

**UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES
CAROLINA AGOSTINI MITTELSTAEDT**

**FILOGENIA DO GÊNERO *UTRICULARIA* L. (LENTIBULARIACEAE) UTILIZANDO
CARACTERES MORFOLÓGICOS E MOLECULARES PELO MÉTODO DE
OTIMIZAÇÃO DIRETA**

Mogi das Cruzes, SP

2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES
CAROLINA AGOSTINI MITTELSTAEDT

**FILOGENIA DO GÊNERO *UTRICULARIA* L. (LENTIBULARIACEAE) UTILIZANDO
CARACTERES MORFOLÓGICOS E MOLECULARES PELO MÉTODO DE
OTIMIZAÇÃO DIRETA**

Dissertação apresentada ao programa de
Pós-Graduação da Universidade de Mogi
das Cruzes para obtenção do Título de
Mestre em Biotecnologia
Área de concentração: Taxonomia
Molecular.

Prof. Orientador: Dr. Vitor Fernandes Oliveira de Miranda

Mogi das Cruzes, SP
2008

FICHA CATALOGRÁFICA

Universidade de Mogi das Cruzes - Biblioteca Central

Mittelstaedt, Carolina Agostini

Filogenia do gênero *Utricularia* L. (*Lentibulariaceae*) utilizando caracteres morfológicos e moleculares pelo método de otimização direta / Carolina Agostini Mittelstaedt. -- 2008.

119 f.

Dissertação (Mestrado em Biotecnologia) - Universidade de Mogi das Cruzes, 2008

Área de concentração: Ciências Biológicas

Orientador: Prof. Dr. Vítor Fernandes Oliveira de Miranda

1. Utricularia 2. Lentibulariaceae 3. Filogenia 4. Morfologia I. Título II. Miranda, Vítor Fernandes Oliveira de

CDD 581.38

ATAS

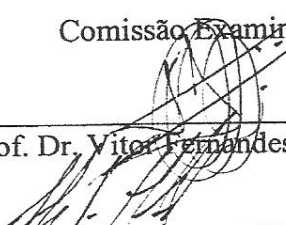
ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE APRESENTAÇÃO DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO EM BIOTECNOLOGIA DA UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES

Às dez horas do dia vinte e nove de fevereiro de dois mil e oito, na Universidade de Mogi das Cruzes, realizou-se a defesa de dissertação "Filogenia do gênero Utricularia L. (Lentibulariaceae) utilizando caracteres morfológicos e moleculares pelo método de otimização direta" para obtenção do grau de Mestre pelo(a) candidato(a) **Carolina Agostini Mittelstaedt**. Tendo sido o número de créditos alcançados pelo(a) mesmo(a) no total de 58 (cinquenta e oito), a saber: 34 unidades de crédito em disciplinas de pós-graduação e 24 unidades de crédito no preparo da dissertação, o(a) aluno(a) perfaz assim os requisitos para obtenção do grau de Mestre. A Comissão Examinadora estava constituída dos Senhores Professores Vitor Fernandes Oliveira de Miranda e Alexandre Pires Marцениuk da Universidade de Mogi das Cruzes e Marco Antonio de Assis da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, sob a presidência do primeiro, como orientador da dissertação. A Sessão Pública da defesa de dissertação foi aberta pelo Senhor Presidente da Comissão que apresentou o(a) candidato(a). Em seguida o(a) candidato(a) realizou uma apresentação oral da dissertação. Ao final da apresentação da dissertação, seguiram-se as arguições pelos Membros da Comissão Examinadora. A seguir a Comissão, em Sessão Secreta, conforme julgamento discriminado por cada membro, considerou o(a) candidato(a)

aprovado por unanimidade
(aprovado(a)/reprovado(a)) (unanimidade/maioria)

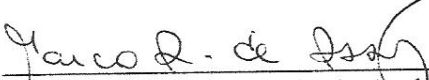
Mogi das Cruzes, 29 de fevereiro de 2008.

Comissão Examinadora



Prof. Dr. Vitor Fernandes Oliveira de Miranda

Prof. Dr. Alexandre Pires Marцениuk



Prof. Dr. Marco Antonio de Assis

Julgamento

aprovado
(aprovado(a)/reprovado(a))

aprovado
(aprovado(a)/reprovado(a))

aprovado
(aprovado(a)/reprovado(a))

DEDICATÓRIA

Não tem jeito!! Se esse espaço não for exclusivo para os amigos, meus pais e meu Neno, eu não vou ser justa. Sem essas pessoas especiais eu não sou ninguém e nunca serei. Independente do que acontecer em nossas vidas esses são os únicos que serão eternamente presentes!

AGRADECIMENTOS

Esse espaço, eu dedico a muitas pessoas especiais e as instituições, que contribuíram de diferentes maneiras para a realização e conclusão deste trabalho.

Inicialmente agradeço ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) e CAPES por todo apoio financeiro ao projeto por meio do Programa de Capacitação em Taxonomia – PROTAX, ao Programa de Pós-Graduação da Universidade de Mogi das Cruzes, aos laboratórios de Sistemática Vegetal da UMC, e aos laboratórios do Núcleo Integrado de Biotecnologia (Laboratório de Genômica, Laboratório de Genética de Peixes, Laboratório de Fungos, Laboratório de Virologia), por todo apoio.

Agradeço a todos os curadores dos herbários que me cederam material para o engrandecimento do estudo.

Agradeço ao meu orientador professor Vitor Miranda, por todos os anos de trabalho e por todo aprendizado.

Gostaria de agradecer muitíssimo aos meus Pais (Cinira e Jair) por todo amor, dedicação, investimento e compreensão! Sem eles, obviamente... eu nem estaria aqui!!!

Neno, nem preciso falar ou escrever nada. Só ele sabe o quanto ele é especial, importante e fundamental em minha vida. (TAM).

À minhas duas queridas avós por todo amor e carinho e grandes almoços. Humm. Aos meus familiares pelos grandes momentos de confraternização e risada e aos meus primos lindos que tanto me ajudam. A família no meu namorado: Cecília, César, Gui (da cuíca) e Dudu por todo apoio e carinho.

Agora falando dos meus grandes amigos e companheiros, esses eu agradeço imensamente. Foram tantas mãos, pernas, cabeças construindo essa história... Muito bom! Momentos únicos que serão inesquecíveis!

Obrigado meninas Fabiii - Vani, Juliana – flor M, Taty (Tatiana Maria), Corina - Clorina, Karla (altas horas), Renatinha, Sarah Livia e Paola (Tibes) pelo grande laço de amizade, por tanta ajuda, tanta felicidade e tantas gargalhadas e tantas travessuras (superlotação, pique!). Vocês sabem que foram importantíssimas para esse trabalho. César e Gustavão, apesar de vocês não serem meninas, se incluam nesse parágrafo.

A Bianca pela grande amizade, pelas boas discussões “intelectuais” sobre filogenia e todos os outros tipos de assunto (já que isso era interminável). Sua amizade será eterna, pois amigas como você não tem igual!

A Débora e Catarina por todo apoio atenção ajuda e companheirismo, em todos esses momentos do mestrado. Mais uma conquista meninas.

Meu grande amigo Alexei. Eu agradeço muito por ter sua amizade, e por termos divididos tantos momentos legais, tanto pessoais quanto profissionais! Espero poder sempre trabalhar com pessoas como você.

Ao pessoal do NIB, Day, Ana Claudia (ana maria !), Deibs e Marina, Cris, Marília, Almir, Neilce obrigado por todo apoio no laboratório e por toda ajuda no meu crescimento. Vocês foram fundamentais no desenvolvimento desse trabalho. Além disso, não posso esquecer de agradecer por toda atenção e a básica conversa fiada (essencial!).

Nem tenho palavras para agradecer os professores Alexandre Hilsdorff, Wellington Araujo, Regina Costa, Luiz Nunes, Vinicius (Vinna!) e Luis Wolff, Vivian e Marcos por todo apoio, pelo espaço que me permitiu trabalhar, pelas boas conversas que me ajudaram a crescer muito e melhorar muito o meu trabalho. Obrigado à professora Patrícia Cristalli por todo apoio de sempre em qualquer circunstância.

Agradeço à todas as pessoas do herbário, por toda ajuda, atenção. Foram momentos muito bons de convívio! Também agradeço a todo pessoal da Mirmecologia, por toda atenção.

Obrigado meu amigo Fabio, pela grande amizade, por ter me ajudado nos momentos mais difíceis e pela grande companhia no nosso adorável transporte coletivo de todo o dia.

As minhas grandes amigas Eliza e Elice por tudo. A amizade e ajuda de vcs também foi fundamental para a continuidade e o término desse trabalho. Nossas conversas e risadas foram muitíssimo agradáveis!

Sobre a turma da USP, eu agradeço por tudo: todas as oportunidades, meu crescimento profissional, as grandes amizades, a todos os momentos divertidos, mesmo no frio do herbário. Flavio, Suzana, Ale (Heman), Marcelo Pace, Mariane, Anselmo, Mirian, Benoit (meu único amigo que me chama de Carro!), Caqui (desenhos

ufa!), Criis, Richard, Leandro, Marcelo Cabeção, Fernanda (sempre na organização ahaha), Mauricio (boas gargalhadas), Maria Ana, Euder, Wesley... Foram momentos inesquecíveis e grandes amizades construídas que pretendo levar pra sempre.

Aos meus queridos professores Lucia Lohmann, por todas as oportunidades, pelo meu grande crescimento, por toda a atenção, mesmo nos momentos mais impossíveis, enfim... por tudo; professor José Rubens Pirani, por toda oportunidade, atenção e apoio, professor Paulo Sano pelas oportunidades de conhecer um pouco mais sobre meu lindo grupo de estudo, e aquele lindo lugar chamado Serra do Cipó (MG).

Maurão, Ju Lovo e Paulo, além de todo o convívio anual, aquela viagem será inesquecível. Até o rádio quebrado funcionou. Tudo perfeito. Obrigado de verdade. Vocês são muito importantes pra mim.

Momento especial: não tenho nem palavras pra agradecer minha grande amiga e irmã Alice e o Leo! Sem vocês o que seria dessa tese? Obrigado pela grande amizade, por todas as viagens, por todos momentos felizes e felizes!!!! Amizade igual à de vocês não existe e se existe é uma em milhões. Adoro muito vocês!

Essas meninas eu também não poderia deixar de agradecer. Minhas amigonas do Jazz. Só elas pra me agüentar nos momentos de estresse. A felicidade delas sempre será contagiante.

Aos meus grandes amigos Thi e Ro Brolezzi, Thiago Carraro, Mari Maggioli (Magrela), e ao Robert , e a Tuca, obrigado por tudo. Uma vida uma história!

Agradeço a atenção do professores Dr. Richard Jobson Dr. Kay Muller e Dr. Rolf Rutishauser por todo apoio.

Agradeço muito ao Fernando Rivadavia por toda ajuda e apoio, e conhecimento sobre o grupo que trabalhamos. Foi fundamental.

Obrigado João Davison e Ronaldo por todo apoio e amizade desde o período da graduação até agora!

Obrigado a todos que me ajudaram em todas as situações, neste período !

Quando não tiver mais nada

Nem chão, nem escada

Escudo ou espada

O seu coração

Acordará!...

(Nando Reis)

RESUMO

Estudos filogenéticos para o gênero *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) foram propostos utilizando caracteres moleculares e, de acordo com essas topologias, a classificação infragenérica apresentou algumas incongruências com as propostas baseadas apenas nas circunscrições baseadas em morfologia. Sendo assim o presente estudo teve como objetivo verificar a relação dos táxons infragenéricos de *Utricularia* através de uma hipótese filogenética baseada em caracteres morfológicos (abrangendo todas as seções do gênero), combinada (morfológico parcial e molecular, utilizando a região ITS do rDNA) e além da hipótese da evolução dos caracteres. De acordo com a topologia morfológica tanto os subgêneros quanto a maioria das seções são monofiléticas e corroboram tanto com a proposta de Taylor (1989) quanto com os outros estudos filogenéticos realizados para o gênero *Utricularia*. Sobre a evolução dos caracteres relacionados à carnivoría, provavelmente as armadilhas de capturas são formadas a partir do processo de epiascidiase das folhas de um ancestral semelhante ao gênero *Pinguicula*. O hábito plesiomórfico, provavelmente, é o terrestre e a partir deste, surgiram em linhagens distintas os demais hábitos. Das estruturas reprodutivas, o cálice possivelmente teve uma evolução ordenada, tendo os lobos 5-lobados (presente no grupo-externo), fusionados em 4-lobado inicialmente e posteriormente uma segunda fusão, formando o cálice 2-lobado. Quando avaliada a análise combinada (parâmetro 441), verificou-se que a maioria dos grupos monofiléticos presentes na topologia baseada na morfologia são semelhantes, com exceção de algumas seções como *Utricularia* e, além disso, o estudo com a região do ITS ribossomal mostrou-se promissor para estudos filogenéticos para o gênero *Utricularia*. As hipóteses filogenéticas baseadas na análise combinada foram similares às da topologia com base em dados morfológicos, uma vez que as árvores foram congruentes.

Palavra **chave**: *Utricularia*, filogenia e Lentibulariaceae

ABSTRACT

Phylogenetic studies of *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) using molecular markers resulted some different proposes to infrageneric classification when compared to morphology circumscriptions. The present study aimed to obtain a phylogenetic hypothesis based on morfological characters from all the sections of *Utricularia*, and a phylogeny using molecular (ITS region from rDNA) and morphological (combined analysis). Hypotheses about some characters evolution were proposed. According to the morfological topology, the subgenera and most sections are monophyletic, as supported by Taylor's circumscriptions and some recent phylogenetic studies of the group. Probably, the evolution of carnivory characters is based in epiascidiate leaves from an ancestral similar to *Pinguicula*. The most primitive condition of the habit is terrestrial, and the others habits may be apomorphic states. About the reproductive strutures, the calyx evolution was ordenate from 5-lobate to 2-lobate, with the fusion process. When regarded the combinate analysis (441 parameters), the topology was congruent to the morphology hypothesis based on other studies of *Utricularia*, except to the section *Utricularia*. In this study we also verified that the ITS region may be interesting to phylogenetic studies for the genus and Lentibulariaceae. The hypotheses based on combined data were congruent in some aspects in analyses using molecular and morphological data.

Key words: *Utricularia*, phylogeny, Lentibulariaceae

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Representantes dos gêneros pertencentes à família Lentibulariaceae. Na seqüência da esquerda para direita: <i>Genlisea violacea</i> (Joe, 2005), <i>Utricularia cucullata</i> e <i>Pinguicula aurea</i> Fonte: carnivorousplants.com.....	19
Figura 2. Prancha de hábito com a indicação dos caracteres presentes no gênero <i>Utricularia</i> . A. e B. Corola; C. cálice; D. fruto cápsula; E abertura da fruto; F. semente; G. utrículo; H. bráctea floral; I Cálice com gineceu; J. estame; K. gineceu; L. Lobo superior da corola com disposição das estruturas reprodutivas. Fonte: Deutschlands Flora in Abbildungen, 1796 (Prancha 63.).....	22
Figura 3. Esquema da variabilidade da morfologia externa do utrículo. Extraído de Taylor (1989).....	25
Figura 4. Algumas espécies de <i>Utricularia</i> representando a variabilidade da forma da corola. <i>U. reniformis</i> (A); <i>U. praelonga</i> (B – Maura, 2007); <i>U. longifolia</i> (C – Mullins, 2005); <i>U. cucullata</i> (D); <i>U. flaccida</i> (E – Mullins, 2005); <i>U. partenopipes</i> (F – Mullins, 2005); <i>U. foliosa</i> (G); <i>U. tricolor</i> (H); <i>U. amethystina</i> (I); <i>U. neottioides</i> (J – Mullins, 2005); <i>U. menziesii</i> (K – www.plantarara.com); <i>U. pubescens</i> (L – www.carnovorous.com); <i>U. simulans</i> (M); <i>U. alpina</i> (N – www.plantarara.com); <i>U. juncea</i> (O); <i>U. gibba</i> (P); <i>U. nana</i> (Q – Minatel, 2007); <i>U. quelchii</i> (R – www.plantarara.com); <i>U. multifida</i> (S – www.carnivorous.com).	28
Figura 5. Esquema sobre evolução das diferentes armadilhas de plantas carnívoras e a perda das mesmas para alguns grupos. Fonte: Heubl et al. (2006).....	31
Figura 6. Esquema da região ITS do rDNA. Fonte: Baldwin et al. (1995.).....	37
Figura 7. Esquema dos espaçadores intergênicos ITS1 e ITS2 e localização dos respectivos iniciadores de acordo com White et al. (1990).....	48
Figura 8. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Topologia baseada em matriz de caracteres morfológicos. Os quadros coloridos representam as seções pertencentes ao gênero <i>Utricularia</i>	52
Figura 9. Cladogramas baseados na análise molecular, considerando 16 parâmetros de custos para <i>gaps</i> : transições: transversões e valores de ILD. Cladograma no quadro rosa é o mais congruente.....	59
Figura 10. Cladogramas baseados na análise molecular e morfológica combinada, considerando 16 parâmetros de custos para <i>gaps</i> : transições: transversões e ILD. Quadro verde com arvore mais congruente.....	60
Figura 11. Cladograma resultante da análise combinada (morfologia + molecular) (A) e molecular isolada (B), parâmetro de custo 4:4:1 (<i>gaps</i> : transições: transversões). Número I corresponde ao grupo parafilético, número II corresponde às seções monofiléticos.....	61

Figura 12. Parte do cladograma de consenso estrito, baseado nos caracteres morfológicos para o gênero <i>Utricularia</i> , ilustrando o relacionamento entre as seções <i>Chelidon</i> , <i>Nigrescentes</i> , <i>Phyllaria</i> , <i>Psyllosperma</i> , <i>Foliosa</i> , <i>Orchidioides</i> e <i>Iperua</i>	65
Figura 13. Parte do cladograma de consenso estrito, baseado nos caracteres morfológicos para o gênero <i>Utricularia</i> , ilustrando o relacionamento entre as seções <i>Enskide</i> , <i>Meionula</i> , <i>Australes</i> , <i>Nigrescentes</i> , <i>Meionula</i> , <i>Australes</i> , <i>Aranella</i> , <i>Martinia</i> , <i>Calpidisca</i> , <i>Lloydia</i> , <i>Oligocista</i> , <i>Stylothea</i> , <i>Stomoisia</i> , <i>Benjaminia</i>	66
Figura 14. Parte do cladograma de consenso estrito, baseado nos caracteres morfológicos para o gênero <i>Utricularia</i> , ilustrando o relacionamento entre as seções <i>Sprucea</i> , <i>Kamienskia</i> , <i>Oliveria</i> , <i>Mirabiles</i> , <i>Nelipus</i> , <i>Avesicaria</i> , <i>Lecticula</i> , <i>Utricularia</i> , <i>Vesiculina</i> , <i>Avesicarioides</i> e <i>Choristotecae</i>	69
Figura 15. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação da evolução do caráter forma de vida.....	73
Figura 16. Cladogramas exemplificando a evolução dos hábitos reofítico (azul) e aquático (amarelo). Árvore A: extraída do trabalho de Müller <i>et al.</i> (2006) compilando as propostas filogenéticas para o gênero. Árvore B: resumo da topologia baseada em caracteres morfológicos do presente estudo.....	74
Figura 17. Hipótese evolutiva das formas de vida presentes no gênero <i>Utricularia</i> , baseada na topologia do atual trabalho. Esquemas das espécies modificadas de Taylor (1989).....	76
Figura 18. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação da evolução do caráter tipo de armadilha.....	79
Figura 19. Hipóteses para o desenvolvimento da estrutura carnívora. (A) esquema sobre epiascidiase extraído de Juniper <i>et al.</i> (1989). (B) esquema sobre hipótese de epiascidiase para <i>Utricularia</i> . (C) esquema para hipótese dos utrículos serem estruturas foliares.....	79
Figura 20. Cladograma de consenso semi-estrito de 144 árvores mais parcimoniosas. Representação da evolução dos utrículos.....	80
Figura 21. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas cm 616 passos. Representação da evolução do caráter abertura dos utrículos.....	83
Figura 22. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. A: localização dos utrículos. B: Evolução do caráter filocládios.....	85
Figura 23. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas, com 616 passos. A. Representação da evolução da característica filotaxia. B. Forma do limbo foliar.....	87
Figura 24. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas, com 616 passos. Representação da característica tipo de inflorescência.....	89

Figura 25. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas, com 616 passos. A: Representação do caráter tipo de bráctea; B: tipo de bractéola.....	91
Figura 26. Cladograma baseado na hipótese filogenética morfológica do presente trabalho. Evolução da forma do cálice e dos lobos. Figura modificada de Taylor (1989.).....	92
Figura 27. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. A: Representação do caráter forma da corola (lábio inferior/ cladograma esquerdo e B: lábio superior / cladograma direito).....	95
Figura 28. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação do caráter forma do cálcar.....	96
Figura 29. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação do caráter tipo de deiscência da cápsula.....	97
Figura 30. Cladogramas representando a relação entre as seções do gênero <i>Utricularia</i> . Árvore A - extraída do trabalho de Müller <i>et al.</i> (2006). Árvore B - resultado da análise combinada deste presente estudo (molecular – ITS do rDNA e morfológica).....	99
Figura 31. Cladogramas representando a relação entre as seções do gênero <i>Utricularia</i> . Árvore A - extraída do trabalho de Müller <i>et al.</i> 2006, apresentando propostas de Jobson <i>et al.</i> (2003) para o gênero <i>Utricularia</i> . Árvore B - resultado da análise combinada (molecular – ITS do rDNA e morfológica). Clados circutados representando seção <i>Utricularia</i>	100
Figura 32. Cladogramas para o gênero <i>Utricularia</i> . Árvore A : extraída do trabalho de Müller <i>et al.</i> (2006), apresentando propostas de Jobson <i>et al.</i> (2003) para o gênero <i>Utricularia</i> . Árvore B - resultado da análise combinada (molecular – ITS do rDNA e morfológica); Árvore C – topologia resumida baseada na morfologia (utilizando todas seções do gênero <i>Utricularia</i>). Círculos em laranja demonstrando a relação da seção <i>Vesiculina</i> com outras seções do gênero.....	101

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Sistema classificatório proposto cronologicamente para as espécies de <i>Utricularia</i> (Lentibulariaceae).....	34
Tabela 2. Lista de espécies dos gêneros <i>Utricularia</i> , <i>Genlisea</i> e <i>Pinguicula</i> (Lentibulariaceae) utilizadas neste estudo, com suas respectivas seções e subgêneros (<i>sensu</i> Taylor, 1989). As espécies coletadas e observadas em campo estão em negrito.....	43
Tabela 3. Acrônimos e nomes de herbários que cederam materiais de <i>Utricularia</i> (Lentibulariaceae) como doação e/ou empréstimo para análise morfológica.....	46
Tabela 4. Protocolo de extração de DNA vegetal de acordo com o protocolo do fabricante do produto DNAzol®	47
Tabela 5. Iniciadores universais da região ITS utilizados para amplificação das regiões espaçadoras ITS1 e ITS2 de acordo com White <i>et al.</i> (1990)...	49
Tabela 6. Matriz baseada na morfologia de 81 táxons de Lentibulariaceae (grupo interno <i>Utricularia</i> e grupo externo <i>Genlisea</i> e <i>Pinguicula</i>) utilizando 75 caracteres morfológicos com estados binários ou multi (-= estado do carácter inaplicado; ? = ausência de informação).....	53
Tabela 7. Lista dos 75 caracteres morfológicos utilizados para a elaboração da matriz morfológica. A codificação dos caracteres foi binária ou multiestados.....	55
Tabela 8. Índices de Incongruência (<i>ILD</i>) de acordo com os comprimentos dos cladogramas das análises moleculares (ITS) e morfológicas (MORFO) isoladas e combinadas (COMB). O comprimento dos ramos da análise molecular está de acordo com os 16 parâmetros de custos para <i>gap</i> : transição: transversão (primeiro 1:1:1 até 4:4:1). Parâmetro em roxo com menor índice de incongruência e parâmetro em azul com maior índice de incongruência.....	58

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	19
1.1 A FAMÍLIA LENTIBULARIACEAE Rich.	19
1.2 OBJETO DE ESTUDO: <i>Utricularia</i> L.	20
1.3 MORFOLOGIA DE <i>Utricularia</i> L.	21
1.4 EVOLUÇÃO DA CARNIVORIA	30
1.5 HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DE <i>Utricularia</i> L.	32
1.6 A FILOGENIA DO GÊNERO <i>Utricularia</i> L.	35
1.7 A REGIÃO ITS DO DNA RIBOSSOMAL	36
1.7.1 Reconstruções filogenéticas com a região ITS	38
2. OBJETIVOS	40
2.1 GERAL	40
2.2 ESPECÍFICOS	40
3. MÉTODO	41
3.1 MATERIAL VEGETAL E ESTUDOS MORFOLÓGICOS	41
3.1.1 Coleta e fixação de material vegetal	41
3.1.2 Análise morfológica	41
3.1.3 Codificação dos caracteres e matriz morfológica	42
3.2 ESTUDOS MOLECULARES	46
3.2.1 Extração de DNA	46
3.2.2 Amplificação e seqüenciamento	47
3.3 ANÁLISE FILOGENÉTICA MORFOLÓGICA E MOLECULAR	49
4. RESULTADOS	51
4.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA: MORFOLOGIA	51
4.2 ANÁLISE MOLECULAR E COMBINADA	57
4.2.1 Análise molecular isolada	57
4.2.2 Análise combinada (morfológica + molecular)	57

5. DISCUSSÃO	62
5.1 A TAXONOMIA BASEADA NA MORFOLOGIA	62
5.2 A HISTÓRIA EVOLUTIVA DOS PADRÕES MORFOLÓGICOS EM <i>Utricularia</i> L.	71
5.2.1 Forma de vida	71
5.2.2 Estruturas carnívoras associadas ao hábito	76
5.2.3 Caracteres morfológicos vegetativos	79
5.2.4 Caracteres morfológicos reprodutivos	88
5.3 DISCUSSÕES TAXONÔMICAS E MORFOLÓGICAS A PARTIR DA ANÁLISE COMBINADA	
6. CONCLUSÕES E SUGESTÕES	102
REFERÊNCIAS	103
APÊNDICES	
APÊNDICE A	112
APÊNDICE B	115

1. INTRODUÇÃO

1.1 A FAMÍLIA LENTIBULARIACEAE Rich.

Dentro do Reino Vegetal o hábito carnívoro se restringe a um pequeno número de espécies pertencentes às angiospermas. São aproximadamente 600 espécies de 11 famílias, distribuídas em clados não relacionados filogeneticamente (APG II, 2003)

A família que possui o maior número de espécies com a característica carnívora é Lentibulariaceae. São aproximadamente 320 espécies segregadas em três gêneros (*Pinguicula* L., *Genlisea* A. St-Hil. e *Utricularia* L. – Fig. 1) de ampla distribuição, principalmente nas regiões tropicais. O *habitat* destas espécies é, em geral, pobre em nutrientes, com vegetações rasteiras, solos arenosos a pedregosos, com capacidade de formar filmes de água até pequenos alagados. Em alguns grupos as espécies podem ser epífitas, ou exclusivamente aquáticas (GUISANDE *et al.*, 2007).



Figura 1. Representantes dos gêneros pertencentes à família Lentibulariaceae. Na seqüência da esquerda para direita: *Genlisea violacea* (Joe, 2005), *Utricularia cucullata* e *Pinguicula aurea* Fonte: carnivorousplants.com.

De acordo com o código da nomenclatura botânica o nome Lentibulariaceae pertence ao grupo de nomes conservados (*nomen conservadum*) baseado no gênero *Lentibularia* sinônimo de *Utricularia*.

Nos recentes trabalhos de filogenia a família integra a ordem Lamiales, grupo das Euasterídeas (APG II, 2003) e constitui um grupo monofilético (JOBSON *et al.*, 2003). Em classificações anteriores, a família pertencia à ordem Schophulariales e subclasse Asteridae (CRONQUIST, 1981).

A estrutura carnívora é uma das principais características que diferencia os gêneros. No gênero *Pinguicula* L. as folhas de disposição rosulada possuem grande variedade de glândulas secretoras de mucilagem e glândulas digestivas e de absorção, responsáveis pela atividade de captura e digestão dos organismos. Nas *Genlisea* a armadilha de captura, proveniente das estruturas vegetativas, possui forma de hélice e com a base espessa formando ampolas, próximas das rosetas foliares. O gênero *Utricularia* contém estruturas em forma de vesícula, denominadas utrículos, localizadas nas estruturas vegetativas (FISCHER *et al.*, 2003).

Economicamente, a família tem grande importância como ornamental, principalmente para colecionadores de plantas carnívoras, mas também já foi proposta como promissora no controle biológico de vetores dependentes de água na fase larval (CAMPOS, 2001).

1.2 OBJETO DE ESTUDO: *Utricularia* L.

O gênero *Utricularia* possui a maior riqueza de táxons carnívoros, com cerca de 220 espécies (BARTHLOTT *et al.*, 2004; GUISANDE *et al.*, 2007) quando comparado aos demais táxons que apresentam o mesmo hábito. Sua distribuição se concentra nas regiões tropicais e subtropicais. Este gênero pertence à família Lentibulariaceae L.C. Richard, Lamiales, Euasterídeas (APG II, 2003), juntamente com os gêneros *Pinguicula* e *Genlisea*, com menor representatividade no número de espécies (aprox. 80 e 25 respectivamente) (TAYLOR, 1989; DÖRRSTOCK *et al.*, 1996; FISCHER *et al.*, 2004).

Em *Utricularia* há uma intrigante modificação vegetativa conhecida como utrículo, uma das mais complexas estruturas foliares existentes no Reino Plantae (LLOYD, 1942; JUNIPER *et al.*, 1989). Os utrículos são órgãos globosos adaptados para a captura de pequenas presas e absorção de nutrientes. As presas, que podem ser desde microcrustáceos até pequenas larvas de insetos, são digeridas com as próprias enzimas do utrículo, assim como por comunidades de microrganismos viventes em seu interior (SIROVÁ *et al.*, 2003). Sua morfologia é intrigante e diversificada, sendo sua morfo-anatomia justificativa para a segregação de diferentes táxons (JUNIPER *et al.*, 1989; TAYLOR, 1989).

Na classificação proposta por Taylor (1989) as espécies foram subdivididas em dois subgêneros (*Polypompholyx* e *Utricularia*) e 35 seções baseadas na morfologia vegetativa e, em alguns casos, nas características florais, formando supostos grupos naturais, mesmo existindo, até o momento, problemas na determinação de alguns caracteres morfológicos (TAYLOR, 1989).

1.3 MORFOLOGIA DE *Utricularia* L.

Na maioria das angiospermas as estruturas morfológicas vegetativas (raiz, caule e folhas) e reprodutivas (flores, frutos e sementes) são bem delimitadas e definidas e podem ser evidenciadas com certa facilidade, permitindo a comparação entre as diferentes espécies. Porém, existem grupos que fogem desta regra, como é o caso de algumas espécies de plantas aquáticas (Podostemaceae) e Lentibulariaceae (*Utricularia* e *Genlisea*).

Alguns autores como BELL (1991 *apud* RUTISHAUSER 2001) denomina as discrepâncias morfológicas vegetais como anomalias, porém o termo não se aplica aos padrões morfológicos atípicos (como estruturas ou ramos fotossintetizantes, estruturas caulinares diferenciadas) e sim às estruturas que não se enquadram aos conceitos tradicionais morfológicos. Dentre os grupos vegetais providos destas anomalias, as *Utricularia* são consideradas as mais complexas e atípicas (Fig. 2.). De todas as

estruturas morfológicas descritas para o grupo, as estruturas vegetativas são as mais diversificadas e peculiares. Um dos argumentos que atualmente explicam essa complexidade são as altas taxas de mutação encontradas no genoma destas espécies (JOBSON & ALBERT, 2002).

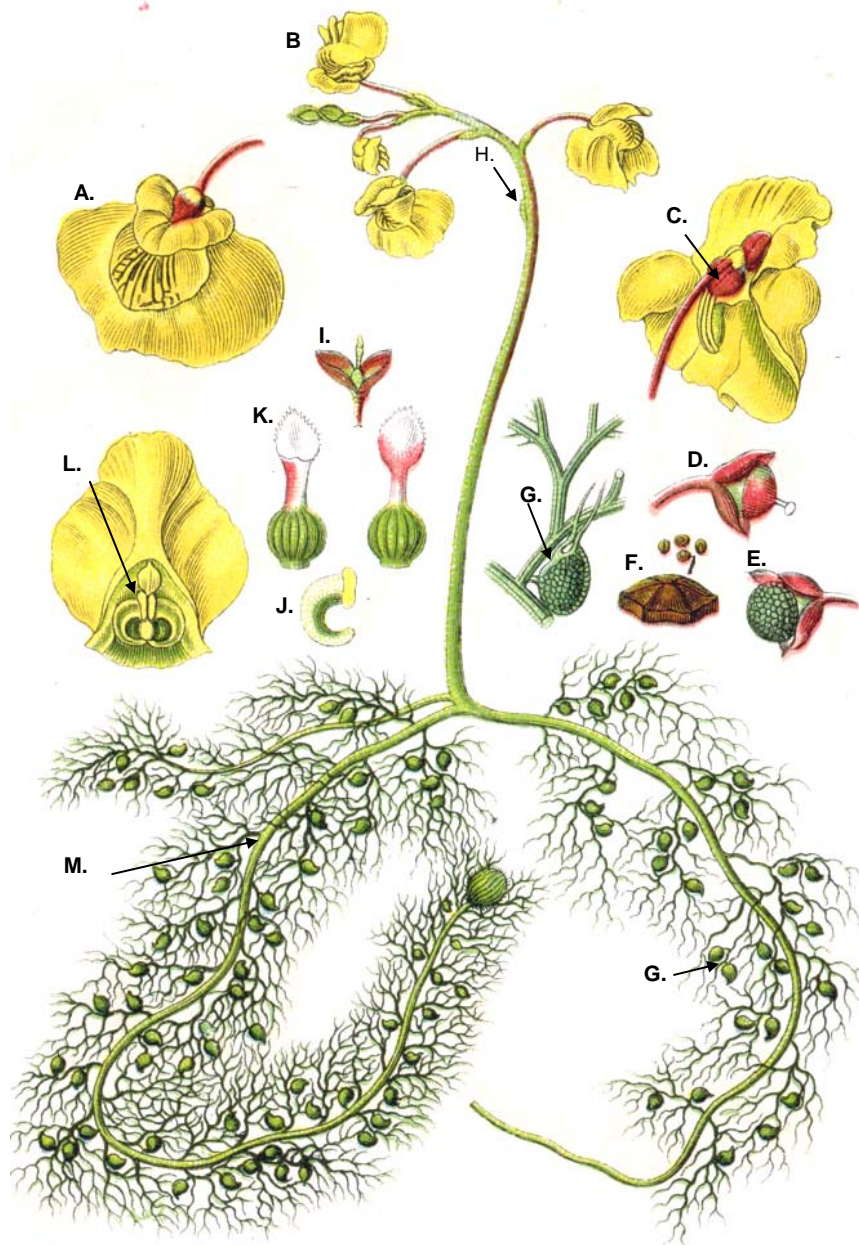


Figura 2. Prancha de hábito com a indicação dos caracteres presentes no gênero *Utricularia*. A. e B. Corola; C. cálice; D. fruto cápsula; E. abertura da fruto; F. semente; G. utrículo; H. bráctea floral; I. Cálice com gineceu; J. estame; K. gineceu; L. Lobo superior da corola com disposição das estruturas reprodutivas; M. estolão. Fonte: Deutschlands Flora in Abbildungen, 1796 (Prancha 63.).

