

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo deste trabalho será disponibilizado somente a partir de 19/11/2017.

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

**FILOGENIA DAS CARNÍVORAS "TIPO-ORQUÍDEA" (gen.  
*Utricularia* sect. *Orchidioides* E *Iperua*: LENTIBULARIACEAE)  
COM OBSERVAÇÕES SOBRE O SISTEMA ESTOLÃO-  
TUBÉRCULO**

**Fernanda Gomes Rodrigues**  
**Bióloga**

**2017**

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

**FILOGENIA DAS CARNÍVORAS "TIPO-ORQUÍDEA" (gen.  
*Utricularia* sect. *Orchidioides* E *Iperua*: LENTIBULARIACEAE)  
COM OBSERVAÇÕES SOBRE O SISTEMA ESTOLÃO-  
TUBÉRCULO**

**Fernanda Gomes Rodrigues**

**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)

**2017**

R696f Rodrigues, Fernanda Gomes  
Filogenia das carnívoras "tipo-orquídea" (gen. *Utricularia* sect. *Orchidioides* e *Iperua*: Lentibulariaceae) com observações sobre o sistema estolão-tubérculo / Fernanda Gomes Rodrigues. -- Jaboticabal, 2017  
v, 47 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2017  
Orientador: Vitor Fernandes Oliveira de Miranda  
Banca examinadora: Maurício Bacci Júnior, Daniel Guariz Pinheiro  
Bibliografia

1. Filogenia molecular. 2. morfologia. 3. seção *Orchidioides*. 4. seção *Iperua*. 5. tubérculo. 6. *Utricularia*. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.

CDU 575.86

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

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: FILOGENIA DAS CARNÍVORAS "TIPO-ORQUÍDEA" (gen. *Utricularia* sect. *Orchidioides* E *Iperua*: LENTIBULARIACEAE) COM OBSERVAÇÕES SOBRE O SISTEMA ESTOLÃO-TUBÉRCULO

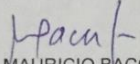
AUTORA: FERNANDA GOMES RODRIGUES

ORIENTADOR: VITOR FERNANDES OLIVEIRA DE MIRANDA

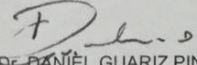
Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AGRONOMIA (GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:



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



Prof. Dr. MAURICIO BACCI JUNIOR  
Departamento de Bioquímica e Microbiologia / UNESP / Rio Claro/SP



Prof. Dr. DANIEL GUARIZ PINHEIRO  
Departamento de Tecnologia / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 19 de maio de 2017

## **DADOS CURRICULARES DO AUTOR**

**Fernanda Gomes Rodrigues**, nascida em 26 de abril de 1989, natural de São José do Rio Preto, SP. Graduada em Ciências Biológicas pela Faculdade de Ciências e Letras – Unesp, Câmpus de Assis, onde realizou estágio curricular e estágio para profissionais depois de graduada, ambos em marcadores moleculares microssatélites com espécies de Orchidaceae. Recebeu bolsa PIBID na produção de materiais didáticos destinados à Rede Pública de Ensino na área de Ciências e Biologia. Lecionou por dois anos no Cursinho Pré-Vestibular da ONG Zimbauê, no campo de Biologia e por um ano na Rede Pública de Ensino nas áreas de Ciências para Ensino Fundamental II e Biologia, Física, Matemática e Química para o Ensino Médio em Assis, SP. Atualmente cursa Mestrado Acadêmico pela Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, no Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas).

## EPÍGRAFE

*“Para os pobres de espírito a natureza é cinza.  
Para os espíritos curiosos, o mundo inteiro arde  
e brilha com uma luz intensa.”*

*(Ralph Waldo Emerson)*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço aos meus pais, minha família e ao Fernando pelo total apoio, incentivo e admiração em minha dedicação aos estudos e ao ensino das Ciências.

Agradeço a confiança do Prof. Vitor F. O. de Miranda em me orientar e através do exemplo e incentivo, me proporcionar o grandioso aprendizado adquirido em bancada, campo, ensino e em filosofia da ciência. Assim como a toda equipe do Laboratório de Sistemática Vegetal - LSV, pela amizade, colaborações, troca de ideias, discussões e intercâmbio cultural.

Agradeço ao Nílber (Universidade Federal do Rio de Janeiro) e a todos que participaram da expedição de coleta do LSV no Rio de Janeiro, fundamentais em minha primeira coleta de campo.

Agradeço aos laços de amizade construídos em Jaboticabal e Bebedouro, que me trouxeram muita felicidade e foram essenciais em momentos de ansiedade e saudades da família.

