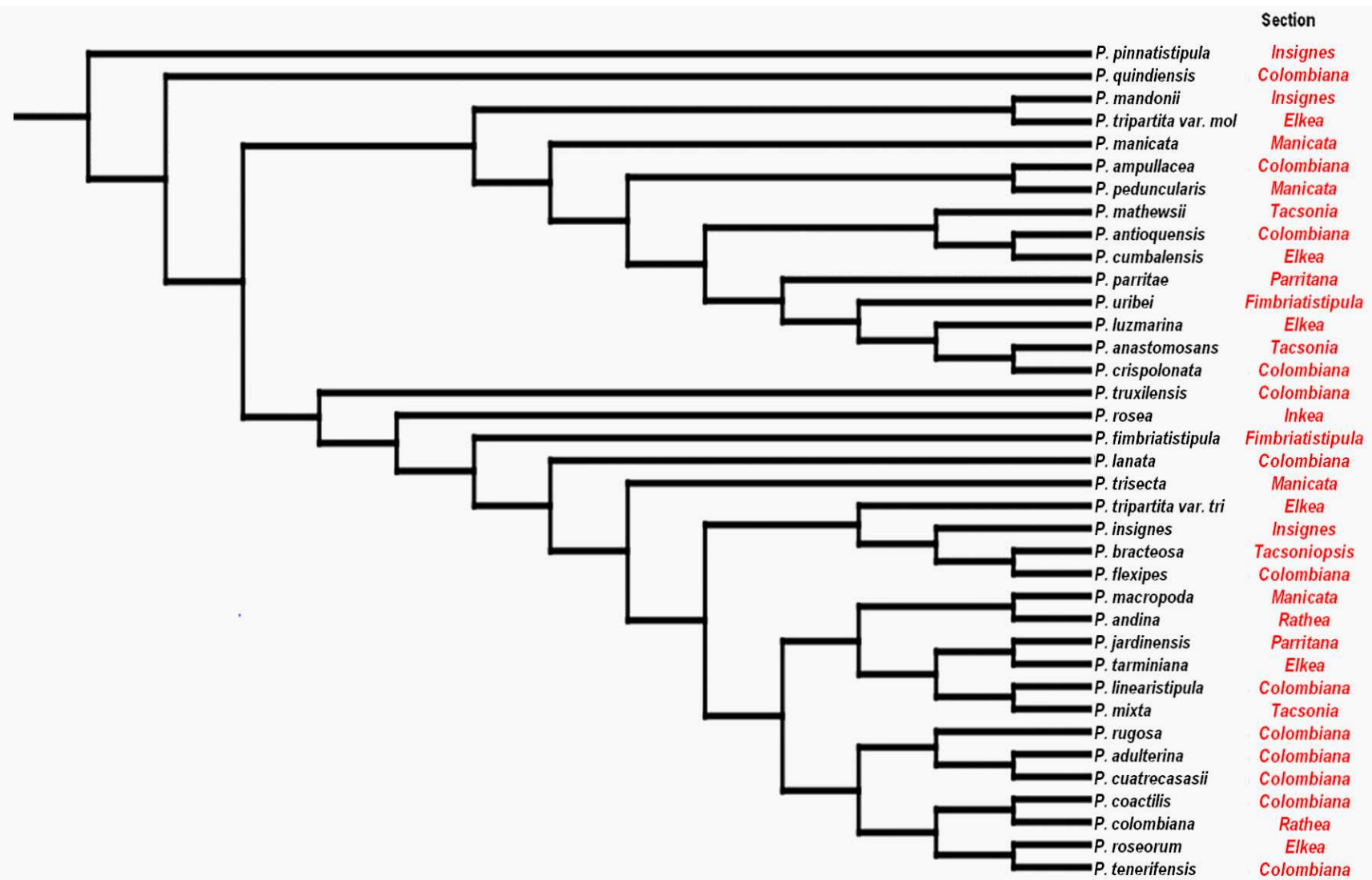
841

842

843

844

845



847 Figura 3. Dendograma de grupamento de caracteres morfológicos e histoquímicos de grãos
848 de pólen de espécies de *Passiflora* supersect. *Tacsonia* (Passifloraceae s.s.) demonstrando
849 agrupamento de espécies com características polínicas semelhantes e suas respectivas
850 seções.

851

852

853

854

855

856

857

858

859

860

861

862

863

864

865

866

867

868

869

870

871

872

873

874

Espécie	Tamanho	TP	OL	CVP	TE
<i>P. adulterina</i>	38,55	Mediano	Gemada	Oblato	Reticulada
<i>P. ampullacea</i>	43,23	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. anastomosans</i>	47,22	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. andina</i>	46,99	Mediano	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. antioquiensis</i>	45,96	Mediano	Gemada	Triangular	Reticulada
<i>P. bracteosa</i>	44,56	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. coactilis</i>	52,64	Grande	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. colombiana</i>	31,97	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. crispolanata</i>	39,92	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. cuatrecasasii</i>	42,68	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. cumbalensis</i>	48,498	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. fimbriatistipula</i>	32,52	Mediano	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. flexipes</i>	43,33	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada

<i>P. insignes</i>	39,41	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. jardinensis</i>	31,40	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. lanata</i>	43,27	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. linearistipula</i>	42,92	Mediano	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. luzmarina</i>	47,54	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. macropoda</i>	46,91	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. mandonii</i>	51,17	Grande	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. manicata</i>	50,53	Grande	Psilada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. mathewsii</i>	45,08	Mediano	Gemada	Triangular	Reticulada
<i>P. mixta</i>	45,28	Mediano	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. parritae</i>	43,83	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. peduncularis</i>	47,01	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. pinnatistipula</i>	50,17	Grande	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. quindiensis</i>	44,29	Mediano	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. rosea</i>	45,27	Mediano	Verrugosa	Esferoidal	Reticulada

<i>P. roseorum</i>	44,44	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. rugosa</i>	48,5	Mediano	Gemada	Oblato	Reticulada
<i>P. tarminiana</i>	47,14	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. tenerifensis</i>	48,50	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. tripartita var mollissima</i>	51,14	Grande	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. tripartita var tripartita</i>	49,39	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. trisecta</i>	48,31	Mediano	Baculada	Esferoidal	Reticulada
<i>P. truxilensis</i>	38,70	Mediano	Granulosa	Esferoidal	Reticulada
<i>P. uribei</i>	33,33	Mediano	Gemada	Esferoidal	Reticulada

876 Tabela 1: Descrição do tamanho dos grãos de pólen em μm , (TP) tipo polínico, Ornamentação do Lúmen (OL), Contorno em vista polar
877 (CVP) e Tipo de exina (TE) de 37 táxons de *Passiflora* supersect. *Tacsonia*.