Apesar de existirem muitos estudos sobre a morfologia das angiospermas, o gênero *Utricularia* ainda apresenta alguns problemas quanto à definição e denominação de suas estruturas vegetativas. Taylor (1989) em seu trabalho discutiu sobre a dificuldade de se padronizar a nomenclatura morfológica para *Utricularia*, já que este fogia das regras de uma planta convencional, por não conter determinadas estruturas características de uma angiosperma padrão. Desta forma cada especialista no grupo adota uma nomenclatura própria para descrever as estruturas vegetativas dessas espécies.

As formas de vida encontradas em *Utricularia* são bem diversificadas sendo atualmente dividida em grupos: terrestres, aquáticas (fixas ou livres), epífitas, reofíticas e rupícolas (litófitas). A maioria das espécies é terrestre, seguido das aquáticas. As outras formas de vida, em menor proporção, são encontradas em alguns grupos específicos do gênero, porém estas espécies geralmente possuem mais de um hábito, como por exemplo, *Utricularia reniformis* A. St.-Hil. que pode ser tanto rupícola quanto terrestre (GUISANDE *et al.*, 2007). Independentemente da forma de vida apresentada, os ambientes em sua maioria são pobres em determinados nutrientes.

O hábito das *Utricularia* sempre é herbáceo, com a grande maioria das espécies variando entre 10 a 30 cm de altura. Algumas espécies, entretanto, possuem apenas poucos centímetros de altura (e.g. *U. olivacea* Wright ex Griseb) enquanto outras podem chegar a ca. de 2 metros considerando a folha ou o escapo floral (e.g. *U. longifolia* Gardner), recentemente encontrada na Bahia com folhas com ca. 1,8 m (Miranda, com. pess.). As raízes verdadeiras são ausentes no grupo. Em determinadas espécies são encontradas estruturas semelhantes conhecidas como rizóides, porém sua função aparentemente está relacionada com a fixação ou apóio do indivíduo num determinado substrato (TAYLOR, 1989). Essa estrutura pode ser simples ou ramificada, porém isso fica difícil de determinar uma vez que os rizóides são muito semelhantes a outras estruturas caulinares de *Utricularia*, como também podem ter a mesma origem, de acordo com Rutishauser (1989). Os estolões também são as estruturas de origem caulinar que podem, em alguns casos, ser confundidas com rizóides, porém na maioria das espécies esses parecem ser bem distintos. Geralmente são ramos bem alongados cilíndricos, horizontais, de diversos comprimentos e espessuras. Podem ou não ser

ramificados, porém essas ramificações são difíceis de denominar, uma vez que podem se assemelhar aos rizóides. Os estolões, em sua maioria, formam nós que podem dar origem a outros estolões, folhas, filocládios ou ramos florais. Segundo Rutishauser (2001), tanto o estolão quanto todos os outros órgãos vegetativos de *Utricularia* podem se originar de um único primórdio, não havendo especificidade, por isso a dificuldade em separá-los e descrevê-los. O que diferencia esta estrutura dos ramos foliares aquáticos ou dos filocládios é a pigmentação da estrutura, sendo o estolão mais esbranquiçado enquanto as outras estruturas são verdes. Em algumas espécies reofíticas os ramos caulinares possuem estruturas conhecidas como apressórios, que auxiliam a fixação das plantas em ambientes rochosos de água corrente. Já nas espécies epífitas a base destas estruturas caulinares pode formar tubérculos, responsáveis pela reserva de água e nutrientes para estes indivíduos (ADLASSNIG *et al.*, 2005).

Nas espécies aquáticas as estruturas caulinares adquiriram um formato que permite a flutuação das espécies. Estas estruturas são descritas por Taylor (1989) e Rutishauser (1999) como folhas aquáticas ou ramos foliares. GUISANDE (2007) descreve apenas como ramos (*shoots*), mas não os define. Aparentemente essas estruturas lembram cladódios, pois apresentam forma de caules fotossintetizantes. Já o termo filocládio se aplica a determinadas estruturas aéreas de forma achatada e larga lembrando folhas verdadeiras, porém nestas também são encontrados os utrículos. Essa denominação também é utilizada nos trabalhos mais atuais de Reiferath (2006) e Guisade *et al.*, (2007).

As folhas verdadeiras fotossintetizantes são atribuídas, neste trabalho, às espécies nas quais não são encontrados os utrículos associados à sua estrutura. Em geral, essas folhas possuem um amplo limbo foliar, com estômatos na sua superfície, nervuras foliares bem definidas e longos pedicelos. Sua distribuição pode ser ao longo do estolão como na base do pedúnculo na forma de rosetas e sempre fica na parte aérea do indivíduo, nunca em contato com a água como é o caso dos filocládios. O formato pode variar de linear a reniforme-circular e o tamanho de poucos milímetros a mais que 170 cm (TAYLOR, 1989).

O utrículo é a estrutura que define o gênero dentro das Lentibulariaceae e que tem fundamental importância na obtenção de nutrientes. Os utrículos são desde arredondados a ovais, lembrando uma vesícula, contendo duas a 4 camadas de células epiteliais, uma abertura (boca). A posição da boca em relação à haste de apoio e presença de apêndices pode variar entre as espécies. A localização do utrículo é variável, porém sempre nas estruturas vegetativas (com exceção das folhas verdadeiras). Seu tamanho normalmente está relacionado com o tamanho dos indivíduos e pode variar deste menos de 0,5 mm como em *U. nana* A. St.-Hil. & Girard até ca. 5 mm (*U. poconensis* Fromm-Trinta).

A morfologia externa do utrículo é uma das principais características para a circunscrição e delimitação de táxons infra-genéricos, principalmente a presença e a forma dos apêndices utriculares (Figura 3). Existe uma grande variabilidade dessas estruturas dentro do gênero (Reifenrath *et al.*, 2006), podendo ser desde tricomas únicos, alongados até estruturas mais largas, aladas e com diferentes formatos de tricomas glandulares pedunculados. A abertura do utrículo é formada por diferentes estruturas como a porta, que controla a entrada dos microorganismos e água para o interior, e os tricomas que para alguns autores, como Darwin (1875) e Juniper *et al.* (1989), sugerem uma forma de atrair (mimetizar) a presa ou mesmo sinalizar a chegada da presa (MEYERS & STRICKLER, 1979). A região de soleira (*threshold*) também faz parte da região da porta, porém fica na parte inferior, servindo de base ou apoio para o fechamento adequado da porta do utrículo. Essa região de acordo com Reifenrath *et al.* (2006) pode variar dentro de alguns grupos de *Utricularia* e também pode ser uma característica importante para o arranjo das espécies.

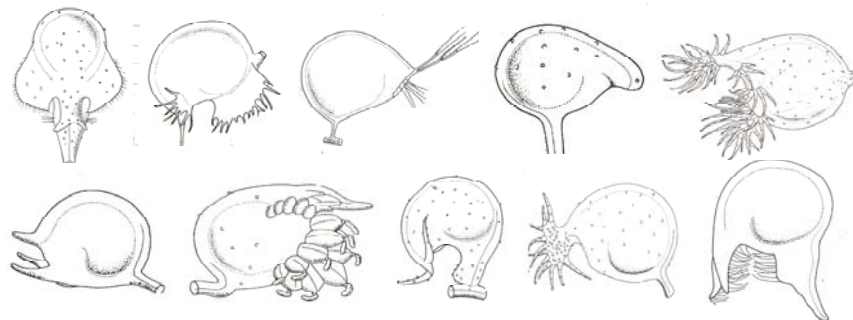


Figura 3. Esquema da variabilidade da morfologia externa do utrículo. Extraído de Taylor (1989).

Na região interna dos utrículos é possível encontrar um conjunto diferenciado de glândulas pedunculadas conhecidas como bífidas e quadrífidas ou glândulas armadas. No trabalho de Darwin (1875) essas estruturas foram chamadas de processos quadrífidés e bífidés. Dentro do grupo de carnívoras estas glândulas são consideradas as mais completas, por serem capazes de realizar a atividade de diferentes tricomas e glândulas em uma única estrutura (REIFENRATH *et al.*, 2006; PLACHNO *et al.*, 2006). O formato destas glândulas pode variar de acordo com a espécie, mas, geralmente, este é exclusivo para o gênero e dentro do grupo das plantas com o hábito carnívoro. De acordo com Taylor (1989) essas estruturas poderiam ser utilizadas para a delimitação de alguns grupos, porém tal emprego ainda não foi utilizado.

Sobre as estruturas reprodutivas essas são bem características para o gênero *Utricularia*, inclusive para a família Lentibulariaceae. Entretanto, quando não há conhecimento prévio do grupo, estas podem ser confundidas com alguns grupos como Fabaceae e Orchidaceae.

Os pedúnculos das inflorescências (ou florais) das *Utricularia* contêm algumas estruturas bem peculiares para o gênero, como as brácteas e bractéolas florais e as escamas, sendo as últimas exclusivas de *Utricularia* (FISCHER *et al.*, 2004).

As escamas são estruturas importantes para a diagnose de algumas espécies. Sua forma pode variar desde basifixa a basioluta, margem inteira a fimbriada e sua localização está restrita à base do pedúnculo floral. Alguns autores como Correa & Mamede (2002) e Campos (2000) denominam esta estrutura como brácteas estéreis. As brácteas e bractéolas florais são estruturas que sempre estão localizadas na base do pedicelo floral. Somente as brácteas são encontradas em todo o gênero, enquanto as bractéolas estão ausentes em determinadas seções. Quando presentes, as bractéolas podem ou não estar associadas às brácteas (conatas). A forma de ambas as estruturas são bem similares, sendo que as brácteas geralmente são maiores no comprimento e largura, quando comparadas às bractéolas. Tais estruturas são utilizadas como diagnósticas para algumas seções de *Utricularia* (TAYLOR, 1989).

A inflorescência de *Utricularia* pode variar desde uniflora até mais de 20 flores e o tipo da inflorescência mais comum no grupo é a racemosa. A disposição das flores

pode ser laxa (e.g. *Utricularia subulata* L. e *U. flaccida* A.DC.) ou então congestas próximo ao eixo distal da inflorescência (e.g. *U. simulans* Pilger).

O cálice é gamossépalo, e geralmente bilabiado, distintamente dos outros gêneros da família Lentibulariaceae que possuem cálice bilabiado porém com 5 lobos. No caso do subgênero *Polypompholyx* (Lehm.) P. Taylor, as espécies possuem dois verticilos do cálice totalizando 4 lobos. Esses lobos podem ser desde iguais a bem diferentes, com formas variadas. Geralmente são persistentes na frutificação e dificilmente modificam sua forma. As margens podem ser desde inteiras a fimbriadas, mas muitas espécies possuem apenas o ápice do lobo inferior denticulado a bífido. As nervuras podem ser obscuras a proeminentes, terminando de forma simples ou anastomosadas (TAYLOR, 1989).

As flores mantêm os padrões dos grupos das Asterídeas, com corolas gamopétalas. A união destas pétalas formando uma estrutura tubular é resultado de dois processos de desenvolvimento: fusão dos meristemas primordiais das pétalas e fusão dos meristemas formando tubos alongados (ENDRESS, 2001). Considerando as estruturas morfológicas do grupo, a corola é a mais variável dentro do gênero (Figura 4), atingindo grande riqueza de formas especialmente para os táxons da Austrália. Nas angiospermas a forma da corola pode estar diretamente relacionada ao tipo de polinizador, mas essa afirmação ainda é vaga para o grupo, já que pouco se conhece sobre essa atividade para *Utricularia*, havendo apenas citações em Taylor (1989) e um estudo mais aprofundado para espécies indianas por Hobbhahn *et al.* (2006). A forma dos lábios pode variar e, geralmente, o superior é menor que o inferior. O lábio superior pode variar de inteiro a bífido, sendo que estes ápices bífidos podem ser arredondados e pequenos (*U. sandersonii* Oliver) até muito longos (*U. dunlopii* P. Taylor). Já o lábio inferior pode ter formas variadas, deste inteiro a vários lobos. Em alguns casos esse lábio pode ser conectado e fechado junto ao cálcar ou cuculado como em *U. cucullata* A. St.-Hil. & Girard. Próximo à base do lábio superior, envolvendo os órgãos reprodutivos, são formadas estruturas mais espessas (em forma de saco) que se assemelham a “molduras”. Porém essas estruturas não são visíveis em todas as espécies e, dependendo do grupo, podem ou não ser bem ornamentadas. Já na base do lábio inferior da corola encontra-se o palato, que fica mais voltado para o interior da

corola e que pode ou não ser pubescente. Em algumas espécies a continuidade do palato pode formar uma giba (estrutura que lembra um saco) onde geralmente são encontradas as guias nectaríferas. A coloração pode variar de amarelo, rosa, lilás ou mesmo alvo (TAYLOR, 1989).



Figura 4. Algumas espécies de *Utricularia* representando a variabilidade da forma da corola. *U. reniformis* (A); *U. praelonga* (B – Maura, 2007); *U. longifolia* (C – Mullins, 2005); *U. cucullata* (D); *U. flaccida* (E – Mullins, 2005); *U. partenopipes* (F – Mullins, 2005); *U. foliosa* (G); *U. tricolor* (H); *U. amethystina* (I); *U. neottioides* (J – Mullins, 2005); *U. menziesii* (K – www.plantarara.com); *U. pubescens* (L – www.carnivorous.com); *U. simulans* (M); *U. alpina* (N – www.plantarara.com); *U. juncea* (O); *U. gibba* (P); *U. nana* (Q – Minatel, 2007); *U. quelchii* (R – www.plantarara.com); *U. multifida* (S – www.carnivorous.com).

Abaixo da corola é encontrado o cálcx ou esporão, estrutura alongada que contém ou não glândulas de néctar. A origem dessa estrutura pode ser de um dos verticilos florais ou de ambos. Geralmente flores com essas estruturas são polinizadas por insetos diferentemente das flores mais alongadas (presentes na maioria das

Asterídeas) que possuem uma polinização mais especializada (ENDRESS, 2001). De acordo com Taylor (1989), essa região pode portar subregiões internas e externas com tricomas, talvez relacionado com a atividade de polinização.

O androceu é padrão para a família. Sempre são dois estames inseridos na base do gineceu e dispostos na lateral do mesmo. Seus filetes podem ser deste eretos até curvados, cilíndricos a achatados. As tecas possuem abertura longitudinal distinta ou confluyente. Os grãos de pólen podem ser desde tricolporados a zonocolporados ou zonoporados, com superfície geralmente lisa (LOBREAU-CALLEN *et al.*, 1999). O gineceu também é uma estrutura padrão para a família. O estigma é formado por dois lábios sendo o superior maior que o inferior e de formato arredondado. O estilete pode ou não ser distinto com exceção da espécie *U. guyanensis* A. DC. que tem esta estrutura muito alongada. O ovário geralmente é globoso, em alguns casos coberto por glândulas na superfície externa, unilocular, com placentação livre e, portanto de dois a vários óvulos (FISCHER *et al.*, 2004; TAYLOR, 1989).

O fruto é do tipo cápsula e segue praticamente os mesmos padrões de forma do ovário. Em alguns casos podem ser um pouco mais alongados e dorsoventralmente comprimidos. Geralmente são ligados à base do cálice superior. A parede pode ser fina e membranosa até firme e espessa e quase sempre lisa em sua superfície. Sobre a abertura (deiscência) estas podem ser únicas, valvares, circuncisas ou na forma de poros (TAYLOR, 1989). Apenas algumas espécies são indeiscentes. As sementes são estruturas bem variáveis dentro do gênero, porém tal caráter é subempregado na taxonomia. Na maioria das espécies são estruturas muito pequenas de aproximadamente 0,2 a 1 mm de comprimento, com formatos e cores variados. Sua superfície pode ser lisa ou com ornamentações de origem epidérmica a subepidérmica. As células da testa podem ter formato poligonal, retangular ou irregular e também isodiamétricas a alongadas (TAYLOR, 1989). Em algumas espécies reofíticas as células da testa são mucilaginosas.

1.4 EVOLUÇÃO DA CARNIVORIA

A síndrome de carnivoría reúne um grande número de modificações morfológicas e funcionais sincronizadas provavelmente provenientes de grupos gênicos especializados (JUNIPER *et al.*, 1989; ALBERT *et al.*, 1992). Darwin (1845) já afirmava que a carnivoría é resultado da seleção natural de estruturas com variações já existentes e Snyder (1987) sugere que mesmo as plantas não-carnívoras contêm em seu genoma as características necessárias para a formação das armadilhas e que modificações e recombinações em seus genomas levariam ao hábito carnívoro.

Na maior parte dos estudos, a idéia de que um único evento evolutivo resultou nas plantas com hábito carnívoro ainda é controversa. Mesmo porque uma espécie com capacidade para carnivoría não necessariamente possui todas as funções e estruturas especializadas para a atração, captura, digestão e absorção de nutrientes. Mesmo assim, autores como Croizat (1960) acreditavam que as plantas carnívoras tinham uma origem comum, proveniente de grupos tão antigos quanto às verdadeiras angiospermas.

Alguns trabalhos como de Lloyd (1945), Juniper *et al.*, (1989), Albert *et al.* (1992) e Lönnig & Becker (2004) descrevem a origem independente deste hábito em diferentes grupos taxonômicos não-relacionados, como visto nos estudos filogenéticos recentes (APG, 1998; APG II, 2003).

Não se sabe ao certo se o ambiente em que essas espécies vivem pode ter influenciado diretamente as estruturas carnívoras ou se a especialização destas foi favorecida nesse tipo de ambiente. A única certeza é que essas espécies predominam em ambientes com baixos níveis de determinados nutrientes (como nitrogênio e fósforo) e que, conseqüentemente, a carnivoría suplementaria esse déficit.

Os mecanismos para a captura de presas podem ser da forma ativa (armadilha que pratica movimento após contato com presa) ou da forma passiva (mucilagens expostas nas folhas) e a atração das presas para estas armadilhas varia de odor a coloração das estruturas. O processo de digestão pode ser realizado por glândulas que

secretam enzimas digestivas ou então através de organismos associados às armadilhas. A absorção é realizada por estruturas glandulares especializadas.

De todas as formas de armadilhas, acredita-se que a forma ancestral seria semelhante às folhas de *Pinguicula*, ou seja, folhas mucilaginosas na superfície adaxial ou armadilhas adesivas (Figura 5) (JUNIPER *et al.*, 1989). Dessas, conseqüentemente, surgiram plantas com glândulas pedunculadas e em alguns casos a formação de estruturas capazes de fazer movimento para a captura.

Para as armadilhas de queda há uma diferente hipótese para sua origem. Esta se baseia em estudos ontogenéticos nas quais as folhas portadoras de determinados tipos de nectários e glândulas sofreram modificações ao longo do tempo permitindo que a nova estrutura armazene água e absorva alguns nutrientes (LÖNNIG & BECKER, 2004). Esse processo, conhecido como epiascidiase, possui um desenvolvimento particular, sendo que as folhas começam a se enrolar de modo que a face adaxial fique para o interior da estrutura formada enquanto a face abaxial fica na face externa (JUNIPER *et al.*, 1989).

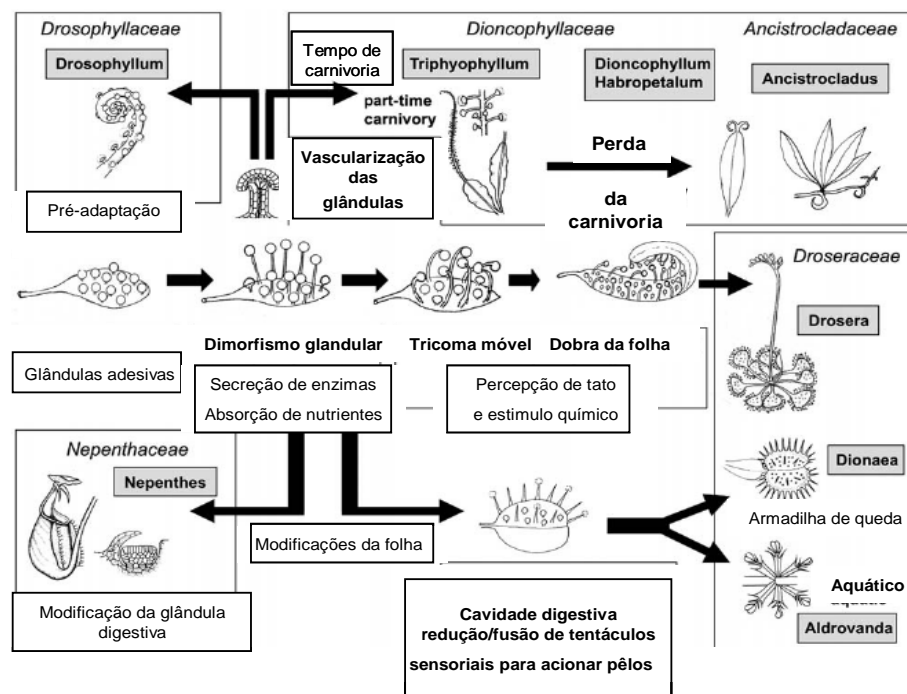


Figura 5. Esquema sobre evolução das diferentes armadilhas e a perda em alguns grupos. Modificado de Heubl *et al.* (2006).

No caso das espécies de *Utricularia* a evolução das estruturas carnívoras é incerta. Juniper *et al.* (1989) comentam sobre a dificuldade de entender a evolução deste mecanismo de captura, mas que as armadilhas podem ser formadas pelo processo de epiascidiase, mesmo não sendo armadilhas de queda. No trabalho de Lönnig & Becker (2004) os autores fazem um breve resumo sobre o trabalho de Nachtwey (1959) e defendem a idéia de epiascidiase em Juniper *et al.* (1989) além de acrescentarem que as mutações e seleções vêm cooperando com a geração de novas estruturas.

1.5 HISTÓRICO DA CLASSIFICAÇÃO DE *Utricularia* L.

As espécies pertencentes a atual família Lentibulariaceae inicialmente pertenciam a outras famílias distintas conhecidas como Pinguiculariaceae, Dum. e Utriculariaceae (*Utriculinae*) Hoffm. & Link. O nome da família se baseia em uma espécie atualmente conhecida como *Utricularia*, mas que anteriormente foi denominada *Lentibularia* (hoje basônimo de *Utricularia*). Dos outros gêneros também pertencentes à família, *Genlisea* já pertencia ao mesmo agrupamento que as espécies de *Utricularia* enquanto e *Pinguicula* (inserido em outra família) foi inserido posteriormente.

Segundo Barnhart (1916) as primeiras ilustrações para as espécies de *Utricularia* foram propostas no século XVI (LOBEL, 1581 *apud* BARNHART, 1916), apesar de posteriormente não ter sido publicada em latim. Já em 1587 foi publicado o nome *Lentibularia* por Gesner, com base na descrição de Lobel (1581 *apud* BARNHART, 1916). Somente em 1737 que Linnaeus modificou o nome para *Utricularia* e em 1753 reconheceu apenas 7 espécies (LINNAEUS, 1753). A partir desta data todas as espécies com as características atribuídas para este grupo foram consideradas como *Utricularia*. Estas primeiras espécies descritas para o grupo pertenciam a regiões da Europa, América e Ásia tropical.

Entre os períodos de 1800 a 1840 mais de 130 espécies de *Utricularia* foram descritas, no mundo todo e desta forma uma classificação infragenérica poderia auxiliar no entendimento do grupo. Uma das propostas pioneiras foi a de Vahl (1804), que

separou as espécies conhecidas em quatro grupos, sendo três segregados de acordo com a natureza e disposição das folhas e o outro grupo como áfilas (atualmente se sabe que todas possuem folhas, porém em períodos de seca, estas não estão visíveis).

De acordo com Rafinesque (1838) a família Lentibulariaceae baseou-se nas espécies de *Utricularia* e *Pinguicula* contendo naquela época aproximadamente 20 gêneros. Segundo o autor estas espécies formam um grupo bem distinto que foi agrupado inadequadamente com Primulaceae devido à possível semelhança dos frutos, além de serem consideradas como espécies de monocotiledôneas, por não possuírem características diagnósticas de dicotiledôneas.

No trabalho de De Candolle (1844) o gênero *Utricularia* foi mantido juntamente com os gêneros *Pinguicula* e *Genlisea*, porém as espécies de *Utricularia* foram subdivididas em cinco seções: *Megacista* e *Lentibularia*, que atualmente foram sinonimizadas, e *Styloteca*, *Oligocista* e *Orchidioides* que foram mantidas na atual classificação.

Benjamin (1847) publicou na *Flora Brasiliensis* 49 espécies de *Utricularia*, porém não foi explícito quanto à classificação infra-genérica adotada. De acordo com as descrições o agrupamento das espécies seguia um padrão morfológico como folhas visíveis ou não, formato dos ramos aquáticos e a presença de tricomas no escapo.

Kamiënski (1895) segregou o gênero *Utricularia* em três gêneros distintos: *Polypompholyx*, *Utricularia* e *Biovularia*, sendo que neste último eram inclusas as menores espécies de *Utricularia*, que possuem apenas dois óvulos. Já o gênero descrito como *Utricularia* era subdividido em 10 seções das quais seis ainda são encontradas na atual classificação. Neste período tanto a morfologia vegetativa quanto floral foram utilizadas para a delimitação dos táxons.

Dentre todas as publicações a de Barnhart (1916) é a que mais se aproxima da classificação atual, porém em níveis taxonômicos distintos (Tabela 1). Taylor (1989) descreve que foi a proposta taxonômica mais congruente com a atual delimitação do gênero. Neste trabalho a família Lentibulariaceae foi segregada em 16 gêneros, dos quais 13 dividiam o atual gênero *Utricularia*. Praticamente a diferença entre estes gêneros estava relacionada com a morfologia reprodutiva e com a forma de vida destas espécies.

Tabela 1. Sistema classificatório proposto cronologicamente para as espécies de *Utricularia* (Lentibulariaceae).

<i>Vahl</i>	1804	4	-	-
<i>Rafinesque</i>	1836	18	-	-
<i>De Candolle</i>	1844	1	5	-
<i>Benjamin</i>	1847	1	-	-
<i>Kamienski</i>	1895	3	-	10
<i>Barnhart</i>	1916	14	-	-
<i>P. Taylor</i>	1986	1	2	30
<i>P. Taylor</i>	1989	1	2	35

Komiya (1973) elaborou a delimitação das espécies de acordo com o trabalho de Barnhart (1916), mantendo apenas os gêneros *Utricularia* e *Polypompholyx* para a subfamília Utricularioideae. Taylor (1989) comenta que o referido pesquisador foi até *Kew Gardens* (Richmond, UK) na década de 60 para tentar resolver a problemática da segregação do grupo.

Neste mesmo período, entre as décadas de 70 a 80, Fromm-Trinta (1977, 1979, 1981, 1985, 1988, 1989, 1991 a, 1991b, 1996) realizava muitos estudos para o gênero, porém sua contribuição concentra-se na elaboração de floras, listagens e descrição de novas espécies, principalmente para o gênero *Genlisea*. É uma das principais pesquisadoras brasileiras, especialista no grupo das Lentibulariaceae.

Taylor (1989) foi um dos principais estudiosos das espécies de *Utricularia* para as quais dedicou mais de meio século em estudos taxonômicos e florísticos. Quando iniciou sua atividade com o gênero, em meados de 1949, existiam mais de 600 espécies descritas, o que dificultava sobremaneira o entendimento e a identificação dos taxa. Posteriormente o autor fez diferentes estudos taxonômicos e florísticos, em diferentes regiões do mundo como Índia, África (TAYLOR, 1964) e América Central e do Sul (TAYLOR, 1967), além da descrição de novas espécies e combinações (TAYLOR, 1986).

A atual classificação para o grupo proposta por Taylor (1989), subdividiu as espécies de *Utricularia* em dois subgêneros (*Polypompholyx* e *Utricularia*) e em 35 seções, baseado principalmente na morfologia vegetativa, com exceção dos subgêneros que são segregados pela diferença no número de lobos no cálice. Em

alguns casos, foram formadas seções monotípicas devido à existência de espécies muito distintas do restante do gênero. Já outros grupos, como a seção *Utricularia*, foram formados principalmente pela forma do utrículo e pela forma de vida aquática, tanto que o antigo gênero *Biovularia* foi incluso nesta seção. As delimitações específicas como subespécies ou outras categorias inferiores não foram consideradas, uma vez que o autor acredita que apenas com estudos morfológicos superficiais não seria possível resolver essa problemática. Na referida proposta foram publicado quatro seções novas (*Australes*, *Mirabiles*, *Choristothecae* e *Steyermarkia*) e uma nova espécie: *Utricularia letestui*.

Atualmente estudos filogenéticos demonstram algumas incongruências com a proposta de classificação de Taylor (1989). Além disso, desde 1989 até o momento já foram publicadas mais de 10 espécies novas de acordo com o *Index Kewensis*, o que significa que novas delimitações estão sujeitas a serem propostas.

1.6 A FILOGENIA DO GÊNERO *Utricularia* L.

Estudos prévios têm estabelecido que Lentibulariaceae apresenta uma monofilia clara de acordo com evidências morfológicas e seqüências do gene *rbcL*, embora sua posição dentro da ordem Lamiales seja incerta (JUDD *et al.*, 1999; APG II, 2003.). Sobre a relação entre os gêneros da família, estudos recentes apresentam *Genlisea* como grupo-irmão de *Utricularia* e ambos como grupo-irmão de *Pinguicula* (Müller *et al.*, 2000; JOBSON & ALBERT, 2002; JOBSON *et al.*, 2003; Müller & Borsch, 2005). A relação entre *Utricularia* e *Genlisea* também se confirma em estudos morfológicos anteriores baseados, principalmente, nas características morfológicas florais (TAYLOR, 1989).

Nos estudos filogenéticos recentes, como Jobson & Albert (2002), Jobson *et al.* (2003), Müller *et al.* (2000,2004 e 2007) e Müller & Borsch (2005), o gênero também se apresenta como monofilético, entretanto é evidente que a classificação infragenérica ainda seja duvidosa, sendo algumas seções do gênero parafiléticas.

Desta forma, fica evidente a necessidade de novos estudos buscando a compreensão das relações filogenéticas das espécies de *Utricularia*, os quais possam servir de subsídios para um novo rearranjo taxonômico do gênero.

Para Lentibulariaceae, foram utilizadas diferentes seqüências do DNA do cloroplasto. Somente o trabalho de Degtjareva *et al.* (2006) utilizou-se da região ITS como fonte de informação evolutiva para o gênero *Pinguicula* e o estudo de Shimai & Kondo (2007), que trabalharam com o mesmo espaçador para as espécies de *Pinguicula* do México e América Central.

Estudos filogenéticos com base na morfologia não foram propostos de maneira satisfatória para o gênero, provavelmente pelos problemas na delimitação dos padrões morfológicos do grupo (principalmente características vegetativas) e na atribuição da homologia primária entre os caracteres. Esses cuidados devem ser tomados, uma vez que a codificação dos caracteres tem relação direta com a das hipóteses filogenéticas.

Apenas nos estudos para Lentibulariaceae foram inferidos caracteres morfológicos nas topologias com o objetivo de estudar possíveis propostas evolutivas para o grupo dentro de Lamiales e demais famílias que não possuem o hábito carnívoro (MÜLLER *et al.*, 2004).

1.7 A REGIÃO ITS DO DNA RIBOSSOMAL.

Os espaçadores internos e transcritos (ITS – *internal transcribed spacer*) do DNA ribossomal (rDNA) fazem parte do grupo das seqüências que não são incorporadas nos ribossomos maduros (BALDWIN, 1992) (Figura 6). Estes espaçadores juntamente com a seqüência codificadora 5,8S, compõem a região ITS. Ao todo existem dois espaçadores para a região ITS: o primeiro é o ITS1, que fica entre os genes 18S e 5,8S, e o segundo é o ITS2, localizado entre os genes 5,8s e 26s.

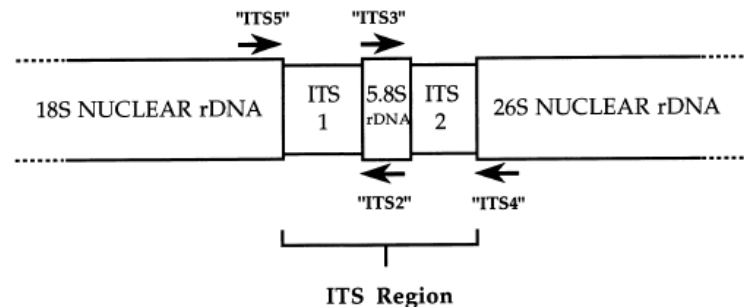


Figura 6. Esquema da região ITS do rDNA. Fonte: Baldwin *et al.* (1995.).

Apesar de serem seqüências não-codificadoras já foi comprovado que as mesmas são de extrema importância na maturação e eficiência da transcrição das seqüências de RNA ribossomais (rRNA) e na formação das subunidades ribossomais (MUSTER *et al.*, 1990; van der SANDE *et al.*, 1992; BALDWIN *et al.*, 1995.). A função destas seqüências está diretamente relacionada com a composição das mesmas. As seqüências de ITS1 são consideradas altamente variáveis, porém as estruturas secundárias de determinadas regiões são muito similares (SLOTTA, 2000). Diferentemente, a região ITS2 é considerada mais conservada devido às altas taxas de G+C em determinadas porções destas seqüências (HERSHKOVITZ & ZIMMER 1996). Os valores de G+C no nível específico de ambas as regiões parece ser similar no grupo das angiospermas como também nos eucariotos. Essa similaridade que vem se mantendo ao longo dos grupos pode estar relacionada com os graus de co-evolução entre essas seqüências. Quando comparados no nível interespecífico, a quantidade destas bases pode variar (BALDWIN *et al.*, 1995).

Independente dos valores de conjuntos de nucleotídeos, ambas as seqüências possuem aproximadamente 300 pb, mas esse valor pode variar inter ou intra-especificamente. Na maioria das angiospermas a região ITS1 é maior que a região ITS2. Em casos bem restritos essas possuem o mesmo tamanho. Entretanto em algumas famílias como Betulaceae, Cucurbitaceae, Scrophulariaceae, Gesneriaceae e Viscaceae a região ITS2 é maior que a ITS1 (BALDWIN *et al.*, 1995).

A variabilidade no tamanho e na composição destas seqüências são atribuídas principalmente às mutações pontuais das bases, que são mais freqüentes, como

também aos eventos de deleção e inserção (*indels*). Tais modificações podem, em alguns casos, dificultar o alinhamento e a compreensão da evolução de determinados grupos, porém essas mutações são as principais fontes de informação da evolução dos organismos (BALDWIN *et al.*, 1995; SLOTTA, 2000).

