

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 29/07/2018.

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP  
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**FILOGENIA MOLECULAR DE *Utricularia* sect. *Utricularia*  
(LENTIBULARIACEAE) BASEADA EM DOIS *loci* NUCLEARES E  
UM ESPAÇADOR CLOROPLASTIDIAL**

Guilherme Camara Seber

Agrônomo

**2016**

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP**  
**CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**FILOGENIA MOLECULAR DE *Utricularia* sect. *Utricularia*  
(LENTIBULARIACEAE) BASEADA EM DOIS *loci* NUCLEARES E  
UM ESPAÇADOR CLOROPLASTIDIAL**

Guilherme Camara Seber

Orientador: Prof. Dr. Vitor Fernandes Oliveira de Miranda

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas)

**2016**

S443f Seber, Guilherme Camara  
Filogenia molecular de *Utricularia* sect. *Utricularia*  
(Lentibulariaceae) baseada em dois *loci* nucleares e um espaçador  
cloroplastidial / Guilherme Camara Seber. – – Jaboticabal, 2016  
x, 64 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,  
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2016  
Orientador: Vitor Fernandes Oliveira de Miranda  
Banca examinadora: Fábio Pinheiro, Alessandro de Mello Varani  
Bibliografia

1. Lentibulariaceae. 2. *Utricularia*. 3. *Utricularia* sect. *Utricularia*. I.  
Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.

CDU 631.52:581.137.2

Ficha catalográfica elaborada pela Seção Técnica de Aquisição e Tratamento da Informação –  
Serviço Técnico de Biblioteca e Documentação - UNESP, Câmpus de Jaboticabal.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: F I L O G E N I A M O L E C U L A R D E  
*Utricularia* sect. *U. tricularia* (LENTIBULARIACEAE) BASEADA EM  
DOIS *loci* NUCLEARES E UM ESPAÇADOR CLOROPLASTIDIAL


AUTOR: GUILHERME CAMARA SEBER

ORIENTADOR: VITOR FERNANDES OLIVEIRA DE MIRANDA

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em AGRONOMIA  
(GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:

  
Prof. Dr. VITOR FERNANDES OLIVEIRA DE MIRANDA  
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal

  
Prof. Dr. FÁBIO PINHEIRO  
Departamento de Botânica - Instituto de Biologia / UNICAMP - Campinas/SP

  
Prof. Dr. ALESSANDRO DE MELLO VARANI  
Departamento de Tecnologia / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 29 de julho de 2016

## DADOS CURRICULARES DO AUTOR

**Guilherme Camara Seber**, nascido em 05/09/1991, possui graduação em Engenharia Agrônômica pela UNESP – Câmpus de Botucatu, onde realizou estágio acadêmico e adquiriu experiência na área de Melhoramento Genético de Grandes Culturas. Recebeu bolsa de iniciação científica (CNPq) atrelada ao projeto intitulado “Seleção Individual com Teste de Progênes em Crambe”. Realizou estágio curricular no IMA (Instituto Mato-grossense do Algodão), na área de Melhoramento Genético de plantas oleaginosas. Atualmente se encontra realizando o curso de Mestrado Acadêmico pela FCAV, UNESP de Jaboticabal, no Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas).

## AGRADECIMENTOS

Agradeço à minha família, da qual sinto saudades constantemente e pela qual sou completamente apaixonado.

Agradeço profundamente ao meu círculo profissional, composto pelos integrantes do LSV (Laboratório de Sistemática Vegetal) da FCAV e pelo professor Vitor Miranda. Sou muito grato pelo intercâmbio de experiências, não apenas profissionais, mas culturais e pela construção de profundos laços de amizade.

O apoio dos meus amigos, com os quais divido não apenas um teto, mas segredos, momentos de descontração e boas gargalhadas também foi essencial.

Agradeço ao professor Lubomír Adamec pelas amostras biológicas de espécies de *Utricularia*, essenciais à realização do presente estudo.

Finalmente, sou grato ao CNPq e à FAPESP pelo financiamento do trabalho em questão.

## SUMÁRIO

### RESUMO

### ABSTRACT

Introdução.....	1
Revisão de literatura.....	4
Lentibulariaceae.....	4
<i>Utricularia</i> .....	9
<i>Utricularia</i> sect. <i>Utricularia</i> .....	12
Material e Métodos.....	18
Obtenção de Material Vegetal e extrações de DNA.....	18
Prospecção de genes nucleares e desenvolvimento de <i>primers</i> .....	18
Reações de PCR e sequenciamento.....	20
Análises moleculares.....	22
Resultados e discussão.....	24
Clados bem suportados em <i>Utricularia</i> sect. <i>Utricularia</i> .....	39
Clado A: <i>Utricularia floridana</i> , <i>U. gibba</i> e <i>U. striata</i> .....	39
Clado B: <i>Utricularia breviscapa</i> e <i>U. radiata</i> .....	40
Clado C: <i>Utricularia aurea</i> , <i>U. inflexa</i> e <i>U. reflexa</i> .....	41
Clado D: <i>Utricularia foliosa</i> e <i>U. hydrocarpa</i> .....	41
Clado E: <i>Utricularia australis</i> , <i>U. bremii</i> , <i>U. dimorphanta</i> , <i>U. intermedia</i> , <i>U. machrorhiza</i> , <i>U. minor</i> , <i>U. ochroleuca</i> , <i>U. stygia</i> e <i>U. vulgaris</i> .....	42
Posicionamento de <i>Utricularia olivacea</i> .....	48
Conclusões.....	50
Referências.....	51