878

879

Espécie	Abertura	DP \bar{x}	s \bar{x}	DE \bar{x}	s \bar{x}	DP/DE \bar{x}	F
<i>P. adulterina</i>	6-colpado	38,55	0,63	34,99	1,04	1,10	Prolatoesferoidal
<i>P. ampullacea</i>	6-colpado	43,23	1,20	41,95	1,27	1,03	Prolatoesferoidal
<i>P. anastomosans</i>	6-colpado	47,22	0,56	43,51	0,95	1,08	Prolatoesferoidal
<i>P. andina</i>	6-colpado	46,99	1,70	44,13	0,93	1,06	Prolatoesferoidal
<i>P. antioquiensis</i>	6-colpado	45,96	1,58	44,93	1,59	1,02	Prolatoesferoidal
<i>P. bracteosa</i>	6-colpado	44,56	1,44	39,98	0,64	1,11	Prolatoesferoidal
<i>P. coactilis</i>	6-colpado	52,64	0,85	47,16	0,56	1,11	Prolatoesferoidal
<i>P. colombiana</i>	6-colpado	31,97	1,35	31,48	1,17	1,01	Prolatoesferoidal
<i>P. crispolanata</i>	6-colpado	39,92	0,87	35,61	0,84	1,12	Prolatoesferoidal
<i>P. cuatrecasasii</i>	6-colpado	42,68	1,22	38,91	0,57	1,09	Prolatoesferoidal
<i>P. cumbalensis</i>	6-colpado	48,49	1,05	44,19	1,39	1,09	Prolatoesferoidal
<i>P. fimbriatistipula</i>	6-colpado	32,52	0,98	33,48	0,66	0,97	Suboblato
<i>P. flexipes</i>	6-colpado	43,33	0,83	39,74	0,58	1,09	Prolatoesferoidal

<i>P. insignes</i>	6-colpado	39,41	0,70	36,74	0,83	1,07	Prolatoesferoidal
<i>P. jardinensis</i>	6-colpado	31,40	0,79	35,99	0,74	0,87	Subprolato
<i>P. lanata</i>	6-colpado	43,27	0,86	41,12	0,84	1,05	Prolatoesferoidal
<i>P. linearistipula</i>	6-colpado	42,92	1,00	43,30	0,60	0,99	Oblatoesferoidal
<i>P. luzmarina</i>	6-colpado	47,54	0,98	46,13	0,94	1,03	Prolatoesferoidal
<i>P. macropoda</i>	6-colpado	46,91	0,49	38,35	0,93	1,22	Subprolato
<i>P. mandonii</i>	6-colpado	51,17	1,02	45,42	0,52	1,12	Prolatoesferoidal
<i>P. manicata</i>	6-colpado	50,53	0,67	45,98	0,74	1,09	Prolatoesferoidal
<i>P. mathewsii</i>	6-colpado	45,08	0,98	40,27	0,44	1,11	Prolatoesferoidal
<i>P. mixta</i>	6-colpado	45,28	0,98	38,50	0,42	1,17	Subprolato
<i>P. parritae</i>	6-colpado	43,83	0,66	43,21	0,33	1,01	Prolatoesferoidal
<i>P. peduncularis</i>	6-colpado	47,01	0,50	39,34	0,46	1,19	Subprolato
<i>P. pinnatistipula</i>	6-colpado	50,17	0,74	44,32	0,62	1,13	Prolatoesferoidal
<i>P. quindiensis</i>	6-colpado	44,29	0,67	44,32	0,56	0,99	Esferoidal
<i>P. rosea</i>	6-colpado	45,27	1,39	40,73	0,60	1,11	Prolatoesferoidal

<i>P. roseorum</i>	6-colpado	44,44	1,36	43,22	0,41	1,02	Prolatoesferoidal
<i>P. rugosa</i>	6-colpado	48,50	0,82	41,22	0,60	1,17	Subprolato
<i>P. tarminiana</i>	6-colpado	47,14	0,52	40,58	0,33	1,16	Subprolato
<i>P. tenerifensis</i>	6-colpado	48,50	1,21	45,14	0,55	1,07	Prolatoesferoidal
<i>P. tripartita var mollissima</i>	6-colpado	51,14	0,45	47,42	0,52	1,07	Prolatoesferoidal
<i>P. tripartita var tripartita</i>	6-colpado	49,39	0,74	44,20	0,37	1,11	Prolatoesferoidal
<i>P. trisecta</i>	6-colpado	48,31	1,24	43,84	0,35	1,10	Prolatoesferoidal
<i>P. truxilensis</i>	6-colpado	38,70	0,36	34,81	0,71	1,11	Prolatoesferoidal
<i>P. uribei</i>	6-colpado	33,33	0,86	35,23	0,46	0,94	Oblatoesferoidal

881 Tabela 2: Tipos de abertura e medidas (em μm) dos grãos de pólen em vista equatorial dos materiais analisados ($n = 20$) de táxons de
882 *Passiflora* supersect. *Tacsonia*. (DP \bar{x}) média do diâmetro polar, (DE \bar{x}) média do diâmetro equatorial, (DP/DE \bar{x}) relação entre o diâmetro
883 polar e equatorial, (s \bar{x}) desvio padrão, (F) denominação da forma.

884

885

886

887

888

889

Espécie	Caracterização da exina	ESP	(IE) –(ESP/DE)	TE
<i>P. adulterina</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura estreita.	7,58	0,21	Espessa
<i>P. ampullacea</i>	Muros sinuosos, poucas columelas presentes, báculos baixos e em pouca quantidade, abertura estreita.	6,35	0,15	Espessa
<i>P. anastomosans</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em pouca quantidade, abertura muito larga.	6,05	0,13	Espessa
<i>P. andina</i>	Muros pouco sinuosos, columelas pouco visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade, abertura muito larga.	6,71	0,15	Espessa
<i>P. antioquiensis</i>	Muros pouco sinuosos, columelas não visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade, protuberância no apocolpo e abertura estreita.	6,10	0,13	Espessa
<i>P. bracteosa</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura larga.	6,33	0,15	Espessa
<i>P. coactilis</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura muito larga.	6,39	0,13	Espessa
<i>P. colombiana</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura muito larga.	6,72	0,21	Espessa
<i>P. crispolanata</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em pouca quantidade, abertura larga.	7,51	0,21	Espessa

<i>P. cuatrecasasii</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura estreita.	7,50	0,19	Espessa
<i>P. cumbalensis</i>	Muros sinuosos, columelas não visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade, protuberância no apocolpo e abertura estreita.	6,81	0,15	Espessa
<i>P. fimbriatistipula</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em grande quantidade, abertura muito larga.	7,28	0,21	Espessa
<i>P. flexipes</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura muito larga.	6,41	0,16	Espessa
<i>P. insignes</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura larga.	7,30	0,19	Espessa
<i>P. jardinensis</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura muito larga.	7,55	0,20	Espessa
<i>P. lanata</i>	Muros sinuosos, columelas não visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade, abertura muito larga.	7,66	0,18	Espessa
<i>P. linearistipula</i>	Muros sinuosos, columelas pouco visíveis, báculos altos e em grande quantidade, abertura muito larga.	5,51	0,12	Espessa
<i>P. luzmarina</i>	Muros pouco sinuosos, columelas não visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade e abertura muito larga.	6,80	0,14	Espessa
<i>P. macropoda</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade, abertura muito larga.	7,78	0,20	Espessa

<i>P. mandonii</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em pouca quantidade e abertura muito larga.	7,39	0,16	Espessa
<i>P. manicata</i>	Muros pouco sinuosos, columelas não visíveis, báculos não visíveis ou em pouca quantidade e abertura estreita.	7,77	1,06	Espessa
<i>P. mathewsii</i>	Muros pouco sinuosos, columelas não visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade, protuberância no apocolpo e abertura estreita.	5,58	0,13	Espessa
<i>P. mixta</i>	Muros ora retos, ora sinuosos, columelas aparentes, báculos presentes em grande quantidade nos lúmens e nas aberturas, abertura larga.	6,00	0,15	Espessa
<i>P. parritae</i>	Muros pouco sinuosos, columelas não visíveis, báculos baixos e em pouca quantidade e abertura estreita.	7,71	0,17	Espessa
<i>P. peduncularis</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em altíssima quantidade e abertura muito larga.	7,80	0,19	Espessa
<i>P. pinnatistipula</i>	Muros sinuosos, columelas pouco visíveis, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	7,33	0,16	Espessa
<i>P. quindiensis</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos, em grande quantidade nos lúmens, abertura muito larga.	6,00	0,13	Espessa
<i>P. rosea</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura estreita.	6,85	0,16	Espessa
<i>P. roseorum</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	7,05	0,16	Espessa