As mutações ainda podem variar dentro do mesmo indivíduo já que estas seqüências podem ser encontradas tanto na mesma região gênica como espalhadas por diferentes *loci*, nos mesmos ou em diferentes cromossomos. Com isso pode ficar difícil de diferenciar seqüências ortólogas de parálogas destas regiões e, conseqüentemente, propor uma homologia mais robusta que trace a história evolutiva tanto das seqüências quanto dos grupos que são estudados (BALDWIN *et al.*, 1995).

1.7.1 Reconstruções filogenéticas com a região ITS

De acordo com Williams *et al.* (1988) e Hills & Davis (1988) o DNA ribossomal (neste caso considerando tanto as regiões informativas/conservadas e as não informativas/variáveis) foi considerado como promissor para estudos de sistemática por conter muitas características informativas para esta finalidade. Uma destas características são os altos valores de repetições das seqüências pertencentes ao DNA nuclear, que podem ser encontradas em um único *locus* ou em múltiplos *loci*. Baldwin *et al.*, (1995) complementam que além desta característica, para a região ITS existem outras duas que favorecem o estudo. A primeira seria o pequeno tamanho destas regiões e a presença de regiões conservadas próximas a estas permitindo uma fácil obtenção e amplificação. A segunda é a capacidade de rápida evolução em concerto, tanto entre seqüências de *loci* de cromossomos homólogos ou não-homólogos (HILLIS & DIXON, 1991).

Na maioria dos estudos filogenéticos estas seqüências podem ser utilizadas de maneira isolada ou em conjunto. Nas análises filogenéticas que utilizam estes espaçadores isoladamente, a maioria das resoluções está relacionada com o grau de

variação dentro de cada espaçador interno e com o número de sítios informativos. Contudo, quando estas seqüências são utilizadas de maneira combinada, as topologias apresentam resultados mais informativos e melhor resolvidos. Para Baldwin *et al.*(1995) tal constatação não surpreende, pois os números de características informativas dobram (ITS1 + ITS2), quando comparados com as análises isoladas (ITS1 ou ITS2).

Apesar de todas as vantagens descritas para a utilização desta região nos estudos de sistemática e filogenia, algumas limitações ainda são encontradas para estas seqüências espaçadoras.

Por ser uma região com altas taxas de variabilidade, geralmente é indicada para estudos entre níveis taxonômicos mais inferiores como gênero e espécie/populações (Baldwin *et al.*, 1995). Não tão freqüentemente, a região ITS2 já foi considerada promissora para comparar níveis taxonômicos mais abrangentes, como família (HERSHKOVITZ & ZIMMER, 1996), mas isso depende da linhagem dos organismos e de sua evolução.

Uma outra desvantagem são as grandes quantidades de repetições em diferentes regiões do genoma. Tais repetições podem levar à comparações entre seqüências que possivelmente não sofreram os mesmos processos evolutivos ou que não compartilham uma mesma seqüência ancestral (BALDWIN *et al.*, 1995).

Nem sempre a região ITS produz uma filogenia com resolução completa. Em alguns casos pode ocorrer a formação de clados politômicos, a partir de seqüências pouco variáveis, o que sugere uma rápida radiação e dispersão do grupo a partir de um ancestral comum (SLOTTA, 2000).

2. OBJETIVO

2.1 GERAL

Elaborar hipótese filogenética com base nos dados morfológicos e moleculares para o gênero *Utricularia* (Lentibulariaceae).

2.2 ESPECÍFICOS

- (1) Elaborar hipóteses filogenéticas utilizando dados morfológicos abrangendo as seções (*sensu* TAYLOR, 1989) do gênero *Utricularia*;
- (2) Verificar relação entre os táxons infra-genéricos do gênero *Utricularia* e compará-los com algumas as propostas taxonômicas já feitas para o grupo;
- (3) Propor hipóteses evolutivas para os padrões morfológicos do grupo;
- (4) Propor hipótese filogenética para algumas espécies de *Utricularia* baseadas em seqüências da região ITS do rDNA para *Utricularia* (Lentibulariaceae).
- (5) Propor hipótese filogenética combinando parte da matriz morfológica com os dados moleculares e verificar a relação entre os táxons.

3 MÉTODO

3.1 MATERIAL VEGETAL E ESTUDOS MORFOLÓGICOS

3.1.1 Coleta e fixação de material vegetal

Foram realizadas expedições para coleta e observação de espécies de *Utricularia* (Lentibulariaceae) nas localidades de Mogi das Cruzes (SP), Itirapina (SP) e Serra do Cipó (MG). Nestas expedições foi possível obter material de 15 espécies pertencentes a 10 seções dos gêneros *Utricularia* e *Genlisea* (Tabela 2). O material foi depositado no Herbário Mogiense (HUMC) na forma de exsicata e material líquido (FAA – 75%) e alguns indivíduos foram congelados a - 80°C (para fins de estudos moleculares) no Laboratório de Genômica da Universidade de Mogi das Cruzes (UMC).

3.1.2 Análise morfológica

Para o estudo morfológico foram utilizados 75 táxons de *Utricularia*, representando as 35 seções descritas para o gênero (de acordo com, TAYLOR 1989). Também foram selecionadas três espécies de *Genlisea* e três de *Pinguicula* que foram utilizadas como grupo-externo na análise filogenética (Tabela 2).

As características morfológicas foram estabelecidas de acordo com observações em espécimes herborizados e fixados de diferentes herbários (Tabela 2 e 3 e Apêndice A), material coletado em campo, espécimes cultivados no Laboratório de Sistemática Vegetal da UMC e em casas de vegetação particulares (Paulo Minatel), juntamente com o auxílio de literaturas de Taylor (1989); Fromm-Trinta, (1978); Correa & Mamede

(2002); Paiva & Velaynos (2001); Legendre (2000). Para observação foram utilizados microscópios estereoscópio (Motic SMZ – 168) e óptico (Leika). A terminologia aplicada para os caracteres morfológicos está de acordo com as descrições de Taylor (1989), Harris & Harris (2001) e Muller *et al.* (2004).

3.1.3 Codificação dos caracteres e matriz morfológica

A codificação dos caracteres (estabelecimento da homologia primária, como proposto por de Pinna (1991)) inicialmente foi baseada na similaridade e posicionamento das estruturas. Posteriormente, estudos ontogenéticos e anatômicos publicados para o grupo (e.g. RUTISHAUSER & ISLER, 2001; RUTISHAUSER, 1989), também foram utilizados.

Os caracteres selecionados foram tratados ou como binários ou multi-estados. A codificação seguiu padrões descritos em Hawkins (2000) para caracteres binários e Forey & Kitching (2000) para os caracteres multi-estados. A partir da codificação uma matriz foi elaborada com o aplicativo Nexus Data Editor – NDE (PAGE, 2001) e Mesquite 1.12 (MADDISON & MADDISON, 2006).

Posterior à análise filogenética e a elaboração das topologias, a evolução dos caracteres morfológicos foi visualizada pelo aplicativo Mesquite 1.12 (Maddison & Maddison, 2006).

Tabela 2. Lista de espécies dos gêneros *Utricularia*, *Genlisea* e *Pinguicula* (Lentibulariaceae) utilizadas neste estudo, com suas respectivas seções e subgêneros (*sensu* TAYLOR, 1989). As espécies coletadas e observadas em campo para este estudo estão em negrito. Morfo = análise filogenética morfológica; ITS = material seqüenciado para ITS + e grupo externo do GenBank; Mat. Anal. = material analisado para morfologia; T (espécies tipos para a seção); Ref. Bibli. = Referências Bibliográficas.

Gênero	Subgênero	Seção	Espécie	Morfo.	ITS	Fonte	
<i>Utricularia</i>	<i>Polypompholyx</i>	<i>Polypompholyx</i>	<i>U. multifida</i> R. Br. (T)	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
			<i>U. tenella</i> R. Br.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
		<i>Tridentaria</i>	<i>U. westonii</i> P. Taylor (T)	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
	<i>Utricularia</i>	<i>Pleiochasia</i>	<i>U. dichotoma</i> Labill.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
<i>U. violacea</i> R. Br.			X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)		
<i>U. menziesii</i> R. Br.			X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)		
	<i>Melonula</i>		<i>U. minutissima</i> Vahl	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
			<i>U. hirta</i> Klein ex Link	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
	<i>Australes</i>		<i>U. lateriflora</i> R. Br.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
			<i>U. simplex</i> R. Br.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
	<i>Nigrescentes</i>		<i>U. caerulea</i> L.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
			<i>U. bracteata</i> R. Good.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
	<i>Calpidisca</i>		<i>U. lívida</i> E. Meyer	X		SPF 135528	
			<i>U. sandersonii</i> Oliver	X		Cultivo	
	<i>Lloydia</i>		<i>U. pubescens</i> Sm. (T)	X		Cultivo	
	<i>Candollea</i>		<i>U. podadena</i> P. Taylor	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
	<i>Aranella</i>		<i>U. simulans</i> Pilger	X		Campo/ Gomes, 278	
			<i>U. blanchetti</i> A. DC.	X		Miranda 1225	
			<i>U. laciniata</i> A. St.-Hil. & Girard	X		Campo	
			<i>U. purpureocaerulea</i> A. St.-Hil. & Girard	X		SPF 92187	
			<i>U. parthenopipes</i> P. Taylor	X		SPF 92173	
	<i>Martinia</i>		<i>U. tenuissima</i> Tutin	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	
	<i>Psyllopsmerna</i>		<i>U. praelonga</i> A. St.-Hil. & Girard	X	X	Campo/ SPF92166	
			<i>U. longifolia</i> Gardner	X		Miranda 1246	
			<i>U. hispida</i> Lam.			X	Campo/ Garcia, 1465
			<i>U. huntii</i> P. Taylor	X			Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)
	<i>Foliosa</i>		<i>U. amethystina</i> Salzm. ex A. St.-Hil. & Girard	X	X	Campo/ SPF 158985	
			<i>U. tricolor</i> A. St.-Hil.	X	X	Campo/ ICN 86345	
	<i>Enskide</i>		<i>U. chrysantha</i> R. Br.	X		Taylor, 1989 (Ref. Bibli.)	

	<i>U. fulva</i> F. Muell.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Oligocista</i>	<i>U. meyeri</i> Pilger	X		Macedo, 683
	<i>U. erectiflora</i> A. St.-Hil. & Girard	X	X	Campo / Irwin, sn
	<i>U. laxa</i> A. St.-Hil. & Girard	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Chelidon</i>	<i>U. mannii</i> Oliver	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Orchidioides</i>	<i>U. alpina</i> Jacq.	X	X	SPF 169909
	<i>U. quelchii</i> N. E. Br	X		SPF 157263 SPF135543
	<i>U. campbelliana</i> Oliver.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Iperua</i>	<i>U. nephrophylla</i> Benj.	X		Pabst ,7320
	<i>U. reniformis</i> A. St.-Hil.	X	X	Campo
	<i>U. nelumbifolia</i> Gardner	X		Medes Magalhães, 2733
	<i>U. humboldtii</i> Schomb.	X		SPF 135522
<i>Stylothecha</i>	<i>U. guyanensis</i> A. DC. (T)	X		SPF 171981
<i>Stomoisia</i>	<i>U. juncea</i> Vahl	X		SPF 157229
<i>Benjaminia</i>	<i>U. nana</i> A. St.-Hil. & Girard (T)	X		Campo/ Miranda 1216
<i>Kamienskia</i>	<i>U. peranomala</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Phyllaria</i>	<i>U. brachiata</i> Oliver	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>U. steenisii</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>U. striatula</i> Sm.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Oliveria</i>	<i>U. appediculata</i> E.A. Bruce	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Sprucea</i>	<i>U. viscosa</i> Spruce ex Oliver	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Avesicaria</i>	<i>U. neottioides</i> A. St.-Hil. & Girard	X		Campo/ Cavalcanti, 1452
	<i>U. oliveriana</i> Steyerem.	X		SPF 165517
<i>Mirabiles</i>	<i>U. mirabilis</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>U. heterochroma</i> Steyerem.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Choristothecae</i>	<i>U. determannii</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>U. choristotheca</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Avesicarioides</i>	<i>U. rigida</i> Benj.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>U. tetraloba</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Steyermarkia</i>	<i>U. aureomaculata</i> Steyerem.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>U. steyermarkii</i> P. Taylor	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
<i>Setiscapella</i>	<i>U. subulata</i> L. (T)	X		Campo
	<i>U. triloba</i> Benj.	X		W.R. Anderson, 7864
	<i>U. trichophylla</i> Spruce ex oliver	X		Onishi, 873
	<i>U. flaccida</i> A. DC.	X		Miranda 1228
	<i>U. pusilla</i> Vahl	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)

	<i>Nelipus</i>	<i>U. limosa</i> R. Br.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>Lecticula</i>	<i>U. spruceana</i> Benth. ex Oliver	X		<i>Taylor, 1989</i>
	<i>Utricularia</i>	<i>U. gibba</i> L.	X		Campo
		<i>U. breviscapa</i> Wright ex Griseb.	X	X	Kinupp, 1514
		<i>U. foliosa</i> L.	X	X	Campo
		<i>U. olivacea</i> Wright ex Griseb.	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
		<i>U. warmingii</i> Kamiński	X		SPF 176081
		<i>U. hydrocarpa</i> Vahl	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
		<i>U. intermedia</i> Hayne		X	<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
		<i>U. vulgaris</i> L. (T)		X	<i>S 07 – 10376</i>
		<i>U. geminiscapa</i> Benj.		X	<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
		<i>U. benjaminiana</i> Oliver	X		<i>Taylor, 1989</i> (Ref. Bibli.)
	<i>Vesiculina</i>	<i>U. myriocista</i> A. St.-Hil. & Girard	X		INPA 211138
		<i>U. cucullata</i> A. St.-Hil. & Girard	X	X	Campo/
<i>Pinguicula</i>		<i>P. alpina</i> L.	X		Paiva & Valaynos, 2001 (Ref. Bibli.)
		<i>P. vulgaris</i> L.	X		Paiva & Valaynos, 2001 (Ref. Bibli.)
		<i>P. longifolia</i> Ramond ex DC.	X		Paiva & Valaynos, 2001 (Ref. Bibli.)
<i>Genlisea</i>		<i>G. violacea</i> A.St.- Hil	X		SPF157203
		<i>G. repens</i>		X	SPF 169895
		<i>G. lobata</i>		X	SPF 169894
		<i>G. hispidula</i>		X	SPF 135485
		<i>G. aurea</i> A.St.- Hil	X		Cultivo
		<i>G. filiformis</i> A.St.- Hil	X		Campo/ SPF 171939

Tabela 3. Acrônimos e nomes de herbários que cederam materiais de *Utricularia* (Lentibulariaceae) como doação e/ou empréstimo para análise morfológica.

CESJ	Herbário Leopoldo Krieger	MG/Brasil	36
HB	Herbárium Bradeanum	RJ/Brasil	12
IAC	Instituto Agronômico de Campinas	SP/Brasil	25
ICN	Herbário ICN	RJ/Brasil	114
INPA	Instituto Nacional de Pesquisa da Amazonia	AM/Brasil	111
IPA	Istituto de Pesquisas Agro. PE	PE/Brasil	36
MBM	Museu Botânico Municipal	PR/Brasil	14
MG	Museu Paraense Emílio Goeldi	PA/Brasil	89
PMSB	Herbário Municipal Prefeitura de SP	SP/Brasil	8
S	Swedish Museum of Natural History	-/Suécia	92
SP	Instituto de Botânica de São Paulo	SP/Brasil	7
SPF	Universidade de São Paulo	SP/Brasil	69
UB	Universidade de Brasília	DF/Brasil	214
UFMT	Herbário Central da UFMT	MT/Brasil	9
VEM	Herbário Nacional de Venezuela	-/Venezuela	59
S	Museu de História Natural - Suécia	-/Suécia	92
-	-	-	986

3.2 ESTUDOS MOLECULARES

Foram utilizadas espécies do gênero *Utricularia* e espécies de *Genlisea* para a obtenção de dados moleculares (para a seqüência da região ITS do rDNA). As espécies de *Utricularia* selecionadas abrangem 10 seções do gênero, presentes no território brasileiro e disponível nos herbários nacionais (Tabela 2). Todo o procedimento molecular foi realizado nos Laboratórios pertencentes ao núcleo integrado de biotecnologia (NIB) da Universidade de Mogi das Cruzes.

3.2.1 Extração de DNA

A extração do material vegetal seguiu o protocolo do produto DNAzol® (Invitrogen; CHOMCZYNSKI *et al.*, 1997). No procedimento, realizado em temperatura ambiente, foram utilizados cerca de 0,05 g de material herborizado ou 0,1 g de material

fresco ou congelado a $-70\text{ }^{\circ}\text{C}$ proveniente das folhas, filocládios, pedúnculos florais ou flores. Os tecidos foram pulverizados em nitrogênio líquido e posteriormente homogeneizados em solução DNAzol® e de clorofórmio para a lise das células e extração do DNA. Para a precipitação do DNA genômico, foi utilizado etanol 100% adicionado ao sobrenadante. No material precipitado foi adicionado a solução composta por DNAzol® e etanol 100% e, posteriormente, para a lavagem do DNA, utilizou-se etanol 75%. O produto final da extração foi solubilizado em tampão TE (pH 8,0) (Tabela 4). Após a extração, o material foi quantificado quanto à concentração de DNA e pureza da amostra pelo espectrofotômetro NanoDrop® ND1000. O DNA estoque foi armazenado a -20°C , enquanto que o DNA diluído ($10\text{ng}/\mu\text{L}$) foi armazenado a 4°C .

Tabela 4. Protocolo de extração de DNA vegetal de acordo com o protocolo do fabricante do produto DNAzol®.

Procedimento	Soluções e volumes	Centrifugação
1. Extração	0,3 mL Plant DNAzol + 0,1g de tecido vegetal pulverizado: 0,3mL clorofórmio	12.000 x g 10 min
2. Precipitação de DNA	Sobrenadante + 0,225mL de etanol 100%	5.000 x g 4 min
3. Lavagem de DNA	0,3mL solução Plant DNAzol-etanol 0,3mL de etanol 75%	5.000 x g 4 min
4. Solubilização de DNA	Tampão TE (pH8)	12.000 x g 4 min

3.2.2 Amplificação e seqüenciamento

As análises moleculares foram realizadas através das seqüências dos espaçadores internos de transcritos do DNA ribossomal nuclear, conhecidos como ITS (*internal transcribed spacer*). O ITS é subdividido em dois segmentos: ITS1 e ITS2 (Figura 7). As seqüências utilizadas para análise foram obtidas por amplificação através da técnica de Reação em Cadeia da Polimerase (PCR) e posterior seqüenciamento. As

seqüências para as espécies *Utricularia alpina* (AB212117), *U. vulgaris* (EF526385), *U. intermedia* (DQ225109) e *U.geminiscapa* (EF526399), pertencentes ao grupo interno; e *Genlisea repens* (AB212115), *G. hispidula* (AB212112), *G. violácea* (AB212116) e *G. lobata* (AB212113), pertencentes ao grupo externo, foram obtidas de Degtjareva *et al.* (2006; GenBank) e Shimai & Kondo (2007; GenBank).

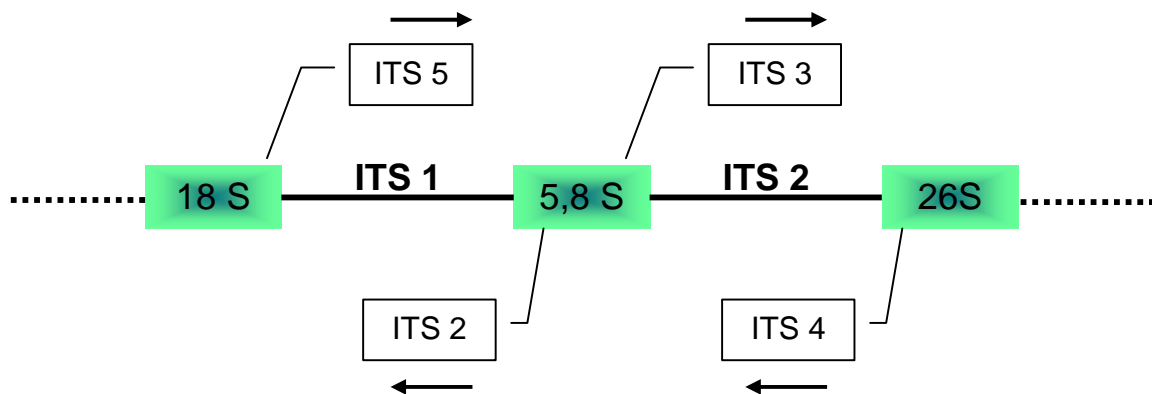


Figura 7. Esquema dos espaçadores intergênicos ITS1 e ITS2 e localização dos respectivos iniciadores de acordo com White *et al.* (1990).

As amplificações das seqüências de interesse foram realizadas utilizando iniciadores universais para as regiões ITS1 e ITS2 (Tabela 5). Para a reação de amplificação foram utilizados: tampão 5X, 25 mM de MgCl₂, seis pmoles do iniciador *senso* e seis pmoles do iniciador *anti-senso*, 100 mM de dNTPs; 1 U de *Taq* polimerase e 10 ng de DNA. Para algumas amostras foi adicionado 1 µL de DMSO 5%, para melhorar a eficiência das amplificações. As reações de amplificação tinham um total de 25 µL e foram submetidas a uma desnaturação inicial de 95 °C por 1 minuto, seguido de 35 ciclos a 92 °C por 1 minuto para desnaturação; 48 °C por 30 segundos para o anelamento e 72 °C por 1 minuto para a extensão da seqüência e por último 70 °C por 10 minutos. (Procedimento semelhante a Miranda, *et al.*, 2007) O resultado da amplificação foi visualizado através da técnica de eletroforese em gel de agarose 2% utilizando o marcador de peso molecular 100pb da marca Promega como padrão.

Tabela 5. Iniciadores universais da região ITS utilizados para amplificação das regiões espaçadoras ITS1 e ITS2 de acordo com White *et al.*(1990).

Região	Iniciadores	Seqüências
ITS1	Senso ITS-5	5' GGA AGT AAA AGT CGT AAC AAG G 3'
	Anti-senso ITS-2	5' GCT GCG TTC TTC ATC GAT GC 3'
ITS2	Senso ITS-3	5' GCA TCG ATG AAG AAC GCA GC 3'
	Anti-senso ITS-4	5' TCC TCC GCT TAT TGA TAT GC 3'

O material amplificado foi purificado de acordo com o protocolo do *Kit* de purificação GFX[™] (GE Healthcare). Para a reação de amplificação para seqüenciamento utilizou-se 1,5 µL de iniciador a seis pmoles de concentração, 1 µL de *save money* (Tris-HCl 200mM – pH9 e MgCl₂ 5mM) e 1 µL de *Big Dye® Terminator v3.1* (*Kit* Applied Biosystems), cerca de 100 ng de DNA e H₂O MilliQ completando o volume final de 10 µL. Esta reação incluiu uma desnaturação inicial de 96 °C por 1 minuto e posteriormente 40 ciclos com 96 °C por 15 segundos; 50 °C por 15 segundos e 60 °C por 3 minutos. Para a precipitação do material amplificado utilizou-se 40 µL de isopropanol 65% e 200 µL de etanol 60% para lavagem do DNA. O seqüenciamento foi realizado em seqüenciador automático ABI 3100 (Perkin Elmer). A fidelidade e qualidade das seqüências (Apêndice C e D) foram analisadas pelo aplicativo Phredphrap (EWING *et al.*, 1998) e Blast (ALTSCHUL *et al.*, 1990). Já a manipulação e checagem foram realizadas com o programa BioEdit 7.0.5.3 (HALL, 1999) e clustal W (THOMPSON *et al.*, 1994).

3.3 ANALISE FILOGENÉTICA MORFOLÓGICA E MOLECULAR

Tanto a filogenia morfológica quanto a molecular e a combinada foram realizadas de acordo com os critérios da parcimônia utilizando o aplicativo POY versão 3.0

(GLADSTEIN & WHEELER, 2001). As análises foram realizadas em clusters de 14 nós formados por Pentium IV (3GHz e 512 Mb de RAM cada), conectados em paralelo e gerenciados pelo sistema PVM (SUNDERAM, 1990).

Para a análise morfológica foi realizada uma busca heurística com 10 réplica 10 construções por réplicas. Os rearranjos dos ramos foram baseados no TBR (do inglês *tree bisection and reconnection*). As adições dos táxons foram aleatórias e os caracteres foram considerados como não ordenados e de igual peso.

As análises moleculares foram realizadas de acordo com o método de *Otimização Direta* (OD; WHEELER, 1996; JANIES & WHEELER, 2002) que mantém as premissas da parcimônia. Neste método as topologias baseadas nas seqüências nucleotídicas foram construídas sem a existência de um alinhamento prévio, e os *indels* foram considerados como objeto de variação das seqüências genômicas. Nas análises moleculares e combinadas foram atribuídos parâmetros de custo para GAPS, e relação entre transições:transversões de acordo com a uma *matriz de sensibilidade* (ou *espaço de análise sensu*(PHILLIPS *et al.*, (2000)) com valores gradativos (1, 2, 3 e 4 para GAPS e 1:1, 1:2, 1:3 e 1:4 para a relação transições:transversões). O espaço dessas análises foi de 16 conjuntos de penalidades, como resultado de quatro variantes para cada parâmetro utilizado (matriz 4 x 4).

A congruência das análises das diferentes matrizes foi mensurada pelo *Incongruence Length Difference* (ILD; FARRIS *et al.*, 1995; modificado por WHEELER, 1999). O suporte dos ramos foi inferido pelos índices de sensibilidade (IS) (que calcula a freqüência de cada clado nas 16 árvores geradas pelos conjuntos de penalidades, como proposto por Miranda *et al.* (2005)), pelo Índice de Bremer (*decay* índices; Bremer, 1988) e pelo *Bootstrap* (FELSENSTEIN, 1985), esse último somente na análise morfológica. O enraizamento dos cladogramas foi realizado pelo método do grupo-externo (NIXON & CARPENTER, 1993), com espécies do gênero *Genlisea* e *Pinguicula*. Os cladogramas resultantes foram desenhados com o programa TreeView (PAGE, 2001) e Mesquite 1.12 (MADDISON & MADDISON, 2006).

4 RESULTADOS

4.1 ANÁLISE FILOGENÉTICA: MORFOLOGIA

A topologia resultante da matriz morfológica (Tabela 6) que utilizou 75 caracteres morfológicos (Tabela 7), obteve 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos, dos quais todos os caracteres foram informativos. Destas árvores também foi gerado um consenso semi-estrito, cujos valores do índices foram : Índice de consistência, IC = 0.247; índice de homoplasia, IH = 0.753 e índice de retenção, IR = 0.671 (Figura 8).

De acordo com os valores de *bootstrap*, 37,5% dos clados tiveram sustentação acima de 80%, enquanto 62,5% variaram entre 50 a 79%. Os valores do índice de Bremer foram desde 1 a 8, também se desconsiderando o grupo externo.

Na árvore obtida, ambos os subgêneros do gênero *Utricularia* são monofiléticos (*Polypompholyx* e *Utricularia*) e a maioria das seções estão distribuídas em clados de boa resolução e, conseqüentemente, as politomias são menos freqüentes. Neste resultado, desconsiderando as seções monotípicas, 7 seções são parafiléticas: *Phyllaria*, *Setiscopella*, *Aranella*, *Meionula*, *Australes*, *Nigrescentes*, *Mirabiles* e *Psylloperma*; e 13 são monofiléticas: *Polypompholyx*, *Pleiochasia*, *Oligocista*, *Avesicaria*, *Utricularia*, *Vesiculina*, *Avesicarióides*, *Choristotecae*, *Steyermarkia*, *Foliosa*, *Orchidioides*, *Iperua*.

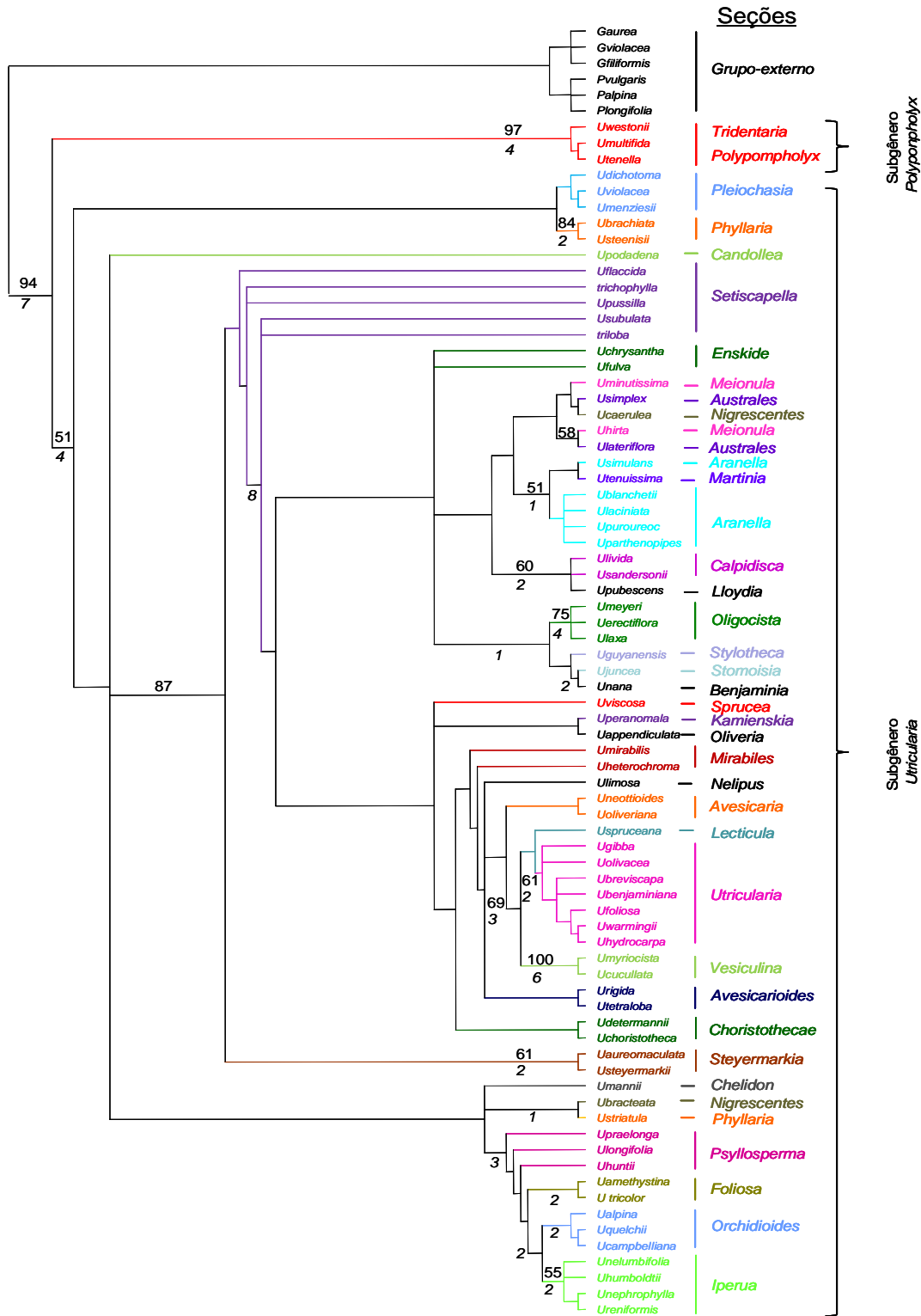


Figura 8: Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Topologia baseada em matriz de caracteres morfológicos. Os quadros coloridos representam as seções pertencentes ao gênero *Utricularia*. Valores do suporte dos ramos: superiores referentes ao Bootstrap, inferiores em itálico referente ao índice de Bremer.

Tabela 6. Matriz baseada na morfologia de 81 táxons de Lentibulariaceae (grupo interno *Utricularia* e grupo externo *Genlisea* e *Pinguicula*) utilizando 75 caracteres morfológicos com estados binários ou multi (= estado do caracter inapicado; ? = ausência de informação).