Agradeço aos Drs. Bartosz J. Płachno (Polônia), pela colaboração no trabalho e análises histoquímicas; Lubomír Adamec (República Checa) pela colaboração no trabalho e amostras vegetais; Carlos Rohrbacher (Brasil) e Barry Rice (EUA) que forneceram parte do material vegetal; Martin Hingst, Nicole Rebbert, Barry Rice, David Banks e Ron Lane por gentilmente fornecer as fotos de algumas espécies. Agradecimentos também são devidos à horticultora Lucyna Kurleto, pelo seu cuidado consciencioso da coleção de plantas carnívoras no Jardim Botânico da Universidade Jagiellonian em Cracóvia, na Polônia.

Por fim, agradeço ao financiamento da CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, sem o qual esse trabalho não seria possível.



## SUMÁRIO

	Página
RESUMO .....	ii
ABSTRACT .....	iii
LISTA DE FIGURAS .....	iv
<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>1</b>
<b>2. REVISÃO DE LITERATURA .....</b>	<b>4</b>
<b>2.1. A família Lentibulariaceae Rich. ....</b>	<b>4</b>
<b>2.2. Gênero <i>Utricularia</i> L. ....</b>	<b>6</b>
<b>2.2.1. <i>Utricularia</i> sect. <i>Orchidioides</i> e <i>Iperua</i> .....</b>	<b>7</b>
<b>2.2.2. Abordagem <i>Fuzzy Arberiam Morphology</i> (FAM) .....</b>	<b>9</b>
<b>2.2.3. Filogenia Molecular em <i>Utricularia</i> .....</b>	<b>10</b>
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>12</b>
<b>3.1. Amostras de plantas e marcadores de DNA .....</b>	<b>12</b>
<b>3.2. Amplificação e sequenciamento .....</b>	<b>12</b>
<b>3.3. Sequências e análises filogenéticas .....</b>	<b>13</b>
<b>3.4. Caracteres morfológicos .....</b>	<b>15</b>
<b>3.5. Histoquímica de órgãos e tecidos de armazenamento .....</b>	<b>16</b>
<b>3.6. Função fotossintética de estolões e tubérculos .....</b>	<b>17</b>
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>18</b>
<b>4.1. Filogenia das seções de <i>Utricularia</i>: <i>Orchidioides</i> e <i>Iperua</i> .....</b>	<b>18</b>
<b>4.2. Distribuição dos caracteres morfológicos .....</b>	<b>22</b>
<b>4.3. Análise histológica de estolões e tubérculos .....</b>	<b>24</b>
<b>5. DISCUSSÃO .....</b>	<b>30</b>
<b>5.1. Filogenia do complexo <i>Orchidioides-Iperua</i> - uma seção é suficiente .....</b>	<b>30</b>
<b>5.2. <i>Utricularia cornigera</i> Studnička .....</b>	<b>31</b>
<b>5.3. Distribuição de caracteres morfológicos .....</b>	<b>32</b>
<b>5.4. Função e evolução do sistema estolão-tubérculo: existem diferenças entre estolões e tubérculos? .....</b>	<b>34</b>
<b>6. CONCLUSÕES .....</b>	<b>36</b>
<b>7. REFERÊNCIAS .....</b>	<b>37</b>

## FILOGENIA DAS CARNÍVORAS "TIPO-ORQUÍDEA" (gen. *Utricularia* sect. *Orchidioides* E *Iperua*: LENTIBULARIACEAE) COM OBSERVAÇÕES SOBRE O SISTEMA ESTOLÃO-TUBÉRCULO