<i>P. rugosa</i>	Muros ora retos, ora sinuosos, columelas aparentes, báculos altos e em grande quantidade nos lúmens e nas aberturas, abertura estreita.	7,70	0,18	Espessa
<i>P. tarminiana</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	6,95	0,17	Espessa
<i>P. tenerifensis</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	6,35	0,14	Espessa
<i>P. tripartita var mollissima</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em grande quantidade e abertura muito larga.	6,85	0,14	Espessa
<i>P. tripartita var tripartita</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	7,10	0,16	Espessa
<i>P. trisecta</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	7,78	0,17	Espessa
<i>P. truxilensis</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos baixos e em grande quantidade e abertura estreita.	7,68	0,22	Espessa
<i>P. uribei</i>	Muros sinuosos, columelas presentes, báculos altos e em grande quantidade e abertura muito larga.	7,22	0,20	Espessa

890 Tabela 3: Caracterização da exina dos grãos de pólen de 37 espécies de Passiflora subg. *Passiflora* supersect. *Tacsonia*. Espessura da exina
891 (ESP), Índice da exina (IE) – (ESP/DE), (DE) Diâmetro Equatorial e Tipo de exina (TE).
892
893
894

Espécie	LM	LA	(IAP) = LA/DEP	TAP
<i>P. adulterina</i>	0,73	7,56	0,21	Muito pequena
<i>P. ampullacea</i>	1,03	10,23	0,24	Muito pequena
<i>P. anastomosans</i>	0,91	9,48	0,22	Muito pequena
<i>P. andina</i>	0,97	7,50	0,17	Muito pequena
<i>P. antioquiensis</i>	1,00	9,85	0,22	Muito pequena
<i>P. bracteosa</i>	1,18	9,44	0,23	Muito pequena
<i>P. coactilis</i>	1,11	7,42	0,16	Muito pequena
<i>P. colombiana</i>	0,80	10,51	0,33	Pequena
<i>P. crispolanata</i>	0,98	7,42	0,21	Muito pequena
<i>P. cuatrecasasii</i>	1,06	8,31	0,21	Muito pequena
<i>P. cumbalensis</i>	1,04	9,79	0,22	Muito pequena
<i>P. fimbriatistipula</i>	1,09	7,58	0,22	Muito pequena
<i>P. flexipes</i>	1,03	8,27	0,21	Muito pequena
<i>P. insignes</i>	0,62	7,63	0,21	Muito pequena

<i>P. jardinensis</i>	0,80	7,25	0,20	Muito pequena
<i>P. lanata</i>	0,85	7,87	0,19	Muito pequena
<i>P. linearistipula</i>	1,19	5,93	0,14	Muito pequena
<i>P. luzmarina</i>	0,86	9,34	0,20	Muito pequena
<i>P. macropoda</i>	1,16	13,61	0,36	Pequena
<i>P. mandonii</i>	0,94	6,87	0,15	Muito pequena
<i>P. manicata</i>	0,95	9,29	0,20	Muito pequena
<i>P. mathewsii</i>	0,84	11,31	0,28	Pequena
<i>P. mixta</i>	1,18	8,05	0,21	Muito pequena
<i>P. parritae</i>	0,65	8,20	0,19	Muito pequena
<i>P. peduncularis</i>	1,00	14,04	0,36	Pequena
<i>P. pinnatistipula</i>	0,88	9,38	0,21	Muito pequena
<i>P. quindiensis</i>	0,96	10,86	0,25	Pequena
<i>P. rosea</i>	0,74	10,98	0,27	Pequena
<i>P. roseorum</i>	0,99	8,052	0,19	Muito pequena

<i>P. rugosa</i>	0,89	10,25	0,24	Muito pequena
<i>P. tarminiana</i>	0,71	7,90	0,19	Muito pequena
<i>P. tenerifensis</i>	0,83	8,06	0,18	Muito pequena
<i>P. tripartita var mollissima</i>	0,75	6,58	0,14	Muito pequena
<i>P. tripartita var tripartita</i>	0,70	7,35	0,17	Muito pequena
<i>P. trisecta</i>	0,90	10,50	0,24	Muito pequena
<i>P. truxilensis</i>	0,87	7,27	0,21	Muito pequena
<i>P. uribei</i>	0,77	6,58	0,19	Muito pequena

895 Tabela 4: Análises quantitativas de grãos de pólen de 37 táxons de *Passiflora* subg. *Passiflora* supersect. *Tacsonia*. Largura dos muros
896 (LM), Índice de área polar (IAP=LA/DEP), Diâmetro Equatorial em Vista Polar (DEP) e Tipo de área polar (TAP).

897

898

899

900

901

902

903

904

905

Axis of the principal component	1	2
Cumulative variance (%)	68.716	87.611
Characters	Axis	
Polar diameter (PD)	-0.6716	-0.2097
Equatorial diameter (ED)	-0.5260	0.1305
PD/ED	-0.0204	-0.0555
Apocolpus side (AS)	-0.0566	-0.9237
Equatorial diameter polar view (EDPV)	-0.5147	0.2312
Polar area index (PAI)	0.0281	-0.1534
Width muri (muri)	-0.0172	-0.0454
Exine	0.0508	-0.0519
Exine index (EI)	0.0128	-0.0294

906 Tabela 5: Variância cumulativa e valores vetoriais da análise de componentes principais
907 (PCA) usando caracteres palinológicos de oito táxons de *Passiflora* supersect. *Tacsonia*.

ANEXOS

ANEXO A - Normas da revista *Review of Palaeobotany and Palynology*

Disponível em:

https://www.elsevier.com/wps/find/journaldescription.cws_home/503359?generatepdf=true

908

Introduction

909

The Review of Palaeobotany and Palynology is an international journal for articles in all fields of palaeobotany and palynology dealing with all groups, ranging from marine palynomorphs to higher land plants. Original contributions and comprehensive review papers should appeal to an international audience. Typical topics include but are not restricted to systematics, evolution, palaeobiology, palaeoecology, biostratigraphy, biochronology, palaeoclimatology, paleogeography, taphonomy, palaeoenvironmental reconstructions, vegetation history, and practical applications of palaeobotany and palynology, e.g. in coal and petroleum geology and archaeology. The journal especially encourages the publication of articles in which palaeobotany and palynology are applied for solving fundamental geological and biological problems as well as innovative and interdisciplinary approaches.

921

922

Types of article

923

Original research papers, discussion papers, short communications, review papers.

924

925

NB: please do not resubmit rejected papers unless invited to do so at the time of rejection. If you are resubmitting a previously rejected paper, you must address suggestions made during any previous peer review process.

926

927

928 Submission checklist

929 You can use this list to carry out a final check of your submission before you
930 send it to the journal for review. Please check the relevant section in this Guide
931 for Authors for more details.

