

PHYTOGÉOGRAPHIE ET ORGANISATION DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DANS LE GENRE *PASSIFLORA*

O. DELANOË

Université de Montpellier. Laboratoire de Botanique tropicale
163, rue Auguste -Broussonet. F-34000. Montpellier

Résumé : Le genre *Passiflora* comporte 450 à 500 espèces de lianes herbacées et ligneuses essentiellement représentées en forêt tropicale d'Amérique mais également, avec quelques espèces, en Asie, en Australie et dans les îles du Pacifique-Ouest.

Le plus important centre de diversité du genre, avec environ 150 espèces collectées, se trouve en forêt tropicale humide de moyenne altitude dans la région andine. Un autre centre de diversité, avec une centaine d'espèces collectées, correspond à la forêt de moyenne et basse altitudes d'Amérique centrale et des Antilles. Environ 80 espèces se rencontrent sur le bouclier guyanais d'une part et le bouclier brésilien d'autre part, et une vingtaine d'espèces ont une large répartition en Amérique tropicale.

En Amérique, les centres de diversité renferment des régions montagneuses où la pluviosité est abondante ; ces régions correspondraient à des refuges forestiers et également à des refuges pour les papillons *Heliconius*, papillons des passiflores, exemple de coévolution entre insectes et plantes.

Dans les Guyanes, une zone refuge correspondrait à la région de la montagne de Kaw au nord-est de la Guyane française. Cette région constitue un centre d'endémisme en *Passiflora*, les prospections ont permis d'y récolter une vingtaine d'espèces appartenant à 6 sous-genres différents.

L'étude de caractères propres à quatre de ces sous-genres (*Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* et *Plectostemma*), concernant la phytogéographie, les formes foliaires, l'architecture ou les caractères de résistance des passiflores vis-à-vis de pathogènes, a permis d'estimer le degré de connexion évolutive d'un groupe d'espèces à l'autre.

L'étude de la biodiversité des passiflores guyanaises a permis de déterminer un ensemble de ressources génétiques de ces plantes intéressant l'amélioration de la culture des fruits de la Passion (*Passiflora edulis*), répandue dans de nombreuses régions tropicales du monde.

Mots-clés : *Passiflora-Astrophea*, fruit de la passion, phytogéographie, centre de diversité, Guyane, refuge, hétérophyllie, architecture, liane.

Abstract: The genus *Passiflora* comprises 450 to 500 species of herbaceous and woody lianas most of which occur in tropical forest of America, few species were collected in Asia, Australia and in West Pacific islands.

The most important center of diversity of the genus, with about 150 species collected, is in the cloud forest of Andean cordilleras. Another center of diversity, with about a hundred species collected, is in the high and lower cloud forest of Central America and West Indies. About 80 species were collected in Guianese and in Brazilian Shields, about twenty species are widespread in tropical America.

In America the centers of diversity are located in mountain forests where rainfall is particularly high, these areas would be forest refugia and also refugia for *Heliconius* or passion flower butterflies, example of coevolution between insects and plants.

In Guianas one refugium would be located in the northeastern part of French Guiana, in Kaw mountain region. This area is a center of endemism for *Passiflora*, the botanical explorations permit to collect about twenty species belonging to six different subgenera.

The study of characters to four of these subgenera (*Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* and *Plectostemma*), concerning phytogeography, foliar forms, vegetative architecture and resistance to disease, allows to estimate the evolutive connections of species groups.

The biodiversity study of Guianan passion flowers permitted to determine genetic resources of these plants interesting the improvement of passion fruit culture, widespread in tropical regions of the world.

Keywords: *Passiflora Astrophea*, passion flower, phytogeography, diversity center, Guiana, refugium, heterophyly, architecture, liana.

Présentation générale des *Passiflora*

La famille des Passifloraceae est une famille de taille moyenne avec 18 genres et environ 530 espèces (MABBERLEY, 1987) réparties essentiellement dans les régions tropicales du monde, mais se rencontrant également dans les régions sub-tropicales et tempérées.