Taxon/Node	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
<i>U. multifida</i>	001020233111100000000210103100010023001010000020110431032116001211000100300																																																																										
<i>U. tenell</i>	001020233111100000000210103100010023001010001020110431032116001211000100300																																																																										
<i>U. westonii</i>	0010202331111000000002100030000-0023001010000020112431032116001211000000300																																																																										
<i>U. dichotoma</i>	001000233110100000000010013400020023000010201000103321022100141211100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. violacea</i>	0010202331?100000000210013001020023103010300000103431022114130101000100300																																																																										
<i>U. menziesii</i>	001020233110100000000210013000020023101010200000020431040115140011100000300																																																																										
<i>U. minutissima</i>	001001000032520242000010013700000100000010001000000431022100110011100110300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. hirta</i>	00100102003252024200001001370000000001110001001000431022105140101100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. lateriflora</i>	001001020032520242000010013700030000001010001001000431020110140021100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. simplex</i>	001001100032520242000010013700030000001010301001000431020110110211100010300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. caerulea</i>	001001100032520242000010013601000010102010011000100431000110120010100000303																																																																										
	1																																																																										
<i>U. bracteata</i>	001000233121100000000010013601000010100010011000113431010110010111100000300																																																																										
<i>U. livida</i>	001001000032520242000010022501030000001010001000110431020110010101100000300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. sandersonii</i>	40100100003252024200001002250103000000010001000103431000114010101100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. pubescens</i>	001001000032520242000010022501030010121010001000023331000100010101100100300																																																																										
	4																																																																										
<i>U. podadena</i>	00100023310001000000001001100003010000111000010111233101011201121110100300																																																																										
<i>U. simulans</i>	001001000032520242000010011000030000011010011000023001010100010011100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. blanchetii</i>	001001000032520242000010011000030000021010001000000111020101020101000100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. laciniata</i>	001001000032520242000010011000030002021010001000113321023101020020100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. purpureoc</i>	001001020032520242000010011000030000001010001000110321020101020101100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. partheno</i>	001001000032520242000010011000030001021010001000110111000102041121100100300																																																																										
	1																																																																										
<i>U. tenuissima</i>	001001000032520242000010011000030000001010001000010321020102040010000110303																																																																										
	1																																																																										
<i>U. praelonga</i>	00100023310100000000010003201030101011011010000100111010102010101100100340																																																																										
<i>U. longifolia</i>	00100023310020010000001000320103000000101100000000431020102011101100000340																																																																										
	4																																																																										
<i>U. huntii</i>	001000233120400100000010003200030100001011000000100431020102030121110100340																																																																										
<i>U. amethystina</i>	001000233120100001000010103201030000001011000000112431122100010101110100100																																																																										
	1																																																																										
<i>U. tricolor</i>	001000233120400110000010103201030000001011000000100431120102010101100100110																																																																										
<i>U. chrysantha</i>	001001000032520242000010013800130000001010001000000331013100020101100100000																																																																										
	1																																																																										
<i>U. fulva</i>	001001000032520242000110013800030000001010001000100431013104010100000100000																																																																										
	1																																																																										
<i>U. meyeri</i>	00100100003252024200011103200030000001010011000000431010003020100100110100																																																																										
<i>U. erectiflora</i>	00100100003252024200001103200030000001010011000002431010000010100100110100																																																																										
	1																																																																										
<i>U. laxa</i>	0010010000325202420000110320003000000101000000000431010000010101100000100																																																																										
	1																																																																										
<i>U. mannii</i>	20001023310???00??000010003200030000001010000000110431012110010011100110?10																																																																										
<i>U. alpin</i>	00001023312020010100001000320003000000101000000000431000102011101100100110																																																																										
	2																																																																										
<i>U. quelchii</i>	000010233100100100000010003200030000001010300000000431040112010101100100110																																																																										
	2																																																																										
<i>U. campbelliana</i>	20001023312020011000001000320003000000101030000000043104011201101100100110																																																																										
<i>U. nephrophylla</i>	40100023310030111000001000310003000000010000100000431004102011111100100101																																																																										
	1																																																																										
	1																																																																										
	2																																																																										

Taxon/Node	111111111122222222223333333333444444444455555555556666666666777777
Taxon/Node	123456789012345678901234567890123456789012345678901234567890123456789012345
<i>U. reniformis</i>	00000023310030011100001000320003000000001000000000431024102010101100100111 4
<i>U. nelumbifolia</i>	20000023312040011100001001320003000000001000000000431024102010101100100110
<i>U. humboldtii</i>	100000233120400111000010013200030000001010000000004310201050101011000001?3 2 2
<i>U. guyanensis</i>	001001000032520242000010003800030000001010001000100431010002011211000010000 1
<i>U. juncea</i>	001001000032520242000010013800030000001010011000100330010002010100100100100 1
<i>U. nana</i>	00100100003252024200?010003800030000001010001000101430010000010100100100100 1
<i>U. peranomala</i>	401001000032520242000010013200030023001011000000110431010100040011100000110 1
<i>U. brachiata</i>	401000233120300010000010013301030023103010200100113431003114021211100100101 2
<i>U. steenisii</i>	001000233120100010000010013301030023101010200100113431002113041211100100101 4
<i>U. striatula</i>	201000233120100010000010013201030000101010000100113431003115030100100100100 4 23 2 6
<i>U. appendi</i>	001001???032520242000010013200030110102010001000111431000105031011100000111 1 1
<i>U. viscosa</i>	00100101103252024200001001380003011010210000?000000431020100010010100100100 1 1 4
<i>U. neottioides</i>	301101011032520242000010023110030010105000000000110431002110011210001110000 1
<i>U. oliveriana</i>	301101000032520242000010020110030010105000100000110431002110011210001110003 1
<i>U. mirabilis</i>	301101000032520242000010013800030010101000000000110431000102010011100100000 1
<i>U. heterochroma</i>	301101000032520242000010013800130010101000100000113431002005040110100100000 1
<i>U. deterrmannii</i>	3011010000325202420000100138000301000010003000001134310001140310111001?0??0 1 2
<i>U. chorist</i>	30110100003252024200011000320003002300100030100011232101211003???1100010000
<i>U. rigida</i>	301101111032520242000011013800130000001000010000110431001112011210000100000 1 1
<i>U. tetraloba</i>	301101011032520242000011013800130000001000010000110431003112011210000100000 1
<i>U. aureoma</i>	401000233100400010000010013210030010101000000000110331012100041221100100000
<i>U. steyermarkii</i>	401000233100201001000010013210030110101000100000113431012102011010100100000
<i>U. subulata</i>	001001000032520242000010013210030011102000100000000431012102010101000100000 1 2
<i>U. triloba</i>	00100100003252024200001001320103001110200000000000430012100010001101100000 1 1 1
<i>U. trichophylla</i>	001000233100010032000010013201030010101000000000100431012100011101101100000 1
<i>U. flaccida</i>	001000233101010032000010013210030010101000000000010431012100021211101100000 1
<i>U. pussilla</i>	00100023310110003200001001320103001010500000000000431012100010101101100000
<i>U. limosa</i>	001001011032520242000010013201130010102000000000110431001103010011000100000 1 2
<i>U. spruceana</i>	001000112032520242000010013210030023004000300000012431000110011010001100300 1 2 6
<i>U. gibba</i>	100000011032520242000110013800130000005000000000023431010112011111000100132 23
<i>U. breviscapa</i>	100000011032520242000110013800131023001000010000023331012110011111001100232 2
<i>U. foliosa</i>	100000011032520242000110013800130000001000010100000231010112011011001101-32 23
<i>U. olivacea</i>	100000233032520242000110013800130023005000000000023431000110011211001111-02
<i>U. warmingii</i>	1000000110325202420001100138001300230050000000100000431010102011121001100220
<i>U. hydrocarpa</i>	100000011032520242000110013800130000001000000100100231020102021111101100232 23 3
<i>U. benjaminiana</i>	10000001103252024200010001380013102300100000000003431020114010011000100232
<i>U. myriocista</i>	100000113032520242000100023800130023103000000000100431031112011100001100101
<i>U. cucullata</i>	10000011303252024200010002380013002310300000000100331031110000010001100101
<i>G. aurea</i>	0010202331111000320113220338000301230011100011101043001210201001??101002??
<i>G. violacea</i>	0010202331111000320113220338000301230011100011101043002311401121??101003??

Taxon/Node	111111111122222222223333333333444444444455555555556666666666777777
<i>G. filiformis</i>	0010202331111000320113220338000301230011100011110104300121?001121??101002??
<i>P. vulgaris</i>	01002023311020010012132203380003012323600230001100043102211401100???0?00110
<i>P. alpina</i>	01002023311120010012132203380003002323600230001000043100211401101???0?00110
<i>P. longifolia</i>	01002023311020010012132203380003012323600230001101243102211401100???1?00110

Tabela 7. Lista dos 75 caracteres morfológicos utilizados para a elaboração da matriz morfológica. A codificação dos caracteres foi binária ou multiestados.

1. Forma de vida	(0) terrestre ; (1) aquática ; (2) epífita; (3) reofítica; (4) litófito (rupícola).	Multi-estado
2. Raízes adventícias	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
3. Rizóides	(0) ausente; (1) presente.	Binário
4. Apressórios em ramos de apóio.	(0) ausente; (1) presente.	Binário
5. Estolão	(0) filiforme igual a todo o estolão; (1) base em forma de tuberculos; (2) ausente.	Multi-estado
6. Filocládios	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
7. Disposição dos ramos fotossintetizantes	(0) alternos ; (1) verticilados ; (2) ausente.	Multi-estado
8. Forma dos ramos fotossintetizantes	(0) inteiro foliáceo ; (1) filiformemente ramificado ; (2) pinado foliáceo; (3) inaplicável.	Multi-estado
9. Ápice dos ramos	(0) arredondado ; (1) única seta ; (2) bifido; (3) inaplicável.	Multi-estado
10. Folhas	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
11. Disposição das folhas	(0) alternas - ao longo do estolão; (1) rosetas - na base do pedúnculo; (2) espiral - na base do pedúnculo; (3) inaplicável.	Multi-estado
12. Pecíolo	(0) evidente ; (1) não evidente ; (2) inaplicável.	Multi-estado
13. Formato das folhas	(0) linear ; (1) espatulada ; (2) oblongo -elíptica; (3) reniforme; (4) circular; (5) inaplicável.	Multi-estado
14. Tipo de lamina foliar inteira	(0) não lobado ; (1) pinado-lobado ; (2) inaplicável.	Multi-estado
15. Estomatos na face adaxial da folha	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
16. Espessura foliar	(0) membranacea ; (1) firme ; (2) inaplicável.	Multi-estado
17. Nervuras foliar primária	(0) pinada; (1) actinódroma; (2) acródroma; (3) única; (4) inaplicável.	Multi-estado
18. Nervura foliar secundária	(0) terminal; (1) anastomosada; (2) inaplicável.	Multi-estado
19. Folhas com tricomas digestivos na superfície adaxial	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
20. Tipo de armadilha	(0) forma globosa utriculífera; (1) forma de hélice com esferas próximo a base (ampola); (2) ausente.	Multi-estado
21. Tipo de glandula digestiva	(0) armadas -quadrífides; (1) globular .	Binário
22. Localização do utrículo	(0) estolões ; (1) ramos; (2) base do pedunculo; (3) ausente.	Multi-estado
23. Disposição dos utrículos na estrutura vegetativa	(0) terminal - ápice das estruturas; (1) lateral - ao longo das estruturas; (2) ausente.	Multi-estado
24. Apóio do utrículo	(0) pedunculado; (1) sésil a subssésil; (2) inaplicável.	Multi-estado
25. Protuberância na base do utrículo	(0) ausente; (1) presente.	Binário
26. Posição da boca do utrículo	(0) basal - voltado para a base do utrículo; (1) lateral - quase 90 graus com relação a base; (2) terminal - voltado para o lado contrário da base; (3) ausente.	Multi-estado
27. Apêndice ventral do utrículo	(0) inteiro setiforme ; (1) duplo setiforme ; (2) aglomerado glandular; (3) ausente.	Multi-estado
28. Apêndice dorsal do utrículo	(0) único subulado ; (1) unico bifido; (2) duplo subulado ; (3) alado unico; (4) alado duplo; (5) aglomerado glandular; (6) conico; (7) protuberância multicelular; (8) ausente.	Multi-estado
29. Ramificações no apêndice dorsal	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
30. Tricomas no apêndice dorsal	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
31. Estruturas setiformes na região dorsal do utrículo	(0) ausente ; (1) presente .	Binário

Caracteres	Estados	Tipos de Codificação
32. <i>Apêndices laterais do utrículo</i>	(0) aglomerado glandular ; (1) alado inteiro; (2) alado fimbriado; (3) ausente.	Multi-estado
33. <i>Câmara flutuadora na base do pedunculo</i>	(0) ausente; (1) presente.	Binário
34. <i>Tricomas glandulares no pedunculo floral</i>	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
35. <i>Tipo de escama</i>	(0) basifixa ; (1) basisoluta ; (2) ausente.	Multi-estado
36. <i>Margem das escamas</i>	(0) inteira ; (1) denticulada; (2) fimbriada ; (3) ausente.	Multi-estado
37. <i>Posição das brácteas florais</i>	(0) basifixas; (1) basisoluta - peltada; (2) ausente.	Multi-estado
38. <i>Margem das bracteas florais</i>	(0) inteira; (1) fimbriada; (2) denticulada; (3) ausente.	Multi-estado
39. <i>Forma da bráctea floral</i>	(0) linear; (1) oval; (2) rombica; (3) quadrada; (4) tubular; (5) circular; (6) ausente.	Multi-estado
40. <i>Tricomas nas brácteas</i>	(0) ausente; (1) presente.	Binário
41. <i>Bracteolas florais</i>	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
42. <i>Ligação entre bracteas e bracteolas</i>	(0) livres ; (1) conadas (inteira a parcialmente) ; (2) ausente.	Multi-estado
43. <i>Inflorescência</i>	(0) racemo alterno; (1) monocasio; (2) racemo verticilado; (3) ausente.	Multi-estado
44. <i>Disposição floral no eixo</i>	(0) distantes; (1) agrupadas.	Binário
45. <i>Pedículo floral</i>	(0) evidente; (1) não-evidente (flor sésil-subssésil).	Multi-estado
46. <i>Pedículo do fruto</i>	(0) ereto ; (1) retroflexo.	Binário
47. <i>Número de lobos no cálice</i>	(0) dois; (1) cinco; (2) quatro.	Multi-estado
48. <i>Tricomas no cálice</i>	(0) ausente; (1) presente.	Binário
49. <i>Relação dos lobos do cálice</i>	(0) igual a subigual; (1) diferente.	Binário
50. <i>Forma lobo inferior do cálice</i>	(0) oval ; (1) oblongo ; (2) circular.	Multi-estado
51. <i>Forma lobo superior cálice</i>	(0) oval ; (1) deltoide ; (2) oblongo; (3) circular.	Multi-estado
52. <i>Margem do lobo inferior cálice</i>	(0) inteiramente fimbriado ; (1) inteiramente denticulado ; (2) ápice denticulado; (3) ápice bifido; (4) inteiro.	Multi-estado
53. <i>Margem do lobo superior cálice</i>	(0) inteiramente fimbriado; (1) inteiramente denticulado; (2) ápice denticulado; (3) inteiro.	Multi-estado
54. <i>Nervuras no cálice</i>	(0) proeminentes ; (1) não evidente.	Binário
55. <i>Margem hialina no cálice</i>	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
56. <i>Coloração da corola</i>	(0) alvo ; (1) amarelo ; (2) lilas a roxo; (3) rosa; (4) vermelho.	Multi-estado
57. <i>Lábio inferior da corola</i>	(0) inteiro ; (1) 2-lobado ; (2) 3-lobado com lobos iguais a subiguais; (3) 4 5 lobos; (4) 3-lobado com lobo central reduzido.	Multi-estado
58. <i>Posição do labio inferior da corola</i>	(0) galeado ; (1) não galeado .	Binário
59. <i>Giba no labio inferior da corola</i>	(0) presente - proeminente ; (1) ausente - obscuro .	Binário
60. <i>Labio superior da corola</i>	(0) oblongo; (1) transversalmente oblongo; (2) circular - arredondado; (3) quadrado; (4) bilobado; (5) oval-deltoide; (6) bifido.	Multi-estado
61. <i>Constricção na região central da corola</i>	(0) ausente; (1) presente.	Binário
62. <i>Ápice do lábio superior corola</i>	(0) agudo; (1) arredondado; (2) truncado; (3) obcordado; (4) emarginado.	Multi-estado
63. <i>Tamanho do cálcar</i>	(0) maior que corola; (1) menor que corola.	Binário
64. <i>Forma do cálcar</i>	(0) cilíndrico; (1) subulado; (2) saciforme.	Multi-estado
65. <i>Ápice do calcar</i>	(0) agudo ; (1) arredondado ; (2) bifido.	Binário
66. <i>Androceu - forma do filete</i>	(0) ereto ; (1) curvado .	Binário
67. <i>Androceu - forma da abertura da teca</i>	(0) confluyente ; (1) distinta .	Binário
68. <i>Tricoma glandular no pistilo</i>	(0) ausente ; (1) presente .	Binário
69. <i>Margem do lábio inferior do estigma</i>	(0) inteiro ; (1) ciliado .	Binário
70. <i>Forma do lábio superior do estigma</i>	(0) ligulado; (1) obsoleto.	Binário
71. <i>Forma da capsula</i>	(0) globosa; (1) alongada.	Binário
72. <i>Tipo de fruto</i>	(0) deiscente; (1) indeiscente.	Binário
73. <i>Tipo de deiscência da capsula</i>	(0) por poro; (1) valvas; (2) circuncidada; (3) abertura ventral longitudinal.	Multi-estado
74. <i>Forma da semente</i>	(0) globosa; (1) cilíndrica - alongada; (2) prismática; (3) lenticulada; (4) ovoide compressa.	Multi-estado
75. <i>Celulas da testa</i>	(0) reticulada; (1) multicelular - alongada; (2) multicelular dimensional - alas; (3) liso.	Multi-estado

4.2 ANÁLISE MOLECULAR E COMBINADA

4.2.1 Análise molecular isolada

Na análise utilizando apenas a matriz molecular (com as regiões ITS1 e ITS2 do rDNA), os 16 parâmetros de custo apresentaram topologias similares (Figura 9) e valores de *ILD* variando de 0,14 a 0,05 (Tabela 8). O parâmetro que apresentou o maior valor de incongruência foi 1:1:1 (custos para gap: transição: transversão) com *ILD* de 0,14 que corresponde a topologia com caracteres mais homoplásticos (Figura 11 -B).

Diferentemente o parâmetro mais congruente foi 4:4:1, com valor de *ILD* igual a 0,05. Nesta topologia, como grupo basal encontra-se a espécie *U. alpina* da seção *Orchidioides*. A seção *Utricularia* forma um grupo parafiético, pois suas espécies estão no mesmo clado das outras seções do gênero *Utricularia*. As seções *Foliosa* e *Psyllosperma* formam grupos monofiléticos. As seções *Vesiculina* e *Iperua* aparentemente estão em ramos distintos. Essa última é grupo irmão da seção *Psyllosperma*, enquanto a primeira é grupo-irmão da seção *Foliosa* (Figura 11, indicado com um círculo). Mas, para verificar o suporte destes cladogramas, uma maior amostragem se mostra necessária. Os valores de suporte dos ramos estão apresentados no cladograma (Figura 11).

4.2.2 Análise combinada (morfologia + molecular)

Na análise combinando os dados da matriz morfológica e da molecular (com as regiões ITS1 e ITS2 do rDNA), os 16 parâmetros de custo também apresentaram topologias com relativa congruência tanto entre as topologias moleculares, quanto nas topologias combinadas (Figura 10). Os valores de *ILD* estão presentes na Tabela 8. Como atribuído para a análise molecular isolada, o parâmetro com índices mais

congruentes é o 4:4:1. Esse ultimo parâmetro (4:4:1) foi o escolhido para as discussões, uma vez que apresentou os dados mais congruentes (Figura 11 - 1). Os valores de suporte estão representando no cladograma (Figura 9).

Tabela 8. Índices de Incongruência (*ILD*) de acordo com os comprimento dos cladogramas das análises moleculares (ITS) e morfológicas (MORFO) isoladas e combinadas (COMB). O comprimento dos ramos da análise molecular está de acordo com os 16 parâmetros de custos para gap: transição: transversão (primeiro 1:1:1 até 4:4:1). Parâmetro em roxo com menor índice de incongruência e parâmetro em azul com maior índice de incongruência.

ANÁLISE	CUSTOS	ITS	MORFO	COMB	SOMA	ILD
1	111	2791	616	2972	3407	0,1464
2	121	3124	616	3311	3740	0,1296
3	131	3201	616	3390	3817	0,1260
4	141	3201	616	3390	3817	0,1260
5	211	3780	616	3983	4396	0,1037
6	221	4664	616	4859	5280	0,0866
7	231	5137	616	5335	5753	0,0784
8	241	5325	616	5524	5941	0,0755
9	311	4453	616	4671	5069	0,0852
10	321	5648	616	5851	6264	0,0706
11	331	6415	616	6631	7031	0,0603
12	341	6945	616	7137	7561	0,0594
13	411	4945	616	5168	5561	0,0760
14	421	6469	616	6681	7085	0,0605
15	431	7408	616	7597	8024	0,0562
16	441	8167	616	8356	8783	0,0511

Como grupo mais basal está representada a seção *Orchidioides* com a espécie *U. alpina*. As espécies da seção *Utricularia* formam um grupo parafilético, enquanto as seções *Foliosa* e *Psylloperma* formam grupos monofiléticos. A seção *Vesiculina* está como grupo-irmão do clado formado pelas seções *Foliosa* e estas do clado *Psylloperma* + *Iperua*. (figura 11, representado com um círculo).

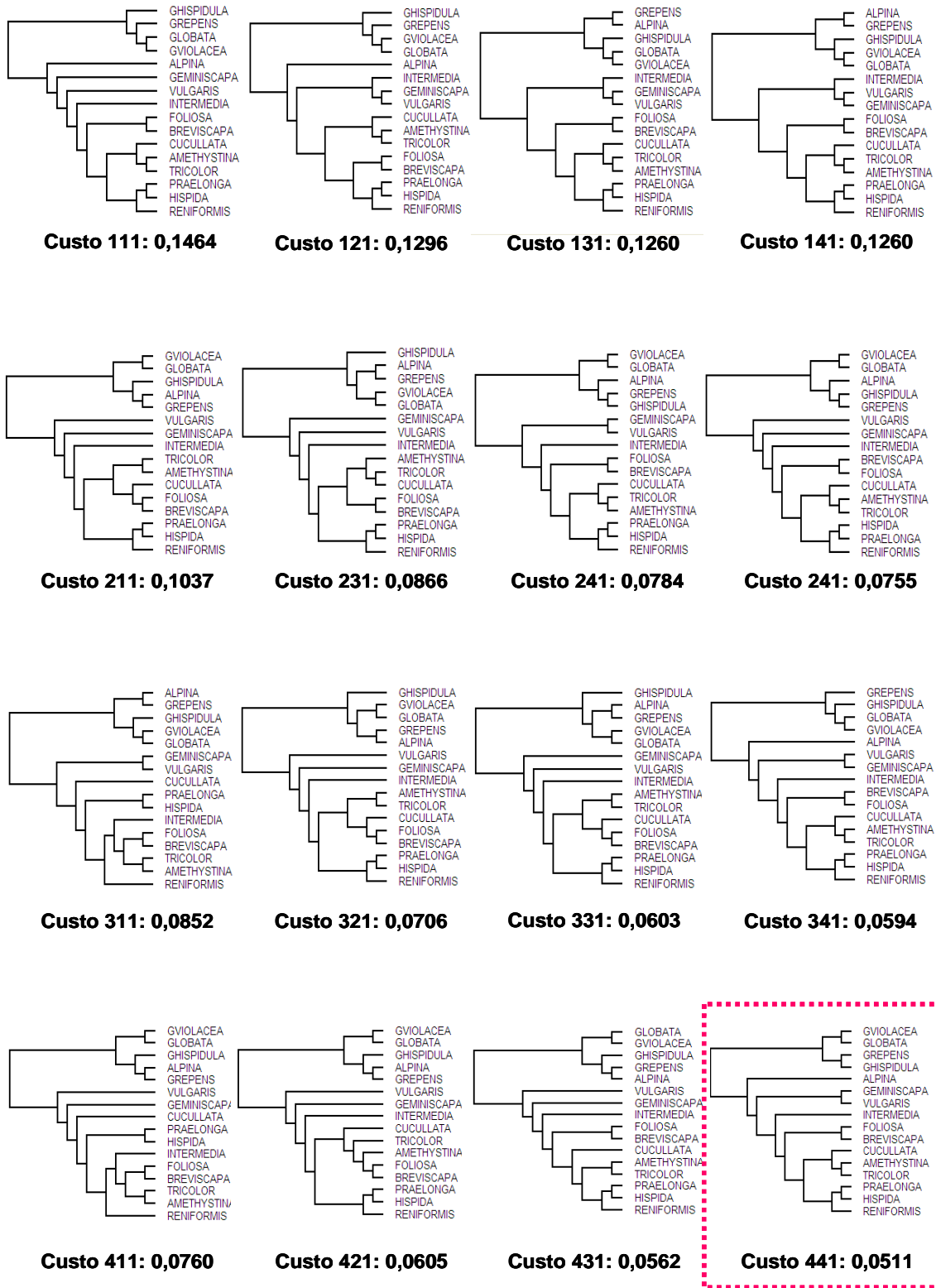


Figura 9. Cladogramas baseados na análise molecular, considerando 16 parâmetros de custos para gaps: transições: transversões e valores de ILD. Cladograma no quadro rosa é o mais congruente.

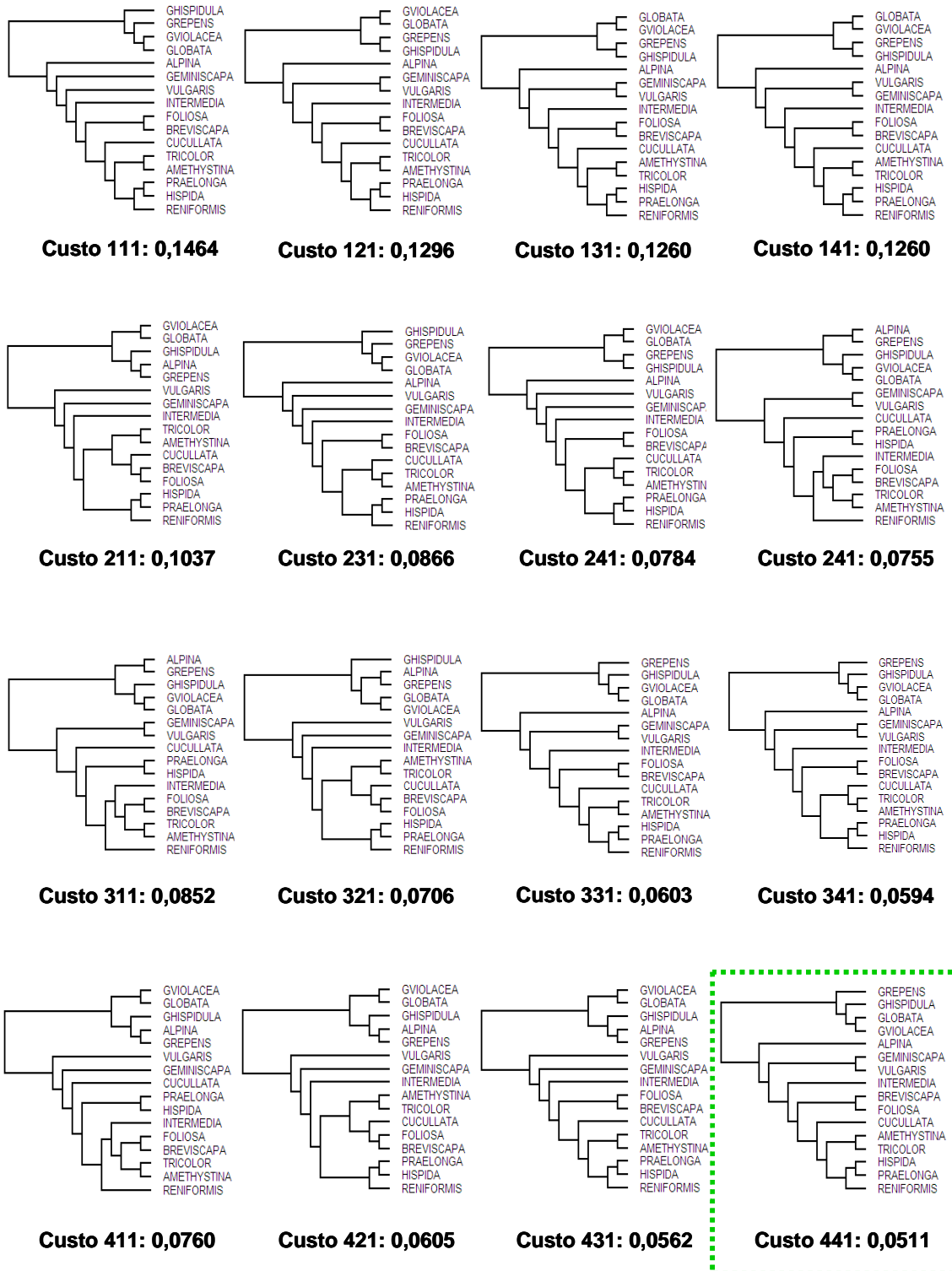


Figura 10. Cladogramas baseados na análise molecular e morfológica combinada, considerando 16 parâmetros de custos para gaps: transições: transversões e ILD. Quadro verde com árvore mais congruente.

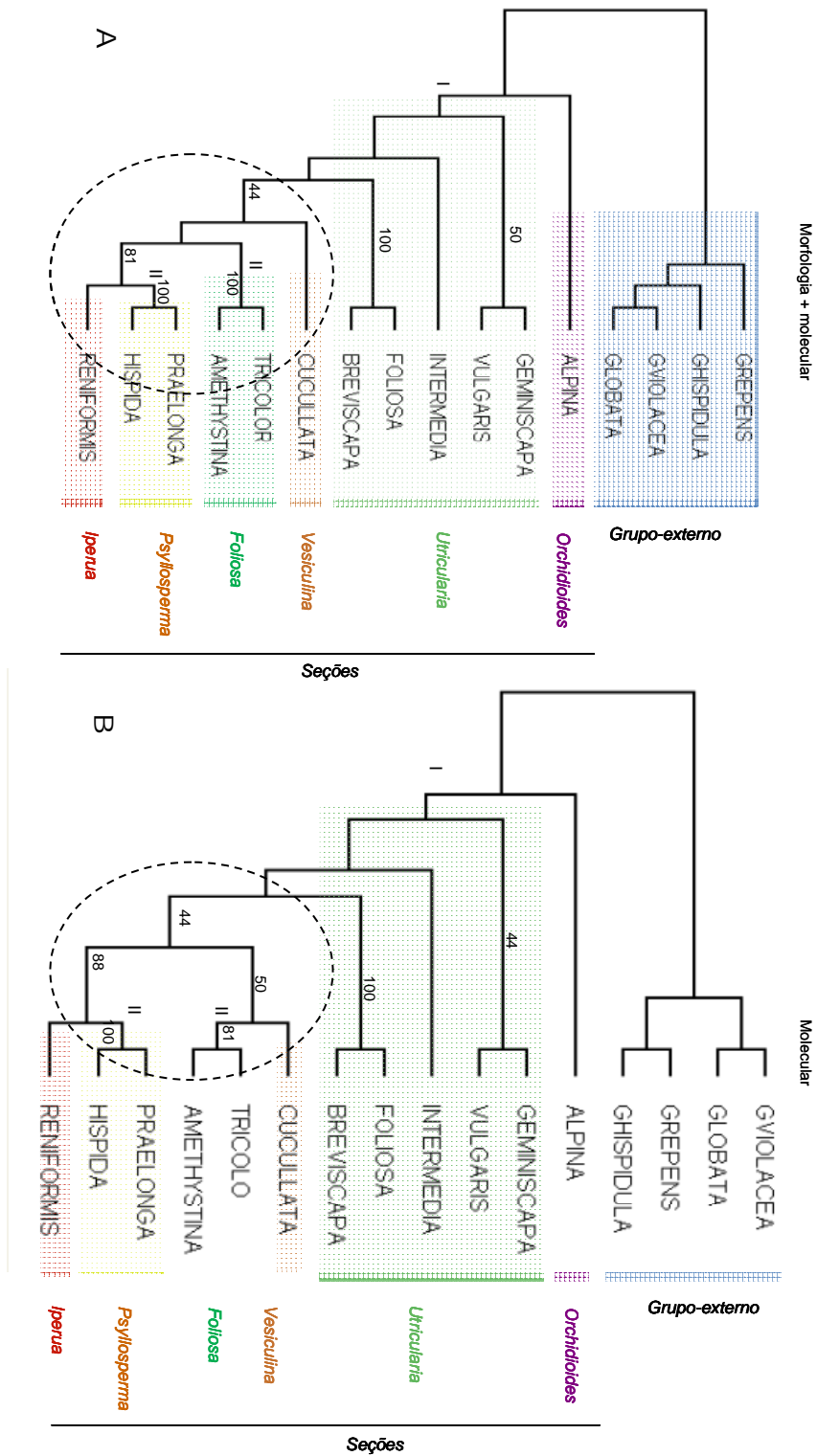


Figura 11. Cladograma resultante da análise combinada (morfologia + molecular) (A) e molecular isolada (B), parâmetro de custo 4:4:1 (*gaps*: transições: transversões). Número I corresponde ao grupo parafilético, número II corresponde às seções monofiléticas.

5 DISCUSSÃO

5.1 A TAXONOMIA BASEADA NA MORFOLOGIA

A classificação e subdivisão do gênero *Utricularia* é um tema muito discutido desde o século XIX, período em que muitas novas espécies foram encontradas e descritas. Os oito principais trabalhos que discutem e propõem classificações para o grupo em níveis genéricos e infra-genéricos são os de Rafinesque (1938); De Candolle (1844), Benjamin (1847), Kamienski (1895), Barnhart (1916), Komiya (1973) e Taylor (1986, 1989), sendo este último o adotado neste trabalho.

Nos estudos filogenéticos recentes o subgênero *Utricularia*, como circunscrito por Taylor (1986), aparece como parafilético. Entretanto, já no nível infra-genérico, a maioria das seções formam grupos monofiléticos, mantendo-se a sua circunscrição tradicional. Em oposição a esses estudos, a árvore obtida neste trabalho mostra ambos os subgêneros, *Utricularia* e *Polypompholyx*, como circunscritos por Taylor (1986), formando grupos monofiléticos. Para as seções, contudo, os resultados aqui encontrados corroboram os estudos anteriores, demonstrando o monofiletismo da maioria das seções (Figura 8).

Nos estudos de Jobson & Alberts (2002), Jobson *et al.* (2003), Müller & Borsch (2005) e Müller *et al.* (2000, 2004, 2006) e Guisande *et al.* (2007), onde a parafiletismo do subgênero *Utricularia* é evidenciado, três grandes clados são formados para as espécies do gênero *Utricularia*. sendo que apenas no trabalho de Müller & Borsch (2005) foi sugerido que cada clado fosse considerado um subgênero: *Polypompholyx*, *Bivalvaria* e *Utricularia*. A causa para essa segregação seria a presença de parte do subgênero *Utricularia*, correspondente a seção *Pleiochasia*, como grupo-irmão do subgênero *Polypompholyx*. Uma situação que pode ter influenciado nesse resultado é a baixa amostragem de espécies representantes dos dois subgêneros tradicionais, pois foram utilizadas apenas uma espécie do subgênero *Polypompholyx* e duas espécies da seção *Pleiochasia*.

Em oposição, no presente trabalho, o total de três espécies para cada subgênero, *Utricularia* e *Polypompholyx*, foram amostradas para a análise morfológica. Essa amostragem mais completa provavelmente contribuiu para que os resultados apontassem, ao contrário dos estudos anteriores, o monofiletismo desses subgêneros.

A topologia obtida na análise morfológica aqui apresentada demonstrou que o subgênero *Polypompholyx* está incluído em um clado que possui um suporte de 97 / 4 (bootstrap / bremer) e contém duas seções também monofiléticas (Figura 8). Algumas características presentes neste clado, que sustentam as descrições de Taylor (1989) são: a presença de 4 lobos no cálice, folhas dispostas em rosetas e ausência de estolão e rizóides. Em contrapartida, o subgênero *Utricularia* está posicionado em um clado sustentado por índices menores (51/ 3), e esse reúne algumas características como o cálice 2-lobado, a presença de rizóides e estolão.

Sobre as seções pertencentes ao subgênero *Utricularia*, a maioria dos resultados corrobora a proposta de Taylor (1986,1989), porém, em alguns casos, o posicionamento filogenético das espécies não sustenta os rearranjos por ele proposto (Figura 8).

A seção *Pleiochasia*, que forma um grupo monofilético, está representada como grupo irmão da seção *Phyllaria*, grupo parafilético, devido à presença da espécie *U. striatula* em um clado distinto (Figura 8). A relação entre estas seções nunca foi proposta e as características que sustentam os cladogramas são as brácteas basisolutas, as inflorescências únicas a ramos verticilados e os lobos do cálice distintos, sendo o superior com forma circular. *Phyllaria* foi descrita como grupo irmão de *Nigrescentes* nas filogenias anteriormente propostas (JOBSON & ALBERT, 2002 e JOBSON *et al.* 2003) e, na atual topologia, apenas uma das espécies de *Phyllaria* manteve essa relação (*U. striatula* + *U. bracteata*). Nas descrições de Taylor (1989) as seções *Phyllaria* e *Nigrescentes* contêm características similares, porém o autor não aceitou essas como significativas para agrupá-las.

As espécies da seção *Setiscapella* formam um grupo parafilético que é grupo irmão do clado que reúne diferentes seções do subgênero *Utricularia* (Figura 6, ramos em roxo). As espécies dessa seção são difíceis de ser identificadas, já que alguns caracteres diagnósticos propostos podem se sobrepor. Porém, na opinião de Taylor

(1986, 1989), a seção forma um grupo natural com características particulares. Nos trabalhos de Jobson & Alberts (2002) e Jobson *et al.* (2003) a seção *Setiscapella* forma também um grupo parafilético, mas o motivo neste caso é por conter a seção *Avesicaria* no mesmo clado.