932

933 Ensure that the following items are present:

934 One author has been designated as the corresponding author with contact
935 details:

- 936 • E-mail address
- 937 • Full postal address

938

939 All necessary files have been uploaded:

940 *Manuscript:*

- 941 • Include keywords
- 942 • All figures (include relevant captions)
- 943 • All tables (including titles, description, footnotes)
- 944 • Ensure all figure and table citations in the text match the files provided
- 945 • Indicate clearly if color should be used for any figures in print *Graphical*
946 *Abstracts / Highlights files* (where applicable) *Supplemental files* (where
947 applicable)

948

949 Further considerations

- 950 • Manuscript has been 'spell checked' and 'grammar checked'
- 951 • All references mentioned in the Reference List are cited in the text, and vice
952 versa
- 953 • Permission has been obtained for use of copyrighted material from other
954 sources (including the Internet)
- 955 • A competing interests statement is provided, even if the authors have no

956 competing interests to declare

957 • Journal policies detailed in this guide have been reviewed

958 • Referee suggestions and contact details provided, based on journal

959 requirements

960

961 For further information, visit our Support Center.

962 **BEFORE YOU BEGIN**

963 Ethics in publishing

964 Please see our information on Ethics in publishing.

965 Studies in humans and animals

966 If the work involves the use of human subjects, the author should ensure that
967 the work described has been carried out in accordance with The Code of
968 Ethics of the World Medical Association (Declaration of Helsinki) for
969 experiments involving humans. The manuscript should be in line with the
970 Recommendations for the Conduct, Reporting, Editing and Publication of
971 Scholarly Work in Medical Journals and aim for the inclusion of
972 representative human populations (sex, age and ethnicity) as per those
973 recommendations. The terms sex and gender should be used correctly.

974

975 Authors should include a statement in the manuscript that informed consent
976 was obtained for experimentation with human subjects. The privacy rights of
977 human subjects must always be observed.

978

979 All animal experiments should comply with the ARRIVE guidelines and should
980 be carried out in accordance with the U.K. Animals (Scientific Procedures)
981 Act, 1986 and associated guidelines, EU Directive 2010/63/EU for animal

982 experiments, or the National Research Council's Guide for the Care and Use
983 of Laboratory Animals and the authors should clearly indicate in the
984 manuscript that such guidelines have been followed. The sex of animals must
985 be indicated, and where appropriate, the influence (or association) of sex on
986 the results of the study.

987 Declaration of competing interest

988 Corresponding authors, on behalf of all the authors of a submission, must
989 disclose any financial and personal relationships with other people or
990 organizations that could inappropriately influence (bias) their work. Examples
991 of potential conflicts of interest include employment, consultancies, stock
992 ownership, honoraria, paid expert testimony, patent applications/registrations,
993 and grants or other funding. All authors, including those *without* competing
994 interests to declare, should provide the relevant information to the
995 corresponding author (which, where relevant, may specify they have nothing to
996 declare). Corresponding authors should then use this tool to create a shared
997 statement and upload to the submission system at the Attach Files step.
998 **Please do not convert the .docx template to another file type. Author**
999 **signatures are not required.**

1000 Submission declaration and verification

1001 Submission of an article implies that the work described has not been
1002 published previously (except in the form of an abstract, a published lecture or
1003 academic thesis, see 'Multiple, redundant or concurrent publication' for more
1004 information), that it is not under consideration for publication elsewhere, that
1005 its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the
1006 responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it
1007 will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other
1008 language, including electronically without the written consent of the copyright-
1009 holder. To verify compliance, your article may be checked by Crossref
1010 Similarity Check and other originality or duplicate checking software.

1011 Please note that preprints can be shared anywhere at any time, in line with
1012 Elsevier's sharing policy. Sharing your preprints e.g. on a preprint server will
1013 not count as prior publication (see 'Multiple, redundant or concurrent
1014 publication' for more information).

1015 Use of inclusive language

1016 Inclusive language acknowledges diversity, conveys respect to all people, is
1017 sensitive to differences, and promotes equal opportunities. Content should
1018 make no assumptions about the beliefs or commitments of any reader;
1019 contain nothing which might imply that one individual is superior to another on
1020 the grounds of age, gender, race, ethnicity, culture, sexual orientation, disability
1021 or health condition; and use inclusive language throughout. Authors should
1022 ensure that writing is free from bias, stereotypes, slang, reference to dominant
1023 culture and/or cultural assumptions. We advise to seek gender neutrality by
1024 using plural nouns ("clinicians, patients/clients") as default/wherever possible
1025 to avoid using "he, she," or "he/she." We recommend avoiding the use of
1026 descriptors that refer to personal attributes such as age, gender, race,
1027 ethnicity, culture, sexual orientation, disability or health condition unless they
1028 are relevant and valid. When coding terminology is used, we recommend to
1029 avoid offensive or exclusionary terms such as "master", "slave", "blacklist"
1030 and "whitelist". We suggest using alternatives that are more appropriate and
1031 (self-) explanatory such as "primary", "secondary", "blocklist" and "allowlist".
1032 These guidelines are meant as a point of reference to help identify
1033 appropriate language but are by no means exhaustive or definitive.

1034 Changes to authorship

1035 Authors are expected to consider carefully the list and order of authors
1036 **before** submitting their manuscript and provide the definitive list of authors at
1037 the time of the original submission. Any addition, deletion or rearrangement of
1038 author names in the authorship list should be made only **before** the

1039 manuscript has been accepted and only if approved by the journal Editor. To
1040 request such a change, the Editor must receive the following from the
1041 **corresponding author**: (a) the reason for the change in author list and (b)
1042 written confirmation (e-mail, letter) from all authors that they agree with the
1043 addition, removal or rearrangement. In the case of addition or removal of
1044 authors, this includes confirmation from the author being added or removed.

1045 Only in exceptional circumstances will the Editor consider the addition,
1046 deletion or rearrangement of authors **after** the manuscript has been accepted.
1047 While the Editor considers the request, publication of the manuscript will be
1048 suspended. If the manuscript has already been published in an online issue,
1049 any requests approved by the Editor will result in a corrigendum.

1050

1051

1052 This journal uses the Elsevier Article Transfer Service to find the best home for
1053 your manuscript. This means that if an editor feels your manuscript is more
1054 suitable for an alternative journal, you might be asked to consider transferring
1055 the manuscript to such a journal. The recommendation might be provided by
1056 a Journal Editor, a dedicated Scientific Managing Editor, a tool assisted
1057 recommendation, or a combination. If you agree, your manuscript will be
1058 transferred, though you will have the opportunity to make changes to the
1059 manuscript before the submission is complete. Please note that your
1060 manuscript will be independently reviewed by the new journal. More
1061 information.

1062 Copyright

1063 Upon acceptance of an article, authors will be asked to complete a 'Journal
1064 Publishing Agreement' (see more information on this). An e-mail will be sent
1065 to the corresponding author confirming receipt of the manuscript together
1066 with a 'Journal Publishing Agreement' form or a link to the online version of
1067 this agreement.

1068

1069 Subscribers may reproduce tables of contents or prepare lists of articles
1070 including abstracts for internal circulation within their institutions. Permission of
1071 the Publisher is required for resale or distribution outside the institution and
1072 for all other derivative works, including compilations and translations. If
1073 excerpts from other copyrighted works are included, the author(s) must obtain
1074 written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the
1075 article. Elsevier has preprinted forms for use by authors in these cases.

1076

1077 For gold open access articles: Upon acceptance of an article, authors will be
1078 asked to complete a 'License Agreement' (more information). Permitted third
1079 party reuse of gold open access articles is determined by the author's choice
1080 of user license.

1081

1082 ***Author rights***

1083 As an author you (or your employer or institution) have certain rights to
1084 reuse your work. More information.

1085 Find out how you can share your research published in Elsevier journals.

1086 Role of the funding source

1087 You are requested to identify who provided financial support for the conduct
1088 of the research and/or preparation of the article and to briefly describe the role
1089 of the sponsor(s), if any, in study design; in the collection, analysis and
1090 interpretation of data; in the writing of the report; and in the decision to submit
1091 the article for publication. If the funding source(s) had no such involvement, it is
1092 recommended to state this.