Le genre *Passiflora* est de loin le plus important de la famille avec 450 à 500 espèces de lianes herbacées et ligneuses. Le genre a été subdivisé en 22 sous-genres et de nombreuses sections et séries par KILLIP (1938). La taxonomie du genre n'ayant pas été révisée depuis lors, c'est cette dernière classification que nous utilisons.

De nombreuses passiflores sont cultivées pour leurs fruits savoureux, d'autres sont utilisées dans l'industrie pharmaceutique et certaines sont appréciées comme plantes ornementales.

L'aire de distribution des espèces cultivées pour leurs fruits (*Passiflora cincinnata*, *P. edulis*, *P. laurifolia*, *P. ligularis*, *P. maliformis*, *P. mollissima*, *P. quadrangularis*, ...) a dépassé leur aire de distribution d'origine par l'étendue de leur culture recouvrant actuellement de nombreuses régions tropicales du monde. *Passiflora edulis* (fruit de la Passion) est, parmi elles, l'espèce cultivée la plus répandue sous les tropiques, la plus estimée pour sa valeur commerciale.

Phytogéographie des *Passiflora*

Le genre *Passiflora* est essentiellement représenté en forêt tropicale d'Amérique ; cependant l'aire de distribution du genre s'étend sur l'Asie du Sud-Est, l'Australie et les îles du Pacifique Ouest où environ 50 espèces ont été collectées. WILDE (1972) distingue les espèces indigènes du Vieux Monde (une vingtaine au total) des espèces acclimatées introduites d'Amérique. Les passiflores indigènes du Vieux Monde appartiennent toutes au même sous-genre *Plectostemma* Mast. (CUSSET, 1967).

En ne tenant pas compte des espèces introduites et naturalisées, ce genre est absent en Afrique.

La répartition des passiflores en Amérique tropicale a été peu étudiée ; c'est principalement d'après la monographie de KILLIP (1938), basée sur l'analyse de collections d'herbier de Passifloraceae américaines, que la répartition et l'importance de différents groupes taxonomiques ont pu être évaluées.

A l'échelle des Guyanes, une étude est présentée par FEUILLET dans *Diversity and distribution of Guianan Passifloraceae* (1989) ; l'auteur distingue différents types de distribution des passiflores dans la région des Guyanes et de manière plus détaillée en Guyane française.

Le genre *Passiflora* est essentiellement représenté en Amérique tropicale ; cependant une dizaine d'espèces sont originaires du Sud des Etats-Unis. L'aire de répartition du genre en Amérique s'étend entre 30° de latitude nord (Baja California, Florida) et environ 30° de latitude sud (Nord-Chili, Nord-Argentine, Uruguay, Paraguay).

Sur 450 à 500 espèces de passiflores, le plus important centre de diversité, avec 150 espèces collectées appartenant à 11 sous-genres différents, se trouve dans la région andine, en forêt tropicale humide de moyenne altitude des cordillères de Colombie, Venezuela, Equateur et Pérou (zone 1, fig. 1).

Un autre centre de diversité, avec une centaine d'espèces collectées appartenant à 8 sous-genres différents, correspond à la forêt de moyenne et basse altitudes d'Amérique centrale et des Antilles (zone 2, fig. 1).

Environ 80 espèces se rencontrent sur le bouclier guyanais d'une part (zone 3, fig. 1) et le bouclier brésilien d'autre part (zone 4, fig. 1) ; 6 sous-genres de passiflores sont représentés sur le bouclier guyanais, 7 sur le bouclier brésilien.

Une vingtaine d'espèces ont une large répartition en Amérique tropicale (zone 5, fig. 1) ; elles appartiennent à 5 sous-genres différents (*Passiflora*, *Plectostemma*, *Distephana*, *Dysosmia*, *Tryphostemmatoides*).

Les centres de diversité en passiflores renferment des régions montagneuses où la pluviosité est particulièrement abondante; ils sont situés en Amérique centrale, dans les Guyanes, dans la région andine, et au sud et à l'est du bouclier brésilien (DELANOË, 1992).

HAFER (1969) suggère que les principaux refuges forestiers amazoniens coïncident avec les centres actuels de fortes précipitations; ils correspondent principalement aux reliefs montagneux.

Ainsi les régions constituant des centres de diversité pour les passiflores renfermeraient des régions refuges.

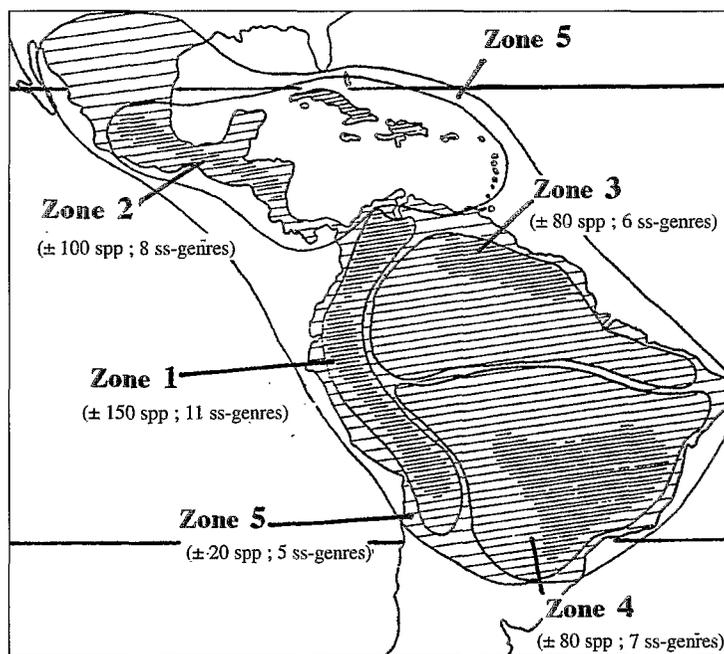


Figure 1

Répartition du genre *Passiflora* L. en Amérique tropicale. Les aires de répartition, numérotées de 1 à 5 ont été évaluées à partir de la monographie de KILLIP (1938) sur les Passifloraceae américaines. Au sein de chaque aire de répartition, les zones ombrées correspondent à des régions particulièrement riches en espèces de *Passiflora*.

D'autre part, il est intéressant de constater que les centres de diversité des passiflores renferment les zones refuges proposées par BROWN (1979) pour les papillons *Heliconius*, papillons des passiflores, constituant un exemple de coévolution entre insectes et plantes; les passiflores étant les seules plantes-hôtes pour les larves de ces papillons (GILBERT, 1973).

Les passiflores guyanaises

Sur les 80 taxa récoltés dans la région des Guyanes, 46 sont endémiques de cette région (FEUILLET, 1989). Un centre d'endémisme est situé à l'ouest du Guyana, sur les pentes des montagnes Kanuku; un autre centre d'endémisme se situe au nord-

est de la Guyane française, dans une région de petites montagnes où la pluviosité est très abondante, c'est également dans cette région que la richesse en espèces est la plus grande.

D'après les travaux de GRANVILLE (1978) cette région très humide située entre Kaw, l'Approuague et la Comté (fig. 2, zone IIb) correspondrait à une zone refuge pour la flore des Guyanes.

Les prospections en Guyane française m'ont permis de collecter 25 espèces du genre *Passiflora*, elles appartiennent à 6 sous-genres différents d'après la classification de KILLIP (1938) (fig. 3). Ces sous-genres ont été définis à partir de caractères floraux.

Considérons les quatre sous-genres : *Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* et *Plectostemma* et voyons quelques caractères propres à chacun d'eux.

Aire de répartition (fig. 4, A)

Les passiflores de Guyane française appartenant au sous-genre *Astrophea* ont une répartition ne dépassant pas la région des Guyanes; d'autre part, trois taxa sont endémiques de Guyane française (*P. citrifolia*, *P. kawensis*, *P. sp. 2*).

L'aire de répartition des espèces du sous-genre *Distephana* est plus étendue, comportant les Guyanes et une partie plus ou moins importante du bassin amazonien.

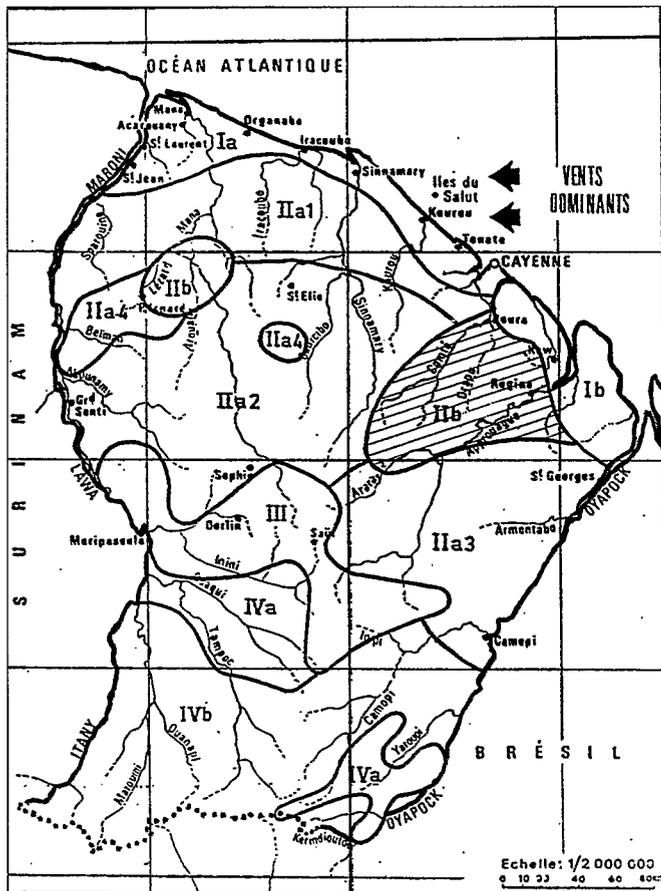


Figure 2

Flore et végétation en Guyane française, les principales régions (d'après J.J. DE GRANVILLE, 1978). Dans le secteur médian subcôtier, la zone IIb correspond à une région de très forte pluviosité et constitue la zone de plus grande diversité en espèces de *Passiflora*.

Certaines espèces des sous-genres *Passiflora* et *Plectostemma* ont une vaste répartition en Amérique tropicale (*P. serratodigitata*, *P. auriculata*, *P. misera*) ; de nombreuses espèces se rencontrent dans la région des Guyanes et le bassin amazonien, et certaines sont endémiques de Guyane française (*P. crenata*, *P. rufostipulata*, *P. exura*, *P. fanchonae*, *P. sp1*).

Formes des feuilles (fig. 4, B)

De nombreuses passiflores sont hétérophylles présentant des feuilles juvéniles et des feuilles adultes de formes différentes. L'hétérophylie est marquée chez certaines espèces du sous-genre *Passiflora* présentant une feuille à caractère juvénile entière et une feuille à caractère adulte palmatilobée ; elle est plus discrète chez les espèces ayant des feuilles juvéniles et adultes entières.

Nous décrivons ci-dessous les feuilles adultes de passiflores guyanaises.

Les passiflores du sous-genre *Astrophea* ont des feuilles simples, entières et généralement de forme elliptique. Chez certaines espèces du sous-genre *Distephana* (*P. coccinea*) la feuille simple est légèrement

lobée, la nervation est palmée mais les lobes latéraux sont peu marqués.

De nombreuses espèces du sous-genre *Passiflora* ont des feuilles présentant des lobes bien marqués (*P. garckeii*, *P. serratodigitata*, *P. edulis*, *P. exura*, ...) ; la feuille est souvent 3-palmatilobée.

La plupart des espèces du sous-genre *Plectostemma* présente des feuilles 3-palmatilobées et le lobe médian est réduit (*P. fanchonae*, *P. vespertilio* et *P. misera*, *P. sp1*) ; le lobe médian est plus développé chez *P. auriculata* et *P. ferruginea*.

Cependant chez certaines passiflores du sous-genre *Distephana* (*P. glandulosa*, *P. variolata*), *Passiflora* (*P. laurifolia*, *P. acuminata*, *P. crenata*, *P. nitida*, *P. rufostipulata*) ou *Plectostemma*, la feuille entière, penninervée et elliptique rappelle celle des passiflores du sous-genre *Astrophea*.

Ainsi du sous-genre *Astrophea* au sous-genre *Plectostemma*, on note le passage d'une feuille entière vers une feuille palmatilobée puis une réduction de taille du lobe médian des feuilles 3-palmatilobées.

Architecture des lianes (fig. 4, C)

Les passiflores observées en Guyane française sont des lianes de milieu forestier ouvert. Les jeunes lianes s'installent dans les éclaircies forestières de taille variable et les lianes adultes grimpent en lisière de forêt ou, en l'absence d'arbre tuteur, développent des tapis lianescents en milieu ouvert où domine une végétation herbacée (DELANOË, 1992).

SOUS-GENRES	ESPECES
<i>Astrophea</i> (DC.) Mast.	<i>P. candida</i> (P.&E.) Masters <i>P. fuchsiiflora</i> Hemsley <i>P. citrifolia</i> Juss. <i>P. kawensis</i> (sp. nov.) <i>P. sp 2</i> (sp. nov.)
<i>Polyanthea</i> (DC.) Killip, stat. nov.	<i>P. cirrhiflora</i> Juss.
<i>Distephana</i> (Juss.) Killip, stat. nov.	<i>P. coccinea</i> Aublet <i>P. glandulosa</i> Cavanilles <i>P. variolata</i> P.&E.
<i>Passiflora</i> = <i>Granadilla</i> (Medic.) Mast.	<i>P. laurifolia</i> L. <i>P. acuminata</i> DC <i>P. crenata</i> Feuillet & Cremers <i>P. nitida</i> H.B.K. <i>P. rufostipulata</i> Feuillet <i>P. garckeii</i> Masters <i>P. serratodigitata</i> L. <i>P. edulis</i> f. <i>flavicarpa</i> Degener <i>P. exura</i> (sp. nov.)
<i>Dysosmia</i> (DC.) Killip, stat. nov.	<i>P. foetida</i> var. <i>hispida</i> (DC) Killip
<i>Plectostemma</i> Mast.	<i>P. auriculata</i> Kunth <i>P. ferruginea</i> Mast. <i>P. fanchonae</i> Feuillet <i>P. vespertilio</i> L. <i>P. misera</i> H.B.K. <i>P. sp 1</i> (sp. nov.)

Figure 3

Les différents sous-genres et espèces du genre *Passiflora* L. récoltés lors des prospections en Guyane française (DELANOË, 1992).

Les passiflores sont des lianes de diamètre relativement faible : les plus grands diamètres mesurés à la base de lianes adultes étaient d'environ 6 cm, ils ne dépassent pas 3 cm à la base des lianes adultes herbacées du sous-genre *Plectostemma*.

À la base des lianes adultes des passiflores du sous-genre *Astrophea* se différencie nettement un tronc ligneux autoportant atteignant 1 à 1,50 m de hauteur; au sommet de celui-ci se développe un ensemble de branches lianescentes.

Les lianes ligneuses du sous-genre *Astrophea* présentent certaines caractéristiques architecturales rappelant celles des arbres, en particulier en ce qui concerne la longue durée de vie d'un individu et la formation d'un tronc.

Chez les passiflores sub-ligneuses ⁽¹⁾, surtout représentées dans le sous-genre *Distephana* et en moindre importance dans le sous-genre *Passiflora* (*P. laurifolia*, *P. acuminata*, *P. rufostipulata*, *P. crenata*, ...), la partie ligneuse et autoportante à la base d'une liane adulte est plus réduite; le tronc est court, il donne naissance à un ensemble de branches exploratrices. La basitonie du système ramifié permet la multiplication végétative.

Les passiflores sub-ligneuses présentent certaines caractéristiques architecturales voisines des buissons et constituent des structures pérennes.

(1) Contrairement aux passiflores ligneuses ayant des tiges circulaires, les sub-ligneuses présentent des tiges à section transversale cannelée; la formation de l'écorce et du bois survient tout d'abord sur les parties saillantes des tiges, elle est plus tardive dans le creux des lobes.

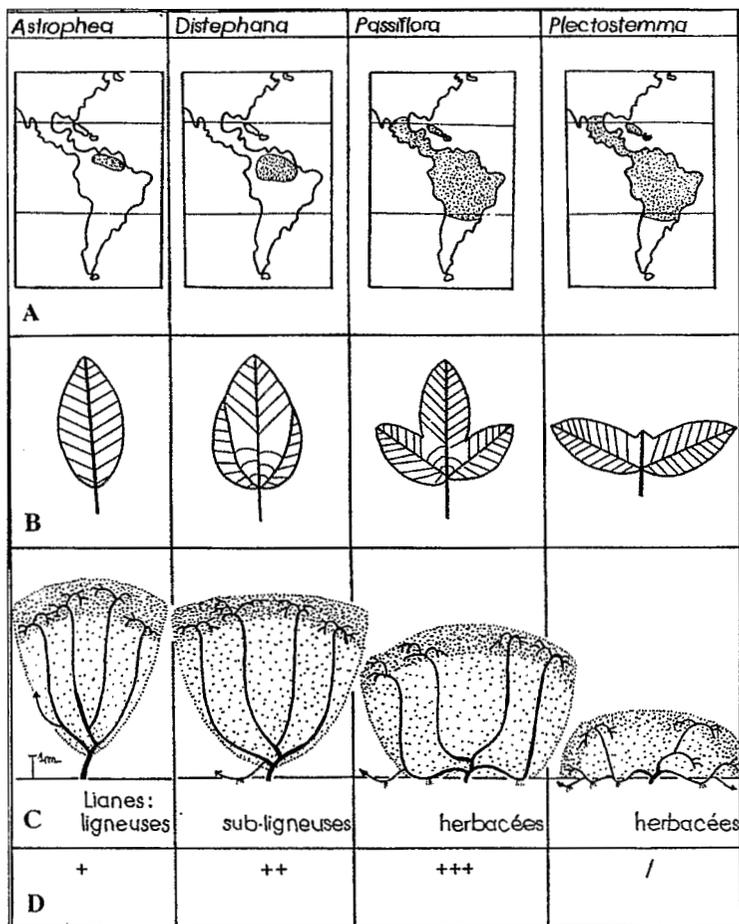


Figure 4

Quelques caractéristiques des *Passiflora* de Guyane française appartiennent aux sous-genres *Astrophea*, *Distephana*, *Passiflora* et *Plectostemma* (DELANOË, 1992). A : répartition des espèces (pour chaque sous-genre, l'aire de répartition est plus ou moins étendue dans la zone ombrée) ; B : formes des feuilles adultes ; C : architecture des lianes adultes grimpant sur des arbres tuteurs en lisière de forêt ; D : caractère de résistance des passiflores vis-à-vis des champignons pathogènes (*Fusarium* spp.) : + : espèces résistantes, ++ : espèces tolérantes, +++ : espèces sensibles, / : absence de résultats (DELANOË, 1991).

Fusarium pallidoroseum (Cooke) Sacc, *Fusarium solani* (Mart.) Sacc a été testée (DELANOË, 1991). Les *Fusarium* sont des champignons communs dans le sol ; chez les passiflores ils peuvent être responsables du flétrissement des lianes suite à des attaques vasculaires ou participer au développement d'une pourriture à la base des lianes adultes. La passiflore herbacée cultivée, *Passiflora edulis* (fruit de la Passion), appartenant au sous-genre *Passiflora*, est particulièrement sensible aux attaques de *Fusarium*.

Les passiflores ligneuses du sous-genre *Astrophea* sont résistantes vis-à-vis des souches de *Fusarium* testées. Les sub-ligneuses du sous-genre *Distephana*, et quelques espèces du sous-genre *Passiflora*, sont tolérantes vis-à-vis des champignons pathogènes, elles présentent une résistance partielle. Les passiflores herbacées du sous-genre *Passiflora* manifestent une forte sensibilité vis-à-vis des champignons pathogènes.

La résistance des passiflores vis-à-vis de champignons pathogènes paraît liée à leur type biologique, les espèces les plus résistantes étant ligneuses et les plus sensibles étant herbacées. Les passiflores les plus sensibles sont aussi celles ayant le plus court cycle de vie (DELANOË, 1992).

Chez les espèces herbacées des sous-genres *Passiflora* et surtout *Plectostemma*, la base autoportante des lianes est encore plus réduite, voire absente dans le sous-genre *Plectostemma*. Les passiflores herbacées poussent peu en hauteur, elles ont tendance à se développer dans le plan horizontal, au contact du sol. La dynamique de croissance est mise à contribution pour la multiplication végétative.

Les passiflores herbacées appartenant aux sous-genres *Passiflora* ou *Plectostemma* présentent certaines caractéristiques architecturales rappelant celles des herbes, en particulier en ce qui concerne la courte durée de vie du système ramifié formé par une tige, l'aptitude à la multiplication végétative et à l'occupation de l'espace au niveau du sol.

Caractère de résistance des passiflores vis-à-vis de champignons pathogènes (fig. 4, D)

La résistance des passiflores de Guyane française vis-à-vis de plusieurs souches de *Fusarium* pathogènes (*Fusa-*

Chez les passiflores sub-ligneuses et surtout ligneuses, l'architecture, en particulier l'édification d'un tronc, contribue à la survie d'un individu. Par contre, chez les passiflores herbacées, la multiplication végétative contribue à la survie d'une population clonale au sein de laquelle les plantes ont une courte durée de vie.

Les Passiflores guyanaises pour l'amélioration des fruits de la Passion (*Passiflora edulis*)

Le sous-genre *Astrophea* serait le plus primitif du genre *Passiflora* ; il renferme les seules formes arborescentes du genre et par de nombreux caractères se rapproche d'autres genres d'arbres et d'arbustes de la famille des Passifloraceae, tels que les genres *Basananthe* (syn. : *Tryphostemma*), *Paropsia* et *Paropsiopsis* (CUSSET, 1970). Ces genres seraient parmi les membres les plus primitifs de la famille et rapprocheraient les Passifloraceae des Flacourtiaceae (METCALFE et CHALK, 1950).

Les passiflores du sous-genre *Astrophea*, endémiques de la région des Guyanes, appartiendraient à une flore très ancienne, celle du massif guyanais recouvrant une pénélaine ancienne formée de roches cristallines et cristallophyliennes. La flore du massif guyanais présente des affinités avec celle du Planalto Central brésilien, symétrique au bouclier guyanais par rapport à l'immense dépression amazonienne. L'étude comparative des flores des deux boucliers révèle certaines affinités qui pourraient être le résultat d'une flore très ancienne commune aux deux boucliers (MAGUIRE, 1970; SCHNELL, 1987).

En ce qui concerne les formes foliaires, très diverses chez les Passifloraceae, CUSSET (1970) qui a étudié l'évolution de la feuille dans cette famille a déterminé les principaux mécanismes de l'évolution; ils reposent en partie sur le passage d'une feuille entière et penninervée, vers une feuille palmatilobée puis vers une disparition progressive du lobe médian des feuilles trilobées. Ainsi les feuilles des passiflores du sous-genre *Astrophea* correspondraient à un type foliaire primitif rencontré également chez d'autres genres de Passifloraceae (*Adenia*, *Basananthe*, *Paropsioidae*).

Les diverses approches biologiques présentées permettent d'estimer l'organisation du complexe d'espèces rencontrées en Guyane française, en précisant le degré de connexion évolutive d'un groupe d'espèces à l'autre.

Ceci permet de mettre en évidence des propriétés génétiques propres à des groupes d'espèces, ces groupes correspondant à des sous-genres. Ainsi cette hiérarchisation peut permettre d'approfondir la taxinomie botanique classique généralement définie à partir de caractères floraux.

Ainsi, concernant les passiflores de Guyane, si on considère le sous-genre *Astrophea* comme le plus primitif du genre *Passiflora*, la tendance évolutive irait d'une distribution limitée aux Guyanes à une distribution plus étendue en Amérique tropicale; d'une feuille entière, penninervée et elliptique vers une feuille palmatilobée puis une réduction du lobe médian; de lianes ligneuses pérennes, à longue durée de vie, proches de formes arborescentes et arbustives, vers des lianes herbacées, ayant une faible durée de vie, formant des populations clonales issues de multiplication végétative.

Pour l'amélioration d'une culture ces hiérarchisations permettent de guider le sélectionneur pour planifier et maîtriser ses travaux de sélection.

Ainsi pour la culture des fruits de la Passion, liane herbacée du sous-genre *Passiflora* répandue dans de nombreuses régions tropicales du monde, les lianes ligneuses et sub-ligneuses des sous-genres *Astrophea* et *Distephana* présentent un grand intérêt pour l'amélioration de la culture, en particulier en ce qui concerne leur résistance vis-à-vis de pathogènes, le caractère ligneux de leurs axes, leur autoportance et leur longue durée de vie.

BIBLIOGRAPHIE

- BROWN, JR., K.S. - 1979 - Ecologia geográfica e evolução nas florestas neotropicais. Thesis, Univ. Estadual de Campinas, São Paulo : 265 p.
- CUSSET, G. - 1967 - Les Passifloracées asiatiques. *Adansonia sér.* 2, 7 : 371-385.
- CUSSET, G. - 1970 - Remarques sur les feuilles de Dicotylédones. *Boissiera*, 16 : 210 p.
- DELANOË, O. 1991 - Étude de la résistance de passiflores de Guyane française vis-à-vis de *Fusarium* pathogènes de la culture des fruits de la Passion (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Fruits*, 46 (5) 593-600.
- DELANOË, O. - 1992 - Les ressources génétiques des passiflores de Guyane. Amélioration de la culture des fruits de la Passion (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener, Passifloraceae). Thèse de doctorat, univ. Montpellier II, 255 p.
- FEUILLET, C. - 1989 - Diversity and distribution of Guianan Passifloraceae. In: Tropical forests, Eds L.B. HOLM- NIELSEN; NIELSEN I.C. & H. BALSLEV, Academic Press, London: 311-318.
- GILBERT, L.E. - 1973 - Ecological consequences of a coevolved mutualism between butterflies and plants. In: Coevolution of animals and plants, Eds. L.E. GILBERT et P.H. RAVEN, Univ. of Texas Press, Austin: 210- 240.
- GRANVILLE, J.J. de - 1978 - Recherche sur la flore et la végétation guyanaises. Thèse, univ. Montpellier II, Montpellier : 272 p.
- HAFFER, J. - 1969 - Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- KILLIP, E.P. 1938 - The American species of Passifloraceae. Field Museum of Natural History, Botanical series, Chicago, 2 vol.: 613 p.
- MABBERLEY, D.J.. - 1987 - The Plant Book. Cambridge University Press, Cambridge: 706 p.
- MAGUIRE, B. - 1970 - On the flora of the Guyana Highland. *Biotropica*, 2(2) : 85-100.
- METCALFE, C.R. et CHALK, L. - 1950 - Anatomy of Dicotyledones. Clarendon Press, Oxford, 2 vol.: 1500 p.
- SCHNELL, R. - 1987 - La flore et la végétation de l'Amérique tropicale. Masson, Paris, 2 vol. : 928 p.
- WILDE, J.J.O. de - 1972 - Passifloraceae. In: Flora Malesiana, Ed. C.G.G.J. VAN STEENIS, Wolters-Noordhoff, Groningen, Pays-Bas, series 1, vol. VII, part. 2: 405-434.