**RESUMO** - As plantas carnívoras "tipo-orquídea" (*Utricularia*) compreendem 15 espécies separadas em duas seções: *Orchidioides* e *Iperua*. Essas espécies robustas e principalmente epífitas foram originalmente agrupadas dentro de sect. *Orchidioides* pelos primeiros sistemas taxonômicos. Estas espécies foram divididas mais tarde em duas seções quando sect. *Iperua* foi proposta. Devido a falta de fortes evidências apoiadas em uma perspectiva filogenética robusta, apresentamos uma proposta filogenética baseada em quatro sequências de DNA diferentes (plastidial e nuclear) e morfologia para testar a monofilia de ambas as seções. Em comparação com todos os estudos filogenéticos anteriores, cobrimos o maior número de espécies dentro das seções: 11 espécies das seções *Orchidioides* e *Iperua* com 14 espécies como grupo externo. A máxima verossimilhança e inferência Bayesiana foram aplicadas às sequências de DNA de *rps16*, *trnL-F*, *matK*, ITS e em três caracteres morfológicos: (1) a crista da corola, (2) os órgãos primários no embrião e (3) os tubérculos. Além disso, apresentamos uma análise histoquímica dos estolões e tubérculos sob uma perspectiva evolutiva. Nossas análises mostraram a paráfília de sect. *Iperua*, já que *Utricularia humboldtii* está mais relacionada com o clado de sect. *Orchidioides*. *Utricularia cornigera* está agrupada ao clado de sect. *Iperua*, baseado em seqüências de cpDNA, mas é alinhada à sect. *Orchidioides* de acordo com o conjunto de dados ITS. Os caracteres morfológicos também não sustentam a divisão das espécies "tipo-orquídea" em duas seções. Além disso, de acordo com análises histológicas, o sistema estolão-tubérculo de ambas as seções têm como função principal o armazenamento de água, sendo esta uma importante adaptação derivada de estolões pelo menos duas vezes na história filogenética das plantas carnívoras "tipo-orquídeas". Assim, nosso estudo fornece fortes evidências, baseadas em sequências de DNA de dois compartimentos genômicos (plastidial e nuclear) e morfologia, para agrupar as seções *Utricularia* sect. *Orchidioides* e sect. *Iperua*.

**Palavras-chave:** filogenia molecular, morfologia, seção *Orchidioides*, seção *Iperua*, tubérculo, *Utricularia*

**PHYLOGENY OF THE “ORCHID-LIKE” BLADDERWORTS (gen. *Utricularia* sect. *Orchidioides* AND *Iperua*: LENTIBULARIACEAE) WITH REMARKS ON THE STOLON-TUBER SYSTEM**

**ABSTRACT** - The “orchid-like” bladderworts (*Utricularia*) comprises of 15 species separated into two sections: *Orchidioides* and *Iperua*. These robust and mostly epiphytic species were originally grouped within the section *Orchidioides* by the first taxonomical systems. These species were later split into two sections when sect. *Iperua* was proposed. Due to the lack of strong evidence based on a robust phylogenetic perspective, we present a phylogenetic proposal based on four different DNA sequences (plastidial and nuclear) and morphology to test the monophyly of both sections. In comparison with all previous phylogenetic studies, we covered the largest number of species across the sections: 11 species from sections *Orchidioides* and *Iperua* with 14 species as an external group. The maximum likelihood and Bayesian inferences were applied to DNA sequences of *rps16*, *trnL-F*, *matK*, ITS and three morphological characters: (1) the crest of the corolla, (2) the primary organs in the embryo and (3) tubers. Additionally, we present a histochemical analysis of the stolons and tubers from an evolutionary perspective. Our analyses showed the paraphyly of sect. *Iperua*, since *Utricularia humboldtii* is more related to the clade of sect. *Orchidioides*. *Utricularia cornigera* is grouped in the sect. *Iperua* clade based on cpDNA sequences, but it is nested to the sect. *Orchidioides* according to ITS dataset. Morphological characters do not support the breaking up of the “orchid-like” species into two sections, either. Moreover, according to histological analyses, the stolon-tuber systems from both sections serves exclusively for water storage, are important adaptations and have been derived from stolons at least twice in the phylogenetic history of “orchid-like” bladderworts. Thus, our study provides strong evidence, based on DNA sequences from two genomic compartments (plastid and nucleus) and morphology to group the *Utricularia* sect. *Orchidioides* into the sect. *Iperua*.