1093 Open access

1094 Please visit our Open Access page for more information.

1095 Researcher Academy is a free e-learning platform designed to support early
1096 and mid-career researchers throughout their research journey. The "Learn"
1097 environment at Researcher Academy offers several interactive modules,
1098 webinars, downloadable guides and resources to guide you through the process
1099 of writing for research and going through peer review. Feel free to use these free
1100 resources to improve your submission and navigate the publication process
1101 with ease.

1102 *Language (usage and editing services)*

1103 Please write your text in good English (American or British usage is accepted,
1104 but not a mixture of these). Authors who feel their English language
1105 manuscript may require editing to eliminate possible grammatical or spelling
1106 errors and to conform to correct scientific English may wish to use the English
1107 Language Editing service available from Elsevier's Author Services.

1108 Submission

1109 Submission to this journal proceeds totally online and you will be guided
1110 stepwise through the creation and uploading of your files. The system
1111 automatically converts source files to a single PDF file of the article, which is
1112 used in the peer-review process. Please note that even though manuscript
1113 source files are converted to PDF files at submission for the review process,
1114 these source files are needed for further processing after acceptance. All
1115 correspondence, including notification of the Editor's decision and requests for
1116 revision, takes place by e-mail removing the need for a paper trail.

1117

1118 In the case of Special Issues, manuscripts should be submitted to the Guest
1119 Editor(s). Authors should ensure that they submit manuscripts and meet any
1120 additional requirements in line with deadlines set by the Guest Editor(s) to
1121 ensure that the entire Special Issue can be published in a timely fashion.

1122 Submit your article

1123 Please submit your article via

1124 <https://www.editorialmanager.com/palbo/default.aspx>

1125 **PREPARATION**

1126 Peer review

1127 This journal operates a single anonymized review process. All contributions will
1128 be initially assessed by the editor for suitability for the journal. Papers deemed
1129 suitable are then typically sent to a minimum of two independent expert
1130 reviewers to assess the scientific quality of the paper. The Editor is responsible
1131 for the final decision regarding acceptance or rejection of articles. The Editor's
1132 decision is final. Editors are not involved in decisions about papers which they
1133 have written themselves or have been written by family members or
1134 colleagues or which relate to products or services in which the editor has an
1135 interest. Any such submission is subject to all of the journal's usual
1136 procedures, with peer review handled independently of the relevant editor
1137 and their research groups. More information on types of peer review.

1138 Use of wordprocessing software

1139 Manuscripts must be in double-spaced format with wide margins, and lines
1140 numbered consecutively from the beginning of the manuscript. A font size of
1141 12 pt, and left justification of the text are required. It is important that the file
1142 be saved in the native format of the wordprocessor used. The text should
1143 be in single-column format. Keep the layout of the text as simple as
1144 possible. Most formatting codes will be removed and replaced on
1145 processing the article. In particular, do not use the wordprocessor's options
1146 to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics,
1147 subscripts, superscripts etc. Do not embed "graphically designed" equations
1148 or tables, but prepare these using the wordprocessor's facility. When

1149 preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each
1150 individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs,
1151 not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a
1152 way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to
1153 Publishing with Elsevier: <https://www.elsevier.com/guidepublication>). Do not
1154 import the figures into the text file but, instead, indicate their approximate
1155 locations directly in the electronic text and on the manuscript. See also the
1156 section on Electronic illustrations.

1157 To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the "spell-check"
1158 and "grammar-check" functions of your wordprocessor.

1159

1160 **Manuscript Length:**

1161 Authors should confine the text to no more than 25-30 printed pages,
1162 with a total manuscript length (including figures and tables) of 45-50 pages.
1163 Longer contributions can also be considered but authors should first contact
1164 the responsible editor. Synonymy lists should be included only when strictly
1165 necessary, in case of taxonomic revisions. Measurements and comparisons
1166 can often better be presented in the form tables. Larger datasets - including
1167 taxonomic annotations - can be printed in smaller type size as an appendix.
1168 Very large datasets cannot be printed but can be made available electronically
1169 as supplementary information on the journal's website.

1170 **Article structure**

1171 Divide your article into clearly defined and numbered sections. Subsections
1172 should be numbered

1173 1.1 (then 1.1.1, 1.1.2, ...), 1.2, etc. (the abstract is not included in section
1174 numbering). Use this numbering also for internal cross-referencing: do not
1175 just refer to 'the text'. Any subsection may be given a brief heading. Each

1176 heading should appear on its own separate line.

1177 *Introduction*

1178 State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding
1179 a detailed literaturesurvey or a summary of the results.

1180 *Material and methods*

1181 Provide sufficient details to allow the work to be reproduced by an
1182 independent researcher. Methods that are already published should be
1183 summarized, and indicated by a reference. If quoting directly from a
1184 previously published method, use quotation marks and also cite the source.
1185 Any modificationsto existing methods should also be described.

1186 *Provenance of studied fossil material*

1187 Authors must provide adequate and detailed records on the locality or
1188 localities where the material was collected. This information has to be
1189 complemented by a location map of the studied locality combined, whenever
1190 possible, with a stratigraphic profile of the outcrop clearly marking the position
1191 of the fossiliferous beds. Photographs of the outcrop can be added for
1192 reference, but are not strictly necessary. GPS coordinates for the locality or
1193 localities should be added in the manuscript, preferablyin the captions for the
1194 location map.

1195 *Repository of studied and illustrated material*

1196 All the figured studied material has to be adequately curated in a recognized
1197 institution, so as to guarantee the replicability of research. State in "Material
1198 and methods" the institutional repository of the studied material (samples,
1199 thin sections and fossils), and in the figure captions the curatorial museum
1200 numbers of all illustrated specimens

1201 *Names of places and localities*

1202 It is helpful to show principal localities and place-names on a map. Names in
1203 languages that use the Latin alphabet should normally be as officially
1204 recognized in the country of origin. All maps should have a scale, and either a

1205 north arrow or an indication of degrees of latitude and longitude, or both.
1206 Upper case letters should begin words indicating points of the compass only
1207 when the area referred to is a widely recognized geographic region or political
1208 division; for example, the Far East, North Korea, but west Wales and southern
1209 England.

1210 *Experimental*

1211 Provide sufficient details to allow the work to be reproduced by an
1212 independent researcher. Methods that are already published should be
1213 summarized, and indicated by a reference. If quoting directly from a
1214 previously published method, use quotation marks and also cite the source.
1215 Any modifications to existing methods should also be described.

1216 *Theory/calculation*

1217 A Theory section should extend, not repeat, the background to the article
1218 already dealt with in the Introduction and lay the foundation for further work.
1219 In contrast, a Calculation section represents a practical development from a
1220 theoretical basis.

1221 *Results*

1222 For the sections 'Systematic descriptions' or 'Taxonomic descriptions' no
1223 numerical subdivisions are used. A small capital font is used for the Order and
1224 Family categories (e.g. Order: CYCADALES; Family: NILSSONIACEAE). For
1225 generic name, the genus should be in bold (e.g. Genus: **Nilssonia**) and the
1226 species name in italics (e.g. Species: *Nilssonia compacta*). Authorities are
1227 required for all categories. Each genus/species should consist of the
1228 following (the left-hand margin no indent, in italics, and closed by a colon ":")
1229 Etymology, Locality, Holotype, (Additional) (Studied) Material, Stratigraphic
1230 horizon, (Emended) Diagnosis, Description, Comparison, and Remarks.

1231 *Discussion*

1232 This should explore the significance of the results of the work, not repeat
1233 them. A combined Results and Discussion section is often appropriate. Avoid

1234 extensive citations and discussion of published literature.

1235 *Conclusions*

1236 The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions
1237 section, which may stand alone or form a subsection of a Discussion or Results
1238 and Discussion section.