A seção *Steyermarkia*, que é monofilética, tem relação direta com as espécies de *Setiscapella*, e ambas seções já foram publicadas por Barnhart (1916) como uma única, mas posteriormente em Taylor (1989) as espécies *U. aureomaculata* e *U. steyermarkii* foram segregadas em uma nova seção por ter a forma da semente e as folhas com nervuras múltiplas.

O clado que reúne as seções *Psyllosperma*, *Foliosa*, *Orchidioides* e *Iperua*, de acordo com a filogenia morfológica, é congruente às análises filogenéticas moleculares realizadas por Jobson & Alberts (2002), Jobson *et al.* (2003), Müller & Borsch (2005) e Müller *et al.* (2004 e 2007) (Figura 12). Nestes trabalhos todos os cladogramas apresentaram valores de consistência dos ramos acima de 95%, porém, no presente trabalho, esse clado não apresenta valor de consistência significativo. De todas essas seções, apenas *Psyllosperma* (proposta como uma nova seção em TAYLOR, 1986) forma um grupo parafilético, por conter uma de suas espécies inserida no clado da seção *Foliosa*. Nos outros estudos, a relação entre ambas essas seções também é descrita. De acordo com as descrições de Taylor (1989), a similaridade entre essas seções, *Psyllosperma* e *Foliosa*, se restringe ao grão de pólen, porém, de acordo com a árvore aqui obtida, a proximidade das seções também é sustentada pela forma arredondada da folha, disposição das folhas na base do pedúnculo e a forma dos apêndices dorsais dos utrículos.

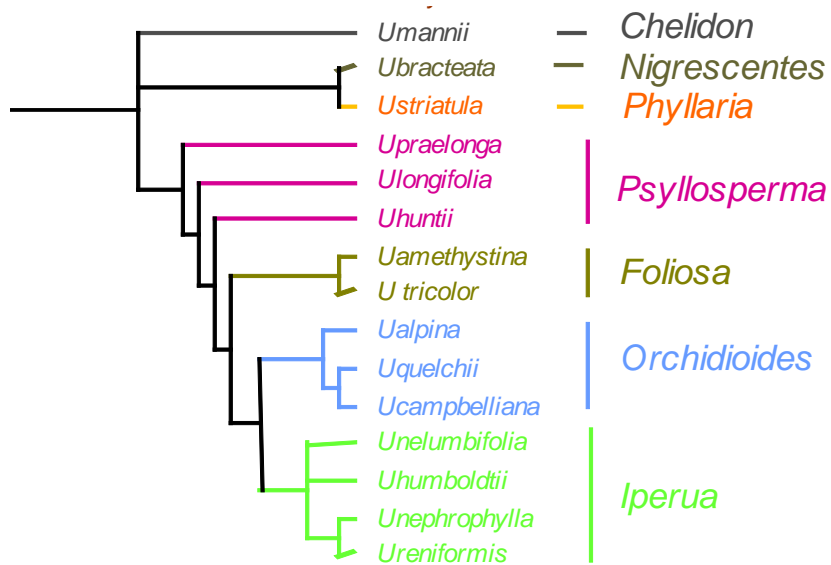


Figura 12. Parte do cladograma de consenso estrito, baseado nos caracteres morfológicos para o gênero *Utricularia*, ilustrando o relacionamento entre as seções *Chelidon*, *Nigrescentes*, *Phyllaria*, *Psyllosperma*, *Foliosa*, *Orchidioides* e *Iperua*.

As seções monofiléticas *Iperua* e *Orchidioides*, aqui representadas no mesmo clado descrito acima, estão presentes, da mesma forma, nos cladogramas propostos por Jobson & Alberts (2002) e Jobson *et al.* (2003). Diferentemente, Müller & Borsch (2005) e Müller *et al.* (2004 e 2007) apresentam a seção *Iperua* como parafilética uma vez que a espécie *U. humboldtii* encontra-se presente no clado da seção *Orchidioides*. Essa última proposta é coerente à unificação destas seções como propostos por Kamiński (1895) e incoerente à segregação feita por Taylor (1986), cuja espécie tipo utilizada para a formação da seção *Iperua* é a própria espécie *U. humboldtii*. No caso destas duas seções, existem algumas características morfológicas que sustentam esses grupos como monofiléticos, como a forma da corola e da semente. Porém, há características que as agrupam, como utrículos com apêndice duplo e subulado, folhas distintas e forma de vida epifítica. Se considerarmos a distribuição geográfica destas, a segregação também pode ser aplicada, pois as espécies de *Iperua* são restritas América do Sul, com uma distribuição mais austral, enquanto que as espécies de *Orchidioides* ocorrem do Norte do Brasil até a América Central.

O clado politômico que contém as seções *Calpidisca* e *Lloydia* é sustentado pelos índices de bootstrap/bremer = 60/2 (Figura 13). Esse mesmo clado é proposto por Müller *et al.* (2004) e Müller & Borsch (2005) com bootstrap de 100% e ambas as seções são monofiléticas. Antes da publicação de Taylor (1986), as espécies pertencentes a estas seções estavam agrupadas em uma única seção chamada *Calpidisca* (determinada por KOMIYA, 1973). Alguns dos caracteres que reúnem estas espécies na topologia morfológica, como utrículos com aglomerados glandulares na região dorsal e ventral, a abertura terminal, cálices desiguais e corola sem giba proeminente, também são descritos para *Calpidisca sensu* Komiya (1973). Em contrapartida, as características morfológicas propostas por Taylor (1986), que segregou as seções, não encontram respaldo na presente análise.

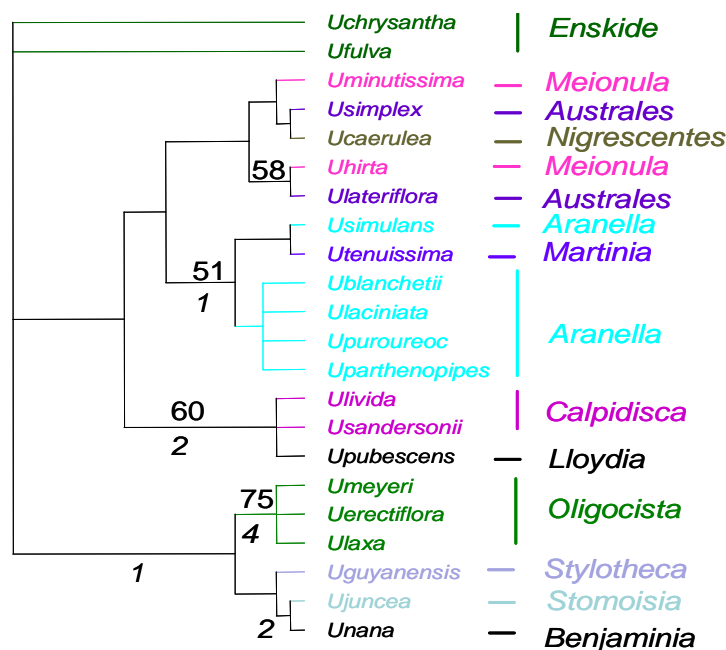


Figura 13. Parte do cladograma de consenso estrito, baseado nos caracteres morfológicos para o gênero *Utricularia*, ilustrando o relacionamento entre as seções *Enskide*, *Meionula*, *Australes*, *Nigrescentes*, *Meionula*, *Australes*, *Aranella*, *Martinia*, *Calpidisca*, *Lloydia*, *Oligocista*, *Stylothecca*, *Stomoisia*, *Benjaminia*.

A seção *Aranella*, proposta por Taylor (1986) a partir do antigo gênero *Aranella* (BARNHART, 1916), forma um grupo parafilético devido à presença da seção *Martinia* no mesmo clado da espécie *U. simulans* (Figura 13). No trabalho de Taylor (1986) a

justificativa para separar a espécie *U.tenuissima* (*Martinia*) da seção *Aranella*, foi baseada na diferença da forma dos utrículos, da cápsula e das sementes. Porém, no presente trabalho não foram encontrados subsídios morfológicos para a separação dessas seções, pois muitas outras semelhanças as unem. Na topologia atual, a morfologia que define o clado com ambas as seções é: o formato da margem do cálice, que pode variar de denticulado (no ápice até toda a margem) a fimbriado dependendo da espécie, à presença do apêndice ventral e dos dorsais subulados nos utrículos e à margem convexa (formando uma moldura) ao redor do androceu e gineceu. Essas características podem ser suficientes para propor a junção destas seções e minimizar o número de seções monotípicas dentro do gênero *Utricularia*.

A seção *Oligocista* é a mais representativa em número de espécies dentro do gênero *Utricularia*. Dentre todas as seções existentes, está forma um grupo monofilético em quase todas as hipóteses filogenéticas, com altos valores de suporte dos ramos (JOBSON & ALBERTs (2002); MÜLLER & BORSCH (2005); MÜLLER *et al.* (2004 e 2006)), incluindo a topologia baseada na morfologia obtida neste trabalho (figura 13). Corroborando as descrições elaboradas desde De Candolle (1844) até Taylor (1986, 1989), a seção forma um grupo natural com características distintivas para o seu reconhecimento como: o formato galeado da corola, calcar longo e subulado, lobos do cálice similares e geralmente encobrendo a cápsula.

Geralmente, o grupo-irmão da seção *Oligocista* também mantém os mesmos táxons, variando apenas suas relações (Figura 13). Esses são *U. nana* da seção monotípica *Benjaminia* e *U. juncea* da seção *Stomoisia*. A seção *Stylothecca* (*U. guyanensis*), que está sendo utilizada pela primeira vez para inferir a filogenia, também aparece como grupo irmão destas duas seções.

Apenas nos trabalhos de Jobson & Albert (2002) e Jobson *et al.* (2003), *U.nana* aparece inserida no clado de *Oligocista* e mantém a seção parafilética. No mesmo trabalho *U. juncea*, é encontrada num clado distinto junto com *U. chrysantha* (*Eskide*). Diferentemente, o trabalho de Müller & Borsch (2005) representa as seções *Stylothecca* e *Benjaminia* como irmãs de *Oligocista*, mas mantém o monofiletismo dessas, e o mesmo ocorre na árvore do presente estudo (Figura 13).

As espécies da seção *Eskide* estão representadas num clado politômico juntamente com o clado das seções *Oligocista* e associadas mais o clado das seções *Australes*, *Meionula*, e *Nigrescentes* e o clado das seções *Calpidisca* + *Lloydia*. (Figura 11). Mas como citado anteriormente, *Eskide* já foi representada no clado que contém a seção *Oligocista* (JOBSON *et al.*, 2003).

Nas discussões feitas por Taylor (1989), o autor afirma que há similaridade entre todas estas seções (*Oligocista*, *Stomoisia*, *Benjaminia* e *Eskide*). Algumas seções contêm estruturas semelhantes e mais discretas, como a estrutura da bractéola e as glândulas internas do utrículo encontradas nas seções *Eskide* e *Oligocista*, ou mais evidentes, como *Benjaminia* e *Stomoisia*, que possuem cálice muito semelhante, com nervuras proeminentes, e forma galeada da corola, encontrada em todas as seções anteriormente citadas, com exceção de *Eskide*.

Independente das similaridades, o mesmo autor segregou algumas espécies (TAYLOR, 1986) com a justificativa que algumas características morfológicas são muito discrepantes. Somente a seção da espécie *U. guyanensis* foi proposta como monotípica por De Candolle (1844) por apresentar um formato muito alongado tanto do estilete, quanto do filete, exclusivo para a espécie, além de glândulas digestivas internas como padrão morfológico distinto para a seção.

De acordo com todas as propostas anteriores talvez não seja conveniente incluir todas as seções junto com *Oligocista*, mas sim agrupar as seções monotípicas (*Benjaminia* e *Stylotheca*) e com apenas poucas espécies (*Eskide* e *Stomoisia*) em uma única.

No clado com as seções *Meionula*, *Australes* e *Nigrescentes*, todas estas estão representadas como parafiléticas (Figura 13). Destas, apenas a seção *Nigrescentes* foi restabelecida por Komyia (1973), enquanto as outras foram recentemente descritas.

A seção *Meionula* é representada como parafilética (Figura 13) devido à presença da espécie *U. hirta* no mesmo clado da espécies *U. lateriflora* da seção *Australes*. O mesmo ocorreu em outro clado com as outras espécies das mesmas seções, porém acrescido da espécie *U. caerulea* da seção *Nigrescentes*. De acordo com Taylor (1986) as espécies destes grupos (*Meionula* e *Australes*) pertenciam à uma única seção, porém em 1989 ele optou por segrega-las alegando existir diferenças nas

características rizóides, utrículos, brácteas, flores e sementes. Mas de acordo com a atual hipótese essas características não foram suficientes para manter a segregação.

Em contrapartida a seção *Nigrescentes*, que é reconhecida como um grupo natural (KOMYIA, 1973) apresenta suas espécies em dois clados muito distintos e não relacionados. Uma (*U. caerulea*) está no mesmo clado das seções *Meionula* e *Australes* enquanto a espécie *U. bracteata* esta no clado com a seção *Phyllaria*.

O último clado a ser discutido reúne as espécies que possuem hábito diretamente ou parcialmente relacionado com ambientes aquáticos e ramos fotossintetizantes especializados.

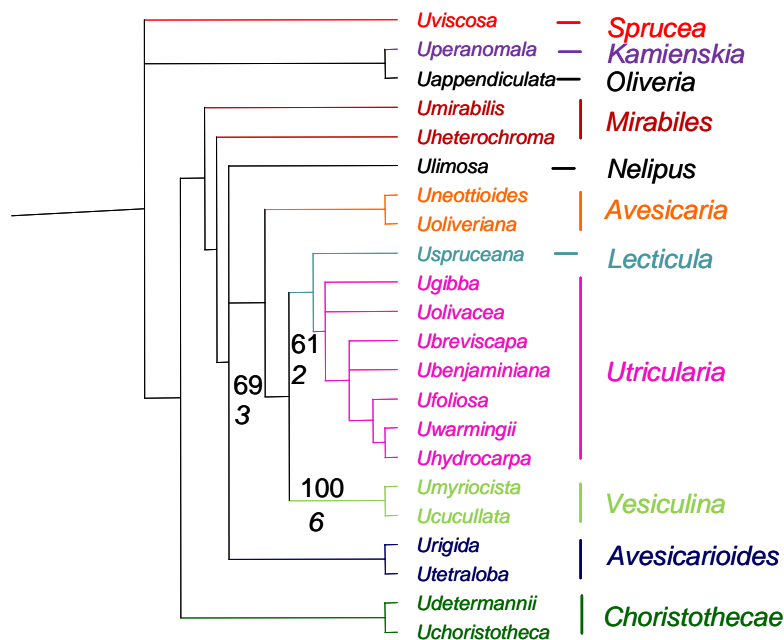


Figura 14. Parte do cladograma de consenso estrito, baseado nos caracteres morfológicos para o gênero *Utricularia*, ilustrando o relacionamento entre as seções *Sprucea*, *Kamienskia*, *Oliveria*, *Mirabiles*, *Nelipus*, *Avesicaria*, *Lecticula*, *Utricularia*, *Vesiculina*, *Avesicarioides* e *Choristothecae*.

A seção *Utricularia* nos trabalhos de Jobson & Alberts (2002) e Jobson *et al.* (2003) é representada por clados distintos, formando um grupo parafilético. Nestes mesmos trabalhos, *U. olivacea* aparece como grupo irmão da seção *Vesiculina*. Inicialmente Kamienski (1895) colocou *U. olivacea* e *U. biovularioides* como pertencentes ao gênero *Biovularia*, porém estas foram inseridas na seção *Utricularia*

posteriormente, por possuírem forma da corola e forma dos utrículos semelhante às espécies desta seção.

Na hipótese proposta pela análise como também nas de Müller & Borsch (2005), a seção é monofilética, com suporte de 60% e 100% respectivamente (Figura 14). Ambos os resultados confirmam a identidade do grupo que possui sementes leticuladas, ramos fotossintetizantes submersos e utrículos com apêndices dorsais ramificados ou com tricomas pedunculados na sua superfície.

Como grupo irmão de *Utricularia* está a seção *Vesiculina*, que também agrupa espécies aquáticas com ramos fotossintetizantes, porém diferem da seção *Utricularia* por possuírem utrículos sem apêndices, corola cuculada e utrículos dispostos nas extremidades dos ramos fotossintetizantes verticilados (Figura 14).

Assim como a seção *Oligocista*, *Vesiculina* forma um grupo monofilético com altos índices de bootstrap, jackknife e bremer em todas as propostas já feitas para o gênero (JOBSON & ALBERTS, 2002; JOBSON *et al.*, 2003; Müller & Borsch, 2005; Müller *et al.*, 2004 e 2007; GUISANDE, 2007). A única variação que ocorre com esta seção é a relação com as outras seções de *Utricularia*. Em alguns trabalhos a seção é grupo-irmão do clado *Setiscapella* (MÜLLER & BORSH, 2005), enquanto aqui é relacionada com as seções *Utricularia* e *Lecticula*.

Neste mesmo clado das espécies aquáticas estão distribuídas em grupos monofiléticos nas seções *Avesicaria*, *Avesicarioides* (com valores de *bootstrap* acima de 90%) e *Choristothecae* e como parafilética a seção *Mirabiles*. Morfologicamente, essas seções eram agrupadas pela forma de vida reofítica, ramos caulinares com apressórios e flores lobadas (3 a 4-lobos).

Concordando com as segregações propostas por Taylor (1989) e Komiya (1973) as seções monofiléticas ficaram em clados distintos na análise aqui proposta, pois outras características foram mais relevantes que a forma reofítica, assumida anteriormente como a característica morfológica mais significativa para o agrupamento destas espécies.

No geral, a topologia aqui apresentada não se diferenciou muito das propostas feitas por Taylor (1989). As diferenças que foram aqui reveladas poderão servir como base para novas propostas de rearranjos e, preferencialmente, para minimizar as

seções monotípicas, que compreende quase $\frac{1}{3}$ das seções existentes. Nova propostas de organização do grupo já eram esperadas pelo mesmo autor, principalmente por ser um grupo com tanta variabilidade morfológica e com grandes chances de descobertas de espécies novas.

5.2 A HISTÓRIA EVOLUTIVA DOS PADRÕES MORFOLÓGICOS EM *UTRICULARIA*

A hipótese filogenética baseada em caracteres morfológicos para *Utricularia* apresentou padrões de evolução congruentes com algumas propostas anteriores baseadas em caracteres moleculares como as seqüências do DNA de cloroplasto (JOBSON *et al.*, 2003) e regiões do DNA plastidial (MÜLLER & BORSCH, 2005).

Conseqüentemente a homologia primária inferida para o grupo pode apresentar um resultado satisfatório para a história evolutiva dos caracteres estudados, independente do grupo possuir complexas estruturas vegetativas e de difícil determinação (RUTISHAUSER & Isler, 2001) e codificação. Segundo Forey & Kitching (2000) deve haver cuidado com o método de codificação dos caracteres uma vez que estes podem gerar diferentes resultados.

A problemática encontrada na definição dos caracteres homólogos em *Utricularia* se assemelha aos do grupo Podostemaceae como descrito por Rutishauser (1999).

Como proposto a seguir, estudos sobre evolução dos caracteres no grupo são discutidos nos trabalhos de Jobson *et al.* (2003) e Müller & Borsch (2004).

5.2.1 Forma de vida

Com base na árvore mais parcimoniosa proposta (Figura 15) fica possível inferir que das diferentes formas de vida encontradas em *Utricularia* a condição mais primitiva

é a forma terrestre (Figura 15, clado em branco), semelhante aos gêneros considerados grupo-irmão (*Genlisea* + *Pinguicula*). Mas como descrito por Müller & Borsch (2005) e GUISANDE *et al.* (2007) ser terrestre não implica a ausência completa de água, uma vez que todas as espécies do gênero necessitam um mínimo de água para capturar os organismos.

A partir dos ancestrais terrestres evoluíram formas de vida diferentes, juntamente com outras características morfológicas. Mas, na maioria dos casos, as espécies que possuem outras formas de vida, com exceção das espécies aquáticas flutuantes, também podem crescer como terrestres.

O epifitismo (Figura 15, clados em verde) apresenta múltiplas origens a partir de ancestrais terrestres. Essas evoluções distintas apresentadas no cladograma corroboram com as diferentes variações morfológicas que permitem a adaptação a esta forma de vida. As diferentes pressões seletivas a que estas espécies estão expostas também podem influenciar na variabilidade morfológica observada e, conseqüentemente, nas distintas evoluções. Em algumas espécies epífitas, uma estrutura semelhante a um tubérculo desenvolve-se na base do estolão. Sugere-se que essa modificação na estrutura caulinar sirva para o armazenamento de nutrientes e água, permitindo-as sobreviver mesmo quando expostas ao estresse hídrico característico do hábitat epifítico (TAYLOR, 1989 e ADLASSNIG *et al.* 2005).

A forma de vida litófita ou rupícola é a que possui o maior número de linhagens independentes (Figura 15, clados em preto). Provavelmente essa variabilidade pode estar relacionada aos diferentes tipos de hábitats rochosos disponíveis. Segundo Taylor (1989), algumas dessas espécies podem ser consideradas como epífitas facultativas, por serem encontradas, também, sobre troncos de árvores. Nos ambientes mais úmidos, essas espécies podem ser encontradas associadas com alguns grupos de musgos e com espécies de *Sellaginella*, como é o caso das espécies da seção *Iperua*. Em alguns casos, essas espécies também podem estar aderidas ao substrato terrestre. Uma outra evolução independente desta forma de vida é a do clado formado pelas espécies da seção *Phyllaria* corroborando o trabalho de Muller & Borsch (2005).

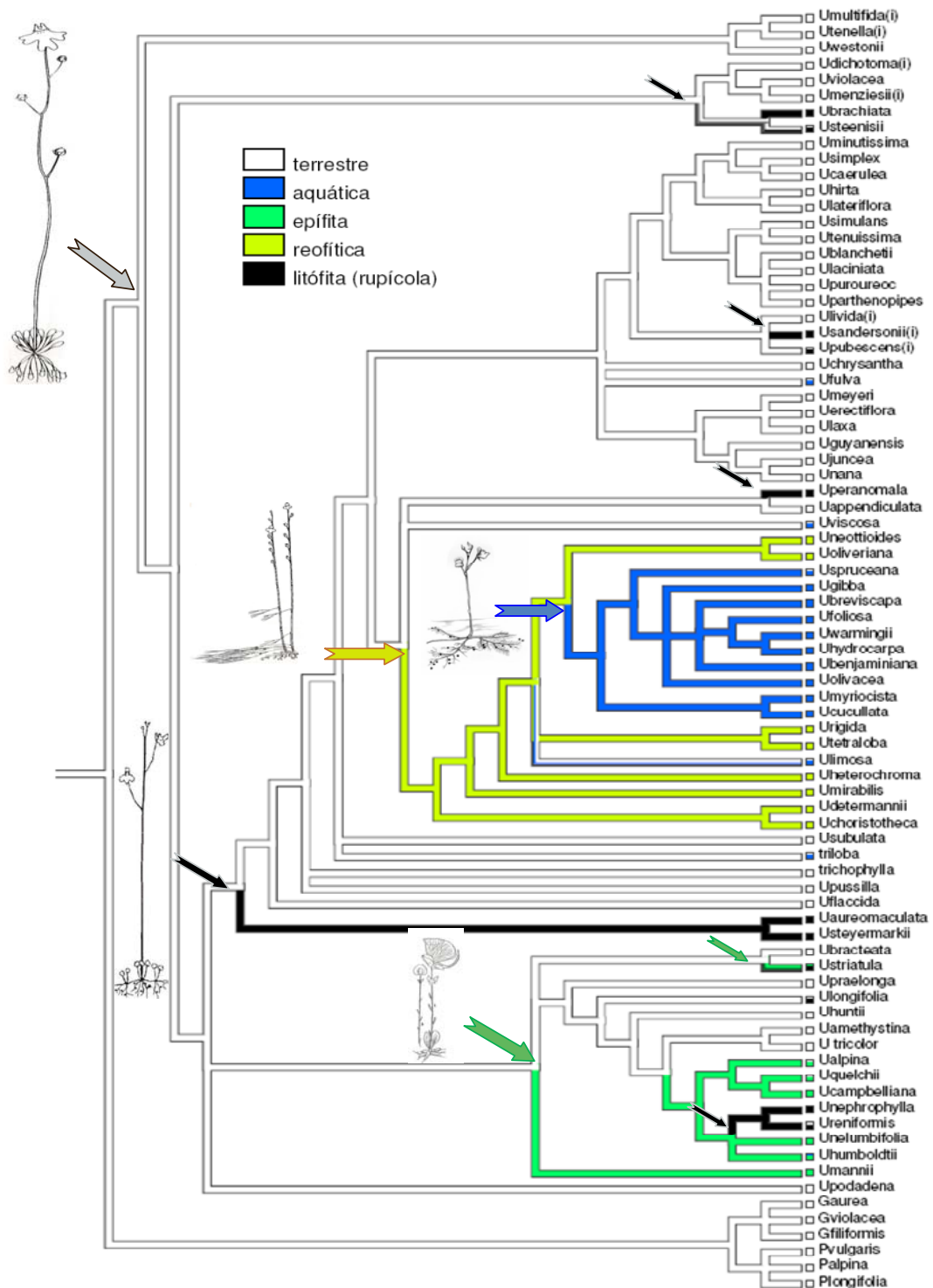


Figura 15. Cladograma de consenso semi-estricto a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação da evolução do caráter forma de vida.

De acordo com Muller & Borsch (2005) as formas de vida litofítica e epifítica estão estreitamente relacionadas. Essa relação aqui está representada no clado que une as seções *Iperua* (rupícola) e *Orchidioides* (epífita), semelhantes morfologicamente e quanto à distribuição geográfica.

Os hábitos exclusivos de ambientes aquáticos estão representados por uma única origem, formando um grupo monofilético (Figura 15, clados em azul e amarelo). Todavia, todas as filogenias já propostas para o grupo (JOBSON & ALBERT 2002, JOBSON *et al.*, 2003; Müller & Borsch, 2005 e Müller *et al.*, 2004 e 2007) as *Utricularias* com forma de vida aquática são representadas como as mais derivadas, porém pertencem a grupos parafiléticos (Figura 16).

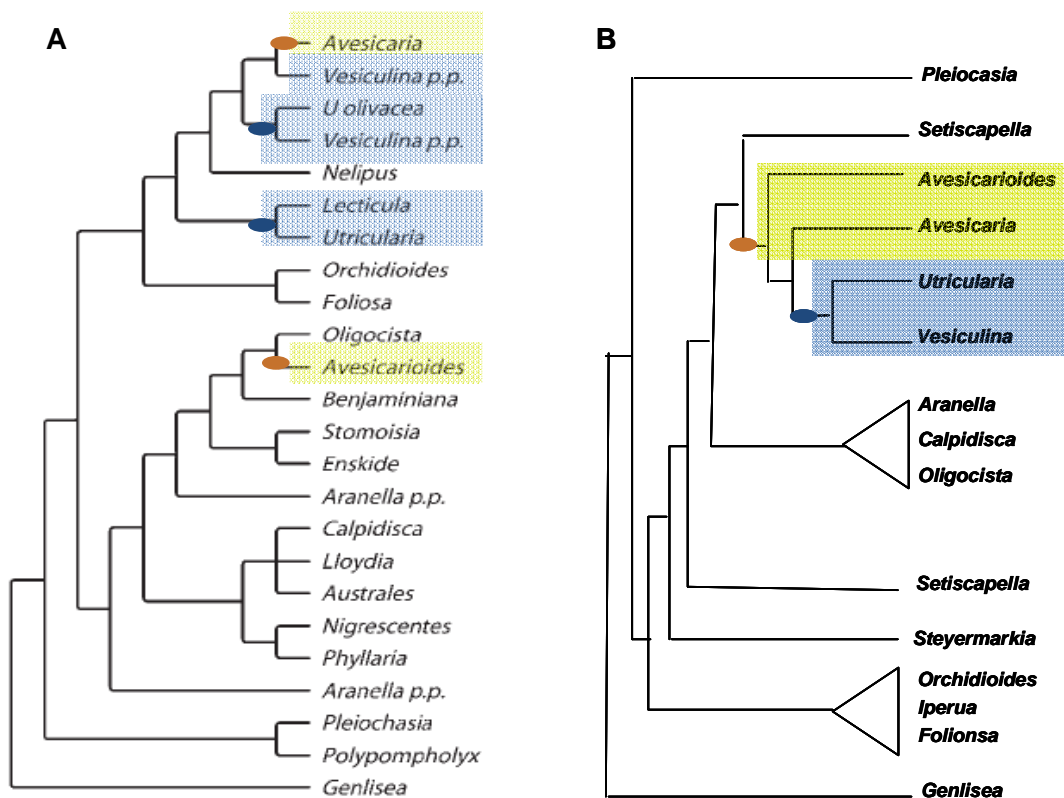


Figura 16. Cladogramas exemplificando a evolução dos hábitos reofíticos (azul) e aquático (amarelo). Árvore A: extraída do trabalho de Müller *et al.* (2006) compilando as propostas filogenéticas para o gênero. Árvore B: resumo da topologia baseada em caracteres morfológicos do presente estudo.

Dentre os hábitos aquáticos, o reofítico é plesiomórfico (Figura 15). Este hábito se diferencia dos outros hábitos aquáticos por ser restrito a ambientes rochosos submetidos à água corrente. A estrutura morfológica que permite a aderência é conhecida como apressório. No cladograma esta estrutura também é plesiomórfica para o grupo das aquáticas (Figura 16, ponto laranja) sendo posteriormente perdida para as espécies do clado das aquáticas flutuantes. *U. spruceana* (*Lecticula*) (Figura 16, ponto azul).

Já as formas de vida aquáticas suspensas e/ou parcialmente fixas formam um grupo monofilético (seções *Lecticula*, *Utricularia* e *Vesiculina*), diferentemente do hábito reofítico que é parafilético (Figura 15). Em ambos os trabalhos de Jobson *et al.* (2003) e Muller & Borsch (2005) a forma de vida aquática suspensa apresentou mais de uma origem, em virtude da presença da seção *Setiscapella* no mesmo clado que a seção *Vesiculina*.

De acordo com Taylor (1989) e Rutishauser (1998) um dos grupos de aquáticas (seção *Utricularia*) tem os ramos dispostos dicotomicamente enquanto no outro (seção *Vesiculina*) possui ramos verticilados. No clado descrito no trabalho atual, essa modificação sustenta ambas as seções como monofiéticas.

Essa flexibilidade para a adaptação a diferentes ambientes está diretamente relacionada com a especialização das estruturas vegetativas (Figura 17). Quanto mais especializadas essas estruturas, maior a chance das espécies alcançarem ambientes diferenciados e menos concorridos para obtenção de alimento (JOBSON & ALBERT, 2002).

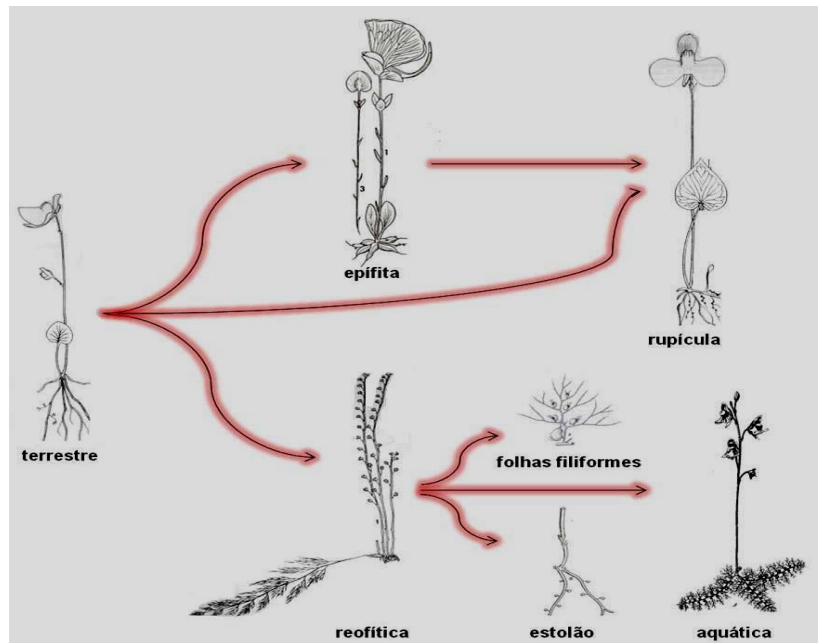


Figura 17. Hipótese evolutiva das formas de vida presentes no gênero *Utricularia*, baseada na topologia do atual trabalho. Esquemas das espécies modificadas de Taylor (1989).

5.2.2 Estruturas carnívoras associadas ao hábito

Darwin (1875), afirmou que as espécies com estruturas alternativas de obtenção de nutrientes poderiam se estabelecer em ambientes distintos que suprissem as necessidades para sua sobrevivência.

De acordo com as topologias propostas para Lentibulariaceae (MÜLLER *et al.* 2004 e 2007) a evolução dos utrículos ocorreu a partir de um grupo ancestral que continha folhas adesivas, semelhantes as das espécies de *Pinguicula* (Figura 18). Já a forma do desenvolvimento destas estruturas utriculíferas ainda é controversa. Há duas hipóteses para o processo de desenvolvimento desta estrutura, que são sugeridas na Figura 19: (1) origem a partir de uma modificação foliar, pelo processo de epiascidiase como proposta para as armadilhas de queda encontrada em outros grupos de plantas carnívoras (JUNIPER, *et al.* 1989) (Figura 19 A - B) e (2) como uma estrutura pertencente a folha (Figura 19 - C).

De acordo com Jobson e Albert (2002) independente da hipótese assumida, a evolução da estrutura de captura das *Utricularia* pode estar relacionada com mudanças em genes regulatórios das estruturas vegetativas, já que o gênero possui uma taxa maior de evolução, quando comparado a outras Angiospermas.

Considerando as duas hipóteses, e assumindo que os utrículos possuem uma única origem evolutiva, é possível chegar a uma conclusão. Se os utrículos fossem apenas estruturas foliares consequentemente esses seriam exclusivamente associadas às folhas. Nas descrições da espécie *Pinguicula utricularioides* uma estrutura que lembra a forma de utrículo, na face adaxial da folha foi encontrada, porém essa idéia não teve boa aceitação (TAYLOR, 1989).

Como observado nas espécies do gênero e no cladograma, os utrículos podem ser encontrados em diferentes locais, desde ramos fotossintetizantes considerados por Taylor (1989) e Rutchauser, (1989) como folhas até estruturas caulinares como o estolão e rizóides. Assim, a hipótese 1, que assume o processo de epiascidiase ao longo do tempo seria a mais provável. Para aqueles utrículos que não praticam a fotossíntese, uma possibilidade seria a perda desta característica. Para que essa hipótese seja corroborada, serão necessários estudos adicionais, análises ontogenéticas e buscas por fósseis.

Tricomas glandulares digestivos também evoluíram e aprimoraram a eficiência da atividade carnívora. No clado dos gêneros *Pinguicula* e *Genlisea* tais tricomas possuem formato pedunculado e suas células terminais possuem formato de cabeça, diferentemente do gênero *Utricularia*, que contém células alongadas, conhecidas como glândulas armadas ou quadrífidas. As células do presentes em *Utricularia* são mais desenvolvidos, que nos outros gêneros, provavelmente pelo fato da estrutura estar associada à remoção de água para fora do utrículo (PLACHNO *et al.*, 2007). A especialização do gênero leva o mesmo autor a concluir que *Utricularia* tende a ser o grupo mais derivado dentro da família por suas glândulas bífidas e quadrífidas terem todas as funções (secreção, absorção, parte da atividade de eliminação de água) em uma única estrutura mais complexa, que é o utrículo (JUNIPER *et al.*,1989).

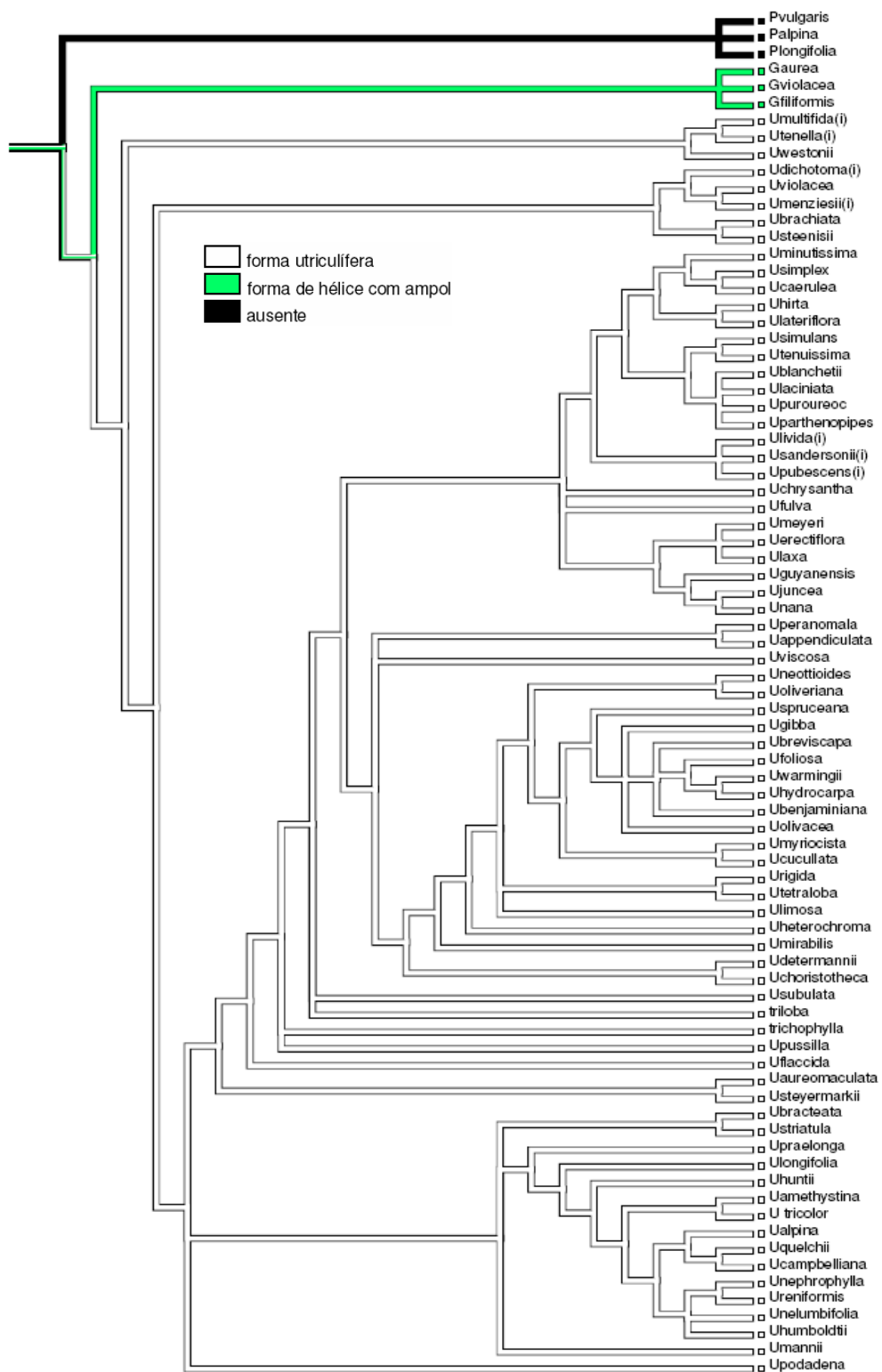


Figura 18. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação da evolução do caráter tipo de armadilha.

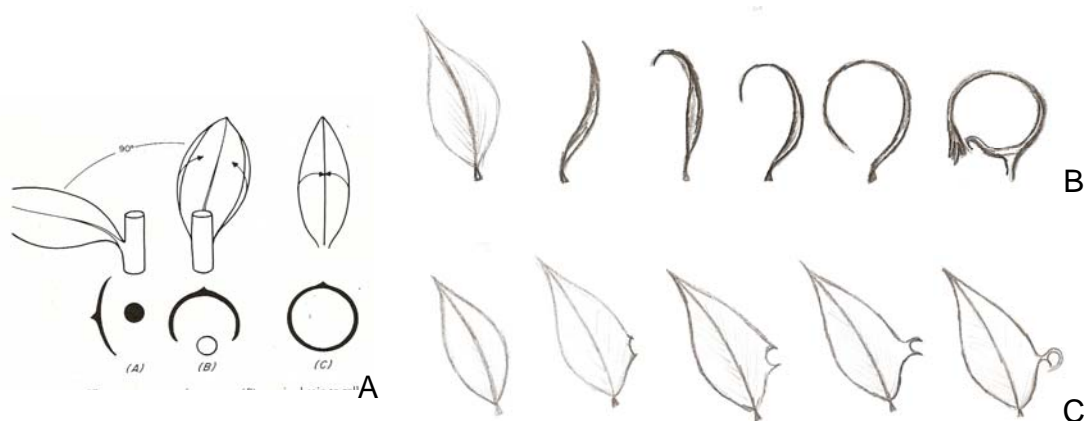


Figura 19. Hipóteses para o desenvolvimento da estrutura carnívora. (A) esquema sobre episcidiose extraído de Juniper *et al.* (1989). (B) esquema sobre hipótese de episcidiose para *Utricularia*. (C) esquema para hipótese dos utrículos serem estruturas foliares

5.2.3 Caracteres morfológicos vegetativos

Das estruturas vegetativas no gênero *Utricularia* os utrículos são os mais variáveis morfologicamente. Existem aproximadamente 10 morfotipos que, de acordo com Taylor (1986 e 1989), são fundamentais para a delimitação taxonômica no nível de seção.

Alguns morfotipos são exclusivos para alguns clados, sugerindo um único evento evolutivo para esta estrutura (Figura 20): (1) o clado da seção *Calpidisca* + *Lloydia* reúne os utrículos com aglomerados glandulares nas regiões dorsais e ventrais; (2) as formas dos grupos basais que contém apêndices alados laterais e dorsais (subgênero *Polypompholyx*) corroborando com os estudos de Jobson & Albert (2002); e (3) no clado das seções *Pleiochasia* a forma com apêndices fimbriados nas regiões dorsais e laterais é exclusiva, porém esta característica foi perdida para o clado da seção *Phyllaria*.

O clado das seções *Aranella* + *Martinia* reúne os utrículos com um único apêndice dorsal e apêndice duplo a bífido na região ventral. Esse mesmo clado já foi apresentado nos trabalhos de Jobson & Alberts (2002).

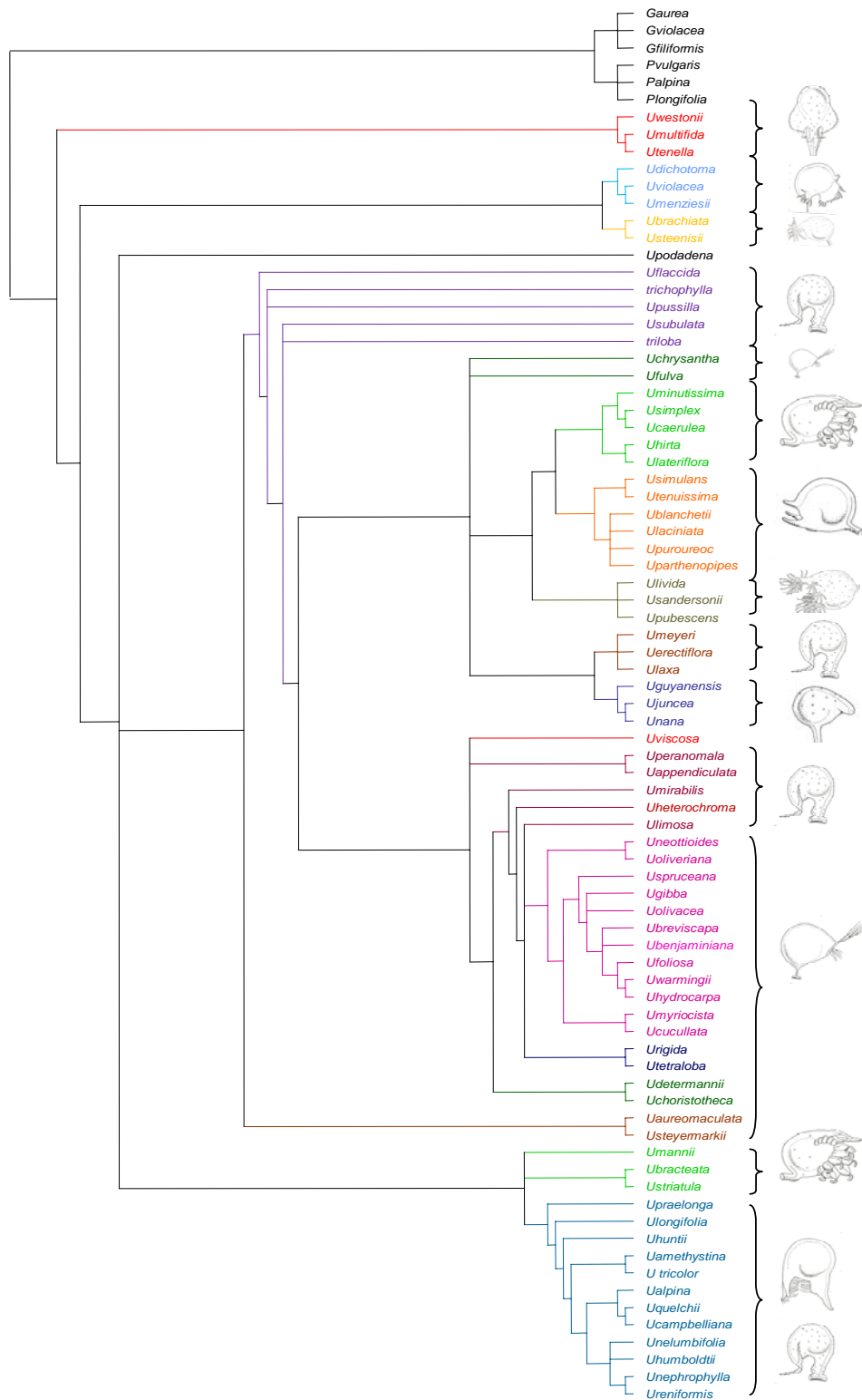


Figura 20. Cladograma de consenso semi-estricto, de 144 árvores mais parcimoniosas. Representação da evolução dos utrículos.

Os utrículos que não apresentam apêndices aparentemente tiveram duas origens distintas. Uma delas agrupou as seções *Stomoisia*, *Benjaminia* e *Stylotheca*, que formam um clado distinto, porém grupo-irmão da seção *Oligocisra* que apresenta apenas dois apêndices dorsais subulados. Um outro evento ocorre exclusivamente para a espécie *U. viscosa*. Como Jobson & Albert (2002) não consideraram a espécie *U. viscosa* em sua análise, essa forma de utrículo formava um grupo monofilético diferente da topologia, aqui apresentada.

Os apêndices duplos dorsais são, geralmente, os mais freqüentes dentro do gênero. Esta estrutura, de acordo com o cladograma é plesiomórfica para um grande clado grupo-irmão da espécie *U. podadena* dos clados do subgênero *Polypompholyx* e das seções *Pleiocasia* + *Phyllaria*. No decorrer da evolução do grupo algumas espécies perderam esses apêndices ou desenvolveram outras formas mais especializadas. As espécies que matem o apêndice duplo na região dorsal pertencem a diferentes seções como mostra o cladograma da figura 20, formando um grupo parafilético, e confirmando os resultados de Jobson & Alberts (2002).

De todas as formas de utrículos, a com apêndices duplos dorsais é a de maior dificuldade na identificação, estéril. Em alguns casos é possível confundir determinados táxons com os das seções *Setiscapella*, *Psyllosperma* e *Foliosa*, que possuem variações na forma dos apêndices duplos dorsais, demandando atenção às estruturas reprodutivas para evitar equívocos.

Sobre a seção *Utricularia*, há controvérsia em relação à estrutura dos utrículos. Taylor (1989) comenta sobre a grande diversidade morfológica dentro desta seção e a grande semelhança entre a forma do utrículo. Porém, é possível encontrar uma grande variedade morfológica utricular, existindo espécies com utrículos semelhantes aos encontrados em táxons de diferentes seções, e.g. *Setiscapella* (*U. gibba* dependendo da população), outras com pequenos tricomas na margem da boca (*U. foliosa*), outras com longos tricomas (*U. benjaminiana*) ou até mesmo um grande dimorfismo na mesma espécie (*U. gibba* e *U. foliosa*). Apesar dessa diversidade de formas, o cladograma a forma do utrículo (em geral setuoso) para a seção *Utricularia* aparece em um grupo monofilético.

A abertura dos utrículos, que permite a entrada dos microorganismos e de água, possui uma resolução incerta quanto à forma mais basal. Provavelmente a boca com abertura basal, corresponde ao estado pleisiomórfico do gênero (Figura 19), e é a única forma encontrada no subgênero *Polypompholyx* (grupo mais basal). Essa forma de abertura não é exclusiva desse subgênero, surgindo em mais dois eventos distintos: (1) para o clado da seção *Oligocista* + *Stylothecca* + *Benjaminia* excluindo a seção *Stomoisia* e (2) no clado das seções *Pysillosperma* + *Foliosa* + *Iperua* + *Orchidioides*.

No subgênero *Utricularia* a forma plesiomórfica da abertura é a lateral (Figura 21), sendo também a mais freqüente nas espécies de *Utricularia* como um todo. A abertura terminal surge em três diferentes eventos evolutivos. Essa característica foi representada na matriz morfológica proposta no trabalho de Muller *et al.* (2004), mas não foi discutida na topologia.

A localização dos utrículos varia de grupo para grupo e pode estar relacionada com a estabilização das estruturas vegetativas do grupo (TAYLOR, 1989). Nas espécies mais basais, que ainda não tinham suas estruturas caulinares desenvolvidas (estolões ou ramos), os utrículos são encontrados na base do pedúnculo, posição de onde surgem as folhas em disposição rosulada (Figura 22). Posteriormente, com o surgimento e desenvolvimento dos estolões e dos filocládios, os utrículos ampliaram seu campo de distribuição. Nesse mesmo cladograma a localização dos utrículos nos ramos fotossintetizantes aparece como um único evento evolutivo, apesar de que muitas espécies deste clado também apresentam utrículos nos estolões. Embora não seja uma característica discutida em outros estudos filogenéticos do grupo (MÜLLER *et al.*, 2006) a localização dos utrículos nas outras topologias parece formar vários grupos parafiléticos.

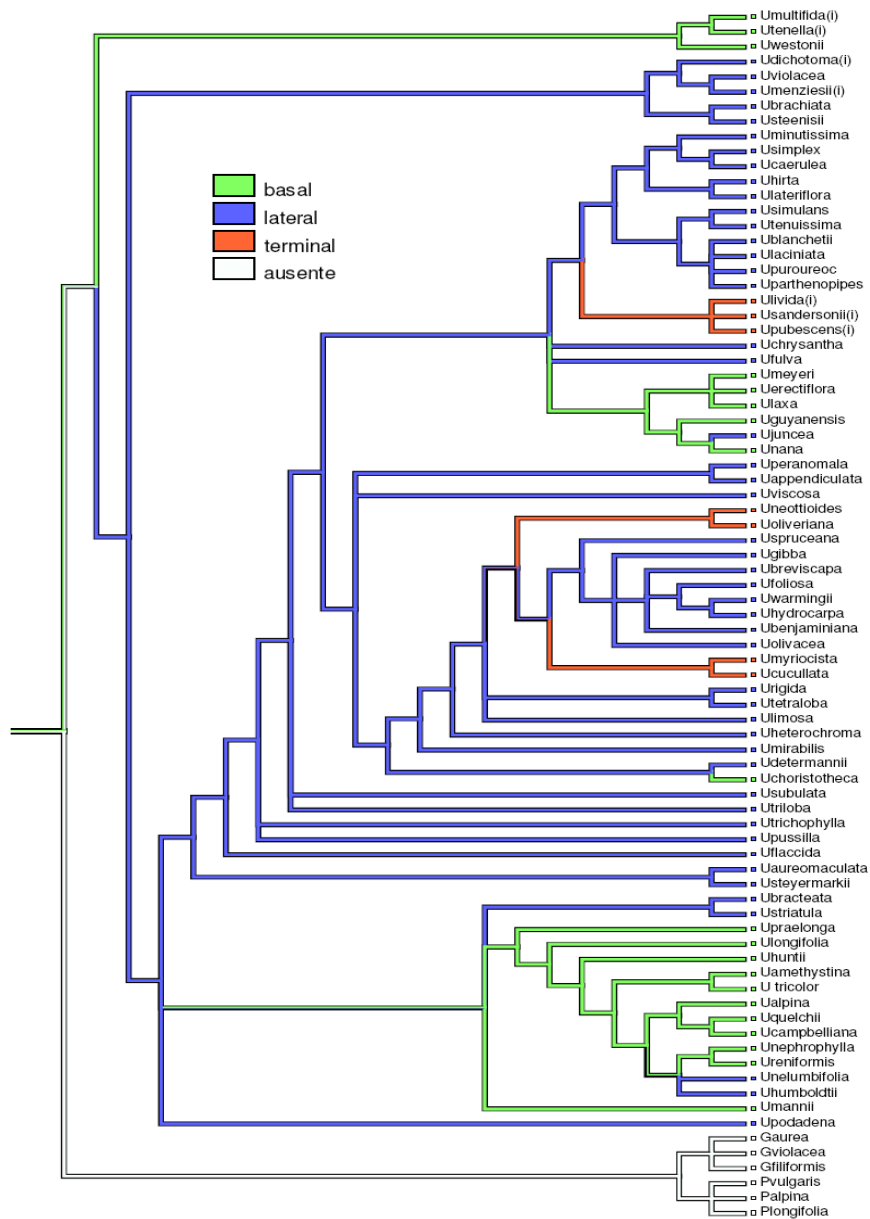


Figura 21. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas, com 616 passos. Representação da evolução do caráter abertura dos utrículos.

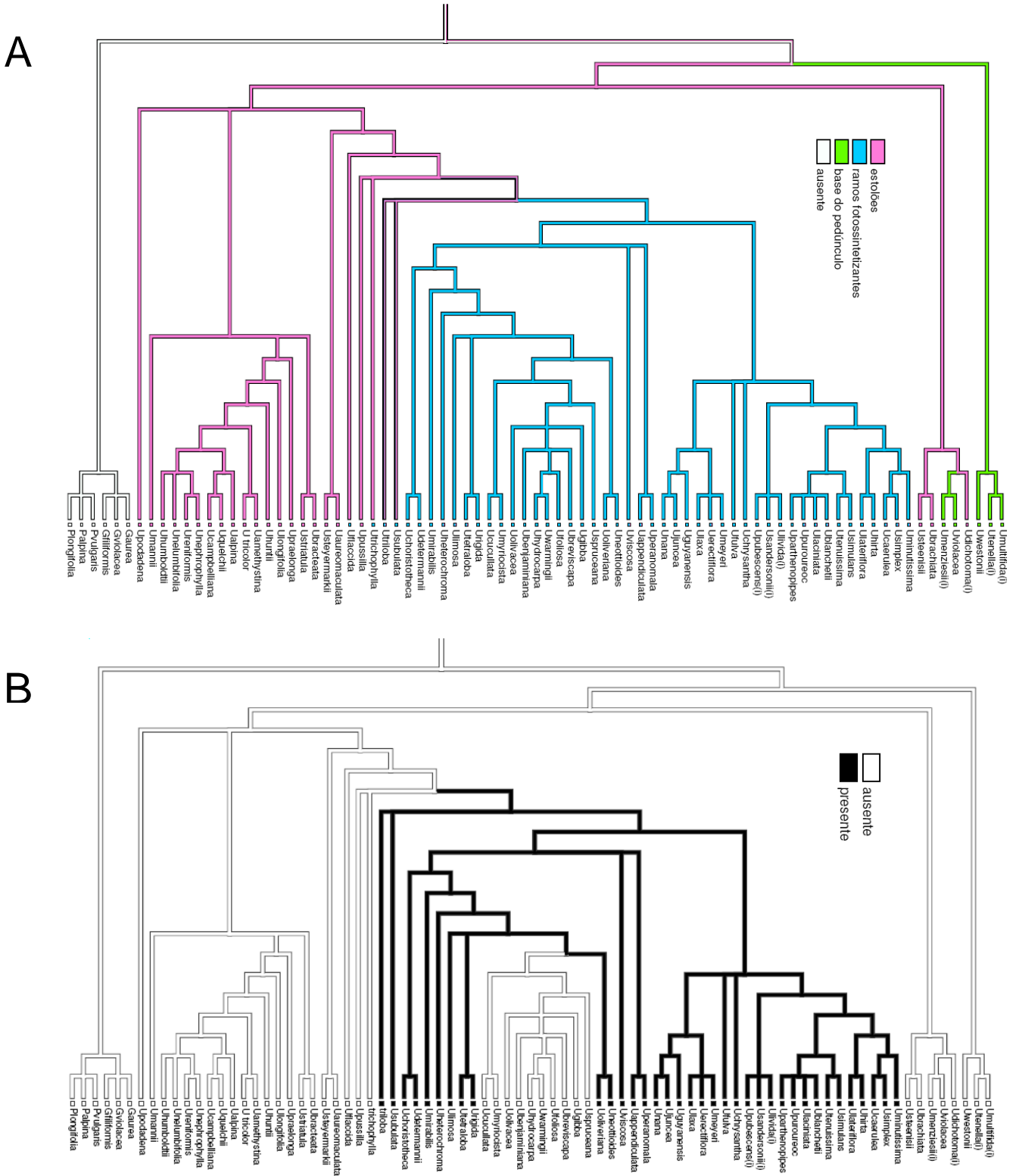
Quando se compara a forma de vida com a localização dos utrículos, as hipóteses são similares. As espécies aquáticas geralmente apresentam seus utrículos nos ramos fotossintetizantes que ficam submersos na água. Nas formas terrestres os utrículos são distribuídos tanto nos filocládios quanto nas estruturas caulinares. As

epífitas e rupícolas só possuem utrículos nos estolões ou nos ramos associados (RUTISHAUSER, 1989). No presente trabalho, a relação do ambiente com a posição dos utrículos parece ser congruente.

As estruturas caulinares (estolões, filocládios e ramos fotossintetizantes) são descritas apenas para o subgênero *Utricularia*, com exceção de algumas espécies da seção *Pleiochasia*. Esse resultado corrobora os estudos de Jobson *et al.* (2003), Jobson & Alberts (2002), Müller & Borsch (2005) e Müller *et al.* (2004).

As estruturas aqui consideradas como filocládios (REIFENRATH *et al.* (2006) e GUISANDE *et al.* (2007)) e que foram descritas por Taylor (1989) como folhas verdadeiras apresentam uma única origem (Figura 22 - B), sendo uma sinapomorfia com as seções mais derivadas de *Utricularia*. O mesmo ocorreu com os ramos fotossintetizantes. É provável que o desenvolvimento dessas estruturas contribua para ampliar a distribuição geográfica das espécies e seu estabelecimento nos mais diversos ambientes.

As raízes verdadeiras são ausentes no gênero e a função dessa estrutura foi assumida por outros órgãos, como os próprios ramos caulinares e as armadilhas (SLACK, 2000 *apud* ADLASSNIG *et al.*, 2005). A presença de rizóides, de origem caulinar é uma plesiomorfia para o gênero *Utricularia*, porém estes são perdidos em dois eventos distintos: para as plantas com hábito aquático e para as espécies epífitas e rupícolas, que possuem estolão bem desenvolvido.



Figuras 22. Cladograma de consenso semi-estricto a partir de 144 árvores mais parcimoniosas, com 616 passos. A: localização dos utrículos. B: Evolução do caráter filicládios.

A eficiência na absorção de nutrientes, realizada tanto pelas raízes quanto pelas estruturas carnívoras pode estar diretamente relacionada com as características do ambiente em que estas espécies se encontram. Este caso é explicado no trabalho de Pringsheim & Pringsheim (1967 *apud* ADLASSNIG *et al.* 2005) que afirma que espécies de *U. gibba* sobrevivem melhor quando obtêm nutrientes através da captura de presas e não da absorção de nutrientes no solo. Outros grupos que possuem tanto as estruturas de captura quanto as raízes (espécies de *Drosera*) apresentaram um melhor desempenho nutricional quando utilizados nutrientes capturados pelas armadilhas (ADAMEC, 2002). Em *Nepenthes*, quanto mais pobre em nutrientes for o solo, maiores são as armadilhas de captura (ELLISON & GOTTELLI, 2002). Sendo assim, o desaparecimento das raízes pode estar diretamente relacionado com a especialização na obtenção de nutrientes pelas armadilhas, no aprimoramento das funções de suporte e obtenção de outros nutrientes pelas estruturas caulinares e nas características do local em que as espécies se encontram.

As folhas verdadeiras são características plesiomórficas para o gênero, incluindo o grupo-externo (Figura 23 – A.). Nos grupos mais basais as folhas são pequenas, geralmente espatuladas e estão dispostas em formato de roseta, similar ao grupo-externo. Aparentemente, com o surgimento dos estolões as folhas ampliaram sua distribuição sobre o eixo vegetativo. Em alguns grupos não relacionados, as folhas ainda se dispõem na base do estolão.

As folhas com maior amplitude de limbo, aparentemente estão relacionadas com os hábitos epífitos e rupícola como nas seções *Orchidioides* e *Iperua* (Figura 23 - B).

A câmara flutuadora é uma característica exclusiva das espécies aquáticas de *Utricularia*, porém estas não formam um grupo monofilético e sua origem ainda é inexplicável. Tudo indica que a separação dessas espécies se dê por características autapomórficas.

5.2.4 Caracteres morfológicos reprodutivos

Utriculariada mesma forma que os outros gêneros de Lentibulariaceae tem como sinapomorfia características presentes nas Asterides (Endress, 2001) como flores zigomorfas, cálice gamossépalo variando no número de lobos, persistente no fruto, corola gamopétala, bilabiada e sempre cálcarada.

As estruturas reprodutivas são formadas por dois estames paralelos e próximos ao gineceu geralmente globoso com ovário unilocular e estigma bilabiado, além da variabilidade morfológica dos grãos de pólen (FISCHER *et al.*, 2004; TAYLOR, 1989; LOBREAU-CALLEN *et al.*, 1999 e HUYNH, 1968). Estudos sobre a evolução das características reprodutivas se restringem ao trabalho de Jobson *et al.* (2003).

A forma mais plesiomórfica de inflorescência é do tipo racemo alterno, com número pequeno de flores (entre 1 a 6) (Figura 24). Essa característica se mantém para quase todas as espécies do gênero, porém o número de flores varia de 1 até 20. No clado *Pleiochasia* + *Phyllaria* (excluindo a espécie *U. striatula*), grupo-irmão das espécies mais basais, a inflorescência se dispõe em verticilos. Já as espécies com o racemo tipo monocasio surgem em diferentes grupos ao longo da evolução. A forma da inflorescência nunca foi discutida nas filogenias propostas. Somente Taylor (1989) comenta sobre a exclusividade das inflorescências verticiladas para o grupo *Pleiochasia*

Brácteas florais são características exclusivas no gênero *Genlisea* e *Utricularia* (Figura 25 - A). Provavelmente o aparecimento desta estrutura está relacionado com a presença de uma inflorescência mais especializada. As duas formas existentes no grupo possuem uma evolução um pouco controversa. De acordo com a topologia atual a forma basifixa é a mais plesiomórfica enquanto a forma basisoluta aparentemente surgiu em três eventos distintos (Figura 25 – A, ramos de coloração azul). Juntamente com as brácteas surgiram as bractéolas (Figura 25 - B), porém esta característica foi perdida para um grupo de espécies e posteriormente houve uma reversão para a presença da mesma para dois clados distintos (Figura 25 - B). No trabalho de Jobson *et al.* (2003) as bractéolas foram perdidas em um único evento, pois as seções *Setiscapel*

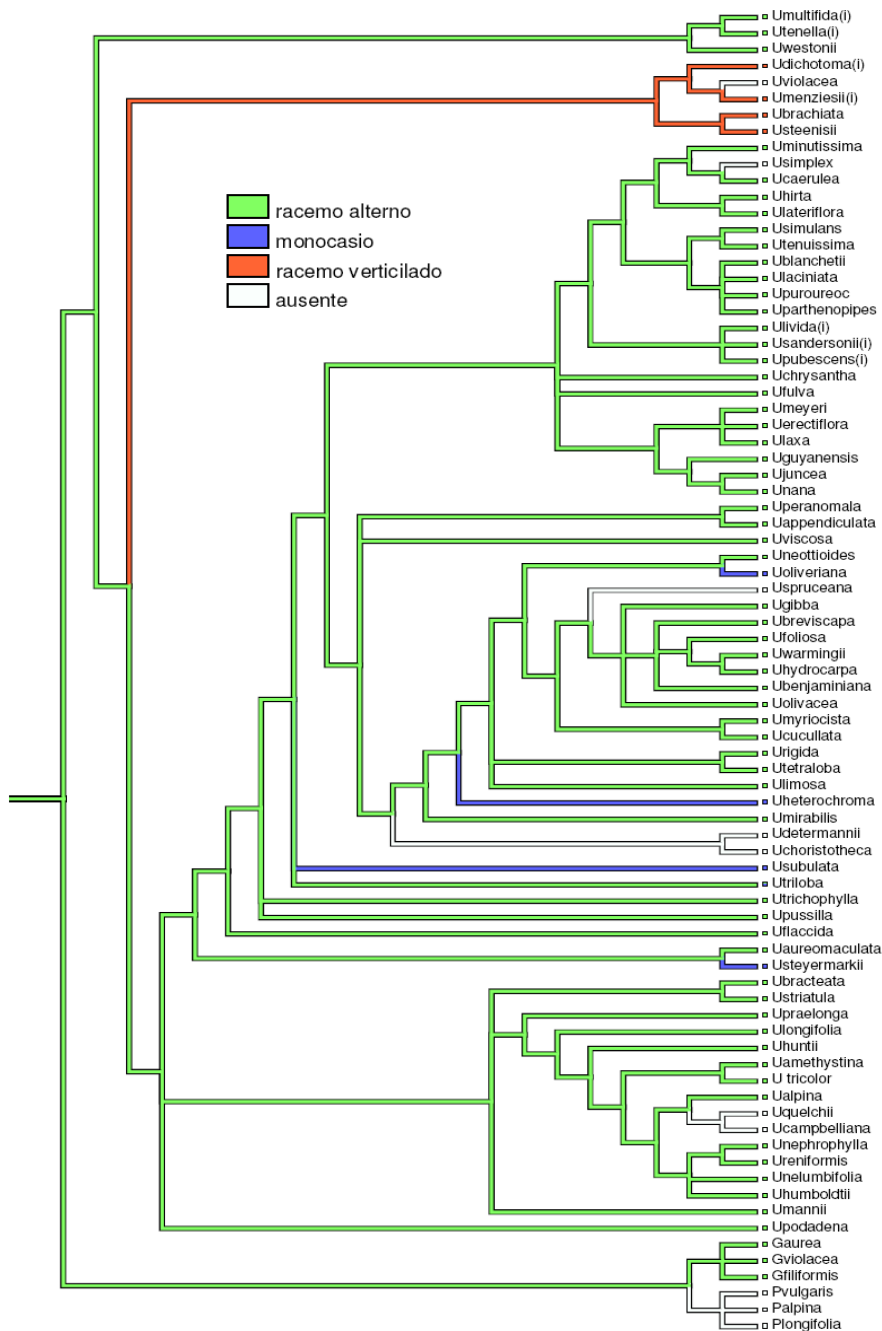


Figura 24. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação da característica tipo de inflorescência.

Utricularia, *Vesiculina*, *Nelipus* e *Avesicaria* formam um grupo monofilético, diferente da atual topologia apresentada.

Para algumas seções como *Foliosa* e *Psyllorperma* e para a espécie *U. peranomala* (seção *Kamienskia*), tanto as brácteas quanto as bractéolas aparecem conatas. Nas descrições de Taylor (1989) o autor não chega a uma conclusão sobre a origem das brácteas e bractéolas a ponto de considerá-las como uma única estrutura de margem irregular ou como duas coisas distintas. Morfologicamente tanto as brácteas quanto as bractéolas são semelhantes.

Na região mais basal do pedúnculo floral estão presentes alguns tipos de escamas, presentes apenas em algumas seções do gênero *Utricularia*. Essas escamas surgem em um único momento da história evolutiva do grupo e posteriormente são perdidas nas espécies com hábito aquático suspenso (flutuante). O conjunto destas três estruturas é de grande importância na identificação de algumas espécies e de alguns grupos de *Utricularia*, sendo utilizadas em muitas chaves de identificação (TAYLOR, 1989).

O cálice é a característica que distingue os grandes grupos dentro da família e que subdivide o grupo das utriculárias em dois subgêneros, de acordo com a classificação de Taylor (1989). No cladograma esses tipos de cálice (2-lobado e 4-lobado) formam grupos monofiléticos e aparentemente possuem uma evolução ordenada (Figura 26).

A variação no número de lobos nos cálices de acordo com Taylor (1989) e Jobson *et al.* (2003) é importante na distinção dos gêneros dentro da família e entre os subgêneros dentro do gênero *Utricularia* (Figura 26).

A forma do lobo inferior do cálice mais plesiomórfica para toda a família é oblonga. As formas oval e circular surgiram em vários eventos para diferentes grupos de *Utricularia*. Já a forma do lobo superior é bem homoplástica para o gênero. Geralmente o lobo superior é maior que o inferior, podendo existir uma relação com a fusão dos lobos presentes nos gêneros *Pinguicula* e *Genlisea* (no caso, houve uma fusão dos lobos superiores e inferiores).

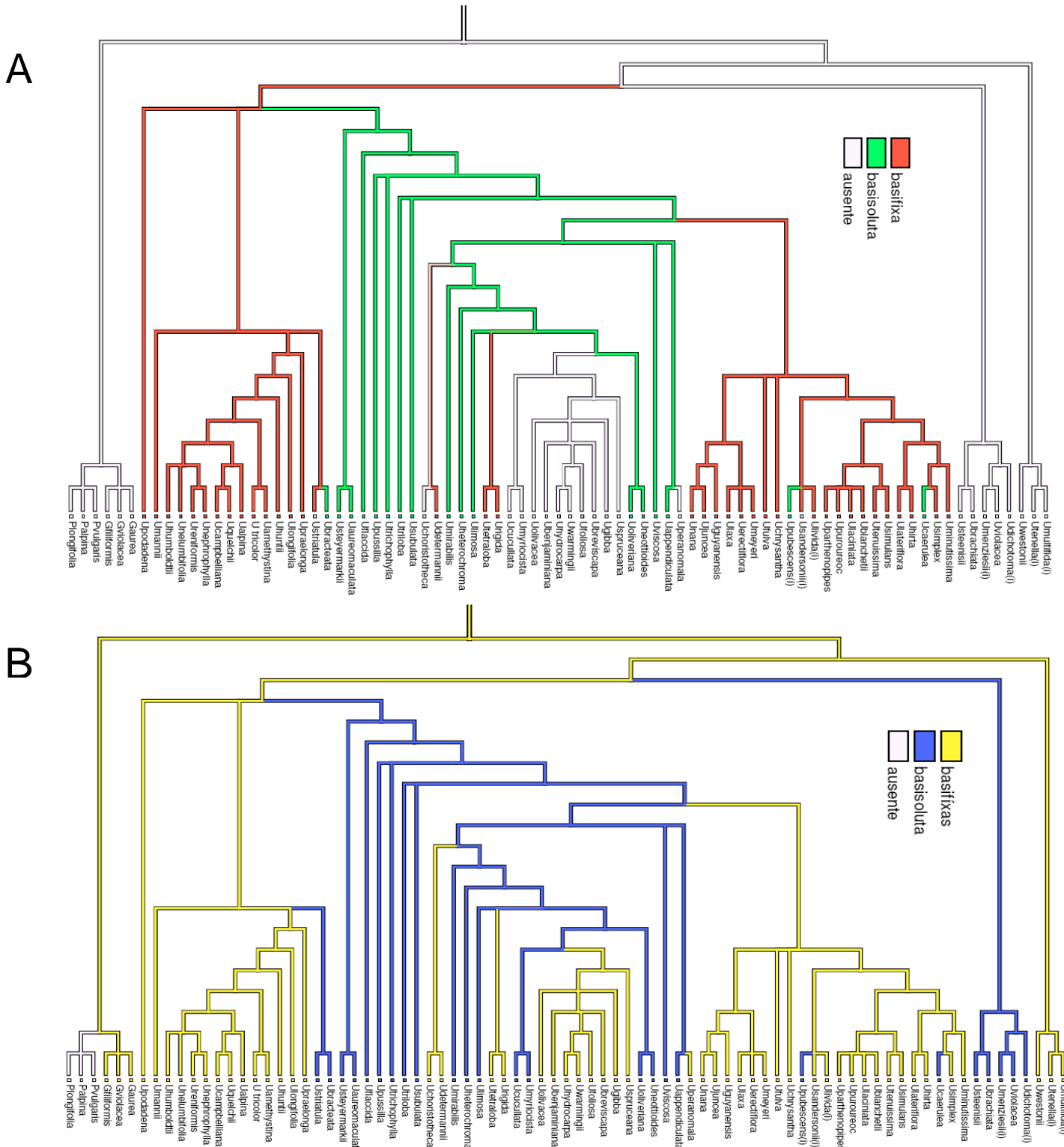


Figura 25. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. A: Representação do caráter tipo de bráctea; B: tipo de bractéola.

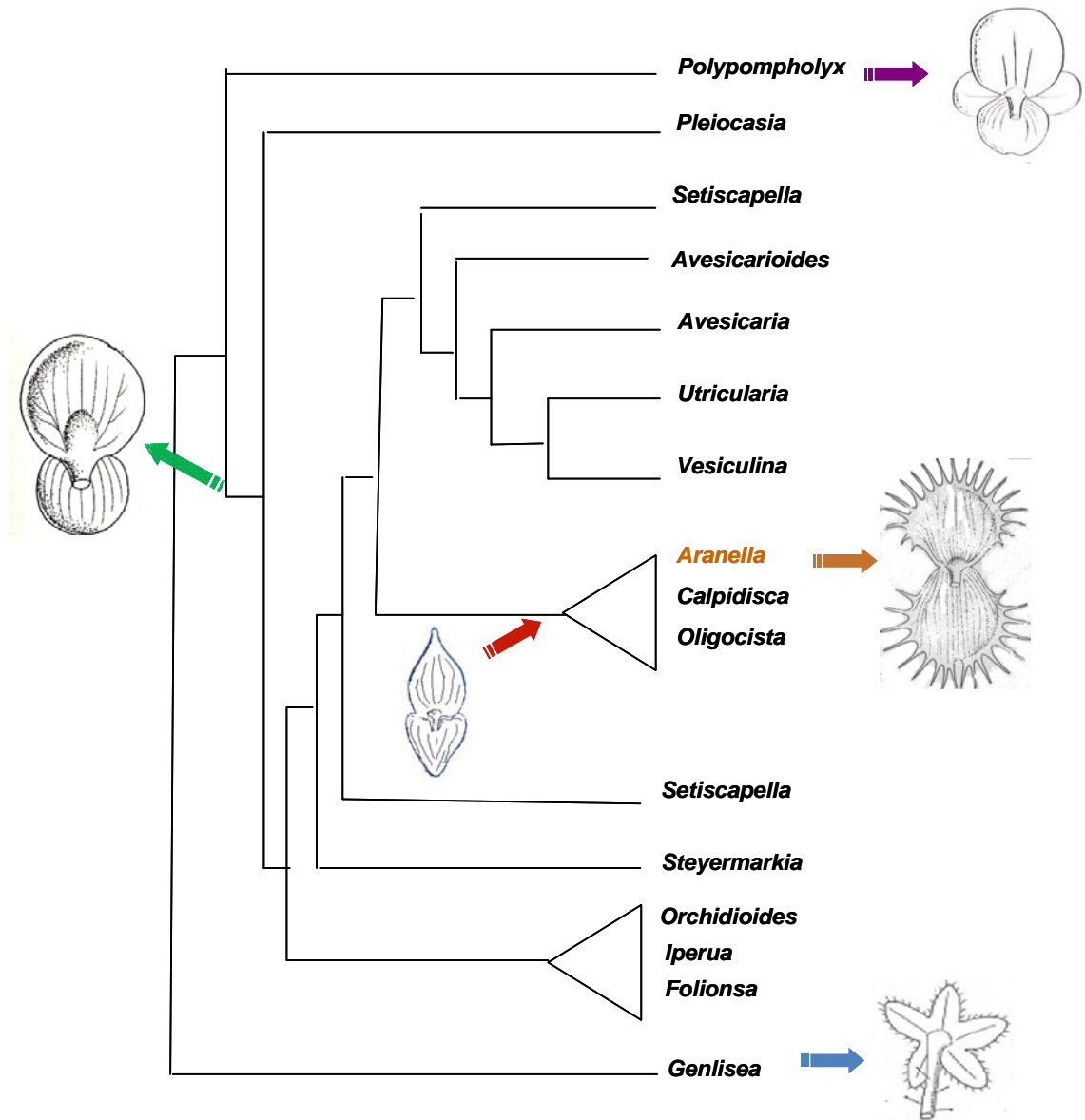


Figura 26. Cladograma esquemático, baseado na hipótese filogenética morfológica do presente trabalho. Evolução da forma do cálice e dos lobos. Figura modificada de Taylor (1989.).

A corola é a estrutura reprodutiva mais variável dentro do gênero. Guisande *et al.* (2007) relacionou o tamanho da corola com a forma de vida das espécies. As menores corolas encontram-se nas formas reofítica (cerca de 1 a 2 mm), enquanto as maiores compreendem as espécies epífitas (cerca de 5 cm).

A história evolutiva da morfologia da corola não foi discutida detalhadamente, sendo apenas inferida a relação da coloração com os polinizadores e o tamanho da corola com o hábito (GUISANDE *et al.*, 2007).

A forma plesiomórfica encontrada para o gênero se assemelha as espécies do grupo-externo, com lábio inferior da corola 3-lobado proeminente. Já o lábio superior das espécies mais basais de *Utricularia* é bífido. Provavelmente a especificidade desta forma de corola esta diretamente relacionada com a sua área de ocorrência, já que essas espécies são restritas a regiões australianas (Figura 27).

Estudos de biologia floral e polinização podem lançar luz sobre tal relação de forma de corola, tamanho, hábitat e área de ocorrência.

As outras formas da corola tanto para o lábio superior quanto o inferior, são bem homoplásticas, apresentando diferentes origens. Quando analisadas em conjunto, algumas possuem formas bem distintas e importantes para a identificação dos grupos como é o caso da seção *Iperua* que contém o lábio superior arredondado e o inferior 3-lobado com o lobo central reduzido. Nas descrições de Taylor (1989) essa forma da corola é exclusiva para o grupo. O mesmo acontece com a seção *Aranella*, que possui exclusividade da forma, com lábio superior mais oval e o inferior transversalmente elíptico (Figura 26). Diferentemente, a seção *Pleiocasia*, aqui amostrada com apenas 3 espécies, é a seção de maior variabilidade morfológica da corola. Suas espécies podem ter desde corola com lábio superior oblongo constricto no meio, ápice bilobado e lábio inferior inteiro (*U. dochotoma*) até lábio inferior com vários lobos (*U. violacea*) ou até corola com lobos laterais muito alongados lembrando filiformes (*U. dunlopii*).

Algumas espécies ainda contêm na base do lábio inferior da corola uma estrutura gibosa que aparentemente surgiu em um único evento para a maior parte do subgênero *Utricularia*, com exceção das seções *Pleiocasia*, *Phyllaria* e *Candollea* e, posteriormente, essa característica foi perdida para outros grupos.

A forma gibosa do lábio inferior possui um encaixe com o lábio superior da corola, diferenciado, em forma de alavanca. Desta forma a única maneira do polinizador chegar aos estames é por meio do pouso e abertura (TAYLOR, 1989). Sem esse apoio do polinizador não há exposição das estruturas reprodutivas e as chances de alto-polinização.

A forma galeada da corola diferencia-se do formato giboso, pois a primeira possui a margem do lábio inferior em um ângulo de 90° em relação ao cálcar floral, enquanto que uma corola gibosa possui a margem da corola próxima ao cálcar. Essa disposição patente é uma sinapomorfia para as seções *Oligocista*, *Stomoisia*, *Stylothea* e *Benjaminia*.

A evolução do formato da corola não apresentou um padrão seqüencial de surgimento. Provavelmente a forma da corola e a coloração da mesma estejam relacionadas com os tipos de polinizadores, mas isso não significa de deve existir uma continuidade no padrão de evolução, uma vez que pode ter havido convergência adaptativa.

O cálcar, estrutura característica da família Lentibulariaceae, apresentou um padrão homoplástico das suas formas. Provavelmente a forma mais basal seria a saciforme e, posteriormente, as formas cônicas e subuladas tiveram múltiplas origens. Em uma destas origens a forma subulada aparece como sinapomorfia para o clado das espécies terrestres/rupícolas e as epífitas (Figura 28). De acordo com Hodges & Arnold (1994b *apud* HODGES, 1997) há hipóteses de que o comprimento e posicionamento do cálcar podem promover uma variação nos tipos de polinizadores visitantes para alguns grupos de angiospermas.

Não se sabe ao certo se existe uma relação entre o tamanho e forma do cálcar com o formato da corola, e se isso interfere na polinização destas espécies. Sabe-se apenas que o cálcar é um indicador da presença de néctar, e que sua forma pode estar relacionada com o tipo de polinizador (ANAND *et al.*, 2007; HODGES, 1997).

As flores desprovidas de néctar geralmente são encontradas em espécies agregadas (muitos indivíduos florindo em um pequeno espaço) e isso parece promover fecundação cruzada do grupo, já que os polinizadores visitarão mais espécies em busca do néctar que não está presente (THAKAR *et al.*, 2003 *apud* ANAND *et al.*, 2007).

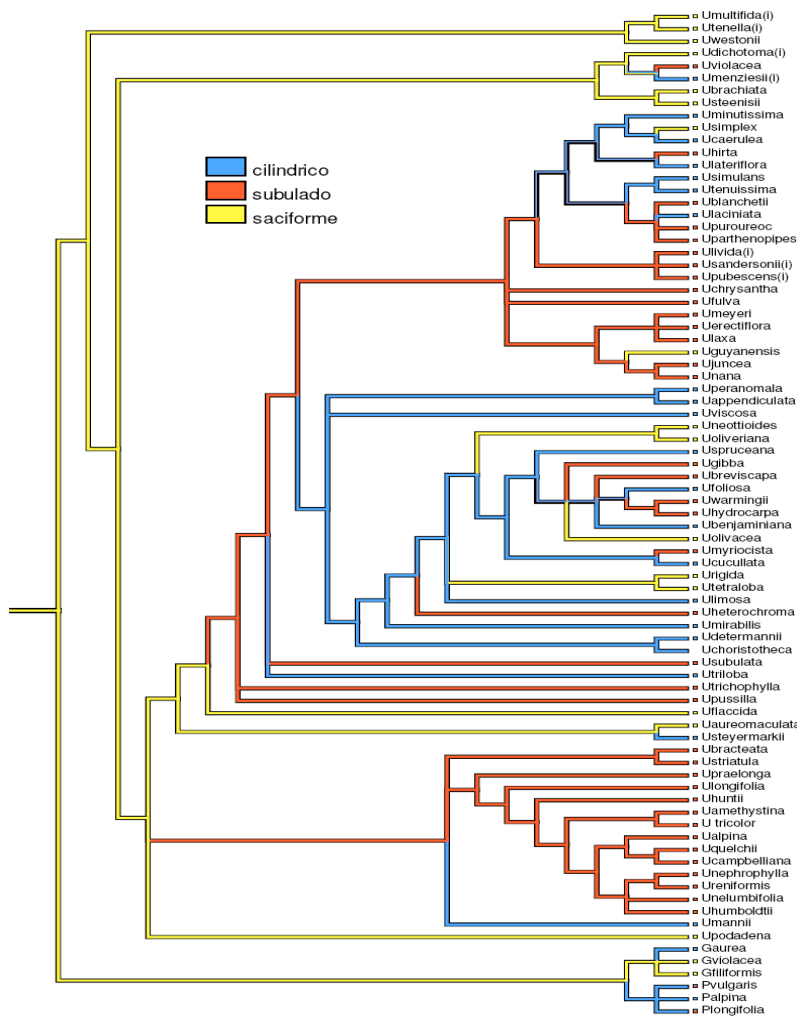


Figura 28. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação do caráter forma do cálcar.

Sobre os frutos, a deiscência da cápsula das espécies basais tem a forma de abertura ventral – longitudinal (Figura 29). A abertura circuncisa, presente no gênero *Genlisea* apresenta uma reversão para a seção *Utricularia*. A abertura por poro é plesiomórfica para um grande grupo de seções de *Utricularia*, mas esta forma é perdida em determinadas seções como exemplo *Oligocista* e *Vesiculina*.

A forma da semente mais basal é a globosa e assim se manteve para a maioria das espécies de *Utricularia*. Aparentemente a evolução da forma da semente está relacionada com a evolução da forma de vida. As espécies com a forma de vida epífita ou rupícola estão diretamente associadas ao formato mais alongado (cilíndrico) da

semente. As espécies aquáticas têm a forma da semente lenticulada, provavelmente auxiliando na dispersão por vento ou pela água como em *U. foliosa*.

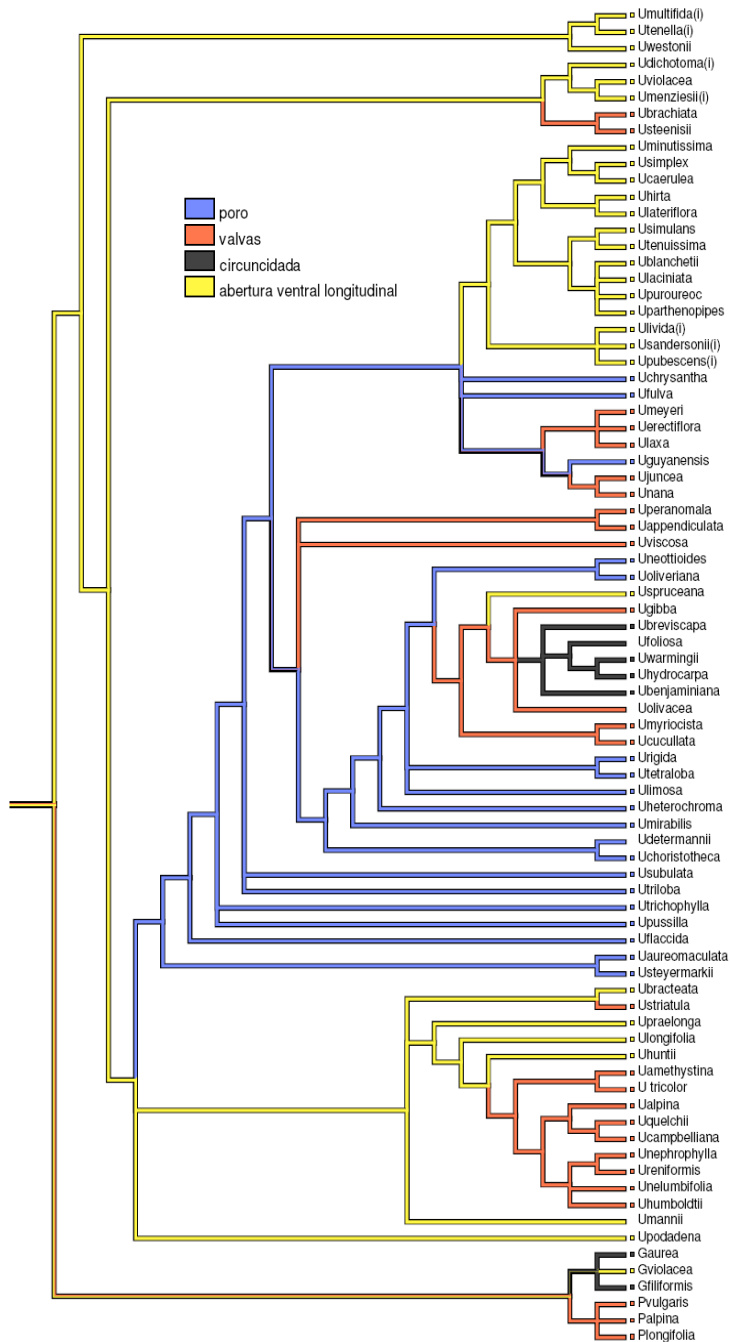


Figura 29. Cladograma de consenso semi-estrito a partir de 144 árvores mais parcimoniosas com 616 passos. Representação do caráter tipo de deiscência da cápsula.

5.3 DISCUSSÕES TAXONÔMICAS E MORFOLÓGICAS A PARTIR DA ANÁLISE COMBINADA

Na topologia apresentada, o gênero *Utricularia* mostra-se monofilético, como nos trabalhos de Jobson & Alberts (2002); Jobson *et al.*, (2003); Müller *et al.* (2004) e Müller & Borsch, (2005).

O grupo basal é formado pela espécie *U. alpina* da seção *Orchidioides*, diferentemente das hipóteses propostas por Jobson *et al.*, (2003) e Müller & Borsch, (2005), nas quais o grupo basal é representado pelo subgênero *Polypompholyx*. Essa diferença pode estar relacionada com o menor número de táxons utilizados, pois morfologicamente os grupos são bastante distintos. Para exemplificar quão distintos são esses dois grupos, basta citar a filotaxia das folhas em roseta e a ausência de estolão em *Polypompholyx*, enquanto em *Orchidioides* as folhas se dispõem alternadamente sobre o estolão.

A seção *Orchidioides*, como descrita por Taylor (1986, 1989), possui características em comum com a seção *Iperua*, por compartilharem a forma do cálice, dos utrículos e as dimensões das folhas. Nas filogenias propostas para o grupo ambas as seções sempre formam um único clado, grupo-irmão do clado com as seções *Psyllosperma* e *Foliosa* (JOBSON & ALBERTS, 2002; JOBSON *et al.*, 2003; Müller *et al.* 2004 e Müller & Borsch, 2005).

Na atual topologia o clado com as seções *Iperua*, *Psyllosperma* e *Foliosa* é mantido, igualmente aos trabalhos anteriormente mencionados, com exceção da seção *Orchidioides* (Figura 30). A diferença apresentada para este clado nos diferentes estudos encontra-se nas relações entre as espécies e no que se refere à monofilia das seções (Figura 30).

A análise molecular de Müller & Borsch, (2005) e Jobson *et al.* (2003), assim como a análise morfológica feita no presente trabalho indicam que a seção *Psyllosperma* é parafilética. Entretanto, a análise molecular do presente trabalho indica que o mesmo grupo seja monofilético. Geralmente, *U. huntii* ou *U. calycifida*, que integram esta seção, se encontram no clado da seção *Foliosa*. Desta forma é

importante considerar a inserção de pelo menos uma destas espécies na análise molecular com a região ITS e testar a relação entre essas duas seções em análises futuras.

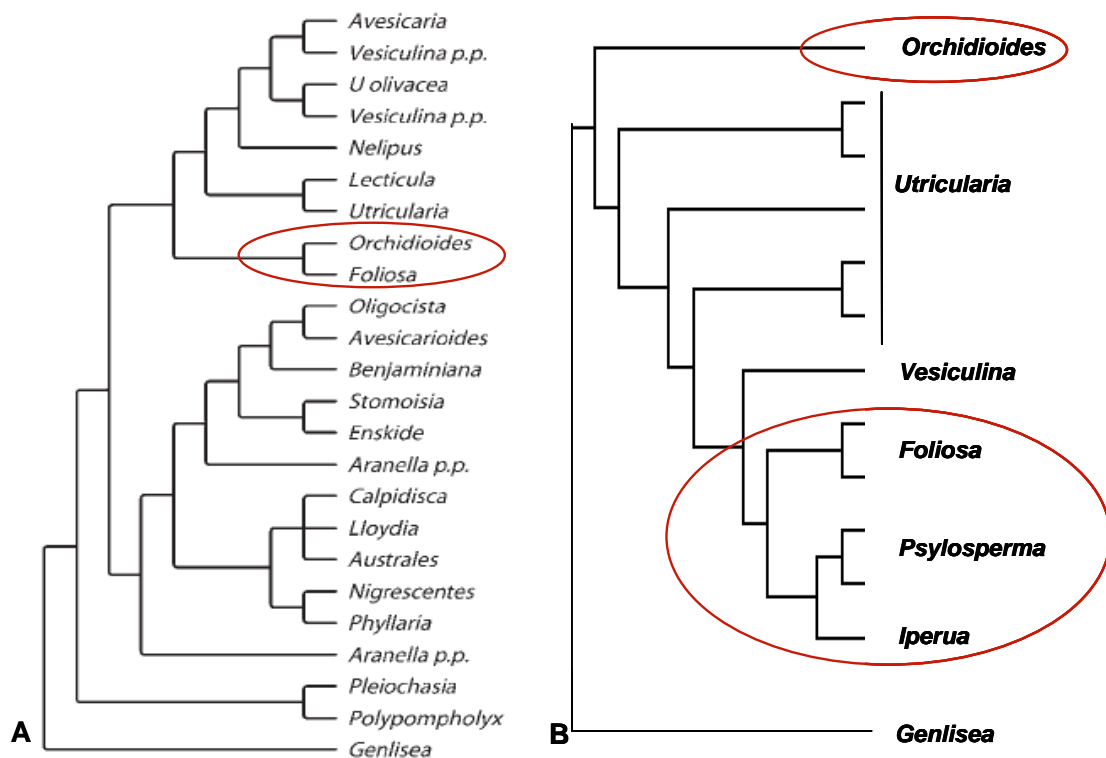


Figura 30. Cladogramas representando a relação entre as seções do gênero *Utricularia*. Árvore **A** - extraída do trabalho de Müller *et al.* (2006). Árvore **B** - resultado da análise combinada deste presente estudo (molecular – ITS do rDNA e morfológica).

A seção *Foliosa* aqui representada como monofilética tem como grupo-irmão as seções *Psyllosperma* e *Iperua*. Nos trabalhos de Jobson *et al.*, (2003) e Müller *et al.*, (2005) essa seção é parafilética.

A seção *Utricularia*, que reúne as plantas aquáticas suspensas, formou um clado parafilético. De acordo com Taylor (1989), mesmo sendo uma das maiores seções do gênero, essa possui características exclusivas como o hábito aquático, ramos fotossintetizantes ramificados dicotomicamente e utrículos formados por apêndices setuosos, e que constituiria, assim, um grupo natural. Tal observação não encontra respaldo na presente análise.

Nas topologias baseadas na morfologia e nas regiões do matK, essa seção forma grupos monofiléticos com suporte significativo (acima de 95%), enquanto nos trabalhos de Jobson *et al.* (2003) a seção forma um o grupo parafilético devido a presença da espécie *U. olivacea* no clado da seções *Vesiculina* e *Nelipus* (Figura 29, indicado com círculo verde).

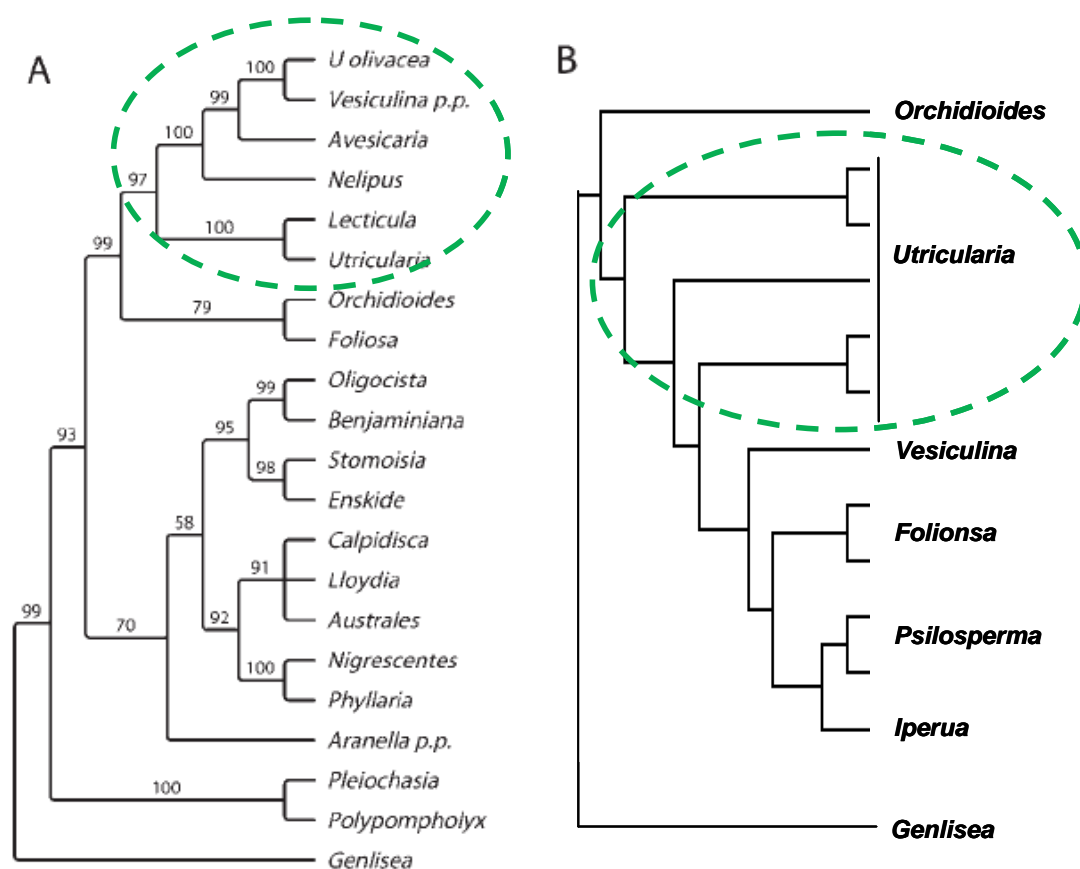


Figura 31. Cladogramas representando a relação entre as seções do gênero *Utricularia*. Árvore **A** - extraída do trabalho de Müller *et al.* 2006, apresentando propostas de Jobson *et al.* (2003) para o gênero *Utricularia*. Árvore **B** - resultado da análise combinada (molecular – ITS do rDNA e morfológica). Clados circulados representando seção *Utricularia*.

A espécie *U. cucullata* (seção *Vesiculina*) pela primeira vez é representada como grupo-irmão do clado das espécies com folhas verdadeiras (Figura 32), diferentemente dos outros trabalhos (JOBSON & ALBERTs, 2002; JOBSON *et al.*, 2003) e da topologia morfológica.

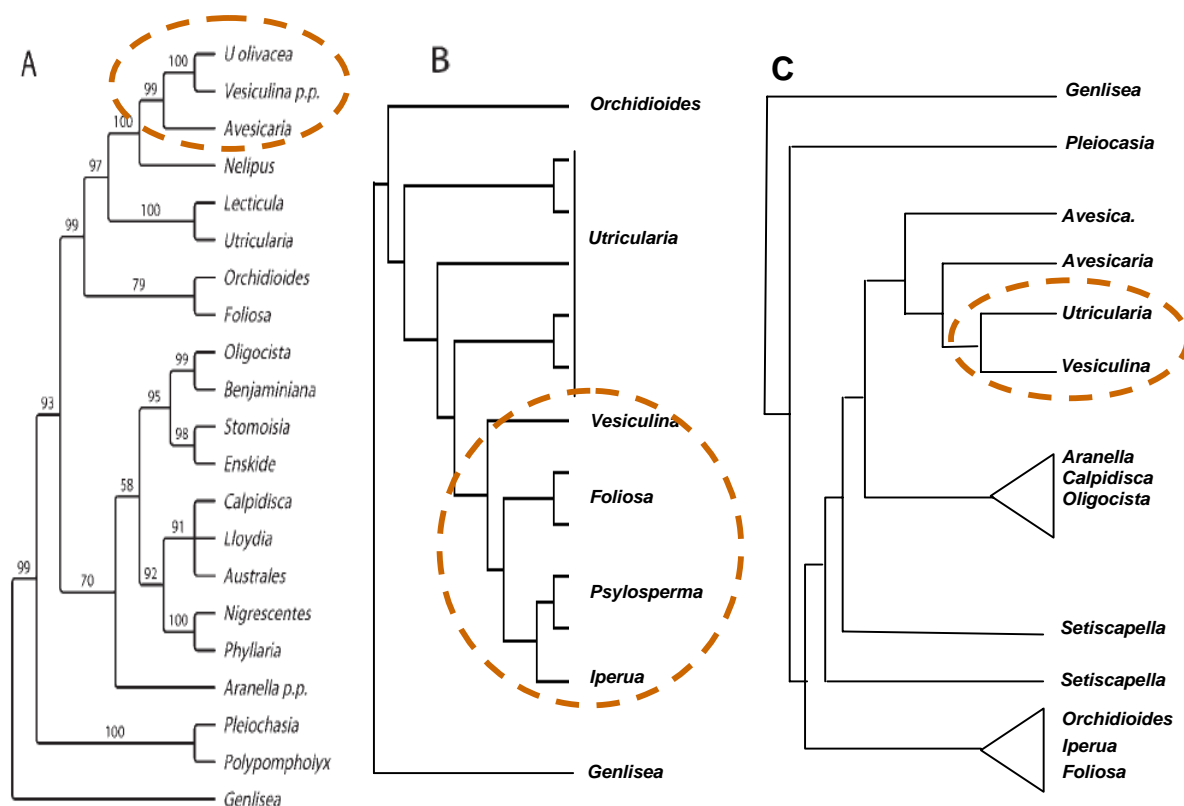


Figura 32. Cladogramas esquemáticos para o gênero *Utricularia*. Árvore **A**: extraída do trabalho de Müller *et al.* (2006), apresentando propostas de Jobson *et al.* (2003) para o gênero *Utricularia*. Árvore **B** - resultado da análise combinada (molecular – ITS do rDNA e morfológica); Árvore **C** – topologia resumida baseada na morfologia (utilizando todas seções do gênero *Utricularia*). Círculos em laranja demonstrando a relação da seção *Vesiculina* com outras seções do gênero.

Com base nesses estudos, é possível propor a conservação das seções *Vesiculina*, *Foliosa*, *Psylosperma* e *Iperua*, enquanto que para a seção *Utricularia* será necessário um estudo mais aprofundado para resolver a relação das espécies deste grupo. Estudos posteriores deverão ser realizados com o intuito de elucidar a topologia do grupo e sugerir hipóteses mais robustas que corroborem novos rearranjos taxonômicos para *Utricularia*.

6 CONCLUSÕES E SUGESTÕES

No presente trabalho foram elaboradas hipóteses filogenéticas utilizando uma matriz morfológica (abrangendo todas as seções do gênero) e uma pequena matriz morfológica combinando com uma matriz molecular que apresentaram topologias satisfatórias e congruentes com as propostas filogenéticas anteriores ao grupo, além das circunscrições existentes para *Utricularia*.

A hipótese filogenética apresentou resultados que confirmam a potencialidade da utilização da morfologia em estudos sobre evolução e sistematização dos grupos vegetais. A codificação dos caracteres também foi eficaz para o resultado da topologia, mantendo a maioria das seções bem resolvidas.

A evolução das características foi significativa, por apresentar uma possível continuidade nos estados dos caracteres, como é o caso da forma de vida, da forma do cálice, e do surgimento ou desaparecimento das brácteas e bractéolas florais.

A morfologia reprodutiva deve ser levada em conta na história evolutiva do gênero *Utricularia*, já que o mesmo possui caracteres diagnósticos importantes para o reconhecimento da evolução do grupo.

De acordo com os estudos moleculares e combinados com parte da morfologia, algumas seções como *Foliosa* e *Iperua* e *Psyllosperma* e *Vesiculina* são grupos que mantêm uma topologia fidedigna em todas as propostas feitas para o gênero.

Estudos posteriores deverão se realizados com o intuito de elucidar com maior clareza a topologia do grupo e sugerir hipóteses mais robustas que corroborem novos rearranjos taxonômicos para *Utricularia*.

REFERÊNCIAS

ADAMEC, L. Leaf absorption of mineral nutrients in carnivorous plants stimulates root nutrient uptake. **New Phytologist**, v.155, p. 89-100, 2002.

ADLASSING, W.; PEROUTKA, M.; Lambers, H.; Lichtscheidl, I. K. The roots of carnivorous plants. **Plant and Soil**, Springer Holanda, v. 274, p. 127-140, 2005.

ALBERT, V. A.; WILLIAMS, S. E. & Chase, M. W. Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution. **Science**, v. 257, p. 1491-1495, 1992.

ALTSCHUL, S.F.; GISH, W.; Miller, W.; Myers, E.W. & Lipman, D.J. Basic local alignment search tool - BLAST. **Journal of Molecular Biology**, v. 215, p. 403-410, 1990.

ANAND, C.; UMRANIKAR, C.; Shintre, P.; Damle, A.; Kale, J.; Joshi, J.; Watve, M. Presence of two types of flowers with respect to nectar sugar in two gregariously flowering species. **J. Bioscience**, v. 32, n. 4, p. 769-774, 2007.

APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group Classification for the orders and families of flowering plants. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 141, p. 399-436, 2003.

BALDWIN, B.G. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacer of nuclear ribosomal DNA in plants: An example from the Compositae. **Molecular Phylogenetics Evolution**, v. 1, p. 3-16, 1992.

BALDWIN, B. G.; SANDERSON, M. J.; Porter J. M.; Wojciechowski, M. F.; Campbell, C. S.; Donoghue, M. J. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 82, n. 2, p. 247-277, 1995.

BARNHART, J. H. Segregation of genera in Lentibulariaceae. **Memoirs of New York Botanical Garden**, v. 6, p. 39-64, 1916.

BARTHLOTT, W.; POREMBSKI, S.; Seine, R. and Theisen, I. **Karnivoren. Biologie und Kultur fleischfressender Pflanzen**. Stuttgart: Ulmer. 2004.

BENJAMIN, L. **Lentibulariaceae**. In: Martius, C. P. F. de, Flora Brasiliensis 10. Munich. 1845.

BREMER, K. The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. **Evolution**, v. 42, p. 795-803, 1988.

CAMPOS, G.L. **Lentibulariaceae de Catolés, Abaíra, Bahia, Brasil**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, PE, p. 153, 2000.

CORRÊA, M. A. & MAMEDE, M. C. H. **Lentibulariaceae**. In: WANDERLEY, M. G. L.; SHEPHERD, G. J.; Giuliatti, A. M. Flora **Fanerogâmica do Estado de São Paulo**. v, 2. Ed. HUCITEC (FAPESP). São Paulo, 2002.

CHOMCZYNSKI, P.; MACKEY, K.; Drews, R. and Wilfinger, W. DNAzol®: A reagent for the rapid isolation of genomic DNA. **BioTechniques**, v. 22, p. 550-553, 1997.

CROIZAT, L. **Principia Botanica**. Caraca, Venezuela. p. 25 – 256, 1960.

DARWIN, C. R. Insectivorous Plants. London. 1875.

DE CANDOLLE, A. **Lentibulariae**. In: DE CANDOLLE, A. P. Prodomus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis 8. Paris, 1844.

DE PINNA, M.C.C.. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. **Cladistics** v.7, p. 317-338, 1991.

DEGTJAREVA, G. V.; CASPER, S. J.; Hellwig, F. H.; Schmidt, A. R.; Steiger, J.; Sokoloff, D. D. Morphology and nrITS Phylogeny of the genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae), with special attention to embryo evolution. **Plant Biology**, v. 8, p. 778–790, 2006.

DÖRRSTOCK, S.; SEINE, R.; Porembisck, S.; Barthlott, W. First record of the American *Utricularia juncea* (Lentibulariaceae) of Africa. **Kew Bull**, p. 579-583, 1996.

ENDRESS, P. K. Origins of Flower Morphology. **Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)**, v. 291, p. 105-115, 2001.

ELLISON, A. M. and GOTELLI, N. J. Nitrogen availability alter the expression of carnivory in the northern pitcher plant, *Sarracenia purpurea*. **Proceedings National Academy of Sciences USA**, v. 99, p. 4409– 4412, 2002.

EWING, B.; HILLIER, L.; Wendi, M.C.; Green, P. Base-Calling of Automated Sequencer Traces Using Phred. I. Accuracy Assessment. **Genome Research**, v. 8, p. 175-185, 1998.

FELSENSTEIN, J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. **Evolution** v. 39, p. 783-791, 1985.

FISCHER, E.; BARTHLOTT, W.; Seine, R. and Theisen, I. **Lentibulariaceae**. In *The Families and Genera of Vascular Plants* (Kubitzki, K., ed.), Springer, Berlin, 2004.

FOREY, P.L. & KITCHING, I.J. **Experiments in coding multistates characters** In: SCOTLAND, R.W. & PENNINGTON, R.T. *Homology and Systematics: coding characters for phylogenetics analysis*. Taylor and Francis, London. p. 217, 2000.

FROMM-TRINTA, E. **Revisão das espécies do gênero *Genlisea* A. St. Hil. (Lentibulariaceae) das regiões Sudeste e Sul do Brasil**. Dissertação de mestrado da Universidade Federal do Rio de Janeiro. Instituto Biociências, Rio de Janeiro, 1978.

FROMM-TRINTA, E. *Tayloria* From-Trinta, nova seção do gênero *Genlisea* St-Hil. **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro** v.44, p. 1-4, 1977.

FROMM-TRINTA, E. Revisão das espécies do gênero *Genlisea* St-Hil. (Lentibulariaceae) das regiões sudeste e sul do Brasil. **Rodriguesia** v.31, f. 49, p. 17-139, 1979

FROMM-TRINTA, E. Revisão do gênero *Genlisea* St.-Hil. (Lentibulariaceae) no Brasil. **Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro** v.61, p. 1-21, 1981.

FROMM-TRINTA, E. Lentibulariaceae do Brasil. Utriculárias Aquáticas I. **Bradea** v.4, f. 29. p. 188-210, 1985.

FROMM-TRINTA, E. Lentibulariaceae do Brasil II. Utriculárias Epífitas. **Bradea** v.5, f. 9. p. 91-107, 1988.

FROMM-TRINTA, E. O gênero *Utricularia* L. no Brasil V. espécies da região sudeste. **Bradea** v.5, f. 24. p. 267-274, 1989.

FROMM-TRINTA, E. Lentibulariaceae do Brasil. Utriculárias Aquáticas II, espécies fixas. **Bradea** v.6, f. 1. p. 1-12, 1991a.

FROMM-TRINTA, E. Lentibulariaceae do Brasil. Utriculárias Aquáticas II, espécies fixas. **Bradea** v.6, f. 41. p. 25-35, 1991b.

FROMM-TRINTA, E. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Lentibulariaceae **Boletim Botânica da Universidade de São Paulo** v.15, p. 105-118, 1996.

GLADSTEIN, D. & WHEELER, W. C. **POY: Phylogeny reconstruction via optimization of DNA data**. American Museum of Natural History, New York, EUA, 1996-2001. Disponível em: <<ftp://ftp.amnh.org/pub/molecular/poy/>>.

GUISANDE, C.; LORENCIO, C. G.; Andrade-Sossa, C. E.; Duque, S. R. Bladderworts – Carnivorous Plants of the genus *Utricularia*. **Functional Plant Science and Biotechnology**, v. 1, n. 1, p. 58-68, 2007.

HAWKINS, J.A. **A survey of primary homologys assessment: differents botanists perceive and define characters in differents ways**. In: SCOTLAND, R.W. & PENNINGTON, R.T. Homology and Systematics: coding characters for phylogenetics analysis. Taylor and Francis, London. p. 217, 2000.

HALL, T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. **Nucleic Acids Symposium Series**, v. 41, p.95-98, 1999.

HARRIS, J.G. & HARRIS, M.W. **Plant Identification Terminology – an illustrated glossary**. 7ed. Spring Lake Publishing, Missouri Botanical Garden, St. Louis, USA. 2000.

HERSHKOVITZ, M. A. & ZIMMER, E. A. Conservation patterns in angiosperm rDNA ITS2 sequences. **Nucleic Acids Research**, v. 24, n.15, p. 2857–2867, 1996.

HILLS, D.M. & DAVIS, S.K. Ribosomal Polymorphism, Concerted Evolution, and Phylogeny Reconstruction. **Systematic Zoology**, v. 37, n. 1, p. 63-66, 1988.

Hobbhahn, N.; KÜCHMEISTER, H.; POREMBSKI, S. Pollination Biology of Mass Flowering Terrestrial *Utricularia* Species (Lentibulariaceae) in the Indian Western Ghats. **Plant Biology**, v. 8, p. 791-804, 2006.

HODGES, S. A. Floral Nectar Spurs and Diversification. **International Journal of Plant Sciences**, v. 158, n. 6, p. 81-88, 1997.

HUYNH, K. L. Étude de la Morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. **Pollen et Spores**, v. 10, p. 11-55, 1968.

JANIES, D. A. & WHEELER, W. C. Theory and practice of parallel direct optimization. In: DESALLE, R.; GIRIBET, G. & WHEELER, W. C. (Ed.) **Molecular Systematics and Evolution: Theory and Practice**, Basel: Birkhäuser Verlag. p.115-123, 2002.

JOBSON, R. W. & ALBERT, V. Molecular Rates Parallel Diversification Contrasts between Carnivorous Plant Sister Lineages. **Cladistics**, v.18, p. 127-136, 2002.

JOBSON, R. W.; PLAYFORD, J.; CAMERON, K. M.; ALBERT, V. Molecular Phylogenetics of Lentibulariaceae Inferred from Plastid *rps16* Intron and *trnL-F* DNA sequences: Implications for Character Evolution and Biogeography. **Systematic Botany**, v. 28, n. 1, p. 157-171, 2003.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. **Plant Systematics: A Phylogenetic Approach**. Ed. ED. Sinauer Associates, INC. Sunderland, Massachusetts, USA, 1999.

JUNIPER, B. E.; ROBINS, R. J. & JOEL, D. M. **The Carnivorous Plants**. Academic Press, London, 1989.

KAMIÉNSKI, F. **Lentibulariaceae**. In: ENGLER, A. & PRANTL, K. A. E. Die naturalischen Pflanzenfamilien IV, 3b. eipzig, 1895.

KHANUJA, S.P.S.; SHASANY, A.K.; DAROKAR, M.P.; KUMAR, S. Rapid isolation of DNA from Dry and Fresh samples of plants producing large amounts of secondary metabolites and essential oils. **Plant Molecular Biology Reporter**, v.17, p. 1-7, 1999.

KOMIYA, S. New subdivision of the Lentibulariaceae. **Journal of Japanese Botany**, v. 48, p. 147-153, 1973.

Linnaeus , **Species Plantarum**. 1753

LLOYD, F. E. **Carnivorous Plants**. Waltham, Massachusetts, USA, 1942.

LOBREAU-CALLEN, D., J.; SUAREZ-CERVERA, M. Morphologie et ultrastructure du pollen dans le genre *Utricularia* L. (Lentibulariaceae). **Canadienne De Botanique**, v. 77, p. 744-767, 1999.

MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. **Mesquite: A modular system for evolutionary analysis**. Version 1.12, 2006. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>.

MIRANDA, V. F. O.; MARTINS, V. G.; Bacci Jr., M. & Furlan, A. Plant or fungal sequences? An alternative optimized PCR protocol to avoid ITS (nrDNA) misamplification, **Brazilian Archives of Biology and Technology**. (submetido e aceito em 2007).

MÜLLER, K.; BORSCH, T.; Legendre, L.; Porembski, S. & Barthlott, W. A phylogeny of Lentibulariaceae based on sequences of *matK* and adjacent non-coding regions. **American Journal of Botany**, v. 87, S145-S146, 2000.

MÜLLER, K.; BORSCH, T.; Legendre, L.; Porembski, S.; Theisen, I. & Barthlott, W. Evolution of carnivory in Lentibulariaceae and the Lamiales. **Plant Biology**, v. 6, p. 477-490, 2004.

MÜLLER, K. & BORSCH, T. Phylogenetics of *Utricularia* and molecular evolution of the *trnK* intron in a lineage with high substitutional rates. **Plant Systematic and Evolution**, v. 250, p. 39-67, 2005.

MÜLLER, K.; BORSCH, T.; Legendre, L.; Porembski, S. & Barthlott, W. Recents Process in Understanding the Evolution of carnivory Lentibulariaceae (Lamiales). **Plant Biology**, v. 8, p. 748-757, 2007.

MUSTERS, W.; BOON, K.; van Der Sande, C.A.F.M.; van Heerikhuizen, H.; Planta, R.J. Functional analysis of transcribed spacer of yeast ribosomal DNA. **EMBO**, v. 9, p. 3989-3996, 1990.

NIXON, K. C. and CARPENTER, J. M. On outgroups. **Cladistics**, v. 9, p. 413–426, 1993.

PAGE, R. D. M. **TREEVIEW** (Win32) University of Glasgow, 2001.

PAGE, R. D. M. **NDE: Nexus Data Editor, versão 0.5.0**. University of Glasgow, 2001.

PAIVA, J. & VELAYNOS, M. **Lentibulariaceae** L. In: PAIVA et al. & CASTROVIEJO, C. (Ed.) *Flora Iberica* XIV:81-103. Real Jardín Botánico, CSIC, Madrid, 2001.

PHILLIPS, A.; JANIES, D. & Wheeler, W. Multiple sequence alignment in phylogenetic analysis. **Molecular Biology and Evolution**, v. 16, n. 3, p. 317-330, 2000.

PLACHNO, B. J.; ADAMEC, L.; Lichtscheidl, I. K.; Peroutka, M.; Adlassnig, W.; Vrba, J. Fluorescence labelling of phosphatase activity in digestive glands of carnivorous plants. **Plant Biology**, v. 8, p. 813-820, 2006.

RAFINESQUE, C. S. **Flora Telluriana 4**. Philadelphia, 1838.

REIFENRATH, K.; THEISEN, I.; Schnitzler, J.; Porembski, S.; Barthlott, W. Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). **Flora**, v. 201, p. 597-605, 2006.

ROMBLOM, K. & ANDERBERG, A.A. Phylogeny of Diapensiaceae based on molecular data and morphology. **Systematic Botany**, v.27, n. 2, p. 383-395, 2002.

RUTISHAUSER, R. Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identities. **International Journal of Plant Science**, v. 160, p. S81–S103, 1999.

RUTISHAUSER, R. & SATTLER, R. Complementary and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like “leaves” and leave-like “shoots” in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (Lentibulariaceae). **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, v. 111, p. 121–137, 1989.

RUTISHAUSER, R. & ISLER, B. Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (*Utricularia*): fuzzy arberian morphology complements classical morphology. **Annals of Botany**, v. 88, p. 1173–1202, 2001.

SANDE, C.A.M.F. van der; KWA, M.; van Nues, R.W. van Heerikhuizen, H.; Planta, R.J. Functional analysis of internal transcribed spacer of *Saccharomyces cerevisiae* ribosomal DNA. **Journal Molecular Biology**, v.223, p. 899-910, 1992.

SHIMAI, H. & KONDO, K. Phylogenetics analysis of Mexican and Central American *Pinguícula* (Lentibulariaceae) based on internal transcribed spacer (ITS) sequence. **Chromosome Botany**, v. 2, p. 67, 2007.

SIROVÁ, D.; ADAMEE, L. & Veba, J. Enzymatic activities in traps of four aquatic species of the carnivorous genus *Utricularia*. **New Phytologist**, v. 159, p. 669-675, 2003.

SLOTTA, T.A.B. **Phylogenetics Analysis of *Iliamna* (Malvaceae) using the Internal Transcribed Spacer Region**. Dissertação de Mestrado – Faculdade do Instituto e Universidade Estadual Politécnica de Virginia, p. 70. 2000.

SNYDER, I. Carnivorous Plants Evolution, family Lentibulariaceae. **Carnivorous Plants Newsletter** v. 16, p. 17-19, 1987.

SUNDERAM, V. S. PVM: A Framework for Parallel Distributed Computing, Journal of Concurrency: **Practice and Experience**, v.2(4), p. 315-339, 1990.

TAYLOR, P. The genus *utricularia* L. in Africa (south of the Sahara) and Madagascar. **Kew Bulletin**, v. 18, n. 3, p. 1-245, 1964.

TAYLOR, P. Lentibulariaceae in Maguire, B. *et al.*, Botany of the Guayana Highland VII. **Memoirs of New York Botanical Garden**, v. 17, p. 201-228, 1967.

TAYLOR, P. New taxa in *Utricularia* (Lentibulariaceae). **Kew Bulletin**, v. 41, p. 11-18, 1986.

TAYLOR, P. **The Genus *Utricularia* – A Taxonomic Monograph**. Kew Bulletin Additional Series XIV. Royal Botanic Gardens, London, 1989.

THOMPSON, J.D.; HIGGINS, D.G.; GIBSON, T.J. CLUSTAL W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position specific gap penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acids Research**, v. 22, p. 4673-4680, 1994.

VAHL, M. **Enumeratio Plantarum 1**. Copenhagen. 1804.

VARMA, A.; PADH, H. e Shrivastava, N. Plant genomic DNA isolation: An art or a science. **Biotechnology Journal**, v. 2, p. 386-392, 2007.

WHEELER, W. C. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? **Cladistic**, v. 12, p 1-9, 1996.

WHEELER, W. C. Measuring Topological Congruence by Extending Character Techniques. **Cladistics**, v. 15, p.131-135, 1999.

WHITE, T. J.; BRUNS, T.; Lee, S. & Taylor, J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: **PCR Protocols: a guide to methods and applications**. (Innis, M. A.; Gelfand, D.H.; Sninsky, J. J.; White, T. J., Eds.), San Diego: Academic Press, p. 315-322, 1990.

WILLIAMS, S.M.; DEBRY, R.W.; Feder, J.L. A Commentary on the Use of Ribosomal DNA in Systematics Studies. **Systematic Zoology**, v. 37, n.1, p. 60-62, 1981.

APÊNDICE A – Alinhamento das seqüências de ITS1 das espécies de *Utricularia* (espécies *U. alpina*, *G. violácea*, *G. hispidula*, *G. repens* e *G.lobata* extraídas do GenBank).

	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300	
RENIFORMIS	CCCTGTGATGAGGGATG	TGCTAACC	GGAAATGGT	GGCTGAACAACCAAGAGACG	CAGATTTGCGTCAAGGAACCTG	AAAAACGACAACG	CCTGGCATG				
FOLIOSA	T.C.CCA.A.AC.AACG.	C.	G.ATC.GTTGGAGT	.A.TC.TCC	G.T.C.T.	TGGTGCGCG	CGAG.GCAC.				
PRAELONGA	ATTTA...CCA...A.CGACGAG.	T...GAACTAACATGT	TGGT	AC.TAC.CC	.G.TG..T.TA.GAGG	GTGCTTAGTTCTA.					
BREVISCAPA	T...C.CCA...A...AAA.G	T.G	G.AGC.GGTGGATT	T.A.TC.TCC	GCT.CCTT	CGGTGCGCG	GAG.GCA.				
TRICOLOR	TGGCT.AT..T.CC	TC	CGGG.	AA.C.AACCA.C	.CAG..TT	AT.GC.GA..GCG.C.A	GGATGT.C	TTA.G.TG			
CUCULLATA	AAG...T.T.TACC	CA..GGG.	TAGC..ACCA.C	.AG.TTTTATAGG.	GT.GA.CGCG	C.A.G.AGAT.T	TTAGGGCG	.A.C.TTAA			
AMETHYSTINA	T.C..ACGTGA...GCGAAG	TA.	CCATCCC	TGG.GC	ACCG..TTCG	CCAA.GA..CA	GTGTGGGGTT	G.TTAAA			
HISPIDA	ATTTA...CCA...A.CGACGAG.	T...GAACTAACATGT	TGGT	AC.TAC.CC	.G.TG..T.TA.GAGG	GTGCTTAGTTCTA.					
GEMINISCAPA	GT...C.CCA...A.AGAAA.G	T.G	.AGC.GCTGGGGT	.A.TC.TCC.CC	.TC.CC	TGGTGCGCG	C.AG.GCAT				
ALPINA	AT.G.C.CCA...A.CG.AAA.	..	TC.	GGA..TG.C.C.CC	CC..CACGC	TG.GC.GGGCGTGT	C..A				
VULGARIS	GT...C.CCA...A.AGAAA.G	C.G	.AGC.GGTGGAGT	.A.T..TCC.CC	TTCTCT	TGGTGCGCG	GGAG.GCAC				
INTERMEDIA	GT...C.C.A...A.AGAAA.G	T.G	G.AGC.G		.A.TC.T	CC.TTCTCT	TGGTGCGCG	CGAGT.CA			
GVIOLACEA	AAG	C.CCA...A..A	C.C.T	.TG	..TC.TCTG.T	CC.TGATGC	CC..TTGC	GTGC.C	TT.T	GG.C.TG	
GREPENS	TATGG	C.CCAG..A..AAC	.GT	...A.C	.TC.GGAGTGT	CG.G..CCGAAAC	TCGC.C	G.GGAGGGGC	.G.CC.	T	
GHISPIDULA	TG.G	C.CCA...A.AA	CA..	T.C	C.A.C.TG	GG.G	TC..GA.CCG	CCC..TCGC	GTGA	CGGGCTCGGCCG	T
GLOBATA	AAG	C.CCA...A..A	C.C.T	.TG	..TC.TT.G.T	CT.TGA	GC	CC..TTGC	GTGCACGTT	T	GG.C.TG

	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400
RENIFORMIS	AATCGGTGTTTT	CGAATTTAAT	TATGGC	GGTGGC	GCTGGTAA	TG	AACGACTCACGGCAACGGATAT	CCTCGG	CTCTCGCATC	NNNNNNNNNNNNNNNN
FOLIOSA	.AA	.CGCACAAA	.AG	T.T.AA			T	T	T	
PRAELONGA	TAGC	ACTTCGATCG	.AA	GC.G..CGATC	.A.G.A				NN	
BREVISCAPA	CAAAG	TT...CAT.TA	A.AAG	GAT..AA.		A	T	T	T	
TRICOLOR		GCCTTGT	CATCTT	AGAGCAAC	TA.CG		A	T	T	
CUCULLATA	TC.G	TATCGA.T	TTGCCCTAG	AAT.TACG	AAGTGCACCC	T.AGA		T	T	
AMETHYSTINA	CC.CC	TGC.GGGCGT	GAT	AGC..CCCTAT	.ATG		T	T	T	
HISPIDA	TAGC	ACTTCGATCG	.AA	GC.G..CGATC	.A.G.A			TC	NNNNNNNNNN	
GEMINISCAPA	G	TGAATAA	.AG	.AAA.		T	T	T	T	
ALPINA	TGG.G	..CG..A		C...CAA	CG		T	T	T	
VULGARIS	G	TAAATAA	.AG	.AAA.		T	T	T	T	
INTERMEDIA		ATAA	.AG	.TAA.		T	T	CT	T	
GVIOLACEA	.CACC	.T.GA.TG	..T.TTAA	.C.ATC	CA.CAT		T	A	T	
GREPENS	A.A	.CCCCGT	CG	.AAATC	G..TA.TC	TA		T	T	
GHISPIDULA	TCGCA	.TCCG	.G	...AT	A..T	TCTCA	CACGA		T	
GLOBATA	.CACC	.T.G.TG	..T.TTAA	.C.ATC	CA.CAT		T	A	T	

APÊNDICE B - Alinhamento das seqüências de ITS2 das espécies de *Utricularia* (espécies *U. alpina*, *G. violácea*, *G. hispidula*, *G. repens* e *G.lobata* extraídas do GenBank).

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
RENIFORMIS	CTTGGTGTGAATTGCAGAA	TCCCGCGAA	CCATCGAGT	TTTTGAACGCAAG	TTGCGC	CCAAAGCTT	TCCGCCAAGGGCATG	CCTGCC	TGGGCG	TCACG
FOLIOSA	NNNNNNNNNNNNNNNNNN	NNNNNNNN	CC	.T.G.	.T.	.A.	.G.	.GG.G.	GAT.	.C.
PRAELONGA	G-ATT	.T.	.C.	.G.T.	AAC.	T.TG.	.C.TT.	.A.
BREVISCAPA	NNNT	GTGTG	.T.	.C.	.G.G.	GGA.	.C.T.
TRICOLOR	NNN	A.	.T.	.A.C.	.G.	.TG.G.	TAAT.TA.	G.T.	.G.	.T.CTGT.
CUCULLATA	.A.	.T.	.A.	.G.	.TG.G.	GATCT.	.A.	.C.	.T.
AMETHYSTINA	NNNNA	.T.	.A.C.	.TG.G.	TG.T.	A.G.T.	.C.	.T.	.T.	TG.A
HISPIDA	.A.GA.C.	.C.	TGCA.A.	.G.T.	.C.	.T.C.G.	AAC.T.TG.	.C.TT.	.A.
GEMINISCAPAT.	.C.	.G.G.	GAA.	.C.T.
ALPINAT.	.C.	.G.G.	G.C.	.G.	.C.G.
VULGARIS	NNNNNNNNNNNNNNNNNN	NNNNNNNN	NNNNNNNN	.G.G.	GA.	.C.T.
INTERMEDIA	NNNNNNNNNNNNNNNNNN	NNNNNNNN	NNNNNNNN	.G.G.	GAA.	.C.T.
GVIOLACEA	NNNNNNNNNNNNNNNNNN	NNNT	.C.	.G.	AATCAT.	G.	.C.A
GREPENSC.	.G.G.	A.T.	AT.	G.	.C.
GHISPIDULA	NNNNNNNNNNNN	.T.	.C.	.G.	A.TCAT.	G.	.C.
GLOBATAT.	.C.	.G.	AATCAT.	G.	.C.T.A

	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200
RENIFORMIS	CATCATGTCTCTCT	CCATCAAACATACATCGC	TCGAAAGTT	TGATGGTTGAGGAAAT	GGCCTCCCGT	TTTCTT
FOLIOSA	.G.	.G.	.CCC.	.TGC.TCGT.G.	.TCCACCCGGTGTGATCGG	CGTCGA.GCACG.	.CC.C.	.CG.T.	.G.	.GCG.C
PRAELONGA	.ATG.	.C.	T.TACCAT.C.T.	TGG.GC.C.	CTCGATT	.G.GGA.G	T.G.C.	TTGG.T.	.A-ACG.
BREVISCAPA	T..T..G..G..CCAATT..GTC.CCT..G.CG-GTCATGT	TGGT.GC.G.GG	GTGG..G.C.	TG.T.G.G.
TRICOLOR	A.A.TC.	.GT.CCTA.CC	.TCC	.T.GG.GATTGAAC.	.G.T.T.CGG-G
CUCULLATA	.TATTC.C	.G.GCTCGTCCTG.T.CATGG.	.GA.C.	TTGT.T.	.T.GCG
AMETHYSTINA	A..T.C.	.GT.CCTATTC	.T.TTC.GAT.GAAC.	.G.T.T.GG-G
HISPIDA	.ATG.C.	T.TACCAT.C.T.	TGG.GC.C.	CTCGATT	.G.GGA.G	T.G.C.	TTGG.T.	A-ACG.
GEMINISCAPA	.G.C.	.G.	.CC.T.	.GC.	.C.G.	.T	.G.T.C.	G.GG.GC.C.	.G.T.GCG.C
ALPINA	.G.C.	.G.	G.CCCATCC.TCC.CGCGG.	CCGCGGG	.GC	.G.G.	.GG.T.	TGGT.CGTCC
VULGARIS	.G.C.	.G.	.CCC.T.	.CT.AC.	.TATATTATATAGGTGGGTGGG.G.	T.C.	G.GG.GG.G.	.G.G.GGC.G
INTERMEDIA	.C	.CG	.G.	.CTC.CCT	TCACTCGTTTGAT	.G	GG.G.	.C.	.G.T.GCG.C
GVIOLACEA	.G.C.	.G.	.CCCG.TA.CC.GCC.	TGTCGGG	.GC	A.	G.AA.G.	C.T.TTCT.G.CG.C
GREPENS	.G.C.	.G.	TG.ACCC.CA.CTC.GCCGGA.	TCG-GAG	.G	.G.G.	.C.G.	C.TCCG.T.CGA.C
GHISPIDULA	.G.C.	.G.	TGTCCCC.C.	CCGTT.T.	G.ACATTTCGCTCGCGGG	AACG.G.	G.TC.	GG.C.T.C.	.T.C.CG.C
GLOBATA	.G.C.	.G.	.CCCG.CA.CCC.G.C.	CGTCGGG	.TC	A.	G.AC.G.	C.T.GTCT.G.CG.C

```

      210      220      230      240      250      260      270      280      290      300
RENIFORMIS  CGTAG-----ATCGGCCGGTCGAAAAATGGATT--TTCCCTTGTCATTG--GGTTCAGGAACATTGGTGGTTGCGTTGTTCCACAAATC-GACCT
FOLIOSA    GC.C-----C.....G.T...-AG--TCGCGTTC.CGTG.CATCG..CG..T..G..A.....C..TG..GGTTCG.ATG..C
PRAELONGA  AAACCT----GT.T.....CTT...-CGA--TG.T.....GG...GTT..AT..TTTG.AC.CGATGA.....TG..CGTGGC.GC-T.G
BREVISCAPA -----..TT..TT...-TG.CGCG...G...GA..A--TC...T.GG..A.....T..TG.....TTC..ATG..G
TRICOLOR   ..CC-----TG...TT.C.TT.G-.TT.GATAACT.AAA.CTG.GAC--A.CGA.C.TT.G.C...T...GT..A.C...TC.TGCTG.G
CUCULLATA  TCCGCAA---GGA...TA.C.T...-A..CATG.C.GGCAC.TGCAACTG.ACGA.TC.TG..A.....C..CCC..A..G.TGC.AA.GT.G
AMETHYSTINA ATAGC-----GG...AT..CTTT.G-.TC.G-TTGC..AA..ATG.GAT--A..AT.CTTG.G..T.AT..C.GT..T.C.A..TTC..ACTG.G
HISPIDA    AAACCT----GT.T.....CTT...-CGA--TG.T.....GG...GTT..AT..TTTG.AC.CGATGA.....TG..CGTGGC.GC-T.G
GEMINISCAPA GT.C-----C.....C.T...-TGCCCGG...T...G...C---ACG...C..G..A.....C.CTG...TCCG.ATG.TG
ALPINA     .CCCCCGGGATG.....C.....AC..GGTCAG.TG.CCCC.TCG---CAT.G-.G..GCA.CG..AAT..G..G.T.TGGGGGTG.T-
VULGARIS   GT.CC-----T.....C.T...-TG.C.CGG.T.T..TG.T.C--AACC..CCA.G..A..G.....T.GTG..A..TTCC.T.G.TG
INTERMEDIA GT.C-----C.....CGT...-TG--TCGCGTTCC.TG.CATCG.ACG...C..G..A.....C.CTG...TTCG.AT-T.
GVIOLEACEA -T.GC-----GCG...TT.C.C...-C.T---CG.G.T.C.TAGG---CGT.C-.G.GAC.CAC.CAAT.C..G..A.ACG..GC.T-
GREPENS    GTCCCCACAG--CG...T..C.C..G-.TG.GTTCG...CC.C.GCGTCGGT.C...G-AGGTG.G.CCC.CCC.CAC.AG..TGGGCGAGT-T.G
GHISPIDULA GTTCG-----GCA.....C.C..G..TTG--CTCG.A.TCC...G-----CGT.C-TCTCA..CCC.CA...G.T.GTTG..AC.T-
GLOBATA    -T.GC-----GTA...TT.C.C...-C.T---CG...C.TAGG-----CGT.C-.G.GAC.CAC.CAAT.C..G..A.ACG..GC.T-

```

```

      310      320      330      340      350      360      370      380      390      400
RENIFORMIS  TGTTTTTCCTGAGCCGGG-----CATGGGTATTTCTAATATGGTTCCCCTATTGGCGC-ATGTTGTATGCCCTCAGGAA-GCGACCCCA
FOLIOSA    ..GCGCCT.G.T.AATCCTTTTTTTACTGCCCGGGG.TC.T..T.TGGTGA.GCG.GG-GCGTATTTTTC.CCGA.CAA..C.G..CGGC..CG..GC
PRAELONGA  AC..CGCAAGTC--TTGCATCGGGATGGTC-GAGATC-AT.AGG-TA-CT..GAAG-.A.AG-AGACCC--.C.TT..C.GTC.A.GATTT-
BREVISCAPA ..G.G.CGA..CA..AACG-----TGTTT.C.AC.ACC.CCC..G--GGTGACG..C-----T.C.C.C..C.TC.CC.....
TRICOLOR   .CGCAA.GTGT.C.AGTCT--TTGGGTTC-CCTA.AATAA-----GTGTCAAC.A.TACTAACAT---GTGG..T.TGTC..TCGACTC.....
CUCULLATA  A.GC--..GTT.AACT--TTGGGGCAGCTAGACCAACCCC..GTGGC.T.C.A.GAG.ATT-----ACG..CGACG.C.GC.TTC.....
AMETHYSTINA G..G.GGTGTC..TTCC--TTGGGTTTTCTA.A.TA-----GCGGCAAC-----G.AGA.G.TGTC.GTATGC.TTG.....
HISPIDA    AC..CGCAAGTC--TTGCATCGGGATGGTCAGAGATCTAT.G.GGCTATCT.A.GAAGG..A.AG.AGACCTC.A..ATGCGGC.GTATG.CATTTG
GEMINISCAPA ..GCGCCGA.AGT..TTCGGAACGGGTCATCCCCCCCCCCCCCT.CG.GG.CGA.G.GAGGCA..AGTGCCT.C.C.A...TC..CC.....
ALPINA     --CGACTTCTCAT.CCC-CCGGTGGGTCCAGAGGTA.ATGG.TCG.GG...GGG.GG-.CTTG..GT---CGG..GAAC.ATCGT..C..T.G
VULGARIS   G.GCGCAA..GC..T..GAACT----TCCCTT...C.ACC-C.GGGAA...TA.A...---CTGG.C.A...TC.TCC.....
INTERMEDIA GCGCGA.GGAAC.GGTCATGATCCCCTTGTGCGA.GGC.CAC.NNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNNN
GVIOLEACEA ---CA.T.GC-----GTGCTCGTCCG.G.TCTG--.TGG.AGG..AGT.AA-.A..A.C.TTTG.A..ATA.TT..GA.CT---T.T..G
GREPENS    CCGCGACA.GTT...CCTGCCCCCTCGGTGCCGG.GATC.GCCGGG.GCGGCT.CC...G-TCCCT..AATGA.AA.CGG..GGGA.TCG.GCGG..GG
GHISPIDULA ---GACT.GCTCGTCTCTGCGGTGCTGGCCGG.GCTCCGG-A..CGGAG.ACGC..TA-T.CTCTCTGCGG.AGCACAA.AGGGT.CTT--C.TT.C
GLOBATA    ---CA.T.GC-----GTGCTCGTCCG.G.TCTG--.TGG.AGG..AGT.AA-.A..A.C.TTTG.A..ATA..T..GA.CT---T.T..G

```

	410	420	430
RENIFORMIS	GGTCAGGCGGGATCAC	NNNNNNNNNNNNNNNN	NNNNNNNNNNNNNNNN
FOLIOSA	GA.TAACCCCC.C
PRAELONGA	TTGGTTT
BREVISCAPAT
TRICOLOR	T.....T.A.A
CUCULLATA
AMETHYSTINA	T..C..A
HISPIDA	ACGA..ATATCGCAGT
GEMINISCAPACT
ALPINA	ACGCGC.A.CCC.NNNNN
VULGARISCT
INTERMEDIA	NNNNNNNNNNNNNNNN
GVIOLACEA	ACGCGC.A.CCC.NNNNN
GREPENS	.C.GT.TGTTC.CG.TG
GHISPIDULA	AACGCGC.A.CCC.NNNNN
GLOBATA	ACGCGC.A.CCC.NNNNN

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)