# FILOGENIA MOLECULAR DE *Utricularia* sect. *Utricularia* (LENTIBULARIACEAE) BASEADA EM DOIS *loci* NUCLEARES E UM ESPAÇADOR CLOROPLASTIDIAL

## RESUMO

*Utricularia* sect. *Utricularia* é uma das mais ricas do gênero *Utricularia*, com 35 espécies. A seção *Utricularia* possui distribuição cosmopolita, ocorrendo desde os trópicos até altas latitudes. Tratam-se de macrófitas aquáticas de padrão vegetativo muito semelhante. *U. sect. Utricularia* é um dos grupos mais derivados dentro do gênero *Utricularia*, o maior de Lentibulariaceae. A família comporta três gêneros de plantas carnívoras, com *Pinguicula* compondo um grupo irmão a *Genlisea* e *Utricularia*. As armadilhas de *Pinguicula* são as próprias folhas, que possuem uma mucilagem adesiva que captura principalmente insetos. As armadilhas de *Genlisea* e *Utricularia* são modificações foliares que possuem mecanismos bastante complexos para a captura de presas, destacando-se os utrículos, que possuem um mecanismo ativo de sucção de pequenos organismos e dão o nome ao gênero *Utricularia*. O presente estudo empregou dados moleculares para a reconstrução filogenética de 21 espécies de *U. sect. Utricularia*, utilizando-se como grupo externo outras onze espécies do mesmo gênero e três de *Genlisea*. Foram construídas matrizes a partir do alinhamento de sequências homólogas de dois genes nucleares, *RBP2* e *LEAFY*, bem como de um espaçador do DNA plastidial, *rpl20-rps12*. Os resultados convergem quanto à parafilia de *U. sect. Utricularia*, com *U. olivacea* alocando-se como grupo irmão de *Utricularia* sect. *Vesiculina*, evidenciando a necessidade de modificações taxonômicas e criação de uma nova seção. Os dados sugerem também a ocorrência de sucessivos eventos de hibridação entre alguns táxons da seção *Utricularia*. Determinados caracteres morfológicos suportam grupos de espécies, como as características florais, o padrão de deiscência das cápsulas, a estrutura morfológica das sementes, a ocorrência de dimorfismo acentuado nos ramos e a presença de flutuadores na base da inflorescência, e convergem com os resultados do presente estudo, que se basearam no DNA.

Palavras chave: *Utricularia* sect. *Utricularia*, Lentibulariaceae, plantas carnívoras, hibridação, filogenia.

# MOLECULAR PHYLOGENY OF *Utricularia* sect. *Utricularia* (LENTIBULARIACEAE) BASED ON TWO NUCLEAR *loci* AND ONE CHLOROPLASTIDIAL SPACER

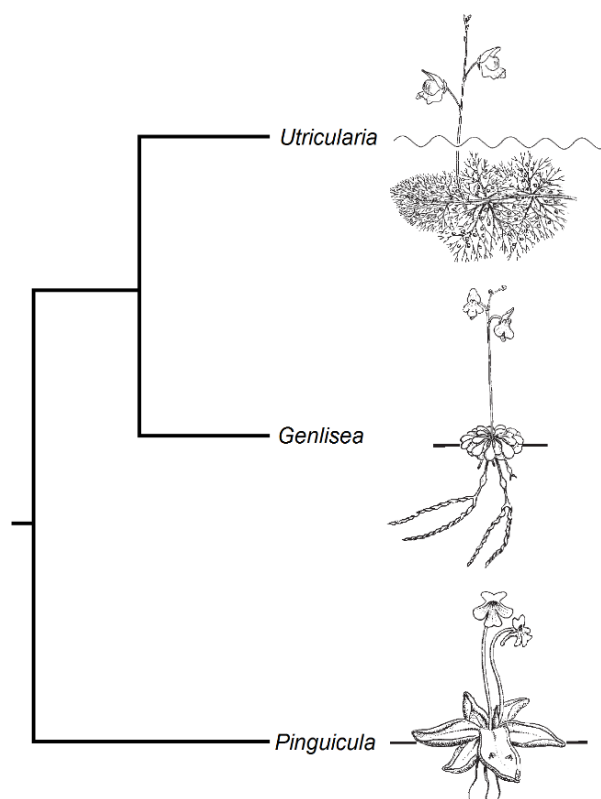
## ABSTRACT

*Utricularia* sect. *Utricularia* is one of the richest in the genus *Utricularia*, with 35 species. The section *Utricularia* has worldwide distribution, occurring from the tropics to high latitudes. It is a group of aquatic plants with very similar vegetative patterns. *U. sect. Utricularia* is one of the most derivative group of the genus *Utricularia*, the biggest of Lentibulariaceae. The family comprises three genera of carnivorous plants, with *Pinguicula* as a sister group to *Genlisea* and *Utricularia* clade. The traps of *Pinguicula* are mucilaginous leaves, adapted to capture mainly insects. The traps of *Genlisea* and *Utricularia* are leaf modifications that have very complex mechanisms to capture prey, standing out the utricles, that have an active mechanism to suction small organisms and gave the origin of the name of genus *Utricularia*. This study used molecular data for phylogenetic reconstruction of 21 species of *U. sect. Utricularia*, using eleven other species of the same genus and three of *Genlisea* as outgroup. We constructed matrices from the alignment of homologous sequences of two nuclear genes, *RBP2* and *LEAFY*, and a spacer of cpDNA, *rp20-rps12*. The results converge as the paraphyly of *U. sect. Utricularia*, with *U. olivacea* allocating up as a sister group of *Utricularia* sect. *Vesiculina*, highlighting the need for taxonomic modifications and the creation of a new section. The data also suggests the occurrence of successive hybridization events between some species of the section *Utricularia*. Some groups are also supported by the morphological pattern, with the same floral characteristics, the same pattern of dehiscence of the capsules, the same morphological structure of seeds, the occurrence of dimorphism pronounced in branches and the presence of floats at the base of inflorescences, and it converges with the results of this study, based on DNA.

Keywords: *Utricularia* sect. *Utricularia*, Lentibulariaceae, carnivorous plants, hybridization, phylogeny.

## Introdução

A família Lentibulariaceae tem chamado a atenção de alguns grupos de pesquisa ao redor do mundo, devido a um conjunto de características genéticas, bioquímicas, ecológicas e estruturais. Os três gêneros que compõem a família, *Pinguicula*, *Genlisea* e *Utricularia*, tratam-se de plantas carnívoras com mecanismos distintos adaptados à captura de presas (JUNIPER et al., 1989; LLOYD, 1942). A família é monofilética e *Pinguicula* é um grupo irmão ao clado composto por *Genlisea* e *Utricularia* (fig. 1) (CIESLACK et al., 2005; JOBSON et al., 2003; MÜLLER; BORSCH, 2005; MÜLLER et al., 2000, 2004). *Pinguicula* possui armadilhas mais simples, compostas por folhas adesivas que capturam principalmente insetos (CASPER, 1966; HESLOP-HARRISON, 2004). *Genlisea* compreende pequenas plantas munidas de armadilhas subterrâneas, que formam forquilhas e são espiraladas ao longo da maior parte de sua extensão (FLEISCHMANN, 2012a). Essas estruturas possuem fendas onde microrganismos do solo se inserem, e acabam sendo digeridos (BARTHLOTT et al., 1998; FLEISCHMANN, 2012a). *Genlisea* destaca-se por possuir espécies nas quais são encontrados os menores genomas conhecidos em plantas (FLEISCHMANN et al., 2014). *Utricularia* é o gênero com a maior riqueza de espécies da família, bem como possui grande variação de configurações morfológicas, muitas vezes dentro da mesma espécie (GUISANDE et al., 2007; TAYLOR, 1989). Suas armadilhas são pequenas vesículas denominadas utrículos, que possuem um mecanismo ativo de sucção, acionado quando tricomas próximos à sua entrada são estimulados por pequenos organismos (POPPINGA et al., 2016). Os gêneros *Genlisea* e *Utricularia* possuem altas taxas de substituição de nucleotídeos em seus genomas, fenômeno que pode estar relacionado à diversificação e à plasticidade morfológica, com ênfase em *Utricularia* (JOBSON; ALBERT, 2002). O fato desses dois gêneros apresentarem espécies com os menores genomas conhecidos em plantas os tornam modelos interessantes para que mecanismos de contração genômica em vegetais sejam estudados (IBARRA-LACLETTE et al., 2011; IBARRA-LACLETTE et al., 2013, LEUSHKIN et al., 2013).



**Fig. 1.** Relações filogenéticas entre os gêneros da família Lentibulariaceae. Extraído e adaptado de Müller et al. (2006).

O gênero *Utricularia*, assim como as demais Lentibulariaceae, possui um histórico taxonômico controverso (BARNHART, 1916; DE CANDOLLE, 1844; KAMIÉNSKY, 1895; TAYLOR, 1989; VAHL, 1805), porém dados moleculares vêm corroborando a divisão seccional do gênero proposta por Taylor (1989), com algumas modificações (MÜLLER; BORSCH, 2005; JOBSON et al., 2003). *Utricularia* sect. *Utricularia* trata-se de uma das seções mais derivadas do gênero (MÜLLER; BORSCH, 2005; JOBSON et al., 2003), composta por plantas aquáticas com padrão morfológico dos órgãos vegetativos muito similar, e ampla distribuição pelo mundo (TAYLOR, 1989). Algumas características ocorrem com frequência nas espécies da seção *Utricularia*, como o dimorfismo dos ramos (ADAMEC, 2007), a ocorrência de turiões (ADAMEC, 2008), a presença de flutuadores na base da inflorescência (RUTISHAUSER, 1993; TAYLOR, 1989), a ocorrência de corola amarelada, folhas divididas em segmentos capilares ou ausentes, presença de estolões bem desenvolvidos e ocorrência de utrículos

dimórficos. Algumas espécies da seção *Utricularia* jamais frutificam, apesar de entrarem em florescimento (TAYLOR, 1989). A identificação taxonômica em *U. sect. Utricularia* através da morfologia dos órgãos vegetativos é muitas vezes dificultosa (ASTUTI, 2016). Foram constatadas irregularidades cromossômicas em algumas espécies estéreis da seção *Utricularia*, como no caso de *U. ochroleuca* (CASPER; MANITZ, 1975). Além das evidências morfológicas e citogenéticas, o emprego de marcadores moleculares confirmou a origem híbrida de alguns táxons de *U. sect. Utricularia*, em populações estéreis de *U. australis* (KAMEYAMA et al., 2005).

Os problemas referentes à delimitação taxonômica em *Utricularia sect. Utricularia*, assim como o desconhecimento das relações filogenéticas entre suas espécies, gera a necessidade de obtenção de dados moleculares para que a hipótese de monofilia do grupo seja testada, visto que Jobson et al. (2003), analisando marcadores do cpDNA, constataram que a seção *Utricularia* é parafilética.

## Conclusões

A delimitação de *Utricularia* sect. *Utricularia* baseada na obra de Taylor (1989) torna o grupo parafilético devido à incorporação de *U. olivacea*, espécie que aloca-se como grupo irmão de *U.* sect. *Vesiculina*. Devido a isso, o presente estudo propõe a criação de uma nova seção, que englobaria essa espécie e *U. biovularioides*, morfologicamente relacionada.

A reconstrução filogenética de *Utricularia* sect. *Utricularia* baseada em dois genes nucleares e um espaçador cloroplastidial pôde detectar clados majoritários dentro do grupo, sendo eles: *U. floridana*, *U. gibba* e *U. striata*; *U. breviscapa* e *U. radiata*; *U. aurea*, *U. inflexa* e *U. reflexa*; *U. foliosa* e *U. hydrocarpa*; e finalmente *U. australis*, *U. bremii*, *U. minor*, *U. stygia*, *U. intermedia*, *U. dimorphanta*, *U. ochroleuca*, *U. vulgaris* e *U. machrorhiza*, com o último clado sendo composto por espécies que provavelmente se hibridizaram frequentemente ao longo da sua história evolutiva.

Finalmente, o emprego dos genes nucleares de poucas cópias no genoma de angiospermas, *RPB2* e *LEAFY*, se mostrou metodologicamente viável, podendo ser utilizados como bons marcadores em estudos subsequentes.

## Referências

ADAMEC, L. Investment in carnivory in *Utricularia stygia* and *U. intermedia* with dimorphic shoots. **Preslia**, v. 79, n. 2, p. 127-139, 2007.

ADAMEC, L. Respiration and photosynthesis of bladders and leaves of aquatic *Utricularia* species. **Plant Biology**, v. 8, n. 06, p. 765-769, 2006.

ADAMEC, L. Respiration of turions and winter apices in aquatic carnivorous plants. **Biologia**, v. 63, n. 4, p. 515-520, 2008.

ADAMEC, L. The comparison of mechanically stimulated and spontaneous firings in traps of aquatic carnivorous *Utricularia* species. **Aquatic Botany**, v. 94, n. 1, p. 44-49, 2011.

AKAIKE, H. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. In: Petrov, B.N. & Csaki, F. (Eds). **Second International Symposium on Information Theory**. Budapest: Akademiai Kiado. pp. 267–281, 1973.

ALBERT, V. A.; JOBSON, R. W.; MICHAEL, T. P.; TAYLOR, D. J. The carnivorous bladderwort (*Utricularia*, Lentibulariaceae): a system inflates. **Journal of Experimental Botany**, v. 61, n. 1, p. 5-9, 2010.

ALMEIDA, J.; ROCHETA, M.; GALEGO, L. Genetic control of flower shape in *Antirrhinum majus*. **Development**, v. 124, n. 7, p. 1387-1392, 1997.

ALTSCHUL, S. F.; GISH, W., MILLER, W., MYERS, E. W.; LIPMAN, D. J. "Basic local alignment search tool." **Journal of Molecular Biology** v.215, p.403-410, 1990.

ASTUTI, G. Biosystematics of European species of carnivorous genus *Utricularia* (Lamiales, Angiosperms). 2016. 114p. Tese (Doutorado em Biologia) – Universidade de Pisa, Pisa, 2014.

BANDEL, H.-J.; FORSTER, P.; RÖHL, A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. **Molecular biology and evolution**, v. 16, n. 1, p. 37-48, 1999.

BARTHLOTT, W.; POREMBSKI, S.; FISCHER, E.; GEMMEL, B. First protozoa-trapping plant found. **Nature**, 392, 447, 1998.

BARNHART, J. H. **Segregation of genera in Lentibulariaceae**. New York Botanical Garden, 1916.

BARRACLOUGH, T. G.; SAVOLAINEN, V. Evolutionary rates and species diversity in flowering plants. **Evolution**, 55, 677-683, 2001.

BAUMEL, A.; AINOUCHE, M. L.; BAYER, R. J.; AINOUCHE, A. K.; MISSET, M. T. Molecular phylogeny of hybridizing species from the genus *Spartina* Schreb. (Poaceae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 22, n. 2, p. 303-314, 2002.

BEAL, E. O. **A review of *Utricularia olivacea* Wright ex Grisebach (Lentibulariaceae)**. 1968.

BENNETT, J. R.; MATHEWS, S. Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 7, p. 1039-1051, 2006.

BENNETT, M. D.; LEITCH, I. J. Nuclear DNA amounts in angiosperms: targets, trends and tomorrow. **Annals of Botany**, v. 107, n. 3, p. 467-590, 2011.

BERETTA, M.; RODONDI, G.; ADAMEC, L.; ANDREIS, C. Pollen morphology of European bladderworts (*Utricularia* L., Lentibulariaceae). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 205, p. 22-30, 2014.



BRYANT, D.; MOULTON, V. NeighborNet: An agglomerative method for the construction of planar phylogenetic networks. In: **International Workshop on Algorithms in Bioinformatics**. Springer Berlin Heidelberg, 2002. p. 375-391.

CARAVIERI, F. A.; FERREIRA, A. J.; FERREIRA, A.; CLIVATI, D.; MIRANDA, V. F. O.; ARAÚJO, W. L. Bacterial community associated with traps of the carnivorous plants *Utricularia hydrocarpa* and *Genlisea filiformis*. **Aquatic Botany**, v. 116, p. 8-12, 2014.

CASPER, S. J., MANITZ, H. Beiträge zur Taxonomie und Chorologie der mitteleuropäischen *Utricularia* - Arten 2. Androsporogenese, Chromosomenzahlen und Pollenmorphologie. Feddes Repertorium, v. 86, n. 4, p. 211-232, 1975.

CASPER, S. J. Monographie der Gattung *Pinguicula* L. **Bibliotheca Botanica**, 1–209, 1966.

CIESLACK, T.; POLEPALLI, J. S.; WHITE, A., MÜLLER, K.; BORSCH, T.; BARTHLOTT, W.; STEIGER, J.; MARCHAND, A.; LEGENDRE, L. Phylogenetic analysis of *Pinguicula* (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. **American Journal of Botany**, 92, 1723–1736, 2005.

CLARKSON, J. J.; KELLY, L. J.; LEITCH, A. R.; KNAPP, S.; CHASE, M. W. Nuclear glutamine synthetase evolution in *Nicotiana*: phylogenetics and the origins of allotetraploid and homoploid (diploid) hybrids. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 55, n. 1, p. 99-112, 2010.

COHN, Ferdinand. Über die Funktion der Blasen von *Aldrovanda* und *Utricularia*. **Beiträge zur Biologie der Pflanzen** 1, 71–92, 1874.

DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat Meth* v.9, p. 772–772. doi: 10.1038/nmeth.2109, 2012.

DARWIN, C. **Insectivorous plants**. J. Murray, 1888.

DE CANDOLLE, A. P. Lentibularieae in De Candolle, A. P., **Prodromus Systematis Naturalis Regni vegetabilis**, Paris, 1844.

DE QUEIROZ, K. Species concepts and species delimitation. **Systematic biology**, v. 56, n. 6, p. 879-886, 2007.

DOOLITTLE, W .F.. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science*, v. 284, n. 5423, p. 2124-2128, 1999.

DOYLE, J. J. E DOYLE, J. L. A rapid DNA isolation method for small quantities of fresh tissues. **Phytochem Bull.** v. 19, p. 11-15, 1987.

FISHER, E.; BARTHLOTT, W.; SEINE, R.; THEISEN, I. Lentibulariaceae. In: KUBITZKI, K et al. **The Families and Genera of Vascular Plants**, Berlin: Springer, 2004.

FLEISCHMANN, A.; MICHAEL, T. P.; RIVADAVIA, F.; SOUZA, A.; WANG, M.; TEMSH E. M.; HEUBL, G. Evolution of genome size and chromosome number in the carnivorous plant genus *Genlisea* (Lentibulariaceae), with a new estimate of the minimum genome size in angiosperms. **Annals of botany**, 2014.

FLEISCHMANN, A. **Monograph of the genus *Genlisea***. Redfern Natural History Productions, 2012a.

FLEISCHMANN, A. The new *Utricularia* species described since Peter Taylor's monograph. **Carnivorous Plant Newsletter**, v. 41, n. 2, p. 67-76, 2012b.

FORD, V. S.; LEE, J.; BALDWIN, B. G.; GOTTLIEB, L. D. Species divergence and relationships in *Stephanomeria* (Compositae): PgiC phylogeny compared to prior biosystematic studies. **American journal of botany**, v. 93, n. 3, p. 480-490, 2006.

FUKUDA, T.; YOKOYAMA, J.; NAKAMURA, T.; SONG, I-J.; ITO, T.; OCHIAI, T.; KANNO, A.; TOSHIKI, K.; MAKI, M. Molecular phylogeny and evolution of alcohol dehydrogenase (Adh) genes in legumes. **BMC plant biology**, v. 5, n. 1, p. 1, 2005.

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**, 8, 770-777, 2006.

GROB, G. B. J.; GRAVENDEEL, B.; EURLINGS, M. C. M. Potential phylogenetic utility of the nuclear FLORICAULA/LEAFY second intron: comparison with three chloroplast DNA regions in *Amorphophallus* (Araceae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 30, n. 1, p. 13-23, 2004.

GUISANDE, C.; GRANADO-LORENCIO, C.; ANDRADE-SOSSA, C.; DUQUE, S. R. Bladderworts. **Functional Plant Science and Biotechnology**, v. 1, p. 58-68, 2007.

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

HAMILTON, M. B. Four primer pairs for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. **Molecular Ecology**, v.8, p.521-523, 1999.

HESLOP-HARRISON, Y. *Pinguicula* L. **Journal of Ecology**, v. 92, n. 6, p. 1071-1118, 2004.

HOOT, S. B.; TAYLOR, W. C. The utility of nuclear ITS, a LEAFY homolog intron, and chloroplast atpB-rbcL spacer region data in phylogenetic analyses and species delimitation in *Isoetes*. **American Fern Journal**, v. 91, n. 3, p. 166-177, 2001.

HOWARTH, D. G.; BAUM, D. A. Phylogenetic utility of a nuclear intron from nitrate reductase for the study of closely related plant species. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 23, n. 3, p. 525-528, 2002.

HUELSENBECK, J. P.; RONQUIST, F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. **Bioinformatics**, v. 17, p. 754–755, 2001.

HUSON, D. H.; BRYANT, D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. **Molecular biology and evolution**, v. 23, n. 2, p. 254-267, 2006.

HUSON, D. H.; KLÖPPER, T. H. Beyond galled trees-decomposition and computation of galled networks. In: **Annual International Conference on Research in Computational Molecular Biology**. Springer Berlin Heidelberg, 2007. p. 211-225.

IBARRA-LACLETTE, E.; ALBERT, V. A.; PEREZ-TORRES, C. A. Transcriptomics and molecular evolutionary rate analysis of the Bladderwort (*Utricularia*), a Carnivorous Plant with a Minimal Genome. **BMC Plant Biology**. doi:10.1186/1471-2229-11-101, 2011.

IBARRA-LACLETTE, E.; LYONS, E.; HERNÁNDEZ-GUZMÁN, G.; PÉREZ-TORRES, C. A.; CARRETERO-PAULET, L.; CHANG, T.-H.; HERRERA-ESTRELLA, L. Architecture and evolution of a minute plant genome. **Nature**, p. 1–6, 2013. doi:10.1038/nature12132, 2013.

LYONS, E.; FREELING, M. How to usefully compare homologous plant genes and chromosomes as DNA sequences. **The Plant Journal**, 53, 4, 661-673, 2008.

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

JOBSON, R. W.; LAAKKONEN, L.; WIKSTRÖM, M.; ALBERT, V. A. Adaptive evolution of cytochrome c oxidase: infrastructure for a carnivorous plant radiation. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 52, p. 18064-18068, 2004.

JOBSON, R. W.; PLAYFORD, J.; CAMERON, K. M.; ALBERT, V. A. Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid rps16 intron and trnL-F DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. **Systematic Botany**, 28, 157–171, 2003.

JUNIPER, B. E.; ROBINS, R. J.; JOEL, D. M. **The carnivorous plants**. London: Academic Press, 1989.

KAMEYAMA, Y.; OHARA, M. Predominance of clonal reproduction, but recombinant origins of new genotypes in the free-floating aquatic bladderwort *Utricularia australis* f. *tenuicaulis* (Lentibulariaceae). **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 119, p. 357-362, 2006.

KAMEYAMA, Y.; TOYAMA, M.; OHARA, M. Hybrid origins and F1 dominance in the free-floating, sterile bladderwort, *Utricularia australis* f. *australis* (Lentibulariaceae). **American journal of botany**, v. 92, n. 3, p. 469-476, 2005.

KAMIÉNSKI, F. Lentibulariaceae in Engler, A. e Plantl, K. A. E., **Die naturalischen Pflanzenfamilien IV**, 3b, Leipzig, 1895.

KAMIÉNSKI, F. **Recherches sur la famille Lentibulariacées (Utriculariacées)**. Zap Novorossijsk. Estestvoisp. Obshch. 12: 179-210, 1890.

KATOH, K.; MISAEAL, K.; KUMA, K. I.; MIYATA, T.. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. **Nucleic acids research**, v. 30, n. 14, p. 3059-3066, 2002.

KIM, C.; SHIN, H.; CHANG, Y. T.; CHOI, H. K. Speciation pathway of *Isoëtes* (Isoëtaceae) in East Asia inferred from molecular phylogenetic relationships. **American journal of botany**, v. 97, n. 6, p. 958-969, 2010.

LAACKONEN, L.; JOBSON, R. W.; ALBERT, V. A. A new model for the evolution of carnivory in the bladderwort plant (*Utricularia*): adaptive changes in cytochrome c oxidase (COX) provide respiratory power. **Plant Biology**, v. 8, n. 06, p. 758-764, 2006.

LEGENDRE, L. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. *Acta Botanica Gallica*, v. 147, n. 1, p. 77-95, 2000.

LEUSHKIN, E. V.; SUTORMIN, R. A.; NABIEVA, E. R.; PENIN, A. A.; KONDRASHOV, A. S.; LOGACHEVA, M. D. The miniature genome of a carnivorous plant *Genlisea aurea* contains a low number of genes and short non-coding sequences. **BMC genomics**, v. 14, n. 1, p. 1, 2013.

LIBRADO, P.; ROZAS, J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. **Bioinformatics**, v. 25, n. 11, p. 1451-1452, 2009.

LINDER, C. R.; RIESEBERG, L. H. Reconstructing patterns of reticulate evolution in plants. **American journal of botany**, v. 91, n. 10, p. 1700-1708, 2004.

LINNAEUS, C. V. *Species plantarum*, vol. 1. Laurentii Salvii, Stockholm, 1753.

LLOYD, F. E. **The Carnivorous Plants**. The Ronald Press Company, New York, 1942.

LODHI M. A.; YE G. N.; WEEDEN N. F.; REISCH B. I. A simple and efficient method for DNA extraction from grapevine cultivars and *Vitis* species. **Plant Molecular Biology Reporter**, v. 12, n. 1, p. 6-13, 1994.

LUO, J.; YOUSHIKAWA, N., HODSON, M. C.; HALL, B. D. Duplication and paralog sorting of RPB2 and RPB1 genes in core eudicots. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 44, n. 2, p. 850-862, 2007.

MAIZEL, A.; BUSCH, M. A.; TANAHASHI, T.; PERKOVIC, J.; KATO, M.; HASEBE, M.; WEIGEL, D. The floral regulator LEAFY evolves by substitutions in the DNA binding domain. **Science**, v. 308, n. 5719, p. 260-263, 2005.

MALLET, J. Hybrid speciation. **Nature**, v. 446, n. 7133, p. 279-283, 2007.

MATHEWS, S.; SPANGLER, R. E.; MASON-GAMER, R. J.; KELLOGG, E. A. Phylogeny of Andropogoneae inferred from phytochrome B, GBSSI, and ndhF. **International Journal of Plant Sciences**, v. 163, n. 3, p. 441-450, 2002.

MEYERS, D. G.; STRICKLER, J. R. Capture enhancement in a carnivorous aquatic plant: function of antennae and bristles in *Utricularia vulgaris*. **Science**, v. 203, n. 4384, p. 1022-1025, 1979.

MICHAEL, T. P.; JACKSON, S. The first 50 plant genomes. **The Plant Genome**, v. 6, n. 2, 2013.

MIRANDA, V. F. O.; MARTINS, V. G.; FURLAN, A.; BACCI JR; M. Plant or fungal sequences? An alternative optimized PCR protocol to avoid ITS (nrDNA) misamplification. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 53, n. 1, p. 141-152, 2010.

MIRANDA, V. F. O.; MENEZES, C. G.; SILVA, S. R.; DÍAZ, Y. C. A.; RIVADAVIA, F. Lentibulariaceae in **Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB8570>>. Acesso em: 12 jun. 2016.

MÜLLER, K.; BORSCH, T. Phylogenetics of *Utricularia* (Lentibulariaceae) and molecular evolution of the trnK intron in a lineage with high substitutional rates. **Plant Systematics and Evolution**, 250.1-2: 39-67, 2005.

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

MÜLLER, K.; BORSCH, T.; LEGENDRE, L.; POREMBSKY, S.; BARTHLOTT, W. Recent progress in understanding the evolution of carnivorous Lentibulariaceae (Lamiales). **Plant Biology**, v. 8, n. 06, p. 748-757, 2006.

MÜLLER, K.; BORSCH, T.; LEGENDRE, L.; POREMBSKY, S.; THEISEN, I.; BARTHLOTT, W. Evolution of carnivory in Lentibulariaceae and the Lamiales. **Plant Biology**, 6, 477–490, 2004.

OXELMAN, B.; YOSHIKAWA, N.; MCCONAUGHY, B. L.; LUO, J.; DENTON, A. L.; HALL, B. D. RPB2 gene phylogeny in flowering plants, with particular emphasis on asterids. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 32, n. 2, p. 462-479, 2004.

PHILBRICK, C. T., LES, D. H. Evolution of Aquatic Angiosperm Reproductive Systems. What is the balance between sexual and asexual reproduction in aquatic angiosperms? **Bioscience**, v. 46, n. 11, p. 813-826, 1996.

PLACHNO, B. J., ADAMEC, L. Differentiation of *Utricularia ochroleuca* and *U. stygia* populations in Trebon Basin, Czech Republic, on the basis of quadrifid glands. **Carniv. Pl. Newsl**, v. 36, p. 87-95, 2007a.

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**, 8, 813-820, 2006.



PŁACHNO, B. J.; KOZIERADZKA-KISZKURNO, M.; ŚWIĄTEK, P. DARNOWSKI, D. W. Prey attraction in carnivorous *Genlisea* (Lentibulariaceae). **Acta Biologica Cracoviensia, Series Botanica**, v. 50, p. 87-94, 2008.

PŁACHNO, B. J.; KOZIERADZKA-KISZKURNO, M.; ŚWIĄTEK, P. Functional ultrastructure of *Genlisea* (Lentibulariaceae) digestive hairs. **Annals of botany**, v. 100, n. 2, p. 195-203, 2007b.

POLZIN, T.; DANESHMAND, S. V. NETWORK 5.0.0.0. **Fluxus Technology Ltd Steiner (MP) algorithm**, 2004.

POPPINGA, S.; WEISSKOPF, C.; WESTERMEIER, A. S.; MASSETER, T.; SPECK, T. Fastest predators in the plant kingdom: functional morphology and biomechanics of suction traps found in the largest genus of carnivorous plants. **AoB Plants**, v. 8, p. plv140, 2016.

REIFENRATH, K.; THEISEN, I.; SCHNITZLER, J.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). **Flora**, 201, 597- 605, 2006.

RIESEBERG, L. H.; WENDEL, J. F. Introgression and its consequences in plants. **Hybrid zones and the evolutionary process**, p. 70-109, 1993.

RONSTED, N.; WEIBLEN, G. D.; CLEMENT, W. L.; ZEREGA, N. J. C.; SAVOLAINEN, V. Reconstructing the phylogeny of figs (*Ficus*, Moraceae) to reveal the history of the fig pollination mutualism. **Symbiosis (Rehovot)**, v. 45, n. 1, p. 45, 2008.

RUTISHAUSER, R., ISLER, B. Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (*Utricularia*): fuzzy Arberian morphology complements classical morphology. **Annals of Botany**, v. 88, n. 6, p. 1173-1202, 2001.

RUTISHAUSER, R. The developmental plasticity of *Utricularia aurea* (Lentibulariaceae) and its floats. *Aquatic botany*, v. 45, n. 2, p. 119-143, 1993.

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

SIROVÁ, D.; BOROVEC, J.; ČERNÁ, B.; REJMÁNKOVÁ, E.; ADAMEC, L.; VRBA, J. Microbial community development in the traps of aquatic *Utricularia* species. ***Aquatic Botany***, 90, 129-136, 2009.

SIROVÁ, D.; BOROVEC, J.; SANTRUCKOVÁ, H.; VRBA, J.; ADAMEC, L. *Utricularia* carnivory revisited: plants supply photosynthetic carbon to traps. ***Journal of Experimental Botany***, v. 61, n. 1, p. 99-103, 2010.

SMALL, R. L.; CRONN, R. C.; WENDEL, J. F. LAS J. Review N° 2. Use of nuclear genes for phylogeny reconstruction in plants. ***Australian Systematic Botany***, v. 17, n. 2, p. 145-170, 2004.

SMITH, J. F.; DRAPER, S. B.; HILEMAN, L. C.; BAUM, D. A. A phylogenetic analysis within tribes Gloxinieae and Gesnerieae (Gesnerioideae: Gesneriaceae). ***Systematic Botany***, v. 29, n. 4, p. 947-958, 2004.

SOLTIS, D. E., SOLTIS, P. S. Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. In: ***Molecular systematics of plants II***. Springer US, p. 1-42, 1998.

STAMATAKIS, A.; HOOVER, P.; ROUGEMONT, J. A Rapid Bootstrap Algorithm for the RAxML Web-Servers. ***Systematic Biology***, v. 75, n. 5, p. 758-771, 2008.

SUGIURA, N. Further analysis of the data by Akaike's Information Criterion and the finite corrections. ***Communications in Statistics, Theory and Methods*** A7: 13-26, 1978.

SWOFFORD D. PAUP\*. Phylogenetic analysis using parsimony (\*and other methods). Version 10. Sinauer, Sunderland, 2003.

SYDENHAM, P. H.; FINDLAY, G. P. Solute and water transport in the bladders of *Utricularia*. **Ion Transport in Plants.**, p. 583-587, 1973.

TANAHASHI, T.; SUMIKAWA, N., KATO, M.; HASEBE, M. Diversification of gene function: homologs of the floral regulator FLO/LFY control the first zygotic cell division in the moss *Physcomitrella patens*. **Development**, v. 132, n. 7, p. 1727-1736, 2005.

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

TEMPLETON, A. R.; CRANDALL, K. A.; SING, C. F. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. **Genetics**, v. 132, n. 2, p. 619-633, 1992.

THOR, G. The genus *Utricularia* in the Nordic countries, with special emphasis on *U. stygia* and *U. ochroleuca*. **Nordic journal of botany**, v. 8, n. 3, p. 213-225, 1988.

TREVISAN, R.; MOÇO, M. C. C. Ocorrência de *Utricularia olivacea* C.Wright ex Griseb.(Lentibulariaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 9, n. 2, 2011.

UNTERGASSER, A.; CUTCUTACHE, I.; KORESSAAR, T.; YE, J.; FAIRCLOTH, B. C.; REMM, M.; ROZEN, S. G. Primer3 - New capabilities and interfaces. **Nucleic acids research**, 40, 15, e115-e115, 2012.

VAHL, M. Enumeratio plantarum, 1. Copenhagen, 1805.

VALLEJO-MARÍN, M.; HISCOCK, S. J. Hybridization and hybrid speciation under global change. **New Phytologist**, 2016.

VINTÉJOUX, C. Ultrastructural and cytochemical observations on the digestive glands of *Utricularia neglecta* L. (Lentibulariaceae). Distribution of protease and acid phosphatase activities. **Port. Acta Biol., ser. A**, v. 14, p. 463-73, 1976.

WALKER, T. S.; BAIS, H. P.; GROTEWOLD, E.; VIVANCO, J. M. Root exudation and rhizosphere biology. **Plant physiology**, v. 132, n. 1, p. 44-51, 2003.

WIENS, J. J. Missing data and the design of phylogenetic analyses. **Journal of biomedical informatics**, v. 39, n. 1, p. 34-42., 2006.

WIKSTROM, M. K. F. Proton pump coupled to cytochrome c oxidase in mitochondria. **Nature**, v. 266, n. 5599, p. 271-273, 1977.

WOLFE, K. H.; LI, W-H.; SHARP, P. M. Rates of nucleotide substitution vary greatly among plant mitochondrial, chloroplast, and nuclear DNAs. **Proceedings of the Natural Academy of Sciences of the United States of America**. 84, 9054- 9058, 1987.

WEIGEL, D.; ALVAREZ, J.; SMYTH, D. R.; YANOFSKY, M. F.; MEYEROWITZ, E. M. LEAFY controls floral meristem identity in *Arabidopsis*. **Cell**, v. 69, n. 5, p. 843-859, 1992.

WICKE, S.; MÜLLER, K. F.; PAMPHILIS, C. W.; QUANDT, D.; WICKETT, N. J.; YAN, Z.; RENNER, S. S.; SCHNEEWEISSA, G. M. Mechanisms of functional and physical genome reduction in photosynthetic and nonphotosynthetic parasitic plants of the broomrape family. **The Plant Cell**, v. 25, n. 10, p. 3711-3725, 2013.

ZIMMER, E. A.; WEN, J. Using nuclear gene data for plant phylogenetics: Progress and prospects. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 65, p. 774 – 785, 2012.