1239 *Data Availability*

1240 Authors are encouraged to include a 'Data Availability' section in their
1241 manuscript which is visible in ALL reading formats and may refer to data
1242 hosted in ANY repository. It should be placed before the references to
1243 provide readers with information about where they can obtain the research
1244 data required to reproduce the work reported in the manuscript, and typically
1245 consists of a simple sentence giving the URL(s) of and citation(s) to the
1246 dataset(s). Full information can be found here.

1247 *Glossary*

1248 Please supply, as a separate list, the definitions of field-specific terms used in
1249 your article.

1250 *Appendices*

1251 If there is more than one appendix, they should be identified as A, B, etc.
1252 Formulae and equations in appendices should be given separate numbering:
1253 Eq. (A.1), Eq. (A.2), etc.; in a subsequent appendix, Eq. (B.1) and so on.
1254 Similarly for tables and figures: Table A.1; Fig. A.1, etc.

1255 Essential title page information

1256 • **Title.** Concise and informative. Titles are often used in information-retrieval
1257 systems. Avoid abbreviations and formulae where possible.

1258 • **Author names and affiliations.** Please clearly indicate the given name(s)
1259 and family name(s) of each author and check that all names are accurately
1260 spelled. You can add your name between parentheses in your own script

1261 behind the English transliteration. Present the authors' affiliation addresses
1262 (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations
1263 with a lower-case superscript letter immediately after the author's name
1264 and in front of the appropriate address. Provide the full postal address of
1265 each affiliation, including the country name and, if available, the e-mail
1266 address of each author.

1267 • **Corresponding author.** Clearly indicate who will handle correspondence at all
1268 stages of refereeing and publication, also post-publication. This responsibility
1269 includes answering any future queries about Methodology and Materials.
1270 **Ensure that the e-mail address is given and that contact details are**
1271 **kept up to date by the corresponding author.**

1272 • **Present/permanent address.** If an author has moved since the work
1273 described in the article was done, or was visiting at the time, a 'Present
1274 address' (or 'Permanent address') may be indicated as a footnote to that
1275 author's name. The address at which the author actually did the work must
1276 be retained as the main, affiliation address. Superscript Arabic numerals
1277 are used for such footnotes.

1278 Highlights

1279 Highlights are mandatory for this journal as they help increase the
1280 discoverability of your article via search engines. They consist of a short
1281 collection of bullet points that capture the novel results of your research as
1282 well as new methods that were used during the study (if any). Please have a
1283 look at the examples here: [example Highlights](#).

1284

1285 Highlights should be submitted in a separate editable file in the online
1286 submission system. Please use 'Highlights' in the file name and include 3 to 5
1287 bullet points (maximum 85 characters, including spaces, per bullet point).

1288 Abstract

1289 A concise and factual abstract is required. The abstract should state briefly
1290 the purpose of the research, the principal results and major conclusions. An
1291 abstract is often presented separately from the article, so it must be able to
1292 stand alone. For this reason, References should be avoided, but if essential,
1293 then cite the author(s) and year(s). Also, non-standard or uncommon
1294 abbreviations should be avoided, but if essential they must be defined at their
1295 first mention in the abstract itself.

1296 *Graphical abstract*

1297 Although a graphical abstract is optional, its use is encouraged as it draws more
1298 attention to the online article. The graphical abstract should summarize the
1299 contents of the article in a concise, pictorial form designed to capture the
1300 attention of a wide readership. Graphical abstracts should be submitted as a
1301 separate file in the online submission system. Image size: Please provide an
1302 image with a minimum of 531 × 1328 pixels (h × w) or proportionally more.
1303 The image should be readable at a size of 5 × 13 cm using a regular screen
1304 resolution of 96 dpi. Preferred file types: TIFF, EPS, PDF or MS Office files.
1305 You can view Example Graphical Abstracts on our information site.

1306 Keywords

1307 Immediately after the abstract, provide a maximum of 6 keywords, using
1308 American spelling and avoiding general and plural terms and multiple
1309 concepts (avoid, for example, "and", "of"). Be sparing with abbreviations: only
1310 abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords
1311 will be used for indexing purposes. Consult the most recent American
1312 Geological Institute GeoRef Thesaurus for keywords.

1313 *Abbreviations*

1314 Define abbreviations that are not standard in this field in a footnote to be
1315 placed on the first page of the article. Such abbreviations that are

1316 unavoidable in the abstract must be defined at their first mention there, as
1317 well as in the footnote. Ensure consistency of abbreviations throughout the
1318 article.

1319 *Acknowledgements*

1320 Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before
1321 the references and do not, therefore, include them on the title page, as a
1322 footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help
1323 during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof
1324 reading the article, etc.).

1325 *Formatting of funding sources*

1326 List funding sources in this standard way to facilitate compliance to funder's
1327 requirements:

1328

1329 Funding: This work was supported by the National Institutes of Health [grant
1330 numbers xxxx, yyyy]; the Bill & Melinda Gates Foundation, Seattle, WA [grant
1331 number zzzz]; and the United States Institutes of Peace [grant number aaaa].

1332

1333 It is not necessary to include detailed descriptions on the program or type of
1334 grants and awards. When funding is from a block grant or other resources
1335 available to a university, college, or other research institution, submit the
1336 name of the institute or organization that provided the funding.

1337

1338 If no funding has been provided for the research, it is recommended to include
1339 the following sentence:

1340

1341 This research did not receive any specific grant from funding agencies in the
1342 public, commercial, or not-for-profit sectors.

1343 Nomenclature

1344 **Botanical nomenclature** must be in accordance with the latest edition of the
1345 *International Code of Nomenclature* for algae, fungi and plants (Melbourne
1346 Code), the Vienna Code (McNeill et al., 2012) that can be accessed on-line.
1347 The rules and recommendations of the Melbourne Code apply to all
1348 organisms traditionally treated as plants, whether fossil or non-fossil,
1349 including all palynomorphs with the exception of chitinozoa and scolecodonts
1350 which are covered by the *International Code of Zoological Nomenclature*
1351 (ICZN, 4th edition), which can also be accessed on-line.

1352

1353 *Math formulae*

1354 Please submit math equations as editable text and not as images.
1355 Present simple formulae inline with normal text where possible and use the
1356 solidus (/) instead of a horizontal line for small fractional terms, e.g., X/Y. In
1357 principle, variables are to be presented in italics. Powers of e are often more
1358 conveniently denoted by exp. Number consecutively any equations that have
1359 to be displayed separately from the text (if referred to explicitly in the text).

1360 *Footnotes*

1361 Footnotes should be used sparingly. Number them consecutively throughout
1362 the article. Many word processors can build footnotes into the text, and this
1363 feature may be used. Otherwise, please indicate the position of footnotes in
1364 the text and list the footnotes themselves separately at the end of the article.
1365 Do not include footnotes in the Reference list.

1366 Artwork

1367 *Electronic artwork*

1368 A detailed guide on electronic artwork is available on
1369 our website:
1370 <https://www.elsevier.com/artworkinstructions>

1371 You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are
1372 given here.

1373 *Formats*

1374 Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalised,
1375 please "save as" or convert the images to one of the following formats (note the
1376 resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone
1377 combinations given below):

1378 EPS: Vector drawings. Embed the font or save the text as "graphics".

1379 TIFF: color or grayscale photographs (halftones): always use a
1380 minimum of 300 dpi. TIFF: Bitmapped line drawings: use a
1381 minimum of 1000 dpi.

1382 TIFF: Combinations bitmapped line/half-tone (color or grayscale): a minimum
1383 of 500 dpi is required. DOC, XLS or PPT: If your electronic artwork is created
1384 in any of these Microsoft Office applications please supply "as is".

1385 Please do not:

- 1386 • Supply embedded graphics in your wordprocessor (spreadsheet, presentation)
1387 document;
- 1388 • Supply files that are optimised for screen use (like GIF, BMP, PICT, WPG); the
1389 resolution is too low;
- 1390 • Supply files that are too low in resolution;
- 1391 • Submit graphics that are disproportionately large for the content.

1392 **Illustrations**

1393 Illustrations should accompany the manuscript, but should not be included
1394 within the text. All illustrations are to have a caption. Artwork should be
1395 submitted in digital format(see) for details.

1396 **Plates**

1397 Photographs should be mounted on digital plates (portrait format; not
1398 landscape format, except for half-page plates). Plates should be numbered
1399 using Roman numbers (I, II, III, IV etc.), consecutively in the order to which
1400 they are referred to. Each individual photograph on a plate should be clearly
1401 marked with an Arabic number (1, 2, 3, 4, etc.). Use a clear, sans serif
1402 typeface (e.g. Arial) between 9 point and 12 point type size, preferably on a
1403 contrasting, white background; do not use bold typefaces. Individual
1404 illustrations on a Plate are referred to in the text as Plate IV, 2, Plate XII, 3 etc.
1405 If necessary use arrows and/or letters to indicate special features; refer to these
1406 arrows and letters in the plate captions. Plates should be 18.4 cm wide, not less
1407 and not more and should have a maximum height of 23.7cm. Individual
1408 photographs on a plate should be separated by horizontal and/or vertical lines
1409 of equal thickness, not less than 1.5 mm and not more than 2 mm thick. Each
1410 photograph should have a scale bar being not more than 1.5 mm thick.
1411 Authors are requested to use the entire page, rather than making several half-
1412 page sized plates. Palynomorphs should be illustrated at an adequate
1413 magnification, clearly showing all essential features. Individual spores, pollen
1414 grains and other palynomorphs should not be cut out along their periphery.

1415

1416 **Figures**

1417 Figures should be one column (8.9 cm) or two columns (18.4 cm) wide.

1418

1419 *Photographs in the running text:* If necessary, individual photographs (e.g., of
1420 outcrops) can be printed in the text and are then called Figures (capitalized).

1421

1422 *Line drawings:* All lettering, graph lines and points on graphs should be
1423 sufficiently large and bold to permit reproduction when the diagram has been

1424 reduced to a size suitable for inclusion in the journal. Please include latitude (°N
1425 or °S) and longitude (°W or °E), a North arrow, and a scale in kilometres on
1426 maps and if necessary an index map showing the geographical location of the
1427 area studied. Graphs must have all axes and lines clearly labelled, including
1428 units of measurement. Use a clear, sans serif typeface (e.g. Arial). General
1429 titles of illustrations should appear in the figure caption, not in the figure itself.
1430 Do not use any type of shading on computer-generated illustrations.

1431 *Color artwork*

1432 Please make sure that artwork files are in an acceptable format (TIFF (or
1433 JPEG), EPS (or PDF), or MS Office files) and with the correct resolution. If,
1434 together with your accepted article, you submit usable color figures then
1435 Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in
1436 color online (e.g., ScienceDirect and other sites) regardless of whether or not
1437 these illustrations are reproduced in color in the printed version. **For color
1438 reproduction in print, you will receive information regarding the costs
1439 from Elsevier after receipt of your accepted article.** Please indicate your
1440 preference for color: in print or online only. Further information on the
1441 preparation of electronic artwork.

1442 Tables

1443 1. Authors should take note of the limitations set by the size and layout of
1444 the journal. A table should not exceed the printed area of the page. If this
1445 appears impossible, reversing columns and rows will often make the
1446 impossible possible.

1447

1448 2. Large tables should be avoided. Foldouts can only be accepted in
1449 exceptional cases. If many data are to be presented, an attempt should be
1450 made to divide these over two or more tables. Instead of printing, extensive
1451 tables can be made available electronically as supplementary information on
1452 the journals website.

1453

1454 3. Tables should be compiled on separate sheets and must be numbered
1455 according to their sequence in the text. The text must include references to all
1456 tables.

1457

1458 4. Each table must have a brief and self-explanatory title. Column
1459 headings should be brief, but sufficiently explanatory. Units of measurement
1460 should be given in parentheses. Vertical lines must not be used to separate
1461 columns - leave extra space between the columns instead.

1462

1463 5. Explanations that are necessary to the understanding of the table
1464 should be given as footnotes at the bottom of the table. A footnote should be
1465 indicated by a lower-case letter.

1466

References

1467

Citation in text

1468

1469

1470

1471

1472

1473

1474

1475

1476

Please ensure that every reference cited in the text is also present in the reference list (and vice versa). Any references cited in the abstract must be given in full. Unpublished results and personal communications are not recommended in the reference list, but may be mentioned in the text. If these references are included in the reference list they should follow the standard reference style of the journal and should include a substitution of the publication date with either 'Unpublished results' or 'Personal communication'. Citation of a reference as 'in press' implies that the item has been accepted for publication.

1477

1478

Web references

1479

1480

1481

As a minimum, the full URL should be given and the date when the reference was last accessed. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given. Web

1482 references can be listed separately (e.g., after the reference list) under a
1483 different heading if desired, or can be included in the reference list.

1484 *Data references*

1485 This journal encourages you to cite underlying or relevant datasets in your
1486 manuscript by citing them in your text and including a data reference in your
1487 Reference List. Data references should include the following elements: author
1488 name(s), dataset title, data repository, version (where available), year, and
1489 global persistent identifier. Add [dataset] immediately before the reference so
1490 we can properly identify it as a data reference. The [dataset] identifier will not
1491 appear in your published article.

1492 *Preprint references*

1493 Where a preprint has subsequently become available as a peer-reviewed
1494 publication, the formal publication should be used as the reference. If there are
1495 preprints that are central to your work or that cover crucial developments in the
1496 topic, but are not yet formally published, these may be referenced. Preprints
1497 should be clearly marked as such, for example by including the word preprint,
1498 or the name of the preprint server, as part of the reference. The preprint DOI
1499 should also be provided.

1500 *References in a special issue*

1501 Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the
1502 list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

1503 *Reference management software*

1504 Most Elsevier journals have their reference template available in many of the
1505 most popular reference management software products. These include all
1506 products that support Citation Style Language styles, such as Mendeley.
1507 Using citation plug-ins from these products, authors only need to select the
1508 appropriate journal template when preparing their article, after which citations
1509 and bibliographies will be automatically formatted in the journal's style. If no
1510 template is yet available for this journal, please follow the format of the

1511 sample references and citations as shown in this Guide. If you use reference
1512 management software, please ensure that you remove all field codes before
1513 submitting the electronic manuscript. More information on how to remove field
1514 codes from different reference management software.

1515 *Reference style*

1516 1. All references cited in the text are to be listed at the end of the paper.
1517 The manuscript should be carefully checked to ensure that the spellings of
1518 authors' names and publication years are exactly the same in the text as in the
1519 reference list. Do not type author's and editor's names in capitals.

1520

1521 2. In the text refer to the author's name (without initials) and year of
1522 publication, followed - if necessary - by a short reference to appropriate
1523 pages. Examples: "Because Peterson (1994) has shown that...". "This is in
1524 agreement with results obtained later (Kramer, 1996, pp. 12-16)".

1525

1526 3. If reference is made in the text to publications written by more than two
1527 authors the name of the first author should be used, followed by "et al.". This
1528 indication, however, should never be used in the list of references. In this list
1529 names of authors and all co-authors must be given in full.