**Keywords:** molecular phylogeny, morphology, section *Orchidioides*, section *Iperua*, tuber, *Utricularia*.

## LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Espécies de <i>Utricularia</i> “tipo-orquídea” da sect. <i>Orchidioides</i> : (A) <i>U. quelchii</i> N.E.Br., (B) <i>U. asplundii</i> P.Taylor e (F) <i>U. alpina</i> Jacquin.; sect. <i>Iperua</i> : (C) <i>U. humboldtii</i> Schomb., (D) <i>U. reniformis</i> A.St.-Hil., (E) <i>U. nephrophylla</i> Benj. e (G) <i>U. geminiloba</i> Benj. (As setas apontam a crista da corola) (Crédito das fotos a Martin Hingst (A), Nicole Rebbert - utricularien.de (B), Barry Rice (C) e Ron Lane (F)).....	2
Figura 2. Árvores de inferência bayesianas para (A) <i>rps16</i> , (B) <i>trnL-F</i> , (C) <i>matK</i> e (D) ITS. Números acima dos ramos são as probabilidades posteriores, seguidas por <i>bootstraps</i> de máxima verossimilhança. (- denota ramos com um valor de suporte <50).....	20
Figura 3. Inferência bayesiana para análise combinada ( <i>rps16</i> + <i>trnL-F</i> + <i>matK</i> + ITS). Números acima dos ramos são as probabilidades posteriores, seguidas por <i>bootstraps</i> de máxima verossimilhança. (- denota ramos com um valor de suporte <50).....	21
Figura 4. Distribuição dos caracteres morfológicos com base na árvore combinada bayesiana. (A) Crista no lábio inferior da corola, (B) órgãos primários no embrião e (C) tubérculos. (Detalhe em B: Crédito fotográfico para Barry Rice).....	23
Figura 5. Anatomia e histoquímica de estolões de <i>Utricularia reniformis</i> . A-B. Anatomia geral do estolão, notar o córtex parenquimatoso (Pc) que envolve o cilindro ectofílico central (CC); Floema (pf), xilema (x), barra = 100 µm. C. Reação para lipídeos (Sudan IV), gotículas lipídicas (seta), barra = 50 µm. D. Seção após tratamento com IKI, notar a ausência de grãos de amido, barra = 100 µm. E. Seção tratada com vermelho de rutênio para pectinas e mucilagem, notar a reação positiva das pectinas nas paredes celulares, barra = 200 µm. F. Seção semi-fina, notar os vacúolos e o núcleo com inclusão de proteína paracristalina, barra = 20 µm.....	25
Figura 6. Anatomia e histoquímica de tubérculos de <i>Utricularia geminiloba</i> . A-C Anatomia geral do tubérculo, notar o córtex parenquimatoso (Pc) que envolve o cilindro ectofílico central (CC); Floema (pf), xilema (x), barra = 100 µm. D. Reação para lipídeos (Sudan IV), nota reação positiva na célula barrareira do tricoma (seta), barra = 100 µm. E. Reação para lipídeos (Sudan IV), barra = 100 µm. F. Seção após tratamento com IKI,	

notar a falta de grãos de amido, mas a reação positiva para a proteína nos núcleos e tricomas, barra = 100  $\mu$  m. G. Seção tratada com vermelho de rutênio para pectinas e mucilagem, notar a reação positiva das pectinas nas paredes celulares, barra = 100  $\mu$  m. H. Seção semi-fina, notar os vacúolos e o núcleo com inclusão de proteína paracristalina, barra = 20  $\mu$  m.....26

Figura 7. Anatomia e histoquímica de estolões de *Utricularia nelumbifolia*. A-B. Anatomia geral do estolão, notar o córtex parenquimatoso (Pc) que envolve o cilindro ectofílico central (CC); Floema (pf), xilema (x), lacuna (La), barra = 100  $\mu$  m. C. Autofluorescência de tecidos sob UV; Córtex parenquimatoso (Pc), cilindro central (CC), xilema (seta), barra = 100  $\mu$  m. D. Reação negativa para lipídeos (Sudan III), barra = 100  $\mu$  m. E. Reação para lipídios (Sudan IV), notar a reação positiva na cutícula das células epidérmicas e da célula barreira do tricoma, célula terminal (tc), célula barreira (seta), célula basal (bc), barra = 50  $\mu$  m. F. Seção após tratamento com IKI, notar a ausência de grãos de amido, barra = 100  $\mu$  m.....28

Figura 8. Anatomia e histoquímica de tubérculos de *Utricularia alpina*. A-B. Anatomia geral do tubérculo, notar o córtex parenquimatoso (Pc) que envolve o cilindro central ectofílico (CC); Barra = 100  $\mu$  m. C. Seção após tratamento com IKI, reação positiva para a proteína nos núcleos, barra = 100  $\mu$  m. D. Reação para lipídeos (Sudan IV), barra = 100  $\mu$  m.....29

Figura 9. Hábito de *Utricularia reniformis* (A) e tubérculo de *U. geminiloba* antes (B) e após (C) uma experiência de 30 dias para verificar a função fotossintética (L = folha, E = estolão, T = tubérculo). (Crédito da foto a David Banks (A)) Barra = 5 mm.....30

## 1. INTRODUÇÃO

Lentibulariaceae é uma família cosmopolita que apresenta a maior diversidade de espécies, hábitos e formas de vida entre as plantas carnívoras. Cerca de 350 espécies estão distribuídas em três gêneros: *Pinguicula*, *Genlisea* e *Utricularia*, dos quais *Pinguicula* é grupo irmão do clado *Genlisea-Utricularia* (JOBSON; ALBERT, 2002; MÜLLER et al., 2004). O gênero *Utricularia* apresenta como armadilhas pequenas vesículas chamadas utrículos, que têm um mecanismo de sucção ativo desencadeado quando os tricomas próximos à sua entrada são estimulados por pequenos organismos (POPPINGA et al., 2016). Com base na morfologia vegetativa, das inflorescências e *habitat*, Taylor (1989) dividiu as espécies do gênero *Utricularia* em dois subgêneros: *Polypompholyx* e *Utricularia* e estes em 35 seções. No entanto, dentro do subgênero *Utricularia* há controversas sobre a classificação de dois táxons infragenéricos muito próximos: as seções *Orchidioides* e *Iperua*.

As nove espécies de *Utricularia* sect. *Orchidioides* A.DC. estão distribuídas na América Central, Antilhas e América do Sul e são chamadas de carnívoras “tipo-orquídeas” (Figura 1 A-C). Além disso, são epífitas perenes ou terrestres, com um conjunto de tubérculos na base do pedúnculo (Figura 9 B-C). Por outro lado, *Utricularia* sect. *Iperua* P.Taylor tem seis espécies distribuídas na América do Sul (Figura 1 D-G). Estas podem ser litófitas, terrestres ou epífitas-aquáticas (e.g. *U. nelumbifolia* e *U. humboldtii* que têm como *habitat* fitotelma em bromélias) e a maioria delas formam estolões carnosos (Figura 9A), com exceção de *U. geminiloba* que apresenta tubérculos (Figura 9 B-C), semelhante a *Orchidioides*. Ambas as seções contêm exemplares muito semelhantes em suas flores e folhas robustas, morfologias de armadilhas e cálices (TAYLOR, 1989).

De Candolle (1844) criou a seção *Orchidioides*, que incluía espécies com tubérculos. Kamieński (1895) expandiu mais tarde esta seção e incluiu espécies não tuberosas como *Utricularia nelumbifolia* e *U. reniformis*. Barnhart (1961), por



Figura 1. Espécies de *Utricularia* “tipo-orquídea” da sect. *Orchidioides*: (A) *U. quelchii* N.E.Br., (B) *U. asplundii* P.Taylor e (F) *U. alpina* Jacquin.; e sect. *Iperua*: (C) *U. humboldtii* Schomb., (D) *U. reniformis* A.St.-Hil., (E) *U. nephrophylla* Benj. e (G) *U. geminiloba* Benj. (As setas apontam a crista da corola) (Crédito das fotos a Martin Hingst (A), Nicole Rebbert - utricularien.de (B), Barry Rice (C) e Ron Lane (F)).

outro lado, propôs o novo gênero *Orchyllium* para agregar a espécie *U. alpina* (como *Orchyllium alpinum*) como espécie-tipo. Huynh (1968) questionou a seção *Orchidioides* desde que incluiu espécies de diferentes grupos baseados em caracteres do pólen. Taylor (1986), baseado nas diferenças morfológicas da corola, sementes e pólen, dividiu a seção *Orchidioides* e propôs a seção *Iperua*, com *Utricularia humboldtii* Schomb. como espécie-tipo.

Há discussões interessantes sobre a morfologia genérica de *Utricularia* e se as espécies têm ou não um *bauplan* com órgãos vegetativos bem delimitados como em outras angiospermas ou se elas se encaixam dentro do conceito de FAM (*Fuzzy Arberian Morphology*) (RUTISHAUSER; ISLER, 2001; RUTISHAUSER, 2016). Assim, não é uma tarefa fácil classificar as espécies por meio de caracteres morfológicos. Taylor (1989), em sua monografia, levanta algumas dúvidas sobre a morfologia de *Utricularia*. Nas seções *Orchidioides* e *Iperua*, especificamente, *U. reniformis* foi questionada, pois tem estolões espessos, como os tubérculos.

Estudos moleculares recentes buscam sanar algumas dúvidas apresentadas na classificação taxonômica de Taylor (1989) e também consideraram estas seções usando uma abordagem filogenética. Jobson et al. (2003) mostraram a monofilia de seções de *Iperua* e *Orchidioides* com uso das sequências plastidiais *rps16* e *trnL-F* e Müller e Borsch (2005), por outro lado, propuseram a exclusão da seção *Iperua* com base no intron plastidial *trnK* e o gene *matK*. No entanto, por não ser o principal objetivo destes trabalhos, ambas as seções são pouco representadas em número de espécies e tipo de marcador molecular.

Assim, o nosso objetivo foi testar a hipótese de agrupamento das seções *Orchidioides* e *Iperua*, por meio de um estudo com amplo número de espécies, o uso de marcadores moleculares representativos e observar a distribuição de caracteres morfológicos que foram relevantes na criação dessas seções. Dessa forma, avaliamos 11 das 15 espécies descritas para ambas as seções, além de incluirmos também a recentemente espécie descrita *Utricularia cornigera* Studnička, uma espécie com



semelhança morfológica às espécies da seção *Iperua* (STUDNIČKA, 2009). Foram avaliados um amplo número de marcadores moleculares de dois compartimentos genômicos (sequências de DNA plastidial *rps16*, *trnL-F* e *matK* e região nuclear ITS) e também realizamos uma análise filogenética das seguintes características morfológicas: 1) a crista no lábio inferior da corola, 2) órgãos primários no embrião e 3) a presença de tubérculos, além de termos realizado uma análise histoquímica com discussão da função e evolução destes órgãos.

## 6. CONCLUSÕES

Nossas análises filogenéticas, com maior representatividade em número de espécies e marcadores moleculares dentre os estudos já realizados nestas seções, apresentam a seção *Iperua* como parafilética, com a inclusão de sua espécie tipo *Utricularia humboldtii* e a espécie *U. cornigera* à seção *Orchidioides*. Desta forma, a distribuição de caracteres morfológicos sobre a filogenia não sustenta a criação da seção *Iperua*, como feito por Taylor (1989).

Além disso, os estolões e tubérculos das espécies da seção *Iperua* têm padrões anatômicos semelhantes aos dos tubérculos de *Orchidioides* e desempenham a mesma função primária que os órgãos de armazenamento de água, com uma origem potencialmente comum.

Nossos resultados, portanto, mostram que as seções *Orchidioides* e *Iperua* estão intimamente ligadas e apoiam sua união em uma seção chamada *Orchidioides*, como sugerido por Müller e Borsch (2005).

## 7. REFERÊNCIAS

ADAMEC, L. Foliar mineral nutrient uptake in carnivorous plants: what do we know and what should we know?. **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 10, 2013.

ADAMEC, L. The smallest but fastest: Ecophysiological characteristics of traps of aquatic carnivorous *Utricularia*. **Plant Signaling & Behavior**, v. 6, n. 5, p. 640-646, 2011.

ADLASSNIG, W.; PEROUTKA, M.; LAMBERS, H.; LICHTSCHEIDL, I. K. The roots of carnivorous plants. **Plant and Soil**, v. 274, n. 1-2, p. 127-140, 2005.

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. p. 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.

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.

ALVAREZ, I.; WENDEL, J.F. Ribosomal ITS sequences and plant phylogenetic inference. **Molecular Phylogenetic Evolution**, v. 29, p. 417–434, 2003.

ARBER, A. **The natural philosophy of plant form**. Cambridge University Press, 2012.

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

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

BENZING, D. H.; SEEMANN, J. Nutritional piracy and host decline: a new perspective on the epiphyte-host relationship. **Selbyana**, v. 2, n. 2/3, p. 133-148, 1978.

BFG - The Brazil Flora Group. Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. **Rodriguésia** n. 66, p.1085–1113, 2015.

BRUGGER, J.; RUTISHAUSER, R. Bau und Entwicklung landbewohnender *Utricularia*-Arten. **Botanica Helvetica**, v. 99, n. 2, p. 91-146, 1989.

CARAVIERI, F. A.; FERREIRA, A. J.; FERREIRA, A.; CLIVATIA, 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.

CARRETERO-PAULET, L.; CHANG T.; LIBRADO, P.; IBARRA-LACLETTE, E.; HERRERA-ESTRELLA, L.; ROZAS, J.; ALBERT, V. A. Genome-wide analysis of adaptive molecular evolution in the carnivorous plant *Utricularia gibba*. **Genome Biology and Evolution**, v.7, n. 2, p. 444-456, 2015a.

CARRETERO-PAULET, L.; CHANG T.; LIBRADO, P.; IBARRA-LACLETTE, E.; HERRERA-ESTRELLA, L.; ROZAS, J.; ALBERT, V. A. High gene family turnover rates and gene space adaptation in the compact genome of the carnivorous plant *Utricularia gibba*. **Molecular Biology and Evolution**, v. 32, n. 5, p. 1284-1295, 2015b.

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

CLIVATI, D.; Cordeiro, G. D.; PŁACHNO, B. J.; MIRANDA, V. F. O. Reproductive biology and pollination of *Utricularia reniformis* A.St.-Hil. (Lentibulariaceae). **Plant Biology**, v. 16, n. 3, p. 677-682, 2014.

DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, v. 9, n. 8, p. 772-772, 2012.

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

DE CANDOLLE, A. P. Lentibularieae. In: \_\_\_\_\_ (Ed.), **Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis**, Paris: 1844.

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.

FILUTOWICZ, A.; KUŹDOWICZ, A. **Mikrotechnika Roślinna**. Państwowe Wydaw. Rolnicze i Leśne, 1951.

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

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

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

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.

GOEBEL, K. *Utricularia*. In: \_\_\_\_\_. **Morphologische und Biologische Studien**, V. Buitenzorg: Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg, n. 9, p. 41–119, 1891.

\_\_\_\_\_. **Pflanzenbiologische Schilderungen**, vol. 2. Germany: N.G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung. 1893.

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**, v. 8, n. 6, p. 770-777, 2006.

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.

HILLIS, D. M.; DIXON, M. T. Ribosomal DNA: molecular evolution and phylogenetic inference. **Quarterly Review of Biology**, v. 66, n. 4, p. 411-453. 1991.

HUMPHREY, C. D.; PITTMAN, F. E. A simple methylene blue-azure II-basic fuchsin stain for epoxy-embedded tissue sections. **Stain Technology**, v. 49, n. 1, p. 9-14, 1974.

HUYNH, Kim-Lang. Etude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. **Pollen et Spores**, v. 10, n. 1, p. 11-55, 1968.

IBARRA-LACLETTE, E.; ALBERT, V. A.; PÉREZ-TORRES, C. A.; ZAMUDIO-HERNÁNDEZ, F.; DE J ORTEGA-ESTRADA, M.; HERRERA-ESTRELLA, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. Transcriptomics and molecular evolutionary rate analysis of the bladderwort (*Utricularia*), a carnivorous plant with a minimal genome. **BMC Plant Biology**, v.11, n.1, p.101, 2011.

IBARRA-LACLETTE, E.; LYONS, E., HERNÁNDEZ-GUZMÁN, G.; PÉREZ-TORRES, C. A.; CARRETERO-PAULET, L.; CHANG, T. H.; FERNÁNDEZ-CORTÉS, A. Architecture and evolution of a minute plant genome. **Nature**, v. 498, n. 7452, p. 94-98, 2013.

JOBSON, R. W.; ALBERT, V. A. Molecular rates parallel diversification contrasts between carnivorous plant sister lineages. **Cladistics**, v. 18, n. 2, p. 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**, v. 28, n. 1, p. 157–171, 2003.

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

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

KATOH, K.; STANDLEY, D. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 4, p. 772-780, 2013.

KEARSE, M.; MOIR, R.; WILSON, A.; STONES-HAVAS, S.; CHEUNG, M.; STURROCK, S.; BUXTON, S.; COOPER, A.; MARKOWITZ, S.; DURAN, C.; THIERER, T.; ASHTON, B.; MEINTJES, P. Geneious Basic: an integrated and extendable desktop software platform for the organization and analysis of sequence data. **Bioinformatics**, v. 28, n. 12, p. 1647-1649, 2012.

LAUBE, S.; ZOTZ, G. Which abiotic factors limit vegetative growth in a vascular epiphyte?. **Functional Ecology**, v. 17, n. 5, p. 598-604, 2003.

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.

LIM, G. S.; BALKE, M.; MEIER, R. Determining species boundaries in a world full of rarity: singletons, species delimitation methods. **Systematic Biology**, v. 61, n. 1, p. 165-169, 2012.

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.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. 2011; Version 2.75. Disponível em: <mesquiteproject.org/mesquite/download/download.html>, 2010. 15 out. 2016.

MERL, E. M. Beiträge zur Kenntnis der brasilianischen *Utricularien*. **Flora**, v. 118, n. 119, p. 386-392, 1925.

MERL, E. M. Beiträge zur Kenntnis der *Utricularien* und *Genliseen*. **Flora**, v. 108, p. 127-200, 1915.

MILLER, M. A.; PFEIFFER, W.; SCHWARTZ, T. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. In: **Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)**. New Orleans: Louisiana, USA. p. 1-8, 2010.

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: 13 out. 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**, v. 250, n. 1, p. 39-67, 2005.

MÜLLER, K.; BORSCH, T.; LEGENDRE, L.; POREMBSKY, S.; BARTHLOTT, W. A phylogeny of Lentibulariaceae based on sequences of *matK* and adjacent noncoding regions. **American Journal of Botany**, v. 87, n. 6, p. 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. 6, 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**, v. 6, n. 4, p. 477–490, 2004.

OXELMAN, B.; LIDÉN, M.; BERGLUND, D. Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 206, n. 1-4, p. 393-410, 1997.

PAGE, R. D. M. NDE (NEXUS data editor for windows). **Glasgow: Page, RD M**, 2001.

PEROUTKA, M.; ADLASSNIG, W., VOLGGER, M.; THOMAS, L.; URL, G. W., LICHTSCHEIDL, K., I., *Utricularia*: a vegetarian carnivorous plant? **Plant Ecology**, v. 199, n. 2, p.153-162, 2008.

PŁACHNO, B. J.; STPICZYŃSKA, M.; DAVIES, K. L.; ŚWIĄTEK, P.; MIRANDA, V. F. O. Floral ultrastructure of two Brazilian aquatic-epiphytic bladderworts: *Utricularia cornigera* Studnička and *U. nelumbifolia* Gardner (Lentibulariaceae). **Protoplasma**, v. 254, n. 1, p. 353-366, 2017.

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.; ŚWIĄTEK, P. Unusual embryo structure in viviparous *Utricularia nelumbifolia*, with remarks on embryo evolution in genus *Utricularia*. **Protoplasma**, v. 239, n. 1-4, p. 69-80, 2010.

POPPINGA, S.; WEISSKOPF, C.; WESTERMEIER, A. S.; MASSELTHER, 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.

RAMBAUT, A. FigTree v1. 3.1: Tree figure drawing tool. **Institute of Evolutionary Biology**. University of Edinburgh. 2009.

REIFENRATH, K.; THEISENA, I.; SCHNITZLERA, J.; POREMBSKIB, S.; BARTHLOTTA, W. Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). **Flora Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 201, n. 8, p. 597-605, 2006.

RICE, B. Tuberous organs in *Utricularia*, and new observations of sub-tuberous stolons on *Utricularia radiata* Small. **Carnivorous Plant Newsletter**, n. 40, p. 88–91, 2011.

RIVADAVIA, F.; GONELLA, P. M.; FLEISCHMANN, A. A new and tuberous species of *Genlisea* (Lentibulariaceae) from the Campos Rupestres of Brazil. **Systematic Botany**, v. 38, n. 2, p. 464-470, 2013.

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. Evolution of unusual morphologies in Lentibulariaceae (bladderworts and allies) and Podostemaceae (river-weeds): a pictorial report at the interface of developmental biology and morphological diversification. **Annals of botany**, v. 117, n. 5, p. 811-832, 2015.

RUZIN, S. E. **Plant microtechnique and microscopy**. New York: Oxford University Press, 1999.

SANGER, F.; COULSON, A. R. A rapid method for determining sequences in DNA by primed synthesis with DNA polymerase. **Journal of Molecular Biology**, v. 94, n. 3, p. 441-488, 1975.

SILVA, S. R.; DIAZ Y. C. A.; PENHA, H. A.; PINHEIRO, D. G.; FERNANDES, C. C.; MIRANDA, V. F. O.; MICHAEL, T. P.; VARANI, A. M. The chloroplast genome of *Utricularia reniformis* sheds light on the evolution of the *ndh* gene complex of terrestrial carnivorous plants from the Lentibulariaceae family. **PloS One**, v. 11, n. 10, p. e0165176, 2016.

SIROVÁ, D.; BOROVEC, J.; ČERNÁ, B.; REJMÁNKOVÁ, E.; ADAMEC, L.; VRBA, J. Microbial community development in the traps of aquatic *Utricularia* species. **Aquatic Botany**, v. 90, n. 2, p. 129-136, 2009.

STÖVER, B, MÜLLER, K. TreeGraph 2: combining and visualizing evidence from different phylogenetic analyses. **BMC Bioinformatics**, v.11, n.1, p.1, 2010.

STUDNIČKA, M. Bladderworts from South America germinating with a difference. (In Czech). **Trifid**, v.10, p.8–9, 2005b.

\_\_\_\_\_. Brazilian bladderwort *Utricularia reniformis* is a blend of two species. **Thaiszia – Journal of Botany**, v.19, p.131–143, 2009.

\_\_\_\_\_. Brief information about the species status of *Utricularia cornigera* Studnička. **Carnivorous Plant Newsletter**, v. 42, p.15–80, 2013.

\_\_\_\_\_. Second brief piece of information about the species status of *Utricularia cornigera* Studnička. **Carnivorous Plant Newsletter**, v.44, p. 204–206, 2015.

\_\_\_\_\_. Surprising phenomena in the life strategy of *Utricularia reniformis* in Brazil. **Thaiszia – Journal of Botany**, v. 21, p. 37–43, 2011.

\_\_\_\_\_. *Utricularia humboldtii* – the bladderwort in a bad place. **Trifid**, v.3, 2005a.

SWOFFORD, D. L. **PAUP\* Phylogenetic analysis using parsimony**. 1998.

TABERLET, P.; GIELLY, L.; PAUTOU, G.; