

UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES

ALEXEI AGEEV

**FILOGENIA DO GÊNERO *GENLISEA* A.St.-Hil.
(LENTIBULARIACEAE) UTILIZANDO CARACTERES
MORFOLÓGICOS E MOLECULARES**

Mogi das Cruzes, SP

2009

Livros Grátis

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

Milhares de livros grátis para download.

UNIVERSIDADE DE MOGI DAS CRUZES

ALEXEI AGEEV

**FILOGENIA DO GÊNERO *Genlisea* A.St.-Hil.
(LENTIBULARIACEAE) UTILIZANDO CARACTERES
MORFOLÓGICOS E MOLECULARES**

Dissertação para obtenção do título de Mestre no curso de Pós-Graduação em Biotecnologia na área de Taxonomia Molecular, pela Universidade de Mogi das Cruzes.

Prof. Orientador: Dr. Vitor Fernandes Oliveira de Miranda

Mogi das Cruzes, SP.

2009

FICHA CATALOGRÁFICA

Universidade de Mogi das Cruzes - Biblioteca Central

Ageev, Alexei

Filogenia do gênero *Genlisea* A. St.-Hil. (*Lentibulariaceae*) utilizando caracteres morfológicos e moleculares / Alexei Ageev. – 2009.

72 f.

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

Área de concentração: Biotecnologia

Orientador: Prof. Dr. Vitor Fernandes Oliveira de
Miranda

1. *Genlisea* 2. *Lentibulariaceae* 3. Filogenia 4.
Morfologia 5. ITS I. Miranda, Vitor 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 nove horas e trinta minutos do dia trinta de maio de dois mil e oito, na Universidade de Mogi das Cruzes, realizou-se a defesa de dissertação "Filogenia do gênero *Genlisea* (Lentibulariaceae) utilizando caracteres morfológicos e moleculares pelo método de Otimização Direta" para obtenção do grau de Mestre pelo(a) candidato(a) **Alexei Ageev**. Tendo sido o número de créditos alcançados pelo(a) mesmo(a) no total de 52 (cinquenta e dois), a saber: 28 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 Doutores Vitor Fernandes Oliveira de Miranda e Welington Luiz de Araújo da Universidade de Mogi das Cruzes e Marco Antonio de Assis da Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, sob a presidência da primeira, 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, 30 de maio de 2008.

Comissão Examinadora

[Assinatura]
Prof. Dr. Vitor Fernandes O Miranda

[Assinatura]
Prof. Dr. Welington L Araújo

[Assinatura]
Prof. Dr. Marco Antonio de Assis

Julgamento

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

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

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

DEDICATÓRIA:

Ao pequeno Theo.

AGRADECIMENTOS:

Agradeço em especial a meu orientador, Prof. Dr.Vitor Fernandes Oliveira de Miranda, por ter aceitado minha primeira orientação ainda na graduação, com pouco tempo disponível, mas com muita vontade de pesquisar. Dando continuidade no Mestrado, sempre com boa vontade e dedicação a seus orientados.

Agradeço a CAPES e CNPq – Programa de Taxonomia (Protax proc. nº 563965/05-3), FAEP-UMC e à Universidade de Mogi das Cruzes.

A minha esposa, companheira e amiga, Elisa que me ajudou e apoiou em todos os momentos difíceis, e me deu o maior presente da minha vida, meu filho Theo. Aos meus pais, irmão e irmãs, familiares e amigos por acreditarem em mim e em meu trabalho.

As minhas colegas de mestrado Débora, Bianca e em especial Carolina, que me deram muita força e auxílio em diversas fases do curso, principalmente na conclusão. A meus colegas do Herbário Mogiense, do NIB e dos laboratórios da UMC. Aos meus colegas de graduação, que me deram força e incentivo na continuidade dos estudos.

A todos os pesquisadores que me auxiliaram no desenvolvimento deste trabalho, Prof. Dra. Maria Santana Morini e Dr. Vinicius Antonio de Oliveira Dittrich. A Renata e Luciana da secretaria de Pós-Graduação Mestrado em Biotecnologia da UMC, e a Prof. Dra. Regina Lúcia Batista da Costa de Oliveira, que me auxiliaram durante o curso.

A meus companheiros e supervisores da Scopus Tecnologia Ltda, por facilitar meu acesso à faculdade e apoio aos funcionários que cursam nível superior.

E ao grande arquiteto do mundo, por possibilitar minha existência e construir a história da minha vida...

*“O reino de Deus esta dentro de você e o seu
redor, não em prédios de madeira e pedra.
Corte um pedaço de madeira e lá estarei,
levante uma pedra e me encontrarás.”
(Autor desconhecido)*

RESUMO

A família Lentibulariaceae Rich. possui três gêneros: *Genlisea* A.St.-Hil., *Utricularia* L. e *Pinguicula* L.. Estudos filogenéticos suportam a monofilia da família, porém propostas filogenéticas para *Genlisea* são praticamente inexistentes. Uma análise filogenética do gênero *Genlisea* com base em caracteres morfológicos e moleculares (região ITS do rDNA) foi proposta pela técnica da otimização direta. Uma matriz de caracteres morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivos foi elaborada, os caracteres foram tratados como desordenados e analisados pelo critério de Máxima Parcimônia. O enraizamento dos cladogramas foi realizado pelo emprego de grupo-externo com espécies do gênero *Utricularia*. A partir das topologias obtidas das análises combinada (morfológica e molecular) e da morfológica foi verificada a monofilia da seção *Tayloria* e a parafilia da seção *Genlisea*, tornando indefensável a manutenção do referido táxon. Outro fator é o alto polimorfismo dos táxons incluídos na seção *Genlisea* baseado em um caráter padrão de deiscência do fruto, dificultando sua sustentação como um grupo natural. A partir dos resultados obtidos da análise morfológica, sugere-se a distinção dos táxons do gênero em dois complexos, encontrados na única árvore mais parcimoniosa e baseados em um conjunto de caracteres florais e de pilosidade. Representados como clados I e II na árvore, onde o clado I concentra a maioria das espécies africanas exceto *G. glabra* e *G. guianensis*, e o clado II predominando as americanas exceto *G. glandulosissima*.

Palavras-chave: *Genlisea*, Lentibulariaceae, filogenia, morfologia e ITS.

ABSTRACT

The family Lentibulariaceae Rich. has three genus: *Genlisea* A.St.-Hil., *Utricularia* L. and *Pinguicula* L.. Phylogenetic studies support the monophyly of the family, but phylogenetic proposals for *Genlisea* are virtually nonexistent. A phylogenetic analysis of the genus *Genlisea* based on morphological and molecular (ITS region of rDNA) was proposed by the technique of direct optimization. The matrix of morphological characters of vegetative and reproductive organs was established, the characters were treated as unordered and analyzed by the criterion of Maximum Parsimony. The rooting of cladograms was done by a outgroup with species of the genus *Utricularia*. The topology obtained from the combined analysis (morphological and molecular) and the morphology indicated the monophyly of the section *Tayloria* and paraphyly *Genlisea* section, the last one being an indefensible taxon. Another point was the high polymorphism of taxa included in the section *Genlisea* regarding the character pattern of dehiscence of the fruit. From the results of morphological analysis, it is suggested to distinguish the taxa of the genus in two complexes, found in the single most parsimonious tree and based on a set of floral characters and thricomes pattern. Represented as clades I and II in the tree, where the clade I comprised most of the species except African *G. glabra* and also *G. guianensis* and clade II comprised American species except *G. glandulosissima*.

Keywords: *Genlisea*, Lentibulariaceae, filogeny, morphology e ITS.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1.	(A) Flor com estruturas destacadas; (B) Hábito; (C) Detalhe do braço helicoidal da armadilha (folha utriculífera); (D) Estruturas da folha utriculífera; (E) Detalhe interno do braço helicoidal.....	16
Figura 2.	(A) Hábito; (B) Folhas fotossintetizantes; (C) Hábito; (D) Flor; (E) Inflorescência; (F, H) Folhas utriculíferas; (G) Detalhe da ampola.....	17
Figura 3.	Ilustração da região ITS. As setas indicam o nome, a orientação e a posição aproximada dos iniciadores (oligonucleotídeos).....	18
Figura 4.	(A) – <i>Cluster</i> com 15 máquinas conectadas em paralelo no Centro de Supercomputação e Bioinformática (CSB) da UMC; (B) – Esquema de funcionamento do <i>cluster</i>	26
Figura 5.	Cladogramas baseados na análise molecular da região ITS (DNAr): (A) Única árvore mais parcimoniosa para o arâmetro 1:1:1, que apresentou o menor valor de incongruência. (B) Müller <i>et al.</i> (2006) em estudo da evolução da carnivoría dentro da família Lentibulariaceae.....	29
Figura 6.	Única árvore mais parcimoniosa (282 passos; IC=0,5248; IH=0,4752; IR=0,6339) para <i>Genlisea</i> (Lentibulariaceae), resultante da busca heurística de 2000 réplicas, com os quadros referente a sua distribuição plotados nos grupos e a coloração de sua corola.....	31
Figura 7.	Única árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> (Lentibulariaceae) com os quadros plotados representando os grupos africanos Fischer <i>et al.</i> (2000).....	37
Figura 8.	(A) Ambiente aquático; (B) Flor; (C) Folhas obovadas em roseta; (D) Fruto de; (E) Pedicelos reflexos dos frutos; (F) Inflorescência hirsuta; (G) Cálcar saciforme; (H) Cálice hirsuto; (I) Lábio inferior da corola maior que cálcar; (J) Deiscência longitudinal do fruto; (K) Giba esverdeada; (L) Lábio inferior trilobado e bilobulado.....	39
Figura 9.	(A) Folha espatulada com ápice arredondado, (S) lacínio do cálice ovado com ápice obtuso; (B) Folha obovada-espatulada com ápice truncado, (N) bractéola lanceolada com ápice acuminado, (P) bráctea lanceolada com ápice agudo, (R) ápice de bráctea bidentado; (C) Folha orbiculada-espatulada com ápice arredondado, (I) cálcar cônico com ápice acuminado, (M) lacínio do cálice elíptico com ápice obtuso; (D) Folha obovada-espatulada com ápice arredondado, (K) cálcar cilíndrico com ápice uncinado; (E) Folha lanceolada-espatulada com ápice obtuso, (H) ápice de cálcar obtuso, (L) bráctea ovada com ápice agudo; (F) Folha obovada-espatulada com ápice obtuso, (O) bráctea elíptica com ápice truncado; (G) Cálcar cilíndrico com ápice agudo; (Q) Bráctea lanceolada com ápice acuminado.....	41
Figura 10.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter Ciclo (caráter 2, Tabela 5).....	42
Figura 11.	(A) Tricoma glandular pedunculado, (B) tricoma papilar da corola, (C) cálice hirsuto com tricomas glandulares pedunculados; (F) Bráctea estéril com tricomas tectores longos; (D) Tricomas glandulares pedunculados e tectores curtos no pedicelo; (E) Tricomas glandulares pedunculados e tectores curtos e longos no eixo da inflorescência.....	45
Figura 12.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter – Pilosidade: tricoma tector longo na base do eixo da inflorescência (caráter 9, Tabela 5).....	46

Figura 13.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter – Pilosidade: tricoma glandular longo do pedicelo (caráter 29, Tabela 5).....	47
Figura 14.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter – Pilosidade: tricomas tectores longos da cápsula (caráter 73, Tabela 5).....	49
Figura 15.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter – Posição do pedicelo no fruto (caráter 21, Tabela 5).....	51
Figura 16.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter - Cor da corola (caráter 41, Tabela 5).....	53
Figura 17.	(A) Cálice; (B) Cálice; (C) Corola com giba amarelada e cálcar uncinado; (D) Cálcar com ápice inflado; (E) Corola amarela-alva; (F) Lábio inferior da corola trilobado e bilobulado; (G) Lábio inferior da corola com divisão acentuada; (H) Pedicelo reflexo; (I) Corola amarela...	54
Figura 18	Padrões de corola das 21 espécies do gênero <i>Genlisea</i>	56
Figura 19.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> com representação da evolução do caráter - Formato do cálcar (caráter 9, Tabela 5).....	58
Figura 20.	Árvore mais parcimoniosa para <i>Genlisea</i> (Lentibulariaceae). Complexos taxonômicos para o gênero <i>Genlisea</i>	61

LISTA DE TABELAS

Tabela 1.	Espécies de <i>Genlisea</i> (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético.	21
Tabela 2.	Espécies de <i>Utricularia</i> (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético.....	21
Tabela 3.	Espécies de <i>Genlisea</i> (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético molecular.....	23
Tabela 4.	Espécies de <i>Utricularia</i> (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético molecular.....	23
Tabela 5.	Relação dos caracteres e seus respectivos estados, utilizados na análise filogenética (1-66).....	32-33
Tabela 6.	Matriz de caracteres e seus estados (01-66) morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivos de <i>Genlisea</i> e <i>Utricularia</i> (Lentibulariaceae) empregados na filogenia.....	34-36
Tabela 7.	Seqüência alinhada (10-860) dos genes ITS1 e ITS2 do rDNA <i>Genlisea</i> e <i>Utricularia</i> (Lentibulariaceae) empregados na filogenia...	70-72

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	13
1.1. Família Lentibulariaceae Rich.	13
1.1.1. Gênero <i>Genlisea</i> A.St.-Hil.....	13
1.2. Considerações infragenéricas de <i>Genlisea</i>	15
1.3. Estudos filogenéticos de <i>Genlisea</i>	15
1.4. Análise filogenética de seqüência de DNA (região ITS do rDNA).....	18
2. OBJETIVOS	19
2.1 Geral.....	19
2.2 Específico.....	19
3. MÉTODO	20
3.1. Material vegetal.....	20
3.2 Estudos morfológicos.....	22
3.2.1 Análise de pilosidade.....	22
3.3. Seqüências de DNA.....	23
3.4. Análise filogenética.....	24
3.4.1 Morfológica.....	24
3.4.2 Molecular.....	24
3.4.2.1 Otimização direta.....	24
3.4.2.2 Métodos analíticos.....	25
4. RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
4.1 Análise filogenética molecular.....	28
4.2 Análise filogenética combinada (morfológica + molecular).....	28
4.3 Análise filogenética morfológica.....	30
4.3.1. Caracteres e relacionamento filogenético de <i>Genlisea</i>	30
4.3.2. Evolução dos caracteres morfológicos.....	40
4.3.2.1 Ciclo e hábito.....	40
4.3.2.2 Folhas, brácteas e bractéolas.....	40
4.3.2.3 Pilosidade.....	44
4.3.2.4 Eixo da inflorescência.....	50
4.3.2.5 Cálice.....	50

4.3.2.6 Corola.....	52
4.3.2.7 Cálcar.....	55
4.3.2.8 Estigma e cápsula.....	57
4.3.3 Táxons infragenéricos de <i>Genlisea</i> e distribuição geográfica.....	59
4.4 Aspectos taxonômicos de <i>Genlisea</i>	60
5. CONCLUSÕES E SUGESTÕES.....	62
6. REFERÊNCIAS.....	63
7. ANEXO.....	69

1. INTRODUÇÃO

1.1. Família Lentibulariaceae Rich.





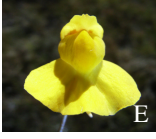


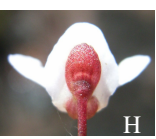




Lentibulariaceae consiste de plantas carnívoras e está posicionada na ordem Lamiales de acordo com a sistemática filogenética (*e.g.* APG II, 2003). De distribuição cosmopolita, está representada por três gêneros: *Genlisea* A.St.-Hil., *Pinguicula* L. e *Utricularia* L. Todos os gêneros possuem flor zigomórfica e calcarada (Quadro 1), mas exibem diferentes adaptações morfo-anatômicas relacionadas ao hábito carnívoro (LEGENDRE *et al.*, 2002). São reconhecidas aproximadamente 90 espécies de *Pinguicula*, distribuídas em todos os continentes, exceto Antártica e Austrália (KONDO & SHIMAI, 2007). *Pinguicula* exibe o sistema de captura de presas supostamente mais primitivo, basicamente por folhas pegajosas cobertas de mucilagem (produzida por tricomas glandulares) distribuídas em forma de roseta (MÜLLER *et al.*, 2006). O maior gênero considerando o número de espécies (220), *Utricularia*, exibe o sistema supostamente mais complexo de captura, na forma de vesículas foliares chamadas de utrículos que capturam suas presas por diferença de pressão (MÜLLER *et al.*, 2006). De distribuição cosmopolita, *Utricularia* possui espécies em zonas tropicais e subtropicais, com a exceção de ilhas oceânicas e regiões áridas (TAYLOR, 1989). *Genlisea* possui atualmente 21 espécies descritas e apresenta distribuição tropical que se restringe às Américas do Sul e Central, África e Madagascar, sendo 11 espécies nas Américas e 10 na África. Ocorrem preferencialmente em lugares úmidos, solos ácidos e turfosos (CORRÊA, 1999). Sua armadilha em forma de Y invertido direciona as presas através de um tubo até a ampola, onde não tem sem saída posicionada no ápice da estrutura.

1.1.1. Gênero *Genlisea* A.St.-Hil.

As espécies de *Genlisea* possuem folhas aéreas simples, rosuladas em um pequeno rizoma (Figura 1), característica plesiomórfica do grupo e são desprovidas de raízes (MÜLLER *et al.*, 2004). Suas folhas subterrâneas modificadas aclorofiladas, são denominadas

folhas utriculíferas (Figura 1D; Quadro 1K), com crescimento apical e que se mantêm em posição vertical durante todo o desenvolvimento. Essas folhas dividem-se em quatro partes: o pedicelo, que apresenta forma cilíndrica e que se liga ao rizoma; a ampola, uma região inflada ovóide; o tubo sobrepujante, com forma cilíndrica, mais alongada e inflada de que o pedicelo e que se divide em dois braços helicoidais, como fitas torcidas, formando um tubo que se liga ao orifício na abertura dos braços (FROMM-TRINTA, 1979; Figura 1). O mecanismo de captura de presas (geralmente protozoários e microcrustáceos) através da armadilha de *Genlisea* é ainda pouco conhecido. Sabe-se que alguns microcrustáceos ao penetrarem nos braços helicoidais não conseguem retornar devido à presença de tricomas voltados para cima (Figura 1), direcionados à ampola, onde ocorre sua digestão (REUT, 1993). Estudos com o ciliado *Blepharisma americana* sugerem que *Genlisea* possui glândulas que secretam substâncias atrativas que podem atrair e direcionar protozoários à armadilha provavelmente como em *Utricularia* (BARTHLOTT *et al.*, 1998). As espécies de *Genlisea* possuem inflorescência racemosa, geralmente pilosa, constituídas por um eixo ereto com flores alvas, amarelas ou violáceas (Figura 2). As flores apresentam lábio superior inteiro ou bipartido e o inferior sempre tripartido e calcarado (FROMM-TRINTA, 1979; TAYLOR, 1991; FISCHER *et al.*, 2000).

Quadro 1. Similaridades e dissimilaridades entre *Pinguicula*, *Utricularia* e *Genlisea* (Lentibulariaceae).

	Similaridades		Dissimilaridades	
	Flor zigomorfa	Cálcár	Armadilha	Cálice
<i>Pinguicula</i>				
<i>Utricularia</i>				
<i>Genlisea</i>				

Fonte: (A, B, C, D) Westphal; (E, F, J, L) E. Read (2006); (H,I) J.Mullins (2006) ; (G, K) O.Knott .

1.2. Considerações infragenéricas de *Genlisea*

Fromm-Trinta (1979) dividiu o gênero *Genlisea* em duas seções, empregando como critério o padrão de deiscência do fruto: a seção *Tayloria* E. Fromm-Trinta pela deiscência longitudinal, composta pelos táxons *Genlisea lobata*, *Genlisea uncinata* e *Genlisea violacea*, restritas ao Brasil, e a seção *Genlisea*, caracterizada pela deiscência circuncisa, composta pelas 18 espécies restantes distribuídas pelas Américas Central e do Sul, e África. Outros caracteres como coloração da flor, forma da corola e do cálcara e pilosidade também podem diferenciar as duas seções. Sem formas intermediárias e com ambos os grupos bem definidos, Fischer *et al.* (2000) elevaram as seções *Genlisea* e *Tayloria* para o nível de subgênero e separou as espécies africanas (todas da seção *Genlisea*) em três grupos, com base nos caracteres: posição do pedicelo no fruto, pilosidade da planta e ovário. No presente trabalho foi adotado a divisão do gênero em seções (FROMM-TRINTA, 1979) uma vez que é congruente ao sistema proposto por Fischer *et al.* (2000) exceto por considerar subgêneros ao invés de seções.

1.3. Estudos filogenéticos de *Genlisea*

Estudos prévios têm estabelecido que Lentibulariaceae apresenta-se monofilética, de acordo com caracteres morfológicos e seqüências do gene *rbcL*, entretanto sua posição filogenética dentro de Lamiales ainda não está clara (MÜLLER *et al.* 2004). Dentro de Lentibulariaceae, *Genlisea* é considerada como grupo-irmão de *Utricularia* e ambos como grupo-irmão de *Pinguicula* (MÜLLER *et al.*, 2000; JOBSON & ALBERT, 2002; JOBSON *et al.*, 2003; MÜLLER *et al.*, 2004; MÜLLER *et al.*, 2006). Estudos que permitem maior compreensão das relações filogenéticas das espécies de *Genlisea* podem ser de grande valia, podendo corroborar ou não o atual arranjo taxonômico do gênero. Análises filogenéticas com base na morfologia e dados moleculares com todas as espécies não foram propostas para o gênero, sendo apenas encontrados estudos com algumas espécies de *Genlisea*, *Utricularia* e *Pinguicula*, 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.*, 2002, 2004, 2006; JOBSON *et al.*, 2003).