1530

1531 4. References in the text should be arranged chronologically. The list of
1532 references should be arranged alphabetically by authors' names, and
1533 chronologically per author. If an author's name in the list is also mentioned
1534 with co-authors, the following order should be used: Publications of the single
1535 author, arranged according to publication year - publications of the same author
1536 with one co-author, arranged according to publication year - publications of
1537 the author with more than one co-author, arranged according to publication
1538 year.

1539 The following system should be used for arranging references:

1540

1541 a. Journal papers: Names and initials of all authors, year. Title of paper.
1542 Journal name (given in full or abbreviated using the International List of
1543 Periodical Title Word Abbreviations), volume number (issue number): first and
1544 last page numbers of the paper.

1545

1546 Example:

1547 Elbaz-Poulichet, F., Guan, D.M., Martin, J.M., 1991. Trace metal behaviour
1548 in a highly stratified Mediterranean estuary: the Krka (Yugoslavia). *Mar. Chem.*
1549 32, 211-224.

1550

1551 b. Monographs: Names and initials of all authors, year. Title of the
1552 monograph. Publisher, location of publisher.

1553

1554 Example:

1555 Zhdanov, M.S., Keller, G.V., 1994. *The Geoelectrical Methods in Geophysical*
1556 *Exploration*. Elsevier, Amsterdam.

1557

1558 c. Edited volume papers: Names and initials of all authors, year. Title of
1559 paper. Names and initials of the volume editors, title of the edited volume.
1560 Publisher, location of publisher, first and last page numbers of the paper.

1561

1562 Example:

1563 Thomas, E., 1992. Middle Eocene-late Oligocene bathyal benthic foraminifera
1564 (Weddell Sea): faunal changes and implications for ocean circulation. In:
1565 Prothero, D.R., Berggren, W.A. (Eds.), *Eocene- Oligocene Climatic and Biotic*
1566 *Evolution*. Princeton Univ. Press, Princeton, NJ, pp. 245-271.

1567

1568 d. Conference proceedings papers: Names and initials of all authors, year.

1569 Title of paper. Name of the conference. Publisher, location of publisher, first
1570 and last page numbers of the paper.

1571

1572 Example:

1573 Smith, M.W., 1988. The significance of climatic change for the permafrost
1574 environment. Final Proc.Int. Conf. Permafrost. Tapir, Trondheim, Norway, pp.
1575 18-23.

1576

1577 e. Unpublished theses, reports, etc.: Names and initials of all authors,
1578 year. Title of item. All other relevant information needed to identify the item
1579 (e.g., technical report, Ph.D. thesis, institute, etc.).

1580

1581 Example:

1582 Moustakas, N., 1990. Relationships of morphological and physicochemical
1583 properties of Vertisols under Greek climate conditions. Ph.D. Thesis,
1584 Agricultural Univ. Athens, Greece.

1585

1586 In the case of publications in any language other than English, the original
1587 title is to be retained. Titles of publications in non-Latin alphabets should be
1588 transliterated, and a note such as '(in Russian)' or '(in Japanese, with English
1589 Abstr.)' should be added at the end of the reference.

1590 *Journal abbreviations source*

1591 Bibliographic guide for Editors and Authors, by Am. Chem. Soc., Engineering
1592 Index Inc.

1593 Data visualization

1594 Include interactive data visualizations in your publication and let your readers
1595 interact and engage more closely with your research. Follow the instructions

1596 here to find out about available data visualization options and how to include
1597 them with your article.

1598 Supplementary material

1599 Supplementary material such as applications, images and sound clips, can
1600 be published with your article to enhance it. Submitted supplementary items
1601 are published exactly as they are received (Excel or PowerPoint files will
1602 appear as such online). Please submit your material together with the article
1603 and supply a concise, descriptive caption for each supplementary file. If you
1604 wish to make changes to supplementary material during any stage of the
1605 process, please make sure to provide an updated file. Do not annotate any
1606 corrections on a previous version. Please switch off the 'Track Changes'
1607 option in Microsoft Office files as these will appear in the published version.

1608 Research data

1609 This journal requires and enables you to share data that supports your
1610 research publication where appropriate, and enables you to interlink the
1611 data with your published articles. Research data refers to the results of
1612 observations or experimentation that validate research findings. To facilitate
1613 reproducibility and data reuse, this journal also encourages you to share your
1614 software, code, models, algorithms, protocols, methods and other useful
1615 materials related to the project.

1616

1617 Below are a number of ways in which you can associate data with your article
1618 or make a statement about the availability of your data when submitting your
1619 manuscript. When sharing data in one of these ways, you are expected to cite
1620 the data in your manuscript and reference list. Please refer to the "References"
1621 section for more information about data citation. For more information on
1622 depositing, sharing and using research data and other relevant research
1623 materials, visit the research data page.

1624 *Data linking*

1625 If you have made your research data available in a data repository, you can link
1626 your article directly to the dataset. Elsevier collaborates with a number of
1627 repositories to link articles on ScienceDirect with relevant repositories, giving
1628 readers access to underlying data that gives them a better understanding of the
1629 research described.

1630

1631 There are different ways to link your datasets to your article. When available,
1632 you can directly link your dataset to your article by providing the relevant
1633 information in the submission system. For more information, visit the database
1634 linking page.

1635

1636 For supported data repositories a repository banner will automatically appear
1637 next to your published article on ScienceDirect.

1638

1639 In addition, you can link to relevant data or entities through identifiers within
1640 the text of your manuscript, using the following format: Database: xxxx (e.g.,
1641 TAIR: AT1G01020; CCDC: 734053; PDB: 1XFN).

1642 To maximise the visibility of your data, authors are invited to add a citation to
1643 their datasets by including a data reference in their Reference List as per the
1644 'Data References' instructions elsewhere on this page.

1645 *Data in Brief*

1646 You have the option of converting any or all parts of your supplementary or
1647 additional raw data into a data article published in *Data in Brief*. A data article
1648 is a new kind of article that ensures that your data are actively reviewed,
1649 curated, formatted, indexed, given a DOI and made publicly available to all
1650 upon publication (watch this video describing the benefits of publishing your
1651 data in *Data in Brief*). You are encouraged to submit your data article for *Data*

1652 *in Brief* as an additional item directly alongside the revised version of your
1653 manuscript. If your research article is accepted, your data article will
1654 automatically be transferred over to *Data in Brief* where it will be editorially
1655 reviewed, published open access and linked to your research article on
1656 ScienceDirect. Please note an open access fee is payable for publication in
1657 *Data in Brief*. Full details can be found on the Data in Brief website. Please use
1658 this template to write your *Data in Brief* data article

MethodsX

You have the option of converting relevant protocols and methods into one or multiple *MethodsX* articles, a new kind of article that describes the details of customized research methods. Many researchers spend a significant amount of time on developing methods to fit their specific needs or setting, but often without getting credit for this part of their work. *MethodsX*, an open access journal, now publishes this information in order to make it searchable, peer reviewed, citable and reproducible. Authors are encouraged to submit their *MethodsX* article as an additional item directly alongside their revised version of their manuscript. If your research article is accepted, your methods article will automatically be transferred over to *MethodsX* where it will be editorially reviewed. Please note an open access fee is payable for publication in *MethodsX*. Full details can be found on the *MethodsX* website. Please use the methods template or protocol template to prepare your *MethodsX* article.

Data statement

To foster transparency, we require you to state the availability of your data in your submission if your data is unavailable to access or unsuitable to post. This may also be a requirement of your funding body or institution. You will have the opportunity to provide a data statement during the submission process. The statement will appear with your published article on ScienceDirect.