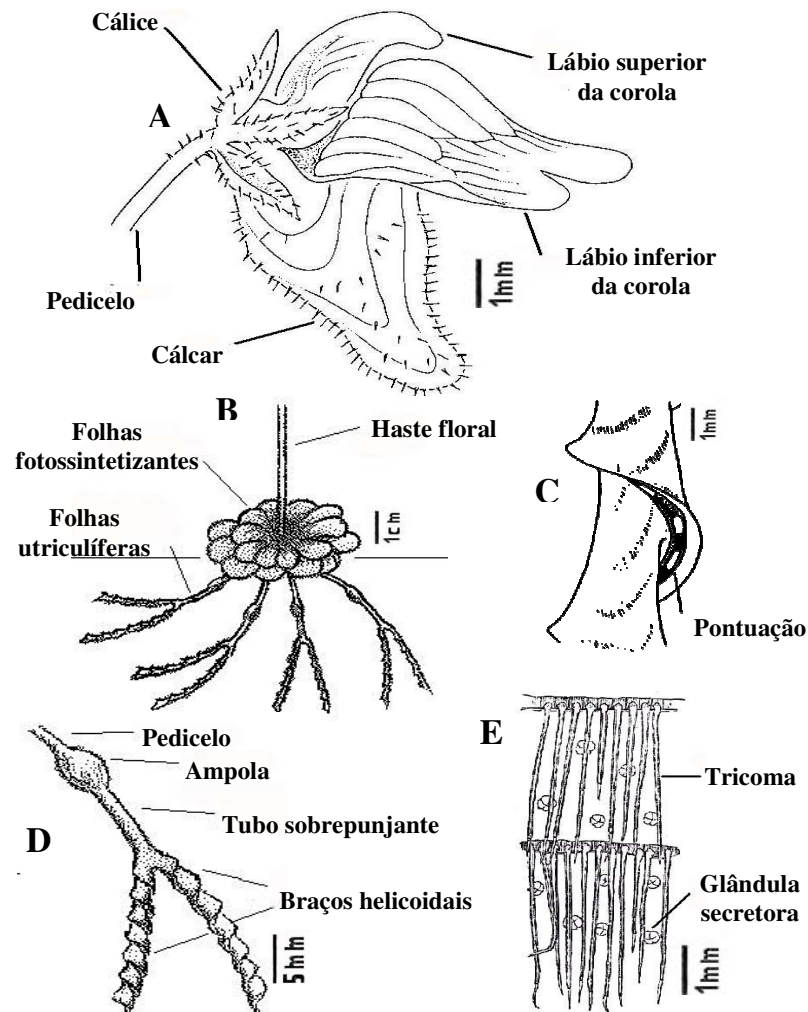


Figura 1. (A-E) *Genlisea*. Flor com estruturas destacadas; (B) Hábito; (C) Detalhe do braço helicoidal da armadilha (folha utriculífera); (D) Estruturas da folha utriculífera; (E) Detalhe interno do braço helicoidal. Fonte: (A) modificado de Fischer *et al.* (2000). (B-D) modificado de F.Rivadavia. (E) modificado de Darwin (1875).

Análises parciais do gênero demonstraram a monofilia de *Genlisea* e a sua divisão em dois clados principais, separando respectivamente as seções *Genlisea* e *Tayloria* (JOBSON *et al.* (2003) cinco spp.; MÜLLER *et al.* (2004) seis spp.). Müller *et al.* (2006) com adição de mais três espécies ao estudo de Müller *et al.* (2004) proveu uma árvore filogenética preliminar de *Genlisea* baseada no gene plastidial *trnK*, demonstrando que as espécies africanas não apresentam ancestralidade comum. Desta forma, fica evidente a necessidade de novos estudos, morfológicos e moleculares, buscando-se novos caracteres para a circunscrição dos grupos.

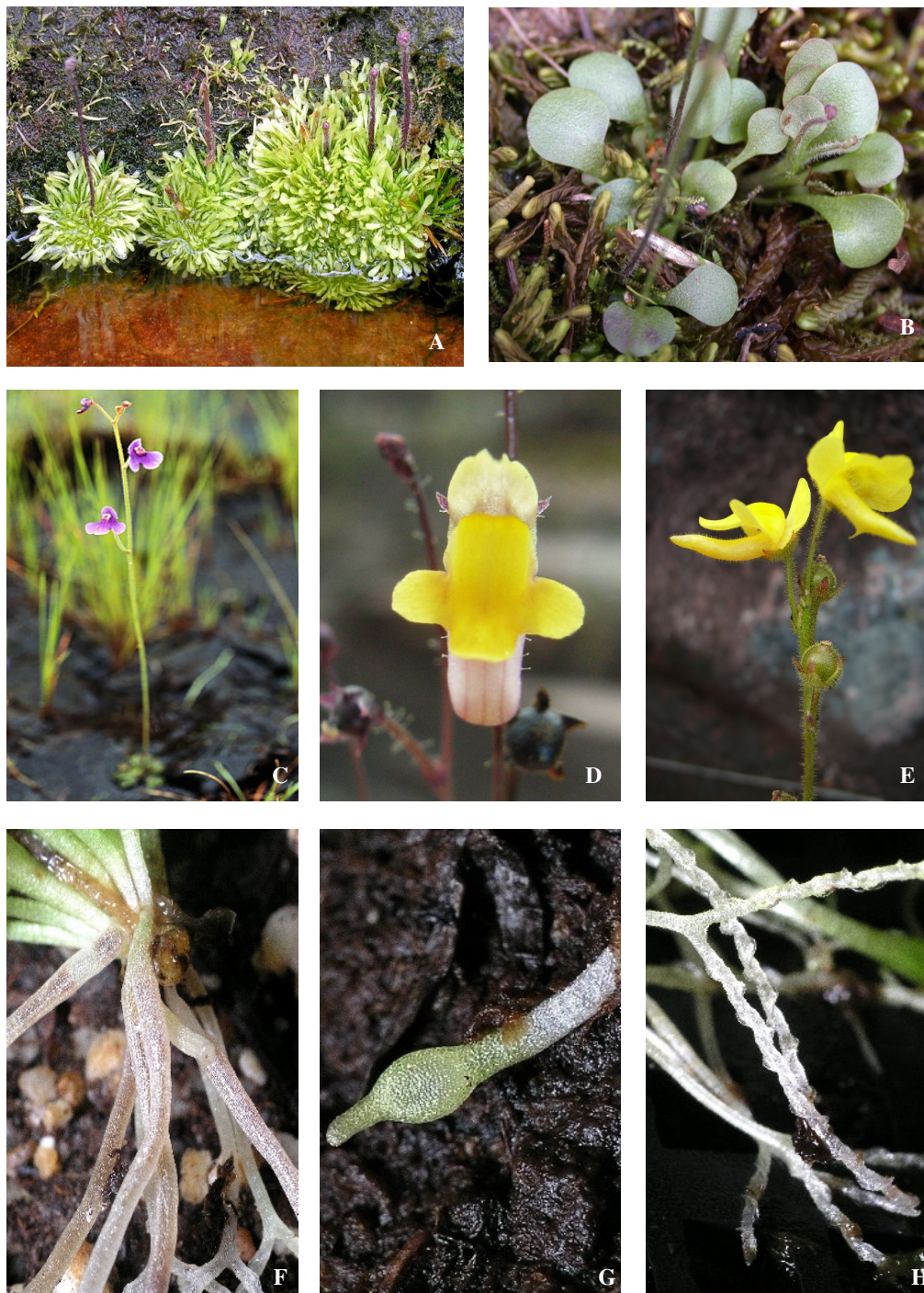


Figura 2. (A, E) *Genlisea aurea*. Hábito, (E) Inflorescência; (B) *Genlisea violacea*. Folhas fotossintetizantes; (C) *Genlisea stapfii*. Hábito; (D) *Genlisea filiformis*. Flor; (F, G, H) *Genlisea*. Folhas utriculíferas ligadas ao rizoma, (G) Detalhe da ampola em desenvolvimento, (H) Braços helicoidais; Fonte: (A) F.Rivadavia, (2007), (B, D) E.Read, (2006), (C) Fleischman (2006), (E) J.Mullins, (2006), (F, G, H) J.Stephane.

1.4. Análise filogenética da seqüência de DNA (região ITS do rDNA)

A utilização de seqüências de DNA como fonte básica de variação tem sido muito empregada na resolução de questões taxonômicas e filogenéticas (e.g. APG II, 2003). Estudos comparativos de seqüências do RNA ribossomal permitem avaliar as relações filogenéticas de vários níveis taxonômicos e descrever a estrutura genética de populações (KING & SCHAAL, 1989; WHITE *et al.*, 1989). Os genes ribossomais (DNA) codificam diretamente o RNA ribossomal e estão presentes no genoma de plantas em número maior que 1.000 cópias, que arrançadas em longas séries repetidas da mesma unidade básica e um mesmo *locus* (JORGENSEN & CLUSTER, 1988). A região ITS é como um único precursor, consistindo de três regiões codificantes (18S, 5,8S, 26S; Figura 3) separadas por duas regiões transcritas (ITS1 e ITS2), mas excisadas durante o amadurecimento do RNA. Cada unidade básica do gene é separada por uma região não-transcrita, denominada seqüência espaçadora intergênica, considerada hipervariável (JORGENSEN & CLUSTER, 1988). As regiões que codificam genes (18S, 5,8S e 26S) não são geralmente úteis em termos de polimorfismo ao nível intraespecífico, porque essas regiões evoluem muito lentamente e quase nada em comprimento, sendo, portanto, particularmente úteis para análises ao nível de família e táxons mais inclusivos. Os espaçadores ITS (ITS1 e ITS2) apresentam um nível intermediário de variação, o que torna essas seqüências apropriadas para o uso no nível de gênero e/ou de espécie (KO *et al.*, 1993). Os dois espaçadores (ITS1 e ITS2) possuem cada um aproximadamente 300 pares de base (ITS1 entre 187 e 298; e ITS2 187 e 252), e são amplificados e seqüenciados usando iniciadores universais (BALDWIN *et al.*, 1995; Figura 3).

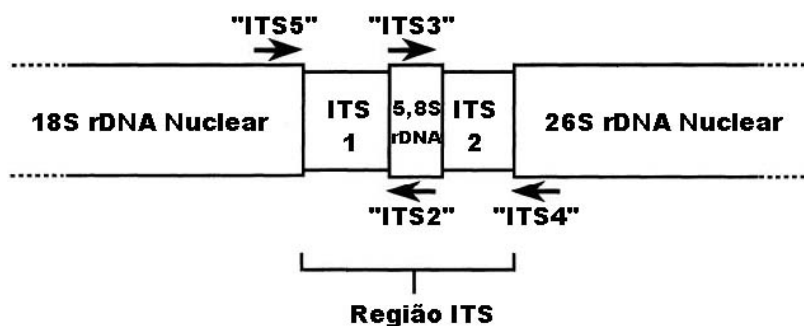


Figura 3. Ilustração da região ITS. As setas indicam o nome, a orientação e a posição aproximada dos iniciadores (oligonucleotídeos). Fonte: modificada de Baldwin *et al.* (1995).

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Elaborar hipótese filogenética para o gênero *Genlisea* com base nos dados morfológicos (órgãos vegetativos e reprodutivos) e moleculares (região ITS do DNA ribossomal nuclear).

2.2 Específicos

- (i) Elaborar hipótese filogenética com todas as espécies do gênero *Genlisea* utilizando dados morfológicos;
- (ii) Verificar a relação filogenética e testar a monofilia dos táxons infragenéricos de *Genlisea*, e comparar com propostas taxonômicas já feitas para o grupo;
- (iii) Elaborar hipótese filogenética combinada com algumas espécies de *Genlisea* baseada em seqüências da região ITS do rDNA previamente depositados no *GenBank* e dados morfológicos.

3. MÉTODO

3.1. Material vegetal

Para o estudo foram empregados materiais coletados em campo, herborizados e também fixados em EtOH 70%. Diversos fatores são responsáveis pelo reduzido número de materiais herborizados analisados, 89 exsicatas no total, tais como: baixo nível de amostras (principalmente as espécies endêmicas), não reciprocidade nos pedidos de empréstimo tanto de herbários nacionais como internacionais e falta de coletas e pesquisas do gênero em questão. Foram analisados materiais dos herbários *National Herbarium Pretoria da África do Sul* (PRE), *Herbário Nacional de Venezuela* (VEN), Museu Botânico Municipal de Curitiba (MBM), Museu Paraense Emilio Goeldi (MG), *Swedish Museum of Natural History* da Suécia (S), Instituto Botânico de São Paulo (SP), Herbário Mogiense (HUMC), Universidade de São Paulo (SPF), Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB), Universidade de Brasília (UB) e Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) (Quadro 2). Para o estudo foram utilizadas as 21 espécies do gênero *Genlisea* (Tabela 1) compreendendo as duas seções e cinco espécies do gênero *Utricularia* (Tabela 2) empregadas como grupo-externo.

Quadro 2. Relação dos herbários que forneceram material para o presente estudo de *Genlisea* (Lentibulariaceae).

Acrônimo	Herbário	Cidade - Estado/País	Número de materiais examinados
HUMC	Herbário Mogiense	Mogi das Cruzes-SP/Brasil	20
SPF	Universidade de São Paulo	São Paulo-SP/Brasil	18
PRE	<i>National Herbarium Pretoria</i>	Pretoria/África do Sul	15
RB	Jardim Botânico do Rio de Janeiro	Rio de Janeiro-RJ/Brasil	11
VEN	<i>Herbário Nacional de Venezuela</i>	Caracas/Venezuela	11
SP	Instituto de Botânica de São Paulo	São Paulo-SP/Brasil	6
MG	Museu Paraense Emílio Goeldi	Belém-PA/Brasil	4
MBM	Museu Botânico Municipal	Curitiba-PR/Brasil	1
S	<i>Swedish Mus. of Natural History</i>	Estocolmo/Suécia	1
UB	Universidade de Brasília	Brasília-DF/Brasil	1
INPA	Inst. Nac. de Pesquisas da Amazônia	Manaus-AM/Brasil	1

Tabela 1. Espécies de *Genlisea* (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético.

Seção	Espécie	Distribuição	Material -testemunho
<i>Genlisea</i>	<i>G. africana</i> Oliver	Congo, Zâmbia, Zimbábue	6194/193, F.O.Stahr/250, J. Chillou/772, O.B.Miller/3673 (PRE).
	<i>G. angolensis</i> R.D.Good	Congo, Angola	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
	<i>G. aurea</i> A.St.-Hil.	Brasil	11200, 32647, 81628, 415132 (RB); 313303, 20040; 1637, 1656, 1694, 1713 (HUMC); 53311, 18475, 10617 (SPF); 204040, 313303 (SP).
	<i>G. barthlottii</i> S.Porembski, Eb.Fish. & B.Gemmel	Guinea	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
	<i>G. filiformis</i> A.St.-Hil.	América Latina	3200, 41190, 68172 (RB); 243146, 162311 (VEN); 196370 (SP); 106900, 120649 (MG); 1675, 1672, 1660 (HUMC); 171939, 52526 (SPF)
	<i>G. glabra</i> P.Taylor	Venezuela	Fromm-Trinta (1984)*
	<i>G. glandulosissima</i> R.E.Fr.	Zâmbia	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
	<i>G. guianensis</i> N.E.Br.	Brasil, Guiana, Venezuela	353765, R.Gonzalez/575 (VEN); 136774, 165482 (SPF).
	<i>G. hispidula</i> Stapf	Centro Sul da África	3129, 113961, 651257, 113959, 113964, 113968, 113966, 1572, 1834, 13955, 13338, (PRE); 135485 (SPF). 9529 (S)
	<i>G. margaretae</i> Hutch.	Tanzania, Zâmbia, Mad.	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
	<i>G. pallida</i> E.Fromm-Trinta & P.Taylor	Zâmbia, Angola	Fromm-Trinta & Taylor (1985)*
	<i>G. pygmaea</i> A.St.-Hil.	Brasil, Guiana, Venezuela	243955 (RB); 234563, 162311, 243146 (VEN); 17685, 145203 (MG); 139231, 138696 (SPF)
	<i>G. repens</i> Benj.	Brasil, Paraguai, Venezuela	19326, F.C.Hoehne/571 (SP); 168895 (SPF); 178993, 162308 (VEN).
	<i>G. roraimensis</i> N.E.Br.	Brasil, Guiana, Venezuela	268918 (MG), 169902 (SPF) ; 268918, 234563 (VEN)
	<i>G. sanariapoana</i> Steyerl.	Venezuela	331454, 375450 (VEN) ; 165484 (SPF)
	<i>G. stapfii</i> A.Chev.	Guinea, Congo, Camarões	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
	<i>G. subglabra</i> Stapf	Congo, Zâmbia, Tanzania	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
	<i>G. taylori</i> Eb.Fisch., S.Porembski & Barthlott	Ángola	Fischer <i>et al.</i> (2000)*
<i>Tayloria</i>	<i>G. lobata</i> E.Fromm-Trinta	Brasil	169894 (SPF)
	<i>G. uncinata</i> P.Taylor & E.Fromm-Trinta	Brasil	52003 (SPF),
	<i>G. violacea</i> A.St.-Hil.	Brasil	157203, 41623 (SPF); F.C.Hoehne/2901 (SP); 53059 (MBM); 70710, 163591, 28601 (RB)

* Literatura

Tabela 2. Espécies de *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético.

Seção	Espécie	Distribuição	Material -testemunho
<i>Utricularia</i>	<i>U. breviscapa</i> Wright ex Griseb.	América do Sul	473, 489, 2074 (HUMC); 208907 (INPA)
	<i>U. foliosa</i> L.	Américas e África	469, 476, 2103, 2989 (HUMC)
	<i>U. gibba</i> L.	Pantropical	471, 472, 4250, 4599 (HUMC)
<i>Psyllosperma</i>	<i>U. praelonga</i> A.St.-Hil. & Girard	América do Sul	92166 (SPF)
<i>Aranella</i>	<i>U. simulans</i> Pilg.	Américas e África	11042 (UB)

3.2 Estudos morfológicos

Os caracteres foram analisados com microscópio estereoscópico e óptico comum (Motic), ambos acoplados à câmara-clara e equipamento de fotodocumentação (câmera fotográfica digital de 3.0 MPixels). Uma matriz de caracteres morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivos foi elaborada com o emprego do programa NDE (PAGE, 2001). Os caracteres mais utilizados para a taxonomia do gênero *Genlisea* têm sido cor da corola, pedicelo, forma do lábio superior da corola e cálcar, deiscência do fruto e pilosidade (FROMM-TRINTA, 1979; TAYLOR, 1991; FISCHER *et al.*, 2000). Outros caracteres relevantes, tais como: hábito, forma e ápice (folhas, brácteas, bractéolas, sépalas, pétalas e cálcar), racemos, divisão dos lábios da corola e estigma foram codificados com base nos materiais vegetais e também nas literaturas de Taylor (1967, 1989, 1991), Fromm-Trinta (1979, 1981, 1984, 1989), Fromm-Trinta & Taylor (1983, 1985), Corrêa (1999) e Fischer *et al.* (2000). Caracteres nunca avaliados foram utilizados neste trabalho, tais como: presença de lacínios nas laterais de brácteas, bractéolas e sépalas (caráter 20, Tabela 5), manchas claras na giba (caráter 42, Tabela 5), forma e ápice do lobo mediano do lábio inferior da corola (caráter 48 e 49, Tabela 5) e posição do cálcar em relação à corola (caráter 58, Tabela 5).

3.2.1. Análise da pilosidade

A pilosidade em *Genlisea* é composta apenas por tricomas simples, variando muito quanto à distribuição e tamanho, sendo um caráter de extrema importância dentro do gênero, chegando a definir espécies (FROMM-TRINTA, 1979). Com base nesta prerrogativa este tipo de caráter foi levado em grande consideração e compilado em 39 dos 76 caracteres morfológicos adotados neste trabalho (Tabela 5). Foram considerados três tipos de tricomas nesta análise: tector (unicelular ou pluricelular podendo variar no comprimento das células), glandular ou capitado (pluricelular, podendo variar no comprimento das células de cúpula globosa ou elipsóide, com uma a oito células de cúpula), papilar (unicelular, cônico, pouca variação na forma celular). O tricoma tector foi analisado por parte do comprimento da projeção e classificado como: curto (unicelular ou pluricelular com células curtas ou sem

pedúnculo), longo (pluricelular com células longas ou com pedúnculo). O tricoma glandular foi analisado como séssil (unicelular), ou pedunculado (pluricelular com células longas). A densidade dos tricomas foi analisada e classificada em quatro padrões: glabro (total ausência do tricoma), laxo (distribuição espaçada dos tricomas, baixa densidade), piloso (distribuição agrupada ou espaçamento entre os tricomas menor ou igual ao comprimento dos mesmos) e hirsuto (alta densidade, cobrindo toda superfície epidérmica).

3.3. Seqüências de DNA

Para as análises moleculares foram utilizadas seqüências previamente depositadas no *GenBank* (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>) (Tabela 3) das espécies de *Genlisea* (Tabela 3) e *Utricularia* (Tabela 4). As seqüências de *Utricularia* foram obtidas recentemente no laboratório de Sistemática Molecular da UMC por Mittelstaedt (2008).

Tabela 3. Espécies de *Genlisea* (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético molecular.

Seção	Espécie	Distribuição	Número de acesso
<i>Genlisea</i>	<i>G.hispidula</i> Stapf	Centro Sul da África	AB212112
<i>Tayloria</i>	<i>G.lobata</i> E.Fromm-Trinta	Brasil	AB212113
<i>Genlisea</i>	<i>G.pallida</i> E.Fromm-Trinta & P.Taylor	Zâmbia, Angola	AB212114
<i>Genlisea</i>	<i>G.repens</i> Benj.	Brasil, Paraguai, Venezuela	AB212115
<i>Tayloria</i>	<i>G.violacea</i> A.St.-Hil.	Brasil	AB212116

Tabela 4. Espécies de *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregadas no estudo filogenético molecular.

Seção	Espécie	Distribuição	Número de acesso
<i>Utricularia</i>	<i>U. breviscapa</i> Wright ex Griseb.	América do Sul	A registrar
	<i>U.foliosa</i> L.	Américas e África	A registrar
<i>Psyllopsmerna</i>	<i>U.praelonga</i> A.St.-Hil. & Girard	América do Sul	A registrar

3.4. Análises filogenéticas

3.4.1 Morfológica

Os caracteres foram tratados como desordenados e analisados pelo critério de Máxima Parcimônia (busca heurística com 5.000 réplicas pelo algoritmo TBR e adição aleatória) com o emprego do programa PAUP 4.0b10 (SWOFFORD, 1999). Os cladogramas resultantes foram desenhados com o programa TreeView (PAGE, 1996). O suporte dos ramos foi estimado pelo método de *bootstrap* por busca heurística com 2.000 réplicas (FELSENSTEIN, 1985) e pelo *Índice de Bremer (decay index)*; BREMER, 1988). O enraizamento dos cladogramas foi realizado com o emprego de grupo-externo com espécies do gênero *Utricularia*.

3.4.2 Molecular

3.4.2.1 Otimização direta

Análises filogenéticas com base em dados moleculares possuem um grande obstáculo na escolha do método mais consistente para se estabelecer as relações de homologia primária entre os nucleotídeos (MIRANDA, 2006). A maior parte dos métodos baseia-se na similaridade das seqüências por meio da construção de uma matriz de distância (fenética), empregados para a construção das relações de homologia e posterior análise cladística (filogenética), entretanto este procedimento tem sido refutado, uma vez que metodologias filosoficamente conflitantes são explicitamente assumidas (PHILLIPS *et al.*, 2000). Contrários a este procedimento metodológico (e.g., WHEELER, 1995; PHILLIPS *et al.*, 2000; MIRANDA, 2006), é defendida a manutenção da coerência filosófica durante o processo analítico, desde o alinhamento das seqüências até a construção da hipótese

filogenética. *Direct Optimization* (Otimização Direta - DO) propõe a reconstrução de uma hipótese filogenética, tendo como premissa a máxima parcimônia, diretamente baseada nas seqüências nucleotídicas, sem a necessidade de um alinhamento prévio como os demais métodos. A premissa da DO consiste que *GAPs* não são entidades observáveis, enquanto que indels (inserções e deleções) são processos causadores das diferenças de tamanho das seqüências (WHELLER, 1996).

Contudo, independente da metodologia empregada para a análise, custos e penalidades devem ser assumidos *a priori*. Considerando que a atribuição de penalidades, apesar de ser justificada biologicamente, apresenta certo grau de arbitrariedade e subjetividade, deve ser observado que análises filogenéticas são diretamente sensíveis às alterações das relações de custos atribuídos inicialmente (MIRANDA, 2006). O emprego de uma análise de sensibilidade se faz necessário para explorar e examinar o efeito das combinações dos parâmetros em relação às topologias resultantes da análise filogenética (WHELLER, 1995; PHILLIPS *et al.*, 2000; MIRANDA, 2006). A análise de sensibilidade permite o exame das perturbações ocorridas pela variação dos parâmetros e a reflexão sobre a robustez e o suporte das hipóteses filogenéticas resultantes (GIRIBET & WHEELER, 1999).

3.4.2.2 Métodos analíticos

As análises filogenéticas foram realizadas de acordo com o método de *Otimização Direta* (WHEELER, 1996; JANIES & WHEELER, 2002) com o emprego do aplicativo POY (GLADSTEIN & WHEELER, 1996-2001). Para o teste de sensibilidade das análises filogenéticas (WHEELER, 1995), foi empregada a combinação de dois parâmetros: o custo de *GAPs* e a relação entre transições:transversões. Esses dois parâmetros foram empregados em uma gradação de valores, de maneira a criar uma *matriz de sensibilidade* chamada *espaço de análise* por PHILLIPS *et al.* (2000). Foram geradas hipóteses filogenéticas, assumindo como custo de *GAPs* os valores 1, 2, 3 e 4; da mesma forma, foi assumido como relação transições:transversões os valores 1:1, 2:1, 3:1 e 4:1. Cada partição de dados (morfologia, ITS) foi analisada isoladamente, assim como foi procedida uma análise combinada dos dados múltiplos (morfologia+ITS). O espaço de análise foi de 16 conjuntos de penalidades, como resultado de quatro variantes para cada parâmetro (4 x 4), sendo empregados para a análise

filogenética de cada uma das partições de dados e análises combinadas (2 matrizes de dados).

As análises foram realizadas num *cluster* de 15 Athlon XP 2800+ (2 GHz e 512 Mb de RAM cada) (Figura 4), conectados em paralelo e gerenciados pelo sistema PVM (SUNDERAM, 1990). Cada análise foi realizada com o POY (parâmetro *-parallel*) e com dez réplicas (*replicates* 10), armazenando cinco árvores mais parcimoniosas a cada réplica (*-maxtrees* 5). A matriz de custos foi especificada com o parâmetro “*molecularmatrix*” (*-molecularmatrix* ‘gaptvts.txt’). A congruência entre as partições de dados foi mensurada através da *Incongruence Length Difference* (ILD; FARRIS *et al.*, 1995; modificado por WHEELER, 1999), assim como foi escolhida a hipótese filogenética dos dados combinados a qual maximizou a congruência (WHEELER, 1995).

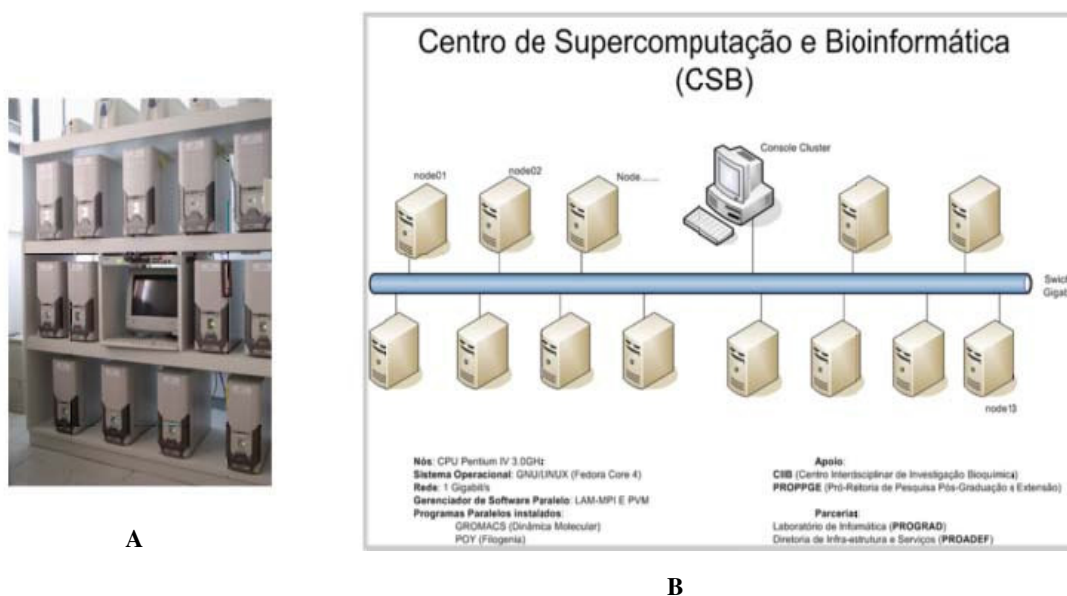


Figura 4. **A** – *Cluster* com 15 máquinas Athlon XP 2800+ (2 GHz e 512 Mb de RAM cada), conectados em paralelo no Centro de Supercomputação e Bioinformática (CSB) da UMC; **B** – Esquema de funcionamento do *cluster* no CSB da UMC.

O ILD pode ser calculado por meio da diferença entre o comprimento do cladograma resultante dos *dados combinados* e a soma dos comprimentos dos cladogramas gerados a partir das matrizes isoladas de acordo com a modificação proposta por Wheeler (1999). A congruência dos caracteres foi empregada assim como um critério de otimização para se escolher o conjunto de parâmetros que minimizou eventos de homoplasia entre os dados. Esse procedimento analítico, posterior à análise de sensibilidade, é considerado como uma extensão da parcimônia; da mesma forma que a parcimônia procura minimizar as homoplasias e, conseqüentemente, os números de passos em um cladograma, a análise de congruência dos

caracteres procura encontrar o conjunto de parâmetros que maximiza a congruência para todas as partições de dados (WHEELER, 1995; EDGEcombe *et al.*, 2002). O resultado desta análise permite, dentro deste contexto analítico, escolher a hipótese filogenética mais corroborada pelos dados existentes. A análise filogenética da matriz morfológica foi realizada com o programa PAUP versão 4b10 (SWOFFORD, 1999), POY (GLADSTEIN & WHEELER, 1996-2001) e NONA (GOLOBOFF, 1999). Para o PAUP foram realizadas buscas heurísticas (SWOFFORD *et al.*, 1996), via adições aleatórias com 2.000 réplicas, com o algoritmo TBR em efeito (*Tree-Bisection-Reconnection*), fixando-se para 2.000 cladogramas o número máximo de árvores armazenadas (*maxtrees=2.000*). Para o POY foi realizada análise em *cluster* (parâmetro *-parallel*) e com 10 réplicas, armazenando 1.000 árvores mais parcimoniosas a cada réplica (*-maxtrees 1.000*). O suporte dos ramos foi inferido pelos índices de Bremer (*decay indices*; BREMER, 1988), estimados através do programa POY (GLADSTEIN & WHEELER, 1996-2001), assim como também pelo programa NONA (GOLOBOFF, 1999). O índice de sensibilidade (MIRANDA *et al.*, 2006) também foi empregado para o suporte dos ramos, calculado por meio da comparação entre todos os cladogramas do espaço de análise (16 cladogramas, no caso), de acordo com a congruência topológica apresentada (GIRIBET & WHEELER, 1999). Os cladogramas foram desenhados com o auxílio do programa TreeView (PAGE, 1996).

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Análise filogenética molecular

Nas análises filogenéticas com base nos dados moleculares (região ITS do rDNA nuclear), os 16 parâmetros de custos resultaram em hipóteses filogenéticas com topologias similares, com pouca variação entre os clados e valores de *ILD* variando de 0,5559 (1:1:1) a 0,5779 (4:4:1) (Quadro 3). O parâmetro de custo que apresentou o menor índice de incongruência foi 1:1:1.

No cladograma de custo 1:1:1 (Figura 5 A), *G.hispidula* se apresenta como a espécie mais basal das espécies em estudo, denotando a seção *Genlisea* como parafilética. Seguido de uma cladogênese separando em dois grupos, as quatro espécies restantes. O primeiro clado formado é composto pelas espécies *G.lobata* e *G.violacea*, demonstrando a monofilia da seção *Tayloria*, já que os dois táxons são os únicos representantes desta seção neste estudo. Outro clado compõe as espécies *G.pallida* e *G.repens*, indicando a parafilia da seção *Genlisea* e da distribuição geográfica, pois *G.pallida* e *G.hispidula* são africanas e se posicionam em grupos parafiléticos.

4.2 Análise filogenética combinada (morfológica + molecular)

Na análise combinada (morfologia + DNA) os dados da matriz morfológica e da molecular (região ITS do rDNA nuclear), os 16 parâmetros de custo também apresentaram topologias com relativa congruência. Os valores de *ILD* (Quadro 3), como atribuído para a análise molecular isolada, o parâmetro que se demonstrou mais congruente foi o 1:1:1 sendo escolhido para as discussões, tal como na análise molecular isolada. A topologia para este parâmetro foi exatamente à mesma da análise molecular (Figura 5A).

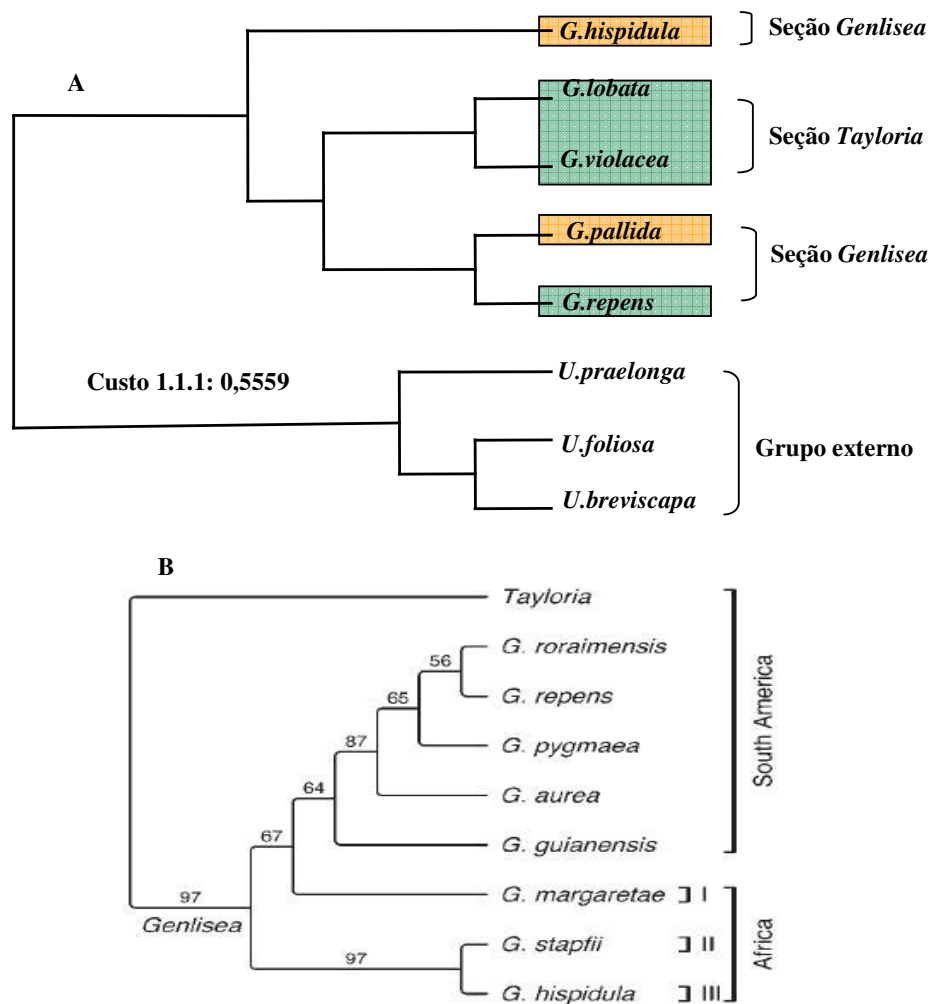


Figura 5. Cladogramas baseados na análise molecular da região ITS (DNAr): (A) Única árvore mais parcimoniosa para o arâmetro 1:1:1, que apresentou o menor valor de incongruência. Os quadros representam à distribuição geográfica das espécies: quadro verde corresponde à América do Sul e Central e quadro laranja à África. (B) Müller *et al.* (2006) em estudo da evolução da carnivorria dentro da família Lentibulariaceae.

A topologia mais congruente (parâmetro 1:1:1), comparada a Müller *et al.* (2006) (Figura 5 B), demonstra a monofilia da seção *Tayloria* e a parafilia da seção *Genlisea* em ambos cladogramas, apesar de não apresentarem exatamente as mesmas espécies nos estudos. Outro ponto em comum é a parafilia dos grupos africanos (FISCHER, 2000) destacados na árvore de Müller *et al.* (2006; Figura 5 B) e no presente trabalho destacado apenas como táxons africanos. O cladograma de Müller *et al.* (2006) o grupo identificado como sul americano se demonstrou também parafilético, da mesma forma com o presente estudo (Figura 5 A).

Quadro 3. Índices de Incongruência (*ILD*) de acordo com os comprimentos dos cladogramas das análises moleculares (ITS) e morfológica isolada e combinada. O comprimento dos cladogramas da análise molecular está de acordo com os 16 parâmetros de custos para *gap*: transição: transversão (de 1:1:1 até 4:4:1).

Análise	Custos	ITS*1	Morfológico*2	Combinada*3	Soma	ILD
1	1:1:1	1213	107	2972	1320	0,5559
2	1:2:1	1354	107	3311	1461	0,5587
3	1:3:1	1381	107	3390	1488	0,5611
4	1:4:1	1381	107	3390	1488	0,5611
5	2:1:1	1594	107	3983	1701	0,5729
6	2:2:1	1987	107	4859	2094	0,5690
7	2:3:1	2193	107	5335	2300	0,5689
8	2:4:1	2281	107	5524	2388	0,5677
9	3:1:1	1865	107	4671	1972	0,5778
10	3:2:1	2373	107	5851	2480	0,5761
11	3:3:1	2723	107	6631	2830	0,5732
12	3:4:1	2908	107	7137	3015	0,5776
13	4:1:1	2092	107	5168	2199	0,5745
14	4:2:1	2714	107	6681	2821	0,5778
15	4:3:1	3122	107	7597	3229	0,5750
16	4:4:1	3420	107	8356	3527	0,5779

*1. Matriz das seqüências da região ITS (rDNA)

*2. Matriz dos caracteres morfológicos (Tabela 6)

*3. Matriz dos caracteres combinados (ITS + morfológico)

4.3 Análise filogenética morfológica

4.3.1 Caracteres e relacionamento filogenético de *Genlisea*

Foram analisados 76 caracteres (Tabelas 5 e 6) baseados em estruturas vegetativas e reprodutivas. A busca heurística resultou em uma árvore mais parcimoniosa com 282 passos (Figura 6 B). O índice de consistência (IC) foi de 0,5248, índice de homoplasia (IH) foi 0,4752, e o índice de retenção (IR) foi de 0,6339. De acordo com presente proposta, as 21 espécies de *Genlisea* podem ser divididas em dois clados (clado I e clado II; Figura 6). A seção *Tayloria* apresenta-se monofilética clara com *G.lobata* irmã de *G.violacea*, e *G.uncinata* irmã deste clado. Por outro lado o cladograma demonstra que com espécies encontradas em ambos os clados (Figura 6). O clado I é formado por 3 linhagens principais, a primeira constituída por *G.glabra*, a segunda por *G.guianensis* – *G.hispidula* - *G.subglabra*, e a terceira formada pelos táxons *G.taylori* a *G.pallida* (Figura 6).

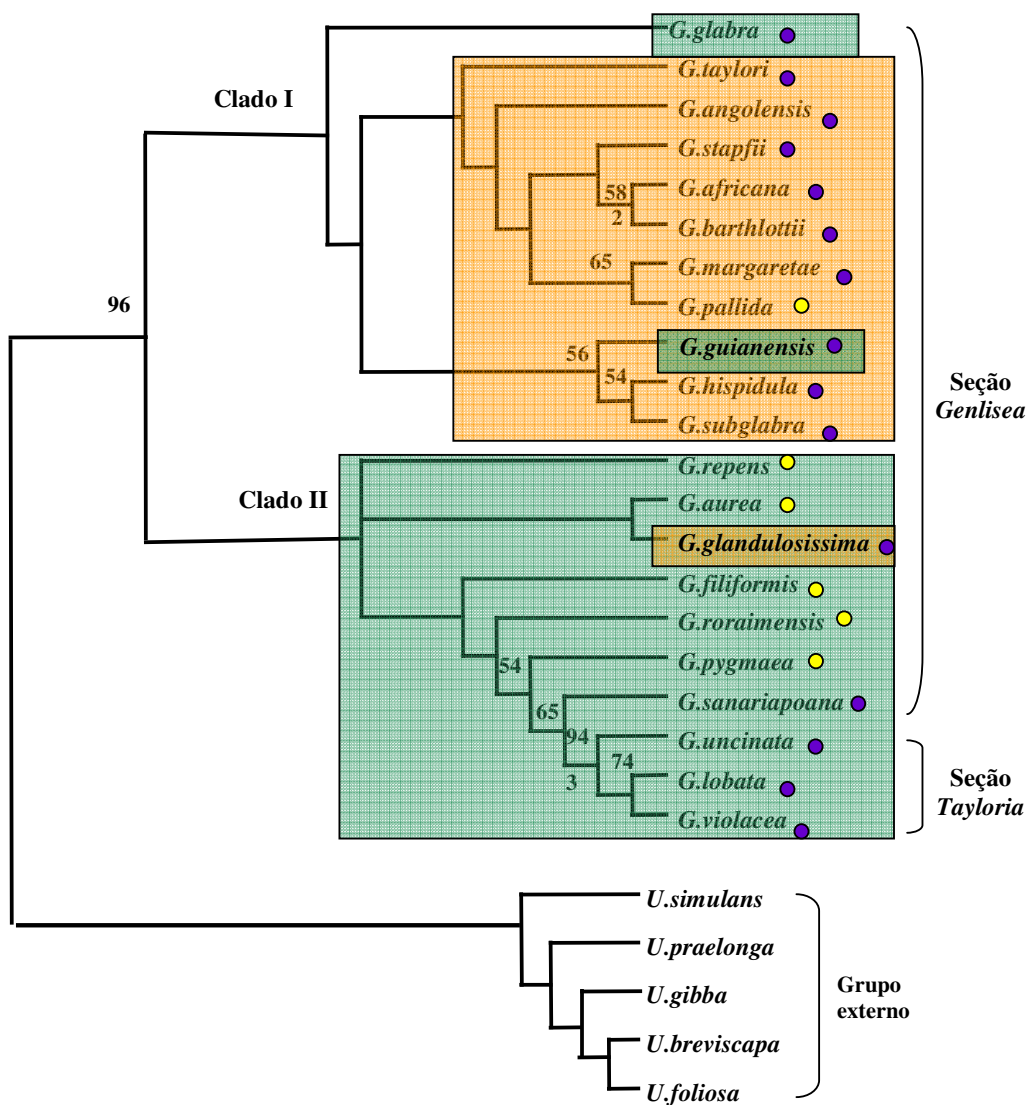


Figura 6. Única árvore mais parcimoniosa (282 passos; IC=0,5248; IH=0,4752; IR=0,6339) para *Genlisea* (Lentibulariaceae), resultante da busca heurística de 2000 réplicas. Análise de 76 caracteres morfológicos, sendo 2 caracteres constantes, 4 caracteres variáveis não informativos e 70 informativos. Os números acima dos cladogramas indicam o número do *bootstrap* acima de 50% e o número inferior indica o índice de Bremer. (Os círculos representam a cor da corola das espécies; os quadros sua distribuição geográfica: laranja (África) e verde (América); Os colchetes definem as seções na árvore).

Tabela 5. Relação dos caracteres e seus respectivos estados, utilizados na análise filogenética (1-53).

Cód.	Caráter e estados
1.	Hábito: (0)terrestre; (1)aquático.
2.	Ciclo: (0)perene; (1)anual.
3.	Distribuição das folhas aéreas e fotossintetizantes: (0)rosulada; (1)alterna.
4.	Forma da folha aérea: (0)obovada; (1)espatulada; (2)filiforme; (3)oblanceolada; (4)orbiculada.
5.	Ápice da folha fotossintetizante: (0)arredondado; (1)truncado; (2)obtusos; (3)agudo.
6.	Tipo de armadilha: (0)folha utriculífera; (1)utrículo globoso.
7.	Número de eixos da inflorescência: (0)Um; (1)Mais de um.
8.	Racemos da inflorescência: (0)simples; (1)ramificados.
9.	Base do eixo da inflorescência: tricomas toctores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
10.	Ápice do eixo da inflorescência: tricomas toctores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
11.	Ápice do eixo da inflorescência: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
12.	Base do eixo da inflorescência: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
13.	Base do eixo da inflorescência: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
14.	Ápice do eixo da inflorescência: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
15.	Ápice do eixo da inflorescência: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
16.	Forma da bráctea estéril: (0)oval; (1)lanceolada; (2)deltóide; (3)elíptica; (4)linear.
17.	Ápice da bráctea estéril: (0)agudo; (1)obtusos; (2)truncado; (3)denteado; (4)acuminado.
18.	Bráctea estéril: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
19.	Bráctea estéril: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
20.	Presença de lacínios nas laterais de brácteas, bractéolas e sépalas do cálice: (0)ausente; (1)presente.
21.	Posição do pedicelo em fruto: (0)ereto; (1)reflexo.
22.	Pedicelo: tricomas toctores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
23.	Pedicelo: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
24.	Pedicelo: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
25.	Pedicelo: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
26.	Forma da bráctea floral: (0)oval; (1)lanceolada; (2)deltóide; (3)elíptica; (4)linear.
27.	Ápice da bráctea floral: (0)agudo; (1)obtusos; (2)truncado; (3)denteado; (4)acuminado.
28.	Bráctea floral: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
29.	Bráctea floral: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
30.	Forma da bractéola floral: (0)oval; (1)lanceolada; (2)linear.
31.	Ápice da bractéola: (0)agudo; (1)obtusos; (2)denteado; (3)acuminado.
32.	Bractéola: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
33.	Bractéola: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
34.	Número de sépalas do cálice: (0)dois; (1)cinco.
35.	Forma das sépalas do cálice: (0)oval; (1)lanceolada; (2)deltóide; (3)elíptica; (4)linear.
36.	Ápice das sépalas do cálice: (0)agudo; (1)obtusos; (2)truncado; (3)denteado; (4)acuminado.
37.	Cálice: tricomas toctores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
38.	Cálice: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
39.	Cálice: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
40.	Cálice: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
41.	Cor da corola: (0)amarela; (1)violácea; (2)alva.
42.	Manchas claras na giba: (0)ausentes; (1)brancas; (2)amarelo-esverdeadas.
43.	Divisão do lábio superior da corola: (0)inteiro; (1)bilobado; (2)bilobulado.
44.	Forma do lábio superior da corola: (0)oblongo; (1)ovado; (2)arredondado; (3)bidenteado.
45.	Ápice do lábio superior da corola: (0)agudo; (1)obtusos; (2)bidenteado; (3)truncado; (4)arredondado.
46.	Divisão do lábio inferior da corola: (0)inteiro; (1)trilobado; (2)bilobulado.
47.	Grau de divisão do lábio trilobado inferior da corola: (0)leve; (1)mediano; (2)profundo.
48.	Forma do lobo mediano do lábio inferior da corola: (0)oblonga; (1)oval; (2)arredondada; (3)bidenteada; (4)lanceolada.
49.	Ápice do lobo mediano do lábio inferior da corola: (0)arredondado; (1)obtusos; (2)truncado; (3)bidenteado; (4)emarginado.
50.	Lobo mediano do lábio inferior da corola em relação as laterais: (0)menor; (1)igual; (2)maior.
51.	Corola: tricomas toctores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
52.	Corola: tricomas toctores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
53.	Face da corola: presença de tricomas toctores: (0)abaxial; (1)adaxial.

Tabela 5. Relação dos caracteres e seus respectivos estados, utilizados na análise filogenética (54-76) (Continuação).

Cód.	Caráter e estados
54.	Corola: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
55.	Corola: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
56.	Face da corola: presença de tricomas glandulares: (0)abaxial; (1)adaxial.
57.	Papilas na corola: (0)ausentes; (1)presentes.
58.	Posição do cálcxar em relação à corola: (0)paralela; (1)perpendicular.
59.	Formato do cálcxar: (0)cônico; (1)saciforme; (2)cilíndrico; (3)uncinado.
60.	Ápice do cálcxar: (0)dilatado; (1)obtusos; (2)agudo; (3)truncado; (4)bífido.
61.	Coloração do cálcxar em relação à corola: (0)claro; (1)igual; (2)escuro; (3)amarelo-esverdeado.
62.	Cálcxar: tricomas tectores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
63.	Cálcxar: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
64.	Cálcxar: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
65.	Cálcxar em relação ao lábio inferior da corola: (0)menor; (1)igual; (2)maior.
66.	Ovário: tricomas tectores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
67.	Ovário: tricomas tectores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
68.	Ovário: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
69.	Ovário: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
70.	Lábio superior do estigma: (0)laminar; (1)orbicular; (2)oblongo; (3)triangular.
71.	Lábio inferior do estigma: (0)laminar; (1)orbicular; (2)oblongo; (3)elíptico.
72.	Cápsula: tricomas tectores curtos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
73.	Cápsula: tricomas tectores longos: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
74.	Cápsula: tricomas glandulares sésseis: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
75.	Cápsula: tricomas glandulares pedunculados: (0)glabro; (1)laxo; (2)piloso; (3)hirsuto.
76.	Deiscência da cápsula: (0)circuncisa; (1)longitudinal; (2)irregular.

Tabela 6. Matriz de caracteres e seus estados (01-33) morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivos de *Genlisea* e *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregados na filogenia (? = ausência de informação; - caráter não-aplicado).

Táxons\Caracteres	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	
<i>G.africana</i>	0	1	0	0/1/4	0/2	0	0	0/1	0/1	0	0	0	0/1	0	1/2	0/1/3	0/4	0	0/1	0	0	0/1/2	0	0	2/3	0/1/4	4	0	1/2	1/2	4	0	2	
<i>G.angolensis</i>	0	1	0	0/1/4	2	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	2	0/1	4	0	1	0	0	0	1	2	0	0/1	4	0	1	1/2	4	0	1	
<i>G.aurea</i>	0	1	0	0/1	0/1	0	0	0	0/1	0	0/1	0	1/2	0	2/3	0/1	0	0/1	1/2	0	0	0	0/1	0	3	0/1	0	0/1	2/3	1/2	0/1	0/1	2/3	
<i>G.barthlottii</i>	0	1	0	1	2	0	0	0/1	0	2/3	0	0	0	0	2/3	0/1/4	4	0	2	0	0	2/3	0	0	2/3	0/1/4	4	0	2	1/2	4	0	2	
<i>G.filiiformis</i>	0	1	0	0/1	0	0	0	0/1	1/2	0	1	0	1	0	1/2	0/1	0/4	0/1	0	0/1	0	0	0/1	0	1/2	0/1	0/4	0/1	0	1/2	0/4	0/1	0	
<i>G.glabra</i>	0	?	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	1/2	4	0	0	
<i>G.glandulosissima</i>	0	0	0	1	2	0	1	0	3	0	3	3	3	3	3	0/1	0	2	2	0	1	0	0	0	3	0/1	0	0	3	1	0/4	0	3	
<i>G.guianensis</i>	1	?	0	3	0/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0/4	1	0/1	0/1	0	0	0/1/2	0	0/1	0/1	0	1/2	0	1/2	0/4	1/2	0	
<i>G.hispidula</i>	0	0	0	0/1/4	0/2	0	0	0/1	0/1	0	0/1	0	0	0	0	0/1/4	0/4	0/1	0	0/1	0	0	1/2	0	0	0/1/4	0/4	1/2	0	1/2	4	1	0	
<i>G.lobata</i>	0	?	0	0/1	0/1	0	0	0	0/1/2	0	1/2	0/1/2	1/2	0/2	2	0/1	0	0	2	0	1	0	2	0/2	2	0/1	0/3	2	2	1/2	0/4	2	2	
<i>G.margaretae</i>	0	0	0	0/1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2/3	0/1	0	0	1/2	0	1	0	0	2/3	0	0/1	0	0	2	1	0/4	0	2	
<i>G.pallida</i>	0	0	0	0/1	0/2	0	1	0	0	2/3	1/2	0	0	2/3	1/2	0/1/3	0/1/4	0/1	0/1	0	1	0	0	0	2	0/1/2	0/1/4	0	1/2	1	0/4	0	2	
<i>G.pygmaea</i>	0	?	0	0/1/4	0	0	0	0	2	2	2	0	0/1	0	1/2	0/1/3	0/1/4	2	0	0/1	0	2	2	0	2	0/1	0/1/4	2	2	1/2	1/4	2	2	
<i>G.repens</i>	0	0	0/1	0/1	0	0	0	0	1/2	0	0/1	0	0/1	0	0	0/1/2	0/3	1/2	0	0/1	0	0/1	0/2	0	0/1/2	0/1	0/3/4	0/1	0	0/1/2	0/1/4	0/1	0	
<i>G.roraimensis</i>	0	?	0	0/1	0/1	0	0	0	0/1	0/1	1/2	0	0	0	1/2	0/1	1/3/4	0/1	0	0	0	2	1/2	0	1/2	0/1	3/4	1/2	0	1/2	4/5	1/2	0	
<i>G.sanariapoana</i>	0	?	0	0/1/3	0/2	0	0	0/1	0/1	0	1/2	0	0/1	0	1/2	0/1/4	0/4	0/1	0/1	0	0/1	0	2/3	0	2/3	0/1	0	2	0/2	1/2	0/4	2	0/2	
<i>G.stapfii</i>	0	1	0	1	0/1	0	0	0/1	0	2/3	0	0	0	0	2/3	0/1/4	4	0/1	0/1	0	0	2/3	0	0	2/3	0/1/4	4	2	1/2	1/2	4	2	1/2	
<i>G.subglabra</i>	0	0	0	1	0/2	0	0	0/1	1/2	0	0	0	0	0	0	0/1/4	4	1	0	0	0	0	0/1	0	0	0/1/4	4	0/1	0	1/2	4	0/1	0	
<i>G.taylori</i>	0	1	0	1	0/2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	4	0	0	1	4	0	0	
<i>G.uncinata</i>	0	?	0	0/1	0/2	0	0	0/1	1/2	0	2/3	0	1/2	0	2/3	0/1/3	0/1	2	2	0	1	0	2/3	0	2/3	0/1	0/1/4	2	2	1/2	4	2	2	
<i>G.violacea</i>	0	?	0	0/1	0	0	0	0	0/1	0	1/2	0	1/2	0	1/2	0/1	0	0/1	1/2	0	1	0	0/1/2	0	1/2/3	0/1	0	0/1	1/2	0/1/2	0/4	0/1	1/2	
<i>U.breviscapa</i>	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	?	0	0	0	0	0/1	0	0	0	-	-	-	-	
<i>U.foliosa</i>	1	1	1	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	-	-	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	-	-	-	-	
<i>U.gibba</i>	1	0/1	?	2	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2/3	0	0	0	1	0	0	0	0	0/2	1/2/3	0	0	-	-	-	-	
<i>U.praelonga</i>	0	0	1	0	3	1	0	0	0/1	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>U.simulans</i>	0	0	0	3	0/1	1	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	0	

Tabela 6. Matriz de caracteres e seus estados (34-66) morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivos de *Genlisea* e *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregados na filogenia (? = ausência de informação; - caráter não-aplicado) (Continuação).

Táxons\Caracteres	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
<i>G.africana</i>	1	0/1	4	4	0	0	2	1/2	0	0/1	0/1	3	1	1/2	0/1	0/1	1/2	0	0	-	2	0	0	? 0	0	1	2/3	0	0	1	0/1/2	0	
<i>G.angolensis</i>	1	0/1	0/2	2	0	0	0	1/2	1	0	1	3	1	1/2	0	1	2	0	0	-	0	0	-	? 0	0	3	1	0	1	0	2	0	
<i>G.aurea</i>	1	0/1	0	0	0/1	0	3	0	0	0	1/2	1	1	0	2	0	1/2	0	0	-	1	1/2	0/1	1	0	1/2	1	0	0	2	2	0	
<i>G.barthlottii</i>	1	0/1	4	0	0	0	2	1/2	1	0	0/1	3	1	2	1/4	1	1/2	0	0	-	1/2	0	0	? 0	0/2	1	0	0	0/1	0	2	0	
<i>G.filiformis</i>	1	0/1/1	0	0	0/1	0	0/1	0	0	0	1/2	1	1	0/1	0/2	2/4	2	0	0	-	0/1	0	0	1	0	1	1	1	0/1	0/1	0	1/2	0
<i>G.glabra</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	4	1	0	2	0	2	0	0	-	0	0	-	? 0	0/2	3	?	0	0	0	1/2	0	
<i>G.glandulosissima</i>	1	0/3/4	1	0	0	0	3	1/2	1	0	0/1	3	1	1	0/1	2/4	1/2	0	0	-	0	2	0	0	0	0	1	2	0	0	3	2	0
<i>G.guianensis</i>	1	0/1	0	0	1/2	0	0/1	1	1	0	1	1	1	1/2	0/2	2	2	0	0	-	0	0	-	1	0	0/2	1/2	0/3	1	0	0	2	0
<i>G.hispidula</i>	1	0/1	0/4	0	2/3	0	0	1/2	1	0	1/2	1	1	0/1	0/2	0/2	1	0	2	0	0/1	0	1	1	0	0/2	3	0/3	1/2	0	0	2	0
<i>G.lobata</i>	1	0/1/3	1/2/3	0	1/2	0/2	1/2	1/2	2	1/2	3	2	1/2	2	3	3	2	2	0	1	0	1/2	0	0	1	2	1	2	2	0	1/2	0	0
<i>G.margaretae</i>	1	0/3	0/1	0	0	2	0	1/2	1	0	0/1/2	4	1	0	1/2	1/2	1	0	0	-	2	0	0	? 0	0/2	1/3	1	0	1	0	2	0	
<i>G.pallida</i>	1	0/1	0/1	0	2	2	0	0/2	0	0	1	1	1	0/1	0/1	1	1/2	0	0	-	2	0	0	? 0	0/2	1	1	0	1/2	0	2	0	
<i>G.pygmaea</i>	1	0/1/3	0/4	2	2/3	0	2/3	0	0	0	1/2	1	1	0/1	2	0	1/2	0	1	0	0/1	0/1	0	1	0	0/2	2/4/5	1	1	0	0/1	2	2
<i>G.repens</i>	1	0/1/3	0/2	0	0/1	0	0	0	0	0	1/2	1	1	0	2	0	2	0	0	-	1	0	1	1	0	0/2	2/5	1	0	0	0	2	2
<i>G.roraimensis</i>	1	0/1	0/4	0	2	0	0/1	0	0	0	1	0/1	1	0	2	0	2	0	0	-	0	0	-	1	0	0/2	1/3	1	0/1	0	0/1	0/1	0
<i>G.sanariapoana</i>	1	0/1/3	0/1	0	2/3	0	1/2	1	1	0	1/2	3	1	0/1	2	0	1	0	0	-	0	1	0	1	0	0/2/3	1/2	0/1	0	0	1	2	0
<i>G.stapfii</i>	1	0/1	4	2	0	0	2	1/2	1	0	1/2	3/4	1	1	0/2	0/2	1/2	0	0	-	2	0	1	? 0	0	1/2	2/3	0	1	0	2	0	
<i>G.subglabra</i>	1	0/1	0/4	0	0/1/2	0/1/2	0	1/2	1	0	0/1	3	1	0/1	0/2	1	1	0	1/2	0	0/1	0	1	? 0	2	3	0/3	1/2	1	0	2	0	
<i>G.taylori</i>	1	0/1	4	0	0	1	0	1/2	1	0	0/1	4	1	1/2	0	2	2	0	0	-	0	0	-	? 0	0	2/3	?	0	1	0	2	0	
<i>G.uncinata</i>	1	1/3	0/1	0	1/2/3	0	2/3	1	2	0	2	3/4	1	1	0/3	2/3	2	1	0	1	0	1/2	0	0	1	3	2	2	0/1	0	2	2	0
<i>G.violacea</i>	1	0/1/3	0/1	0	0/1	0	1/2/3	1/2	2	1	2/3	2/4	1	1/2	0/2	0	2	1	0	1	0	1	0	1	1	2	0/1	2	0	0	1	0	0
<i>U.breviscapa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	4	0	-	-	-	-	0	0	-	0	0	-	? 0	0	4	1	0	0	0	0	0	
<i>U.foliosa</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	-	2	-	-	0	0	-	0	0	-	1	0	0	1	1	0	0	0	0/1/2	0
<i>U.gibba</i>	0	0/2	1	0	0	0	0	0	0	0	1/2	3	0	-	2	-	-	1	0	1	0	0	-	0	0	0/2	1/4	1	0	0	1	2	0
<i>U.praelonga</i>	0	0	2/3	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	-	0	?	-	0	0	-	2	0	1	? 0	0	2	?	0	1	0	1	0	
<i>U.simulans</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	-	2	-	-	0	0	-	0	0	-	1	0	0	1/2	1	0	0	0	1	0

Tabela 6. Matriz de caracteres e seus estados (67-76) morfológicos de órgãos vegetativos e reprodutivos de *Genlisea* e *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregados na filogenia (? = ausência de informação; -caráter não-aplicado) (Continuação).

Táxons\Caracteres	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
<i>G.africana</i>	0	0	0/2	?	?	0	0	0	1	0
<i>G.angolensis</i>	0	2	0	?	?	0	0	2	0	0
<i>G.aurea</i>	0	0	3	0/2/3	1	0	2	0	3	0
<i>G.barthlottii</i>	0	0	1	?	?	0	0	0	1	0
<i>G.filiformis</i>	2	0	0/1	2	3	0	0/1	0	0/1	0
<i>G.glabra</i>	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0
<i>G.glandulosissima</i>	0	0	3	?	?	0	0	0	3	0
<i>G.guianensis</i>	2	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>G.hispidula</i>	2/3	0	0	?	?	0	1/2	0	0	0
<i>G.lobata</i>	2	0	2	0	1	0	1	0	2	1
<i>G.margaretae</i>	0	2/3	0	?	?	0	0	2/3	0	0
<i>G.pallida</i>	2	2	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>G.pygmaea</i>	2	0	2	3	1	2	1	1	0	0
<i>G.repens</i>	0	0	0/1	0/2/3	1/2	2	0	0	0/1	0
<i>G.roraimensis</i>	1	0	1	0/3	1	0	0	0	1	0
<i>G.sanariapoana</i>	1/2	0	1/2	?	?	0	0/1	0	1/2	0
<i>G.stapfii</i>	0	2/3	0	?	?	0	0	2	0	0
<i>G.subglabra</i>	0/1	0	0	?	?	0	0	0	0	0
<i>G.taylori</i>	0	1	0	?	?	0	0	1	0	0
<i>G.uncinata</i>	0	0	2	0	1	0	2	0	2	1
<i>G.violacea</i>	0/1	0	2	1	1	0	1	0	1/2	1
<i>U.breviscapa</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	2	0
<i>U.foliola</i>	0	0	0	0/1	1	0	0	2	0	-
<i>U.gibba</i>	0	0	0	0	3	0	0	0	0	2
<i>U.praelonga</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>U.simulans</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

No clado I o táxon mais basal é a espécie americana *G. glabra* (Figura 7), caracterizada pela corola violácea, pedicelo ereto no fruto e baixa densidade de tricomas ou nula. A segunda linhagem apresenta a espécie americana *G. guianensis*, única espécie do gênero encontrado em ambiente aquático, irmã do clado formado pelos táxons *G. hispidula* e *G. subglabra*. Este clado, que corrobora com o grupo 3 proposto por Fischer *et al.* (2000), pode ser caracterizado pelo pedicelo não-reflexo no fruto, por serem plantas geralmente glabras exceto nas flores e apresentarem ovário piloso com tricomas tectores (Figura 7).

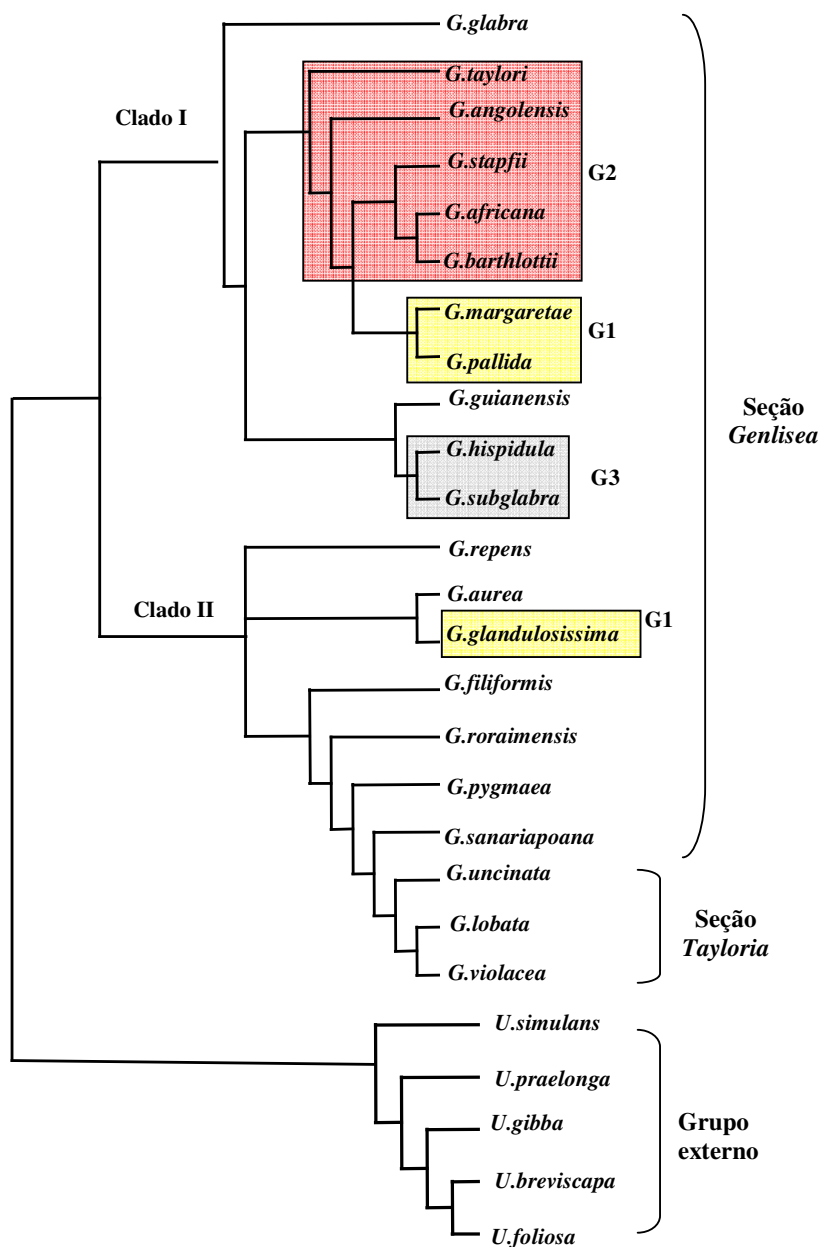


Figura 7. Única árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* (Lentibulariaceae). As chaves representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e os quadros em destaque os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000). O quadro amarelo representa o grupo 1 (G1) e o grupo 2 (G2) vermelho e o grupo 3 (G3) cinza.

A terceira linhagem consiste de dois outros grupos determinados por Fischer *et al.* (2000): grupos 1 e 2, o grupo 2 é composto pelas espécies *Genlisea taylori*, *Genlisea angolensis*, *Genlisea stapfii*, *Genlisea africana* e *Genlisea barhlottii* (Figura 7), caracterizado pelo pedicelo não-reflexo, plantas pilosas na inflorescência, ovário coberto por tricomas tectores e/ou, glandulares (Figura 8). Outro grupo consistente dos táxons *Genlisea margaretae* e *G.pallida* posicionados no grupo 1 por Fischer *et al.* (2000), exceto *Genlisea glandulosissima* que se encontra no clado II. *Genlisea pallida* se destaca como a única espécie africana com corola amarelo-alva. Caracterizam este grupo o pedicelo reflexo (Figura 8), plantas e ovário com alta densidade de tricomas glandulares sésseis e pedunculados, ou glandulares e tectores longos (Figura 8).

O clado II também é formado por três linhagens principais, a primeira constituída por *G.repens*, a segunda pelos táxons *G.aurea* - *G.glandulosissima*, e a terceira de *G.filiformis* a *G.violacea* (Figura 7). Este clado se destaca por apresentar o restante das espécies americanas, incluindo às com corola amarela. *Genlisea repens* apresenta pilosidade menos densa (laxo-piloso) em comparação com *G.aurea* - *G.filiformis*, com presença marcante de tricomas tectores e glandulares sésseis, além de distribuição alterna das folhas fotossintetizantes e estolão alongado. A segunda linhagem se destaca das outras espécies por apresentarem órgãos hirsutos, principalmente com tricomas glandulares em diversas estruturas da planta (Figura 8), embora *G.aurea* seja americana e *G.glandulosissima* seja africana. A terceira linhagem inicia com *G.filiformis* e possui características exclusivas como o formato saciforme do cálcara (Figura 8). Seguindo a terceira linhagem o táxon *G.roraimensis*, que possui cálcara menor que o lábio inferior da corola (Figura 8) e em seguida *G.pygmaea*, com presença de tricomas tectores na inflorescência.

Genlisea sanariapoana inicia um grupo monofilético de espécies com corola violácea, inflorescência com alta densidade de tricomas tector e glandular, e pedicelo reflexo no fruto, incluindo a seção *Tayloria*. Esse táxon é caracterizado pela deiscência longitudinal do fruto (Figura 8). *Genlisea uncinata* apresenta como autapomorfia a corola com o cálcara uncinado (Figura 17). *Genlisea lobata* destaca o lábio inferior da corola bilobulado (Figura 8). Já *G.violacea* desponta ao lado de *G.lobata* como as espécies mais derivadas deste grupo, apresentando alta densidade do tricomas tectores nas brácteas e a presença de papilas na corola (caráter 57, Tabela 5).

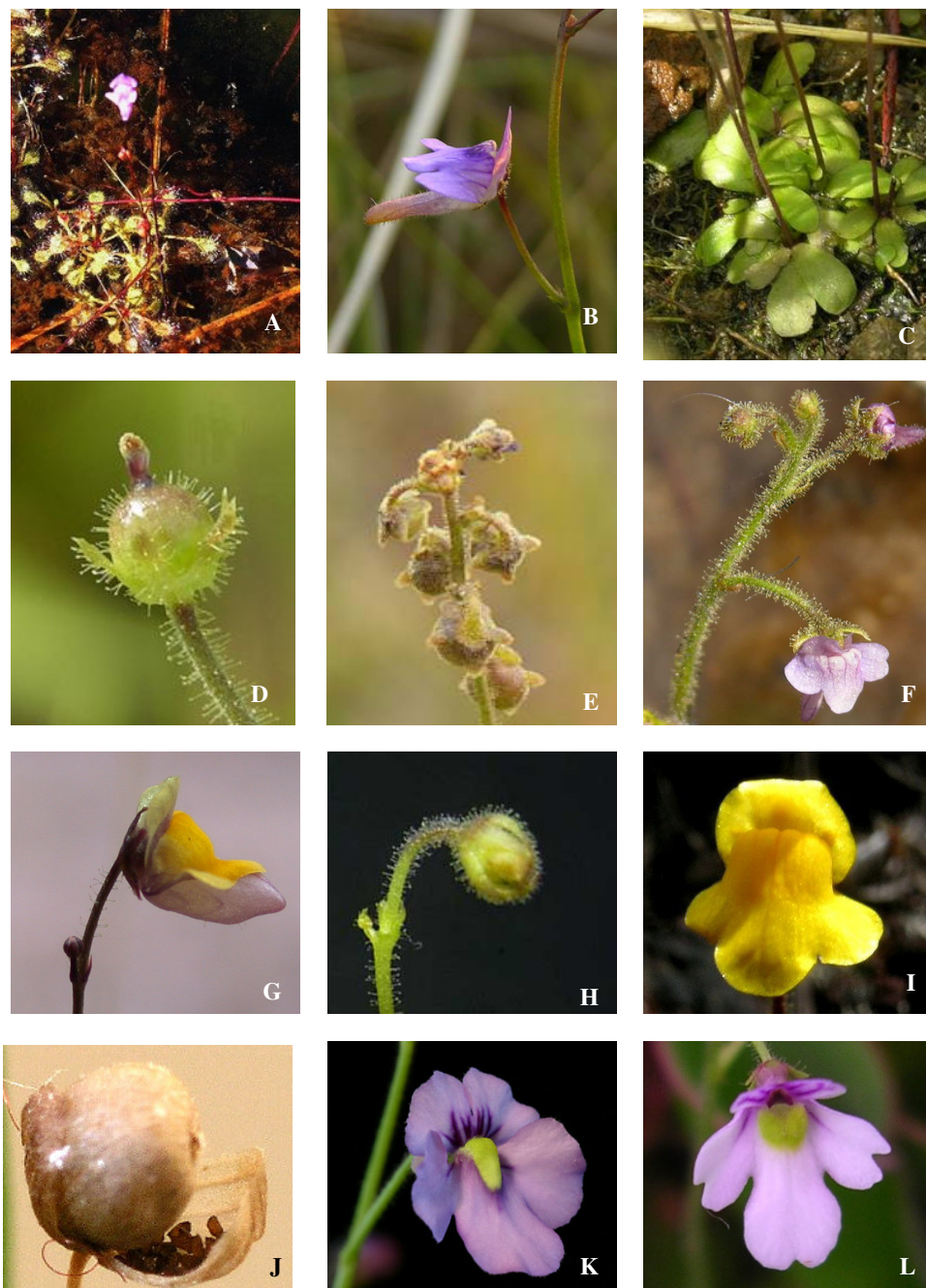


Figura 8. (A) *Genlisea guianensis*. Ambiente aquático; (B) *G. subglabra*. Flor; (C, D) *G. barthlottii*. Folhas obovadas em roseta; (D) Fruto; (E) *G. margaretae*. Pedicelos reflexos dos frutos; (F) *G. glandulosissima*. Inflorescência hirsuta; (G) *G. filiformis*. Cálcar saciforme; (H) *G. aurea*. Cálcar hirsuto; (I) *G. roraimensis*. Lábio inferior da corola maior que cálcar; (J) *G. uncinata*. Deiscência longitudinal do fruto; (K) *G. violacea*. Giba esverdeada; (L) *G. lobata*. Lábio inferior trilobado e bilobulado. Fonte: (A, G e I) F.Rivadavia (2007); (B-F) Fleischmann (2006); (H) J.Flisek (2005); (J-L) R.Simek .

4.3.2. Evolução dos caracteres morfológicos

4.3.2.1 Ciclo e hábito

O hábito (caráter 1, Tabelas 5-6) distinguiu as espécies de *Genlisea* que vivem em ambientes terrestres úmidos (caráter plesiomórfico para o grupo) ou aquáticos submersos, sendo apenas *G.guianensis* encontrada em ambientes aquáticos e que apresenta adaptações a esse *habitat*.

As plantas de ciclo perene (caráter 2, Tabelas 5-6) apresentam floração de acordo com as estações do ano, e novamente no ano seguinte, através de brotamento do mesmo rizoma. Plantas de ciclo anual nascem, se desenvolvem, florescem e morrem, germinando no ano seguinte pelas sementes. Um caráter muito variado entre as espécies, sendo uma possível adaptação à disponibilidade hídrica do ambiente (Figura 10) o ciclo perene é plesiomórfico, podendo o ciclo anual ter surgido 4 vezes na história filogenética de *Genlisea*. *Genlisea pygmaea* pode apresentar a presença de tubérculos, com possível reserva de água e nutrientes para os períodos de estiagem. Padrão não encontrado em todas as populações, e que pode estar também relacionado com o substrato do solo, para o desenvolvimento destas estruturas (RIVADAVIA, 2007).

4.3.2.2 Folhas, brácteas e bractéolas

O padrão de distribuição das folhas fotossintetizantes (caráter 3, Tabelas 5-6) caracterizou a maioria das espécies como rosuladas, apenas *G.repens* possuindo tanto o padrão rosulado quanto o alternado, possivelmente devido ao estolão ou rizoma, ser alongado. Este padrão pode estar relacionado ao ciclo de vida deste grupo, uma vez que foram constatados brotamentos em indivíduos de *G.repens* já floridos. Esse padrão tende a aumentar a capacidade de dispersão e colonização da espécie no seu ambiente.

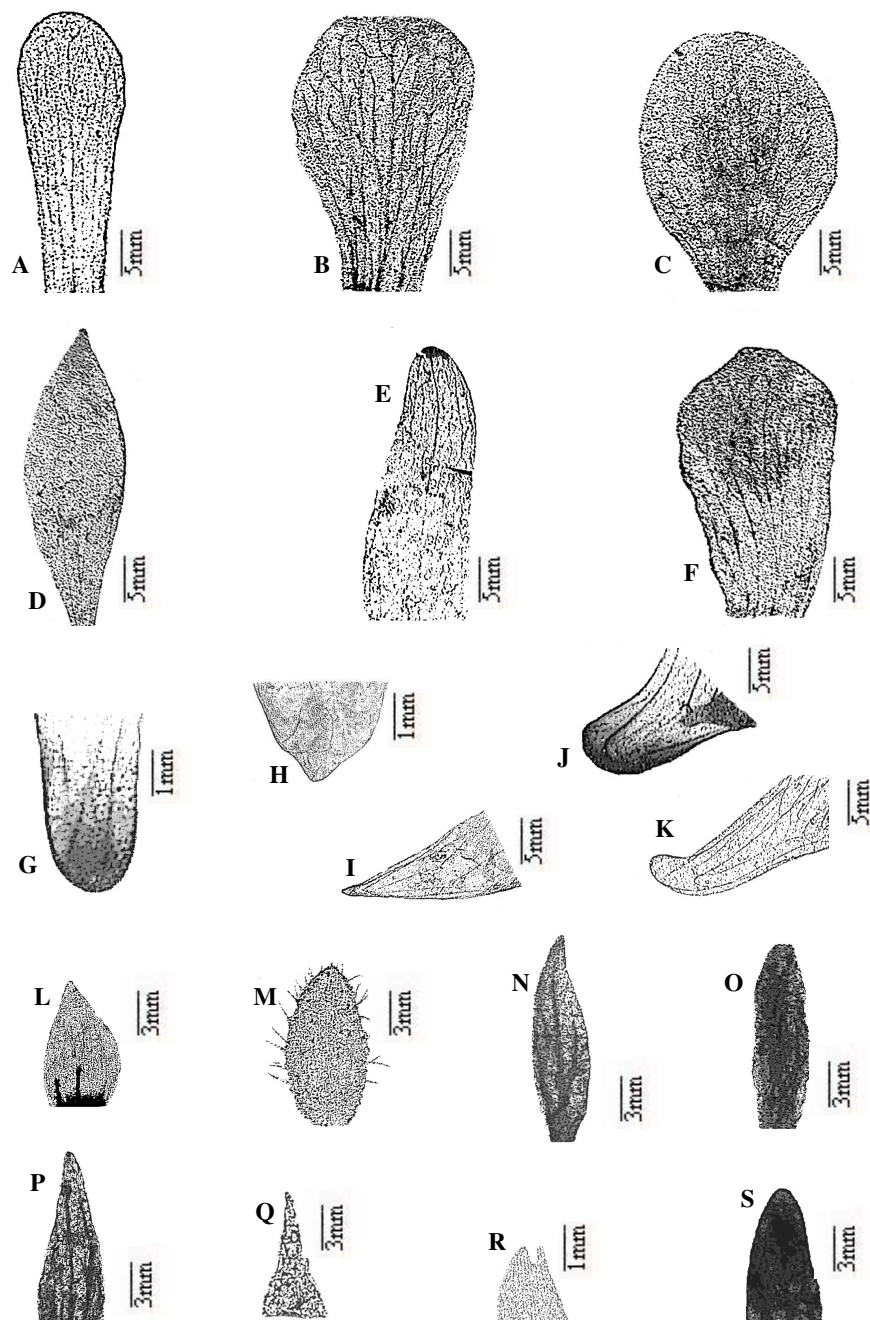


Figura 9. (A, S) *Gentlisea aurea*. (A) Folha espatulada com ápice arredondado, (S) lacínio do cálice ovado com ápice obtuso; (B, N, P, R) *G.roraimensis*. (B) Folha obovada-espatulada com ápice truncado, (N) bractéola lanceolada com ápice acuminado, (P) bráctea lanceolada com ápice agudo, (R) ápice de bráctea bidentado; (C, I, M) *G.pygmaea*. (C) Folha orbiculada-espatulada com ápice arredondado, (I) cálcar cônico com ápice acuminado, (M) lacínio do cálice elíptico com ápice obtuso; (D, K) *G.sanariapoana*. (D) Folha elíptica com ápice arredondado, (K) cálcar cilíndrico com ápice uncinado; (E, H, L) *G.guianensis*. (E) Folha lanceolada-espatulada com ápice obtuso, (H) ápice de cálcar obtuso, (L) bráctea ovada com ápice agudo; (F, O) *G.uncinata*. (F) Folha obovada-espatulada com ápice obtuso, (O) bráctea elíptica com ápice truncado; (G) *G.hispidula*. (G) Cálcar cilíndrico com ápice agudo; (Q) *G.filiformis*. (Q) Bráctea lanceolada com ápice acuminado. Fonte: A.Ageev (2007).

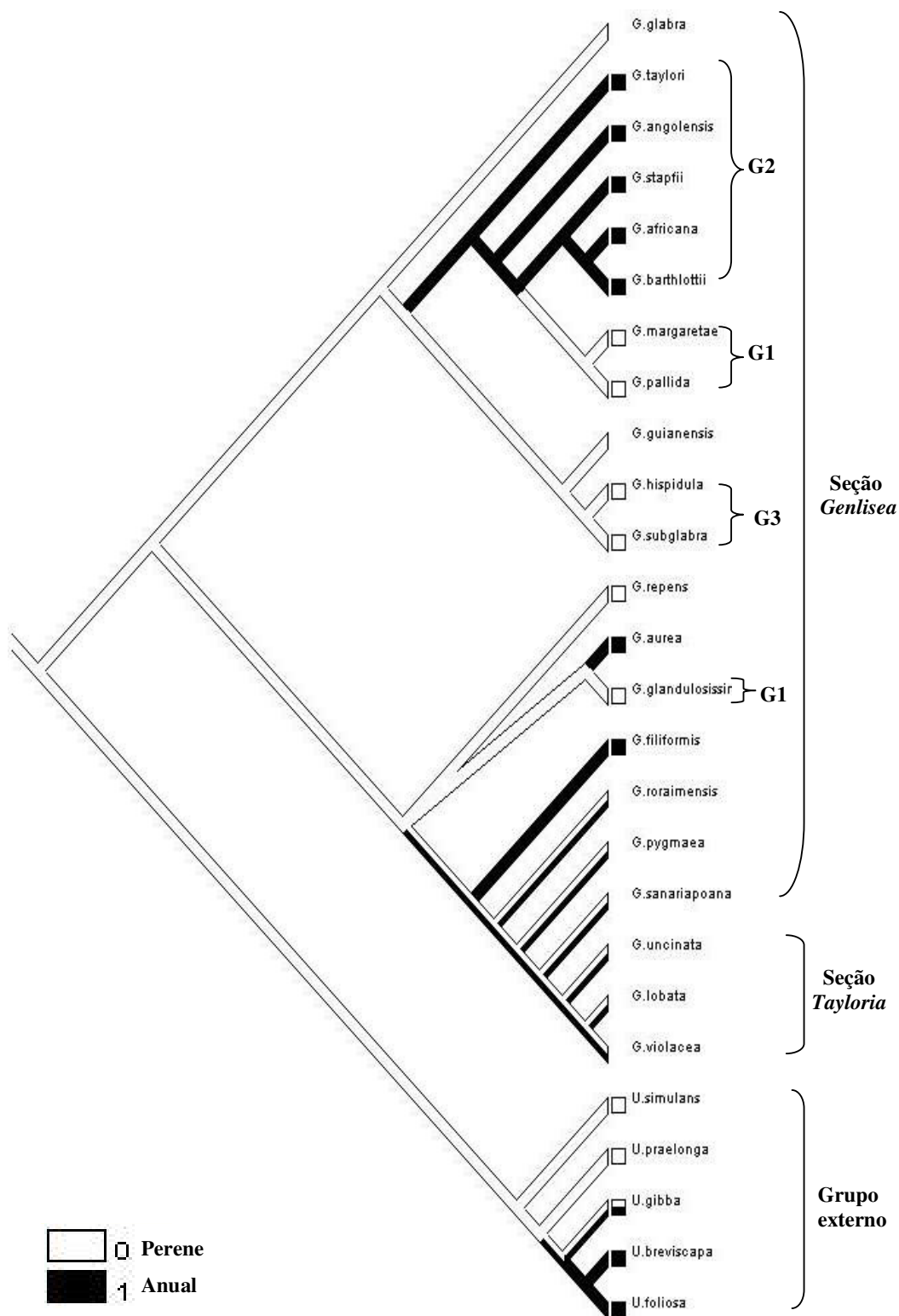


Figura 10. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter Ciclo (caráter 2, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000)

A forma das folhas fotossintetizantes (caráter 4, Tabela 5) em *Genlisea* predominou em dois padrões, obovado e espatulado (Figura 8 e 9) essas formas devem propiciar a distribuição em rosetas e reter a umidade necessária em ambientes mais ressecados, como para *G.aurea*. O formato orbiculado é encontrado em *G.pygmaea*, geralmente apresentando superfície foliar mais ampla e pode apresentar relação com ambientes sombreados (Figura 9). *Genlisea guianensis* possui formato lanceolado, também apresentando maior comprimento e menor espessura do limbo foliar, aumentando talvez a capacidade de fotossíntese debaixo da linha da água. O número de estômatos também é reduzido, característica comum as plantas submersas (HOEHNE, 1955). O ápice das folhas fotossintetizantes (caráter 5, Tabela 5) predominou os formatos arredondado, obtuso e truncado (Figura 9), como em *G.lobata* e *G.roraimensis*, pressuposta consequência do formato da folha.

A grande maioria dos táxons apresenta como padrão da bráctea estéril (caráter 16, Tabela 5) as formas oval e lanceolada, podendo variar como elíptica em *G.pallida*, linear em *G.sanariapoana* e deltóide em *G.repens*. O ápice da bráctea estéril (caráter 17, Tabela 5) da maioria dos táxons tende a ser agudo ou acuminado, exceto para *G.pallida* e *G.pygmaea* que é obtuso ou truncado, e *G.repens* e *G.roraimensis* com padrão denteado.

Lacínios nas laterais de brácteas, bractéolas e sépalas do cálice (caráter 20, Tabela 5) ocorrem nas espécies americanas *G.filiformis*, *G.repens*, *G.pygmaea* e *G.guianensis*, e na africana *G.hispidula* (Figura 9), porém de forma homoplástica.

O formato da bráctea floral (caráter 26, Tabela 5) é comum a quase todos os táxons podendo ser oval e lanceolada, ou linear que é um padrão menos comum. *G.pallida* também pode apresentar formato elíptico. O ápice da bráctea floral (caráter 27, Tabela 5) predomina em dois formatos: agudo ou acuminado na maioria dos táxons, este último padrão predominante nas espécies africanas. O terceiro estado obtuso ou denteado, é expressado em *G.repens* e *G.roraimensis*.

A forma da bractéola (caráter 30, Tabela 5) possui pouca variabilidade, predominando dois tipos: lanceolado e linear, ou somente lanceolado, em quase todas as espécies (Figura 9). Apenas para *G.violacea* também se apresentaram como oval. O formato do ápice da bractéola (caráter 31, Tabela 5) demonstrou um padrão similar ao das brácteas, com dois estados agudo e acuminado, ou apenas acuminado (Figura 9). O estado agudo também foi encontrado em *G.aurea*, *G.pygmaea* e *G.repens*, sendo denteado apenas em *G.roraimensis*. As brácteas (estéril e floral) e bractéolas estão diretamente relacionadas a proteção das gemas do eixo da inflorescência, sendo bastante diversificadas para as espécies americanas. Por outro lado as

africanas demonstram baixo polimorfismo dessas estruturas, presumivelmente à pressão de seleção da atividade de herbívoros aos botões florais.

4.3.2.3 Pilosidade

A pilosidade do eixo da inflorescência foi caracterizada nas porções superior e inferior (caracteres 9-15, Tabelas 5-6). Presente em quase todas as espécies deste estudo, exceto nos táxons *G.guianensis*, *G.glabra* e *G.taylori*. Apenas os táxons *G.filiformis*, *G.violacea* e *G.repens* apresentam somente tricomas glandulares no eixo da inflorescência, os demais táxons apresentam tanto glandulares quanto toectores (Figura 11). As espécies africanas caracterizaram baixa densidade ou quase nula pilosidade na parte inferior do eixo da inflorescência.

A bráctea estéril foi caracterizada pela presença de tricomas toectores longos (caráter 18, Tabela 5) e glandulares pedunculados (caráter 19, Tabela 5), entretanto para *G.repens* e *G.glabra* o padrão é glabro. A densidade dos tricomas encontrados na bráctea estéril na maioria dos táxons é composta por tricomas toectores e glandulares, exceto *G.filiformis* e *G.violacea*, que apresentaram apenas tricomas glandulares, *G.guianensis*, *G.roraimensis* e *G.pygmaea*, apenas tricomas toectores.

A análise da pilosidade da bráctea floral (caracteres 28-29, Tabela 5) demonstrou que *G.repens* e *G.glabra* não possuem qualquer tipo de tricoma na bráctea floral, e somente *G.pallida* pode ou não apresentar tricomas. Das espécies pilosas, *G.roraimensis*, *G.guianensis* e *G.pygmaea* apresentam apenas toectores, *G.filiformis* e *G.violacea* estritamente tricomas glandulares, enquanto que os demais táxons podem apresentar os dois tipos de tricomas (Figura 11).

O pedicelo do fruto (caráter 22-25, Tabela 5) foi caracterizado pela ausência de pilosidade em *G.glabra*, *G.guianensis* e *G.repens*, podendo ser tanto glabro como laxo. O restante dos táxons apresenta tricomas toectores e glandulares, com exceção de *G.repens*, *G.filiformis* e *G.violacea* estritamente com tricomas glandulares (Figura 13).

Com relação à pilosidade da bractéola (caráter 32-33, Tabela 5), prevalecem os dois tipos de tricomas nos táxons, porém *G.filiformis* e *G.violacea* somente com tricomas glandulares, *G.roraimensis* e *G.guianensis* apenas com tricomas toectores e *G.glabra* foi à exceção, pois não apresenta tricomas.

A análise de tricomas nas sépalas do cálice permitiu caracterizar as projeções curtas com longas para o tricoma tector e glandular séssil ou pedunculado (cárater 37-40, Tabela 5) na maioria dos táxons, exceto para *G. guianensis* e *G. glabra*. Contudo, *G. aurea*, *G. pallida*, *G. pygmaea*, *G. roraimensis*, *G. sanariapoana* e *G. uncinata* podem apresentar os dois tipos de tricomas (Figura 11).

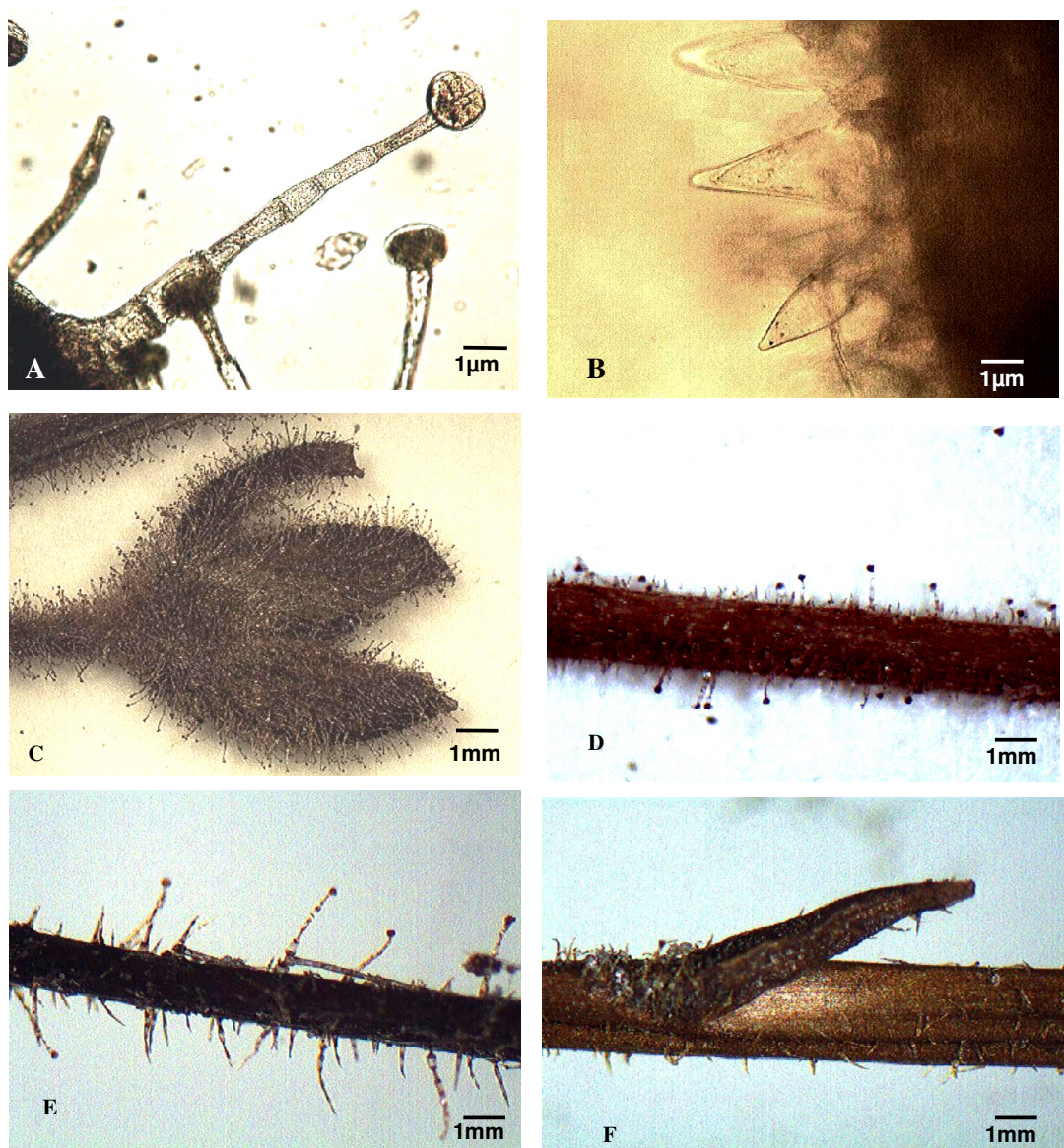


Figura 11. (A - C) *Genlisea aurea*. (A) Tricoma glandular pedunculado, (B) tricoma papilar da corola, (C) cálice hirsuto com tricomas glandulares pedunculados; (F) *Genlisea sanariapoana*. Bráctea estéril com tricomas tectores longos; (D) *Genlisea africana*. Tricomas glandulares pedunculados e tectores curtos no pedicelo; (E) *Genlisea pygmaea*. Tricomas glandulares pedunculados e tectores curtos e longos no eixo da inflorescência. Fonte: A.Ageev (2007)

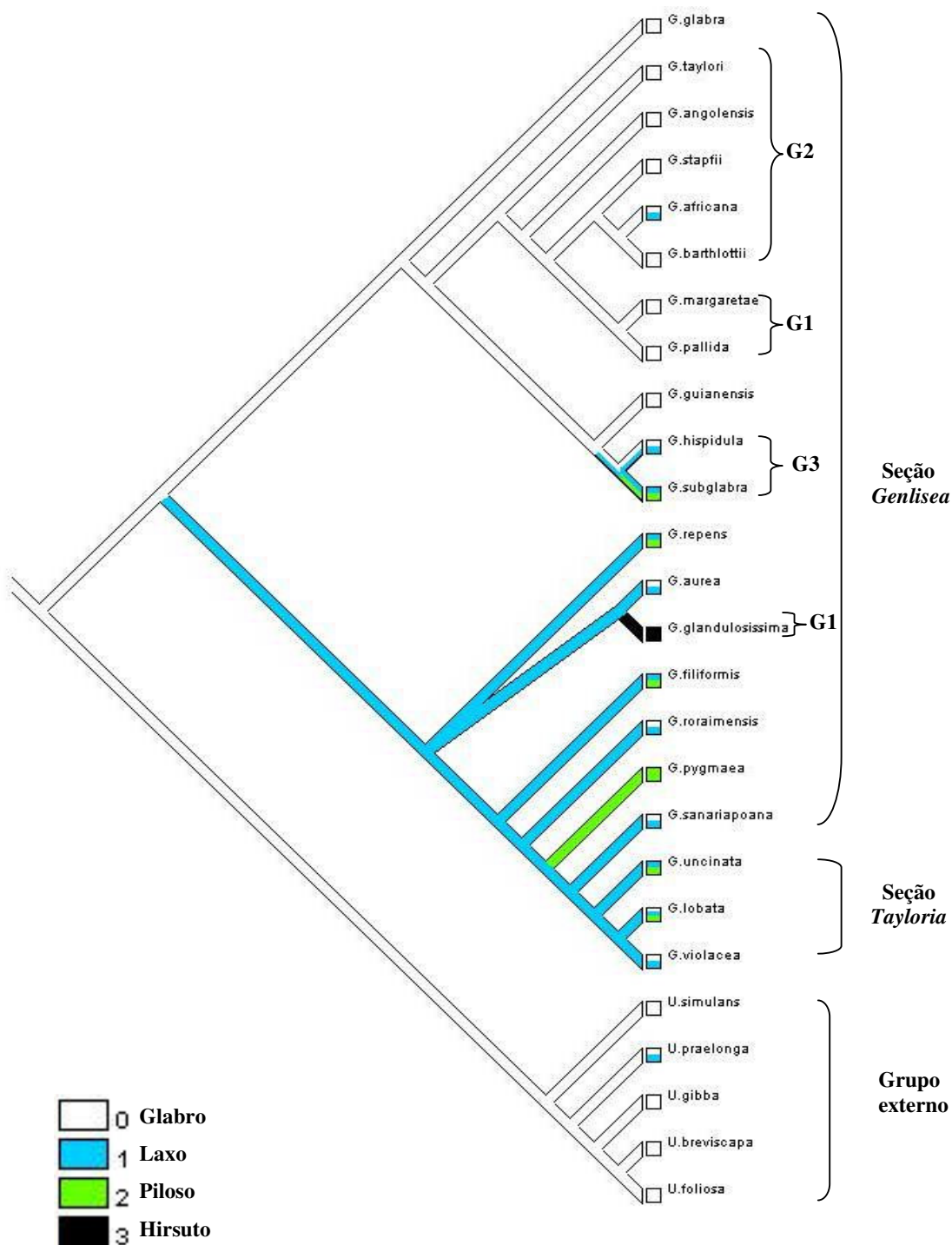


Figura 12. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter – Pilosidade: tricoma tector longo na base do eixo da inflorescência (caráter 9, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000)

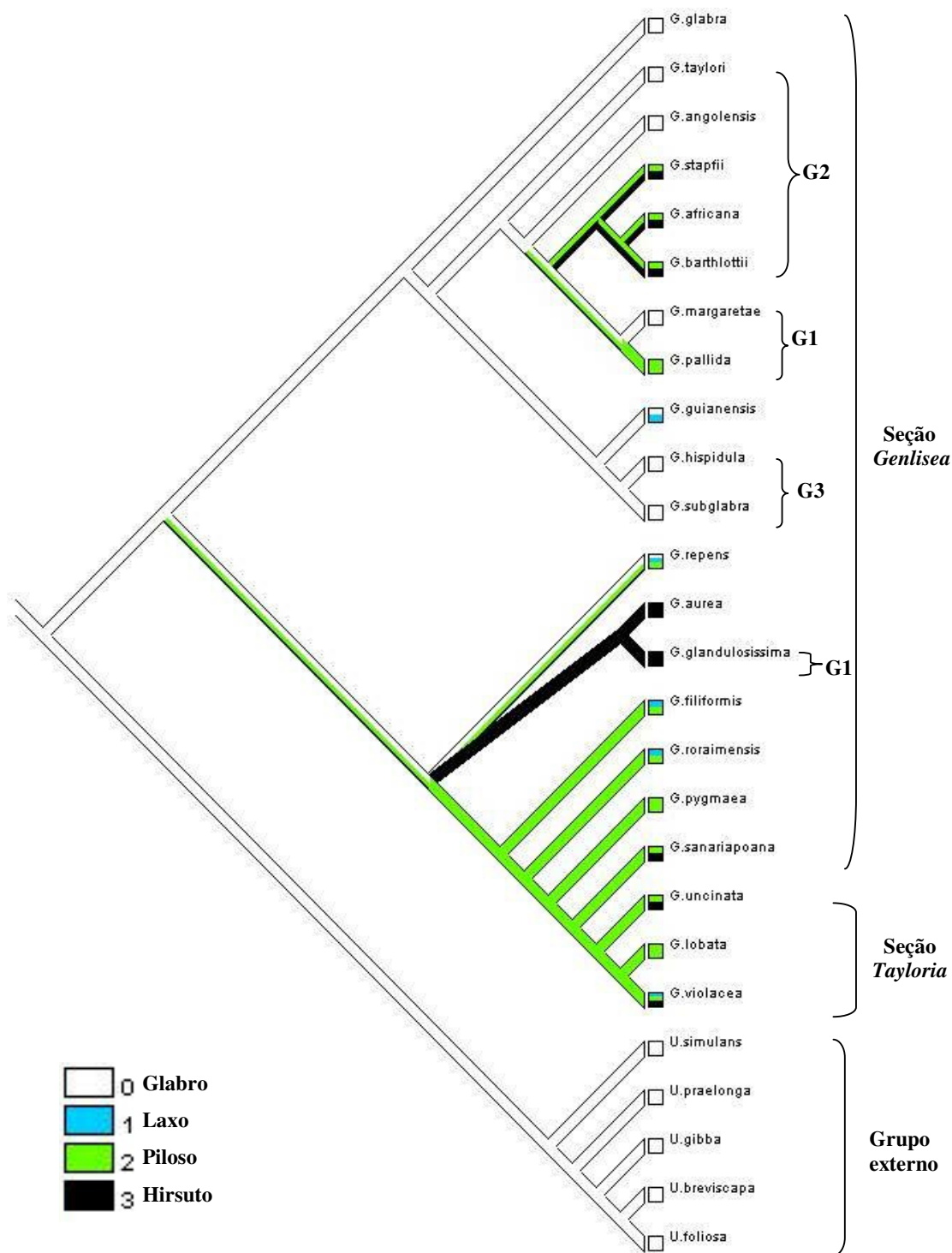


Figura 13. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter – Pilosidade: tricoma glandular longo do pedicelo (caráter 29, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000).

Pilosidade da corola (caráter 51-56, Tabela 5) foi avaliada nas faces adaxial e abaxial. Os tricomas glandulares pedunculados foram predominantes no indumento da corola, variando as projeções e as faces da corola. A presença de tricomas tectores na corola se concentra principalmente na giba, possível relação com polinizadores que pousam e passam por essa região até chegar aos nectários, sendo encontrado em *G.hispidula*, *G.lobata*, *G.pygmaea* e *G.subglabra*.

A pilosidade do cálcara (caráter 62-64, Tabela 5) é composta por tricomas tectores longos e por tricomas glandulares sésseis e pedunculados. A variação de pilosidade do cálcara é baixa considerando com outros órgãos florais, predominando o estado glabro para laxo na maioria das espécies. Poucos táxons apresentaram ambos tricomas, os pilosos tectores foram *G.hispidula*, *G.subglabra* e *G.lobata*, glandular sésseis com destaque foram *G.margaretae* e *G.pallida*, e glandular pedunculado foram *G.aurea*, *G.glandulosissima*, *G.lobata* e *G.uncinata*.

O ovário piloso (caráter 66-69, Tabela 5) é encontrado em alguns táxons e varia o nível de pilosidade com tector ou glandular, sendo que apenas *G.glabra* mostrou-se totalmente glabra. A análise da pilosidade da cápsula (caráter 72-75, Tabela 5) demonstrou também *G.glabra* como o único táxon desprovido de pilosidade. Na maioria dos táxons foram encontrados os dois tipos de tricomas, menos em *G.sanariapoana* e *G.violacea* que possuem somente glandulares (Figura 14). Esta análise evidenciou grande similaridade na densidade e padrão dos tricomas do ovário para a cápsula, diagnosticando haver baixa alteração da pilosidade no desenvolvimento do ovário para a cápsula.

Tricomas são caracteres morfológicos de importância interespecífica em *Genlisea*, por ocorrerem frequentemente nas estruturas vegetativas e florais (FROMM-TRINTA, 1979; CORRÊA, 1998; FISCHER *et al.*, 2000). Discursando sobre esta afirmativa, o presente trabalho considerou com grande importância os caracteres relacionados à pilosidade. Considerando o tricoma como uma estrutura altamente homoplástica ao ambiente em que se desenvolve, é provável que seja importante contra a herbivoria e predação, assegurando a preservação do espécime. Fica a questão da grande variação encontrada em *Genlisea* tanto na densidade, quanto na tipificação de cada tricoma. É fato que o tricoma glandular possui funcionalidade de secretar substâncias. Como em *Genlisea* o tricoma glandular sésseis encontrado na face abaxial das folhas fotossintetizantes, está relacionado à produção de mucilagem nas folhas como em *G.aurea*, mantendo a umidade da roseta. Para outras espécies, por exemplo, orquídea, dentro do cálcara na produção de substâncias atrativas a polinizadores.

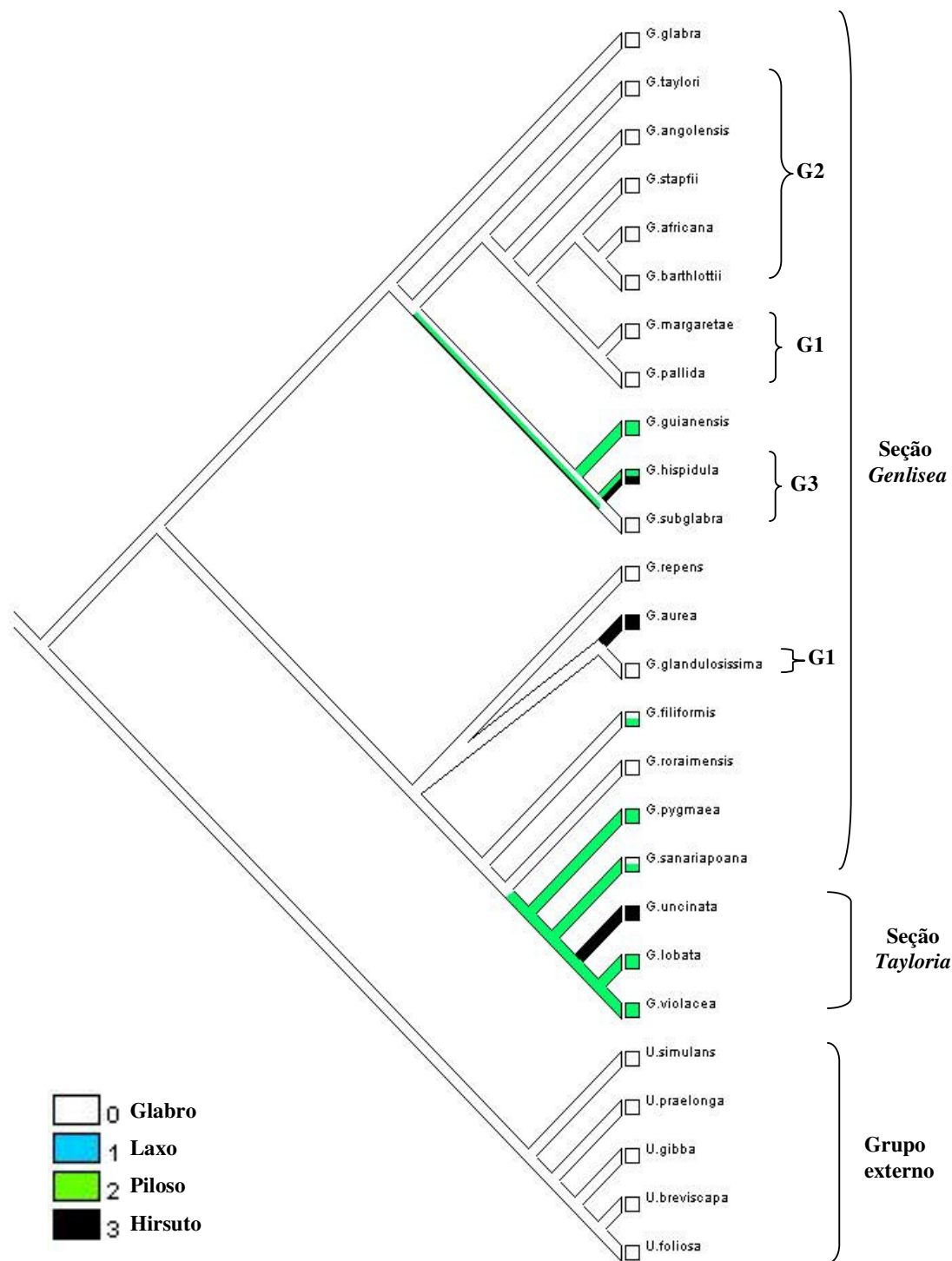


Figura 14. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter – Pilosidade: tricomas tectores longos da cápsula (caráter 73, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000).

4.3.2.4 Eixo da inflorescência

A presença de mais de um eixo da inflorescência na mesma planta (caráter 7, Tabela 5) é representada unicamente pelos táxons *G.pallida* e *G.glandulosissima* posicionados no grupo II por Fischer *et al.* (2000), caráter apomórfico na história filogenética do gênero, provavelmente aumentando as chances de polinização. Os racemos da inflorescência (caráter 8, Tabela 5) podem apresentar ramificação ou não, variando em uma ou até duas ramificações do eixo-base.

O caráter posição do pedicelo no fruto (caráter 21, Tabela 5) define a postura do pedicelo após fecundação da flor e conseqüente desenvolvimento do fruto, podendo o pedicelo se curvar ou permanecer ereto como para a maioria das africanas (*G.glandulosissima*, *G.margaretæ*, *G.pallida*). Para as espécies americanas *G.sanariapoana*, *G.lobata*, *G.uncinata* e *G.violacea*, o padrão é reflexo (Figura 8E e 15). Surgindo em dois momentos do desenvolvimento de *Genlisea*.

Caráter este de importância taxonômica dentro dos grupos africanos e é considerado como caráter secundário na sustentação da seção *Tayloria* (FROMM-TRINTA, 1979). O movimento reflexo do pedicelo ainda é uma questão não resolvida, supõem ser uma estratégia de proteção do fruto em desenvolvimento, já que todas as espécies que apresentam este caráter possuem alto nível de pilosidade ou mesmo possa estar relacionado com a dispersão das sementes.

4.3.2.5 Cálice

O número de sépalas do cálice (caráter 34, Tabela 5) é um caráter fundamental para separar *Genlisea* de *Utricularia*, sendo cinco sépalas para o primeiro gênero e duas para o segundo. As sépalas do cálice (caráter 35, Tabela 5) apresentam variados formatos dentro de um mesmo táxon, mas com predomínio de oval e lanceolada, podendo ser elíptico em muitas espécies como em *G.uncinata*. O padrão linear ocorre apenas em *G.glandulosissima*.

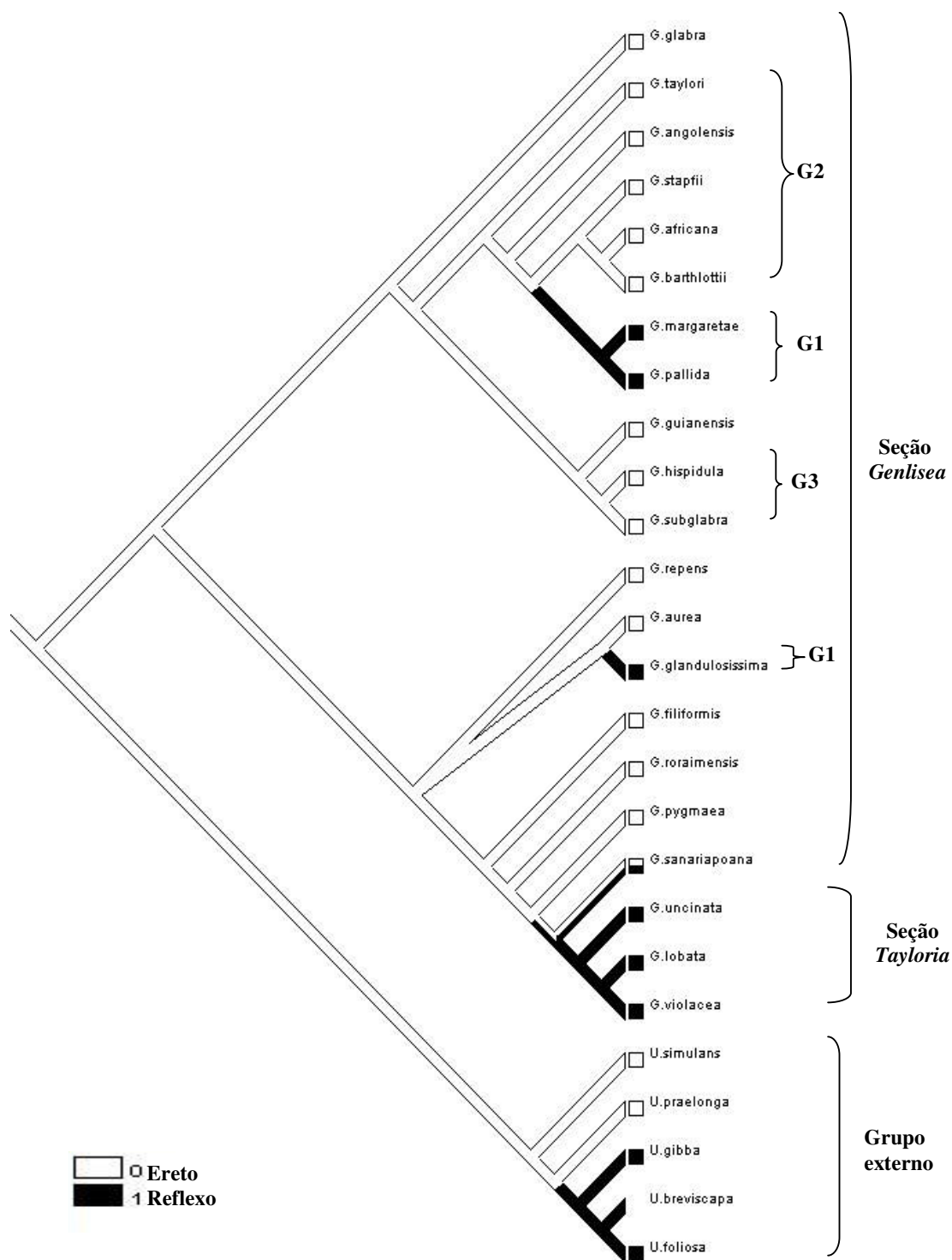


Figura 15. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter – Posição do pedicelo no fruto (21, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000)

O ápice das sépalas (caráter 36, Tabela 5) foi representado na maioria dos táxons como agudo ou acuminado, ou ambos, podendo também ser obtuso em *G.violacea* e *G.uncinata*, e bifido e denteado em *G.lobata*.

O formato e ápice do cálice demonstram grande plasticidade dentro das espécies, podendo apresentar até três formas diferentes no mesmo indivíduo como em *G.violacea*.

4.3.2.6 Corola

A cor da corola (Figura 17; caráter 41, Tabela 5) é um caráter fundamental na identificação taxonômica e considerada como secundário na divisão da seção *Tayloria*. As cinco espécies mais basais do clado II (Figura 6) são de corola amarela, excluindo *G.glandulosissima*. A cor violácea surgiu em três eventos na evolução do gênero. *Genlisea glabra*, *G.guianensis*, *G.sanariapoana*, *G.lobata*, *G.uncinata* e *G.violacea* são de corola violácea, somente *G.lobata* alva. Das espécies africanas todas possuem cor violácea exceto *G.pallida*, pois possui uma cor branco-amarelada, considerado por alguns autores como albina, pode ser considerada uma reversão, caso a cor amarela fosse comprovada como plesiomórfica, o restante dos táxons africanos alvos e/ou violáceos (Figura 16).

Manchas claras na giba da corola (caráter 42, Tabela 5), só são associadas aos táxons com cor violácea, variando de pontos brancos nas espécies africanas e uma mancha amarelo-esverdeada na giba para os táxons *G.lobata*, *G.uncinata* e *G.violacea* (Figura 17). Possível atrativo a polinizadores, que se despertam com cores claras ou em destaque. Pouquíssimos são os trabalhos com polinizadores para o grupo em geral, restringindo um trabalho com *Utricularia* (HOBBHAHN *et al.*, 2006).

Divisão do lábio superior da corola (caráter 43, Tabela 5) é presente apenas nos táxons *G.lobata* e *G.violacea*, apomorfias restritas à seção *Tayloria*, com variação em *G.lobata* por apresentar lábio superior bilobado e bilobulado. A forma do lábio superior da corola (caráter 44, Tabela 5) é um caráter de grande variação dentro do gênero, o estado ovado é o mais comum nos táxons, podendo variar também como oblongo ou arredondado, estado único em *G.uncinata*, *G.lobata* o único táxon bidenteado. O ápice do lábio superior da corola (caráter 45, Tabela 5) predomínio do estado obtuso nos táxons, seguido de truncado e arredondado, bidenteado presente em *G.lobata* e agudo apenas em *G.roraimensis*.



Figura 16. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter - Cor da corola (caráter 41, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000).



Figura 17. (A) *Utricularia subulata*. Cálice; (B, D) *G. violacea*. (B) Cálice, (D) Cálcar com ápice inflado; (C) *G. uncinata*. Corola com giba amarelada e cálcar uncinado; (E) *G. pallida*. Corola amarela-alva; (F) *G. lobata*. Lábio inferior da corola trilobado e bilobulado; (G) *G. barthlottii*. Lábio inferior da corola com divisão acentuada; (H) *G. margaretae*. Pedicelo reflexo; (I) *G. aurea*. Corola amarela. Fonte: (A-D, I) E.Read, (2006), (F) R.Simek, (E) B.Rice (2005), (G, H) Fleischmann (2006).

A divisão do lábio inferior da corola (caráter 46, Tabela 5) é comum trilobado, *G.lobata* é o único táxon a apresentar o lábio inferior trilobado e bilobulado. O caráter grau de divisão do lábio inferior da corola (caráter 47, Tabela 5) possui muita variação, muitas vezes com mais de um estado dentro de cada táxon, como levemente em *G.aurea*, medianamente em *G.stapfii* ou profundamente em *G.barthlottii* (Figura 18), considerado caráter taxonômico.

A forma do lobo mediano do lábio inferior da corola (caráter 48, Tabela 5) foi escolhida por apresentar um formato mais simples de identificar, em comparação com o lábio inferior como um todo, devido à alta plasticidade das divisões. O estado predominante foi o arredondado presente na maioria das espécies, os estados oblongo e oval se apresentam em conjunto com arredondado, contudo *G.barthlottii* além de oval também apresenta o estado lanceolado, e apenas *G.lobata* pode ser bidenteado. O ápice do lobo mediano do lábio inferior da corola (caráter 49, Tabela 5) também foi avaliado e demonstrou o estado arredondado como o mais comum, variando em conjunto ou não com os estados obtuso e truncado. *G.filiformis* e *G.glandulosissima* foram os únicos táxons a apresentarem o estado emarginado e apenas *G.lobata* o estado bidenteado. O comprimento do lobo mediano do lábio inferior da corola em relação aos laterais (caráter 50, Tabela 5) demonstrou-se como maior o estado mais comum, com alguns táxons apresentando maior e/ou igual, e apenas dois táxons demonstraram o estado menor: *G.guianensis* e *G.sanariapoana*. A presença de papilas na corola (caráter 57, Tabela 5) foi predominante nos táxons, e apenas *G.glandulosissima*, *G.lobata* e *G.uncinata* demonstraram ausência das papilas (Figura 18).

Estrutura que apresenta grande plasticidade no gênero e mesmo nos indivíduos, podendo algumas espécies apresenta 4 ou 5 estados diferentes do lábio ou ápice do lábio da corola. Variadas tentativas de atração de polinizadores, são pouco prováveis, já que alguns registros feitos por Miranda (2005, com.pess.) e Rivadavia (2006, com.pess.), constam de dípteras ao pousar no lábio inferior, abaixa o lábio e desobstruindo o acesso ao ovário da planta, descrevendo então uma possível especiação do gênero.

4.3.2.7 Cálcar

A posição do cálcar em relação à flor (caráter 58, Tabela 5) o estado perpendicular é exclusivo da seção *Tayloria*, tendo o restante dos táxons todos como paralelo.

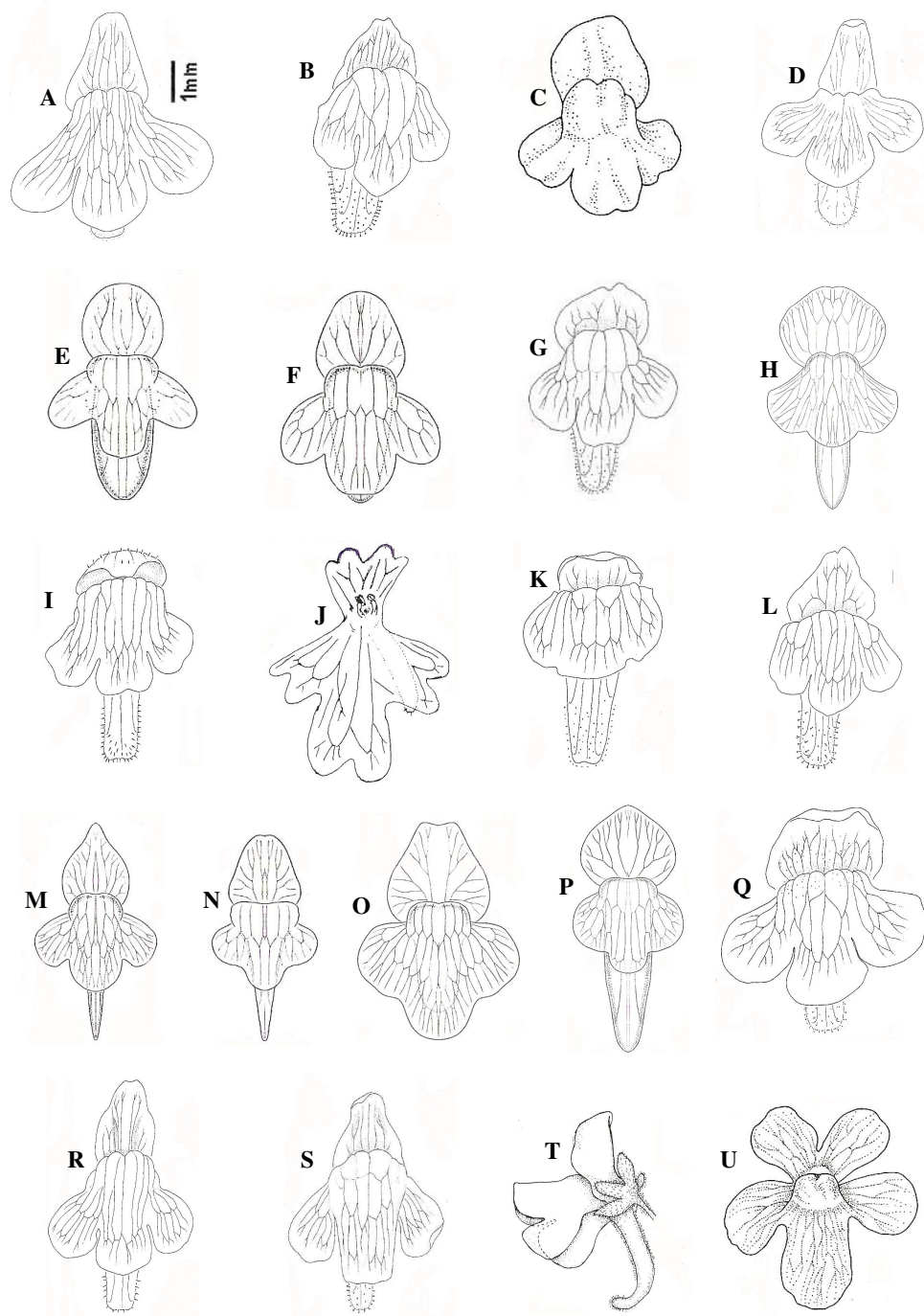


Figura 18 Padrões de corola. (A) *G.africana*; (B) *G.angolensis*; (C) *G.aurea*; (D) *G.barthlottii*; (E) *G.filiformis*; (F) *G.glabra*; (G) *G.glandulosissima*; (H) *G.guianensis*; (I) *G.hispidula*; (J) *G.lobata*; (K) *G.margaretae*; (L) *G.pallida*; (M) *G.pygmaea*; (N) *G.repens*; (O) *G.roraimensis*; (P) *G.sanariapoana*; (Q) *G.stapfii*; (R) *G.subglabra*; (S) *G.taylori*; (T) *G.uncinata*; (U) *G.violacea*. Fonte: (A, B, D, G, I, K, L, Q, R, S) modificado de Fischer *et al.* (2000); (C, E, F, H, M, N, O, P, T, U) Modificado de Taylor (1991); (J) Modificado de Fromm-Trinta (1979).

O formato do cálcar (caráter 59, Tabela 5) cilíndrico e/ou cônico predominou para a maioria dos táxons, podendo se apresentar exclusivos para determinados táxons, como é o caso do saciforme encontrado apenas em *G.filiformis*, e uncinado em *G.uncinata* (Figura 19 e 20). O ápice do cálcar (caráter 60, Tabela 5) foi em sua maioria obtuso, variando também como agudo e truncado, apenas em *G.violacea* dilatado e em *G.pygmaea* bifido.

A coloração do cálcar em relação à corola (caráter 61, Tabela 5) demonstrou que o estado igual na coloração foi predominante, variando em conjunto com os estado escuro e claro, o estado amarelo-esverdeado é restrito em algumas espécies africanas, sugere-se uma forma de atrair polinizadores com variação dentro do grupo das africanas.

O tamanho do cálcar em relação ao lábio inferior da corola (caráter 65, Tabela 5) predominou o maior, variando em alguns o estado igual, e menor em *G.lobata* e *G.violacea*, e apenas menor em *G.roraimensis* (Figura 18)

Estrutura de importância taxonômica para algumas espécies, contudo apresenta grande variação quanto ao ápice do cálcar, com algumas sinapomorfias. Possíveis relações quanto a atração de polinizadores, com alguns táxons possuindo tricomas glandulares sésseis e pedunculados, internamente ao cálcar (porém não foram avaliados pilosidade da face interna das estruturas neste trabalho).

4.3.2.8 Estigma e cápsula

O lábio superior do estigma (caráter 70, Tabela 5) é uma estrutura muito diferenciada, entre os indivíduos do gênero, o estado linear foi predominante, o estado orbicular nos táxons *G.pygmaea*, *G.repens* e *G.violacea*, o estado oblongo apenas em *G.filiformis* e *G.repens* podendo ser também elíptico. Lábio inferior do estigma (caráter 71, Tabela 5), o estado orbicular pode ser encontrado na maioria dos táxons, e elíptico apenas em *G.filiformis* e *G.pygmaea*.

A deiscência da maioria das cápsulas (caráter 76, Tabela 5) foi circuncisa, exceto nos táxons *G.uncinata*, *G.violacea* e *G.lobata*, que apresentaram deiscência longitudinal característica que define a seção *Tayloria* (FROMM-TRINTA, 1979). Caráter chave na sustentação da divisão do gênero em seções, demonstrando pouca variação dentro das opções. A deiscência circuncisa pode ocorrer em duas formas, através da queda do opérculo da cápsula ou em espiral (FISCHER *et al.*, 2000).

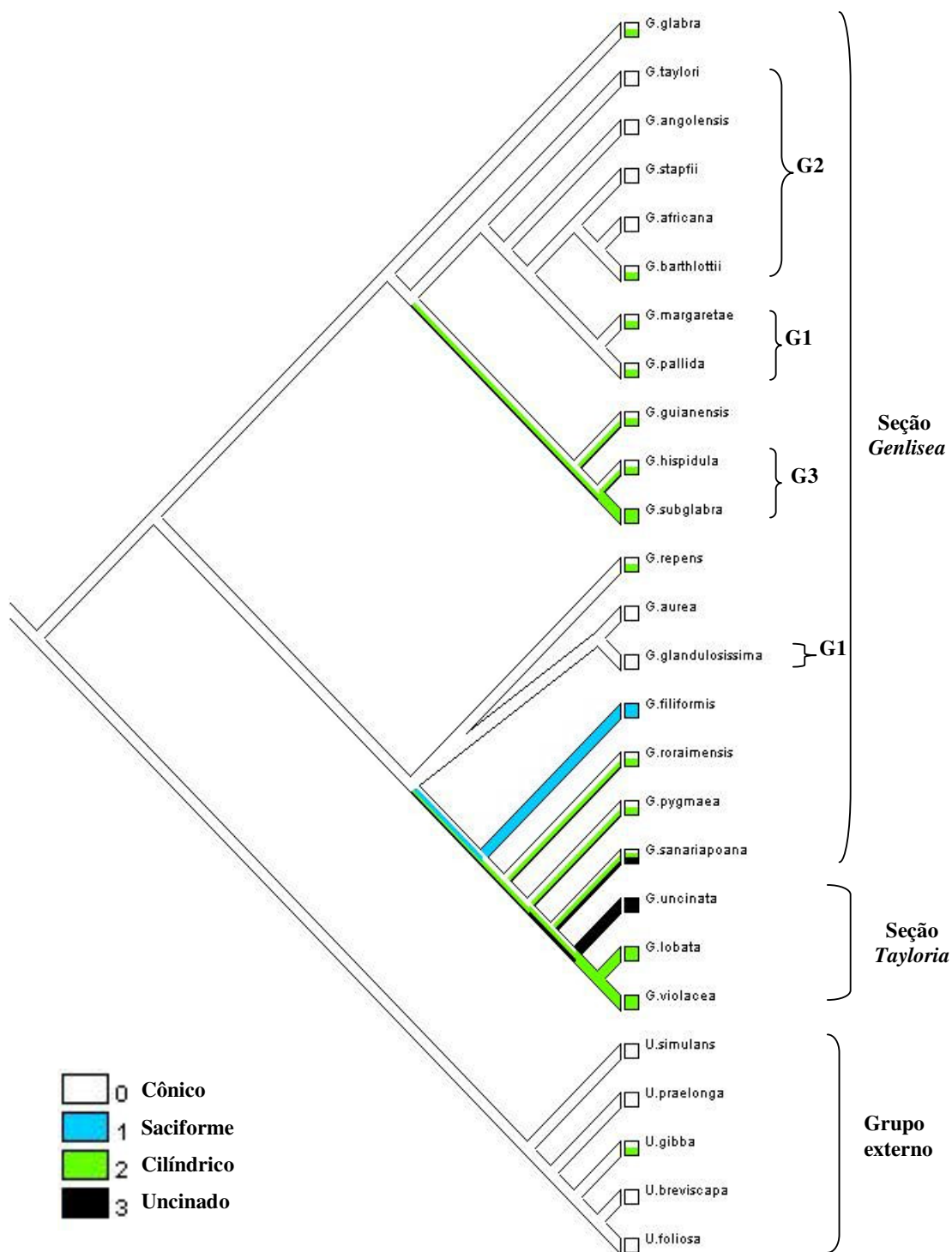


Figura 19. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* com 282 passos, resultante da busca heurística com 2000 réplicas. Representação da evolução do caráter - Formato do cálcar (caráter 9, Tabela 5). Os colchetes representam as seções propostas por Fromm-Trinta (1979) e grupo externo, e as chaves os agrupamentos citados por Fischer *et al.* (2000).

4.3.3 Táxons infragênicos de *Genlisea* e distribuição geográfica

A árvore mais parcimoniosa baseada em dados morfológicos e moleculares (Figura 5) apresentou agrupamentos que corroboraram com algumas divisões já citadas na literatura, como a seção *Tayloria*, mas não para a seção *Genlisea*, e o grupo G3, G1 e G2 demonstraram não serem monofiléticos entre as espécies africanas da seção *Genlisea* (FISCHER *et al.*, 2000). *G.glandulosissima* se apresentou fora de seu grupo, possivelmente devido ao caráter pilosidade exercer grande influência nesta análise e por *G.glandulosissima* apresentar grande densidade deste caráter junto com *G.aurea*. Este clado foi sustentado por 10 caracteres de pilosidade, sendo todos analisando o tricoma glandular pedunculado, na densidade de sua presença ou nas faces da corola, considerada como sinapomorfias entre as espécies.

Jobson *et al.* (2003, 5 spp.) e Müller *et al.* (2004, seis spp.; 2006, nove spp.) demonstraram em análises filogenéticas de Lentibulariaceae a separação da seção *Tayloria* da seção *Genlisea* dividindo os dois grupos. Müller *et al.* (2006) em recente trabalho adicionou a representação de um táxon de cada um dos grupos africanos em sua análise anterior, apontando a não monofilia das espécies africanas, e destacou *G.margaretae* espécie do leste africano e de Madagascar, por possuir afinidades com as espécies neotropicais. Neste trabalho a árvore mais parcimoniosa baseada em dados morfológicos também foi dividida em dois grandes clados (Figura 6). O clado I inicia com duas espécies americanas (*G.glabra* e *G.guianensis*), seguindo com nove espécies africanas. Já o clado II possui nove espécies americanas e uma africana (*G.glandulosissima*). No clado II a monofilia da seção *Tayloria* é clara, e se distingui do grupo americano de espécies de corola amarela como mais derivado. Plachno *et al.* (2007) interpretou que a concentração de determinados tricomas em nervuras encontrados em indivíduos americanos da seção *Genlisea*, teriam origem de um ancestral do grupo, subentendendo que a seção *Genlisea* seria a mais basal, como Jobson *et al.* (2004) havia citado em seu estudo molecular. Contudo o clado I apresenta uma espécie americana como mais basal (*G.glabra*) o que leva a pensar que o gênero *Genlisea* possa ter origem e diversificação no continente sul americano, como já proposto por (LEGENDRE *et al.*, 2002; JOBSON *et al.*, 2003; MULLER *et al.*, 2006).

4.4 Aspectos taxonômicos de *Genlisea*

A partir das topologias obtidas pela análise combinada (morfológica e molecular; Figura 5) e morfológica (Figura 6) do gênero, pôde-se verificar a monofilia da seção *Tayloria* e a parafilia da seção *Genlisea*, tal como fora demonstrado também por FISCHER *et al.* (2000). Com bases nos resultados apresentados, fica evidente que a sustentação de táxons como as seções do gênero *Genlisea* apenas pelo caráter padrão de deiscência do fruto - procedimento adotado por autores em estudos pretéritos como Fromm-Trinta (1979; 1981) - é demasiadamente frágil. As hipóteses filogenéticas apresentadas evidenciam a alta plasticidade fenotípica das linhagens, inclusive dos órgãos e estruturas reprodutivos. A alta plasticidade pode estar relacionada às expressivas taxas mutacionais encontradas no genoma de *Genlisea* que, junto com *Utricularia*, são consideradas entre as maiores na linhagem evolutiva das angiospermas (JOBSON & ALBERT, 2002; MULLER *et al.*, 2004, 2006, PLACHNO *et al.*, 2007). Sugere-se aqui a distinção dos táxons e grupos baseada em caracteres florais e pilosidade, da mesma forma como aplicado por Fischer *et al.* (2000) para os agrupamentos africanos (Figura 20), uma vez que são caracteres facilmente distinguíveis e são congruentes com a história filogenética de *Genlisea*, respeitando os grupos monofiléticos.

A sistemática filogenética provê empiricamente, através de um método explícito, a história evolutiva das linhagens evolutivas, informação que pode ser aplicada à classificação. Assim, baseado na história evolutiva dos grupos pode-se reunir os organismos com base no grau de relacionamento filogenético, possibilitando uma análise mais simples e direta (AMORIM, 2002). Considerando os táxons infragenéricos de *Genlisea* e com base nos resultados do conjunto de caracteres morfológicos, não faz sentido manter nenhuma das seções (*Genlisea* e *Tayloria*). É clara a monofilia da seção *Tayloria*, contudo o referido táxon é indefensável uma vez que manteria a seção *Genlisea* parafilética. Outro argumento a favor da não-manutenção das seções é o alto polimorfismo dos táxons incluídos na seção *Genlisea*, dificultando sua sustentação como um grupo natural. Da mesma forma é incongruente a proposta dos grupos africanos defendidos por Fischer *et al.* (2000), destacados como parafiléticos, na árvore de Müller *et al.* (2006; Figura 5 B) em análise molecular com nove espécies. No presente trabalho também é possível visualizar o grupo G1 como polifilético e G2 como parafilético (Figura 20) em análise morfológica com as 21 espécies do gênero.

Por outro lado, um novo rearranjo para o gênero seria adequado. *A priori* agrupando-se todos os táxons em complexos com base nos padrões morfológicos poderia ser um passo à busca de um sistema taxonômico baseado na história filogenética. A partir dos resultados obtidos defende-se a manutenção de dois complexos: o clado I (de *G. glabra* a *G. subglabra*; fig. 12) e o clado II (de *G. repens* a *G. violacea*). O clado I com predomínio das espécies africanas, exceto *G. glabra* e *G. guianensis* americanas, e corola violácea encontrada em todas as espécies, exceto *G. pallida* considerada como amarelo-creme ou albina. O clado II consiste de espécies com maioria americana exceto *G. glandulosissima*, e de corola amarela, salvo os táxons *G. sanariapoana* – *G. violacea* (Figura 20).

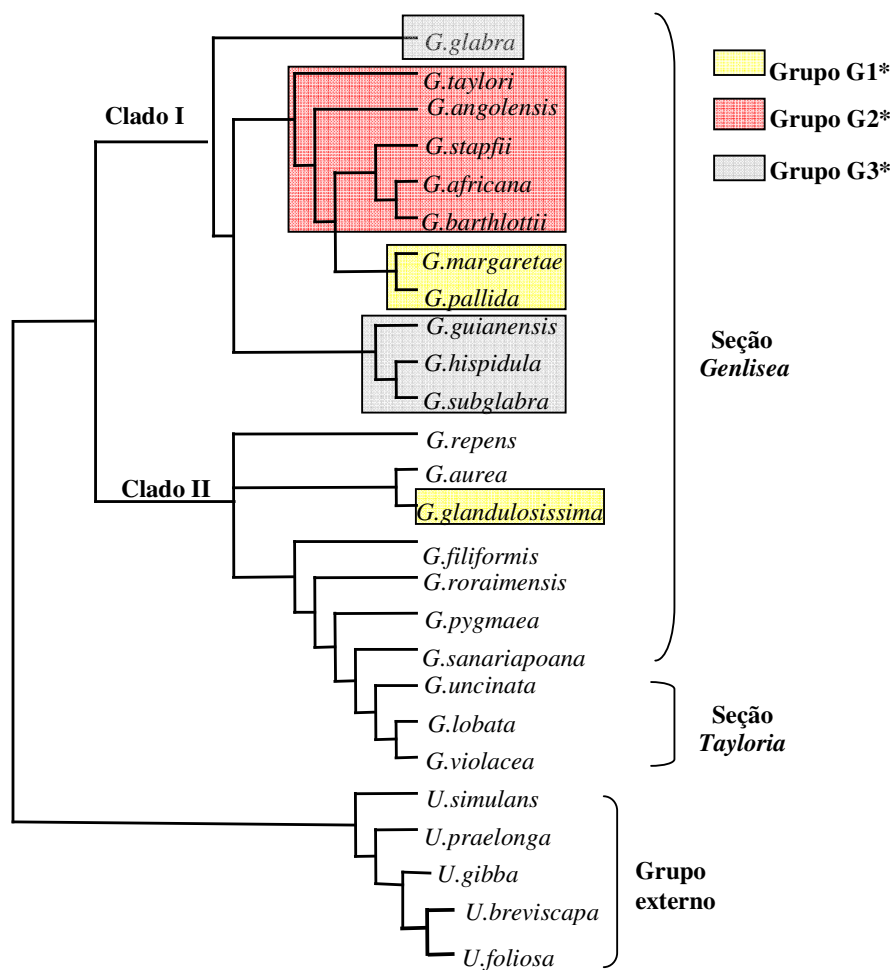


Figura 20. Árvore mais parcimoniosa para *Genlisea* (Lentibulariaceae). Complexos taxonômicos para o gênero *Genlisea*. * Representa os grupos propostos (FISCHER *et al.*, 2000).

5. CONCLUSÕES E SUGESTÕES

O presente trabalho propôs uma hipótese filogenética molecular parcial (5 spp.) e uma combinada (21 spp.) utilizando uma matriz morfológica, ambas apresentaram topologias satisfatórias e congruentes com os estudos filogenéticos preliminares do grupo.

Outra hipótese filogenética do gênero completo com base em caracteres morfológicos foi elaborada e apresentou resultados que confirmam a potencialidade da utilização da morfologia em estudos sobre evolução e sistematização dos grupos vegetais.

A codificação dos caracteres morfológicos demonstrou ser eficaz na análise da variação e plasticidade encontradas dentro do gênero *Genlisea*, possíveis adaptações ao habitat e distribuição geográfica.

A evolução dos caracteres pode ser visualizada dentro dos grupos, e demonstrou as sinapomorfias dos clados, e relações infragenéricas. Corroborando com a vigente divisão do gênero em parte.

A morfologia dos órgãos reprodutivos e principalmente a análise da pilosidade devem ser levadas em consideração na linhagem evolutiva do gênero *Genlisea* e no sistema classificatório dos seus táxons. Contudo sugere-se que o número de caracteres analisados da pilosidade não deva ser maior que 50% do número de caracteres analisados no total, para não assumir um peso desigual em relação aos outros caracteres analisados.

Novos estudos são necessário para uma ampla análise filogenética do gênero *Genlisea*, abrangendo todas as espécies e possíveis variedades, com base em caracteres morfológicos e moleculares, que possam ser corroborados e possibilitem uma maior sustentação de novas hipóteses de rearranjo taxonômico.

6. REFERÊNCIAS

ADAMEC, L. Oxygen Concentrations Inside the Traps of the Carnivorous Plants *Utricularia* and *Genlisea* (Lentibulariaceae). Oxford Journals. **Annals of Botany**, p.1-8, 2007.

AMORIM, D.,S. Fundamentos de Sistemática Filogenética. Holos Edit Ribeirão Preto 2002

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

BALDWIN, B.,G.; SANDERSOM, M., J.; MARK PORTER, M.; WOJCIECHOWSKI, M., F.; CAMPBELL, C., S.; DONOGHUE, M., J. The ITS region of Nuclear Ribossomal DNA: A Valuable Source of Evidence on Angiosperm Phylogeny. **Annals of the Missouri Botanical Garden** v 82. n 2. p 247-277. 1995.

BARTHLOTT, W.; POREMBSKI, S.; FISCHER, E.; GEMMEL, B. First protozoa-trapping plant found. *Genlisea*. Subterranean leaves, modified & hollow. **Nature** n.392, p.447, 1998.

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

CIESLAK, T.; POLEPALLI, J.S.; WHITE, A.; MÜLLER, K.; BORSCH, T.; BARTHLOTT, W.; STEIGER, J.; MARCHANT, A.; LEGENDRE, L. Phylogenetic Analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae):Chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. **American Journal of Botany** n.92, v.10, p.1723-36, 2005.

CORRÊA, M.A. 1999. A Família Lentibulariaceae no Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.

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

DARWIN, C. Insectivorous plants. D.Appleton & Co. New York 446-453:29-30 1875.

EDGECOMBE, G. D., GIRIBET, G. & WHEELER, W. C. Phylogeny of Henicopidae (Chilopoda: Lithobiomorpha): a combined analysis of morphology and five molecular loci. **Systematic Entomology**, v.27, p.31-64, 2002.

FARRIS, J. S., KÄLLERSJÖ, M., KLUGE, A. G. & BULT, C. Testing significance of incongruence. **Cladistics**, v.10, p.315-319, 1995.

FISCHER, E.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT. Revision of the genus *Genlisea* (Lentibulariaceae) in Africa and Madagascar with notes on ecology and phytogeography. **Nordic Journal of Botany**, n.20, v.3, 2000.

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

FROMM-TRINTA, E. Revisão das espécies do gênero *Genlisea* ST.-Hil. (Lentibulariaceae) das regiões Sudeste e Sul do Brasil. Dissertação de mestrado da Universidade Federal do Rio de Janeiro. Instituto Biociências, 1979.

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

FROMM-TRINTA, E. *Genliseas* americanas. *Sellowia*, n.36, p.55-62, 1984.

FROMM-TRINTA, E. & TAYLOR, P. *Genlisea pallida* Fromm-Trinta & P.Taylor: uma nova espécie para o gênero *Genlisea* St.-Hil. (Lentibulariaceae) **Bradea**, n4, v.27, p.176-179, 1985.

FROMM-TRINTA, E. *Genlisea lobata* Fromm-Trinta - uma nova espécie para o gênero *Genlisea* St.-Hil. sect. *Tayloria* (Lentibulariaceae). **Bradea**, n.5, v.14, p.152-155, 1989.

FROMM-TRINTA, E. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Lentibulariaceae. (Flora of the Serra do Cipó, Minas Gerais: Lentibulariaceae.) **Boletim Botânico da Universidade de São Paulo**, n.15, p.105-118, 1996.

GIRIBET, D. & WHEELER, W.C. On gaps. **Molecular Phylogenetic and Evolution**, n.13, v.1, p.132-143, 1999.

GOLOBOFF, P. NONA ver. 2. Publicado pelo autor, Tucumán, Argentina, 1999.

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

GREILHUBER, J., BORSCH, T., MÜLLER, K., WORBERG, A., POREMBSKI, S., BARTHLOTT, W. Smallest Angiosperm Genomes Found in Lentibulariaceae, with Chromosomes of Bacterial Size. **Plant Biology** n.8, p.770-777. 2006.

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

HOEHNE, F.C. Lentibulariaceae. Plantas aquáticas. Secretaria da Agricultura e Abastecimento do Estado de São Paulo, p.147-154, 1955.

JOBSON, R.W. & ALBERT, V. Molecular Rates Parallel Diversification Contrasts between Carnivorous Plant Sister Lineages. **Cladistics**, n.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**, n.28, v.1, p.157-171, 2003.

JORGENSEN, R.A. & CLUSTER, P.D. Modes and tempos in the evolution of nuclear ribosomal DNA: New characters for evolutionary studies and new markers for genetic and populations studies. **Annals Missouri Botanical Garden**, n.75, p.1238-1247, 1988.

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

JUNNIPER, B.E., ROBINS, R.J.; JOEL, D.M. The Carnivorous Plants. London: Academic Press, 1989.

KING, L.M. & SCHAAL, B.A.; Ribosomal-DNA variation and distribution in *Rudbeckia missouriensis*. **Evolution**, n.43, p.1117-1119, 1989.

KO, S.C.; O'KANE, S.L.; SCHAAL, B.A. Intra-specific taxonomy and comparisons of rDNA ITS-2 sequences of *Arisaema ringens* (Araceae). **Rhodora**, n.95, v.883/884, p.254-260, 1993.

KONDO, K. & SHIMAI, H. Phylogenetic analysis of Mexican and Central American *Pinguicula* (Lentibulariaceae) based on internal transcribed spacer (ITS) sequence. **Chromosome Botany**, n.2, p.67-77, 2007.

KLOTZ, S. & KOCK, U.V. Neufund von *Genlisea recurva* (Lentibulariaceae) auf Madagaskar. (A new record of *Genlisea recurva* (Lentibulariaceae) in Madagascar.) **Willdenowia**, n.20, v.1-2, p.131-133, 1991.

LEGENDRE, L.; MÜLLER, K.; BORSCH, T.; THEISEN, I.; BARTHLOTT, W. Evolution of carnivory in the *Lentibulariaceae*: considerations based on molecular, morphological, and physiological evidence. **International Carnivorous Plant Society** Tokyo, 2002.

LEGENDRE, L.; CIESLAK, T.; POPEPALLI, J. S.; WHITE, A.; MÜLLER, K.; BORSCH, T.; BARTHLOTT, W.; STEIGER, J.; MARCHANT, A. Phylogenetic of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. **American Journal of Botany**, n.92, v.10, p.1723-1736, 2005.

MIRANDA, V. F. O.; MARTINS, V. G.; BACCI Jr., M.; FURLAN, A. Phylogenetic relationships of Droseraceae based on morphological data and ITS rDNA sequences. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 2006, (submitted).

MIRANDA, V. F. O. Filogenia e Biogeografia de Droseraceae inferidas a partir de caracteres morfológicos e moleculares (18S, atpB, matK, rbcL e ITS). Tese de Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Julio de Mesquita Filho”, Campus Rio Claro, 2006.

MITTELSTAEDT, C. A. Filogenia do gênero *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) utilizando caracteres morfológicos e moleculares (região ITS do DNAr) pelo métodos de otimização direta. Dissertação de Mestrado. Universidade de Mogi das Cruzes, Mogi das Cruzes, 2008.

MÜLLER, K., BORSCH, T., LEGENDRE, L., POREMSBSKI, S. & BARTHLOTT, W. A phylogeny of Lentibulariaceae based on sequences of matK and adjacent non-coding regions. **American Journal of Botany**, n.87, p.145-146, 2000.

MÜLLER, K., BORSCH, T., LEGENDRE, L., POREMSBSKI, S., THEISEN, I.; BARTHLOTT, W. Evolution of carnivory in Lentibulariaceae and the Lamiales. **Plant Biology**, n.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**, 2004.

MÜLLER, K. F.; BORSCH, T.; LEGENDRE, L.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Recent progress in Understanding the Evolution of Carnivorous Lentibulariaceae (Lamiales). New York, **Plant Biology**, n.8, p.748-757, 2006.

NIXON, K. C. WinClada ver. 1.0000. Publicado pelo autor, **Ithaca**, NY, USA, 1999-2002.

PAGE, R.D.M. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. **Computer Applications in the Biosciences**, n.12, p.357-358, 1996.

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

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.

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

PLACHNO, B. J.; KISZKURNO, M. K.; SWIATEK, P. Functional Ultrastructure of *Genlisea* (Lentibulariaceae) Digestive Hairs. **Oxford Journals. Annals of Botany**, p.1-9, 2007.

REUT, M.S. Trap structure of the carnivorous plant *Genlisea* (Lentibulariaceae). **Botanica Helvetica**, n.103, p.101-111, 1993.

RIVADAVIA, F. A *Genlisea* Myth is Confirmed. **Carnivorous Plants News**, v. 36, n. 4, 2007.

SORENSEN, M. D. TreeRot. University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA, 1996.

STEYERMARK. *Genlisea sanariapoana* sp. nov. Botanical Exploration in Venezuela – III. Fieldiana: **Botany**, n.28, p.534-535, 1944.

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

SWOFFORD, D. L, OLSEN, G. J., WADDELL, P. J. and HILLIS, D. M. Phylogenetic inference. In: Molecular Systematics (D. M. Hillis, C. Moritz and B. K. Mable, Eds.), Sinauer Associates, Inc.,Sunderland, pp.407-425, 1996.

SWOFFORD, D. L. PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other metods). Sinauer Associates, Sunderland, 1999.

TAYLOR, P. & FROMM-TRINTA, E. Uma nova espécie para o gênero *Genlisea* St. Hil. sect. *Tayloria* (Lentibulariaceae): *Genlisea uncinata* P. Taylor & Fromm-Trinta. **Bradea** n.3, v.41, p.365-368, 1983.

TAYLOR, P. The genus *Utricularia*: a taxonomic monograph. In Kew Bulletin Additional Series XIV. London: **Royal Botanic Gardens**, 1989.

TAYLOR, P. The genus *Genlisea* St.Hill. – an annotated bibliography. **Carnivorous Plants News**, n.20, v.20, p.27–33, 1991.

THEOBALD, W. L.; KRAHULIK, J. L.; ROLLINS, R. C. Trichome description and classification. In: METCALFE, C.R.; CHALK, L. (Ed.) **Anatomy of Dicotyledons**. 2ed. Oxford: Oxford Science, v.1, cap.5, p.41-53, 1979.

WHEELER, W.C. Sequence alignment, parameter sensivity, and the phylogenetic analysis of molecular data. **Systems Biology**, v.44, p.321-331, 1995.

WHEELER, W. C. Optimization alignment: the end of multiple sequence alignment in phylogenetics? **Cladistics**., n.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.; LE, S.; & TAYLOR, J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In PCR Protocols: a guide to methods and applications. **Academic Press**, 1990.

7. Anexo – Sequências alinhadas da região ITS do rDNA de *Genlisea* e *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregados na filogenia.

Tabela 7. Sequências alinhadas da região ITS do rDNA de *Genlisea* e *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregados na filogenia (- = ausência de informação; . = repetição da coluna, N=*gaps*, A=adenina, T=timina, C=citosina, G=guanina).

	10	20	30	40	50	60	70	80	90	100
—									
Ghispidula	NNNNNAAGGATCATTGTCGCAC----CCGAAAGAATCGAGTAC--ACCGCGG-ACGTGTGT-----CGTTCATTACCGCGTCGAACCCC-ACGC-GC									
GlobataAG.----.....A..A.A.TCG---.....A-.TC..-----TA.CG..GCT.AT.AG.TG.G.--...-A.									
GpallidaGC.GTCC..CGT.A.....CCTGCGGT..T.T-G..C.C.CGTCGCAGA..CGGCCGCATC.....GG.GT.-G...GA.									
GrepensGC.GTCC..-GTGA.....CCTGCGGT..T.T-G..C.C.CGTCGTGGA..CGGCCGCATC.....GG.GT.-G...GA.									
GviolaceaAG.----.....A.-.A.TCG---.....A-.TC..-----TA.CG..GCT.AT.AG.TG.G.--.A--..									
FOLIOSACGA..A.CAA.ATATC.GTTG...G..TCGTTT-----AAC..TCT.T.GT-----G...A-----TCGGTG.GCT..TC..									
PRAELONGACGA..G.CGA.ATATC.GTTG...TG..TCGTTTTTC.TCG.T...ACCG.T.A.CGATC---GAA..AGC.AGTA.AACTA.G.A..CCTCTTAT									
BREVISCAPACGA..A.CGA.ATATC.GTTG...G..TTGTTT-----AATC.T....AA-----AT..AA..A--A..T.T.GCTG.GCT.TTC..									
	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200
									
Ghispidula	GGGATGTCGGTTCGCGTCGATACCGACGTGC---CCTCTTCCGCCGCGCGGGCTCGAC-----CGTCACAGTAC---CCCACGGCGCA									
Globata	...CATG.CC.GTT...CCC.TCC...-....G.TGGG..T...T.CT.C...-----G.G.GA.AA.TGTA.T.....G									
Gpallida	..GG.C.TT.TC..C..T.CG.CG..CGA---G..CGA.T.TCTCG.TC...G-----AC.GT.ACGAA--G.....									
Grepens	..--.C.TT.TCT.C..T.GG.CG..CG----GCTCGA.T..CTT..TC...GTTGTTTGTCTACCGACGGAC.GT.AC.AAA-G.....									
Gviolacea	..CATC.CC.GTT..T.CCC.TCC...-....G.TGGG.....T.CT.C..G-----G.G.GA.AA.TGTA.....G									
FOLIOSA	.CACCAC.TTAA.GAA..GAGGAT-----TCA.TC.AA.CGATC...T-----GTT..TT-----TT...--									
PRAELONGA	A.ACCAA.ATGG.GTA..TAC.AT..A..TtagTT..TCAT.T.GT..ATTC..T.G-----ACATAAAT...CG.CAAGATTTT...TT									
BREVISCAPA	.CACC.C.A-AG.GAG..GAGGAT-----ACAATC.AC.CGCTC.C.AT-----ATTT-CTT-----TT...--									
	210	220	230	240	250	260	270	280	290	300
									
Ghispidula	--GTGCGCGCCAAGGAA-AACATAAGTAAC-CGACCGTGCGGCCGTCGAGACCCGTCGCCGTTTCGCGGTGAGCGGGCTCGGCCGTTTCGCACGATCGGAA									
Globata	--.CAA.....G...-C.T..G---.GT..T..AT.-CT.T..G---.....T.....CA..TTA.G..A.CTGG.A.C...T.T.T									
Gpallida	CGA..G.....G.....-C.GT.G..AG..G..G.A.CGTACG.GCG...AA...CCC.T.CCC.CA...CGGG..GGCCGG.C.CGT..GT.GC									
Grepens	GTA..G.....G.....G...C.GT.G..AG..GT..G.A.TGTACG.GCG...AAA..TC-----CA...CGGA..GGCCGG.C.CGT..ATTCC									
Gviolacea	--.CAA.....G...-C.T..G---.GT...CT.AT.-C..T..TG.-----T.....C..ATTA.G..A.CTGG.A.C...T.A.T									
FOLIOSA	-C.-.A....TT..GG-GGTT.TGAG----CGG..AAG.AT-----GCGG.G..----.AA.CA..CCGA.---ACCA..C.G..C----.T									
PRAELONGA	-CA.....A.GTCCT.-.GT.CG.AC---.T.G..AA..CA.CA.AT..T.GTGGTA.AACAA.AACACATCT.GG.--.CCAATTTG..TCATTGG									
BREVISCAPA	-CAA.A....TT..GG-GGTT.GGA.-----TG.G.AAG.AT..A..C.GT.GAGG.AA.-----AC.CA..CCGA.---CT.CTCAC.A.-----.									

Tabela 7. Sequências alinhadas da região ITS do rDNA de *Genlisea* e *Utricularia* (Lentibulariaceae) empregados na filogenia (- = ausência de informação; . repetição da coluna, N=gaps, A=adenina, T=timina, C=citosina, G=guanina).. (Continuação)

	310	320	330	340	350	360	370	380	390	400	
Ghispidula										
Ghispidula	GATGGCAT--ATGTCGTCTCAACACGAAACGACTCTCGGCAACGGATATCTCGGCTCTTGCATCGATGAAGAACGTAGCGAAATGCGATACTTGGTGTGA										
GlobataTG.TA...C.A..G.....T--.....A.....C.....										
Gpallida	CCC..TCG--...AAAA.GTGCAGTCGT.....T.....C.....										
Grepens	CCC..TCG--...AAA..GTGTAGTCGT.....T.....C.....										
GviolaceaTG.TA...C.A..G.....T--.....A.....C.....										
FOLIOSACGCTCACA.GT..----ACGGT..TT..GG--GG.TCG.CAA.GATNCT.CCGCAG.T.C.CCT...G.-----AC...T-----										
PRAELONGA	.TC...GGAATCAC.AC..ACGA.ACG.TG.TGC.GGACTGGT.C.C.GACGAC....CGT.TCC.T.TA...GGC.TCGTCAATGAT.C.TCC.CAG										
BREVISCAPA	A.CAC...AAA--ACA.GT..----ACGGT..TTATGG--GG.TCG.CAA.GAT.CT.CCGCAG.T.C.CCT...G.-----AC...TG...T										
	410	420	430	440	450	460	470	480	490	500	
Ghispidula										
Ghispidula	ATT-GCAGAATCCCGTGA-----ACCATCGAGTCTTTGAACGCAAGTTGCGCCCCGAAGCATTTCATGCCGAGGGCAGCCTGCCTGGGCGTACGCATCG										
Globata	..-.....C.....-----.....A.....T.....A.....										
Gpallida	..-.....C.....-----.....G.....T.....T.....T.A.....										
Grepens	..-.....C.....-----.....G.....T.....										
Gviolacea	..-.....C.....-----.....A.....										
FOLIOSA	-----...C.....-----G..T.T..A.....G.....G..G..GA.TCC..A.....										
PRAELONGA	C..G.TGTG..TG.AG..TTCGTG.....T..ACTC...T.....TT.....A.....AT.										
BREVISCAPA	GA.T.....-----.....G..GGATCC..A.....T.....T...T										
	510	520	530	540	550	560	570	580	590	600	
Ghispidula										
Ghispidula	CGT-TGTCCCCCCTCCCGTTTTTCAGCGACATTCGCTCGCGGGTAACGGGTGGTTCGGGGCGTACATTGGCCTCCCGC----TCGCTCGTCGCGCACGGC										
Globata	...-C.C...G...A...CCG.C..T..-----CGT...TC--AT..AAC..T...GTC.....TG---.T..T.....										
Gpallida	...G..CA.....G..TCCGCCGGA.C-----T...A-----CG.TGGC..T...C.G.....TTCGAC..TC.CC.CT..G....										
Grepens	...G..CA.....A..TCCGCCGGA..-----T...A-----TG.TGGC..T...C.G.....TTCGA..TC.CCACA..G....										
Gviolacea	...-C.C...G..TA.A.CCGCC..T..-----GT...GC--AT..AAA..T...TTC.....TG---.....-T...G....										
FOLIOSA	T..-C.CT.....TG.A.CG..GT..-----TC.ACCCGGT--..A.GC.C.T..ATGCAC.TGGC.G..GACGT.G.GCT--.C..TG..CT										
PRAELONGA	T.C-CT.TA..AT.CTTATGGAG..C..-----T..AT.TG---G.A.GT.T...TGG.....AACGC.TAAA---CT.TTT...										
BREVISCAPA	T..-C.CT.T..AA.TT...CCC.-----T.A.CCGGT--CAT..T..TT..AGGGG...GG.GG..GATGT.G..CT--.C..TGT.CT										

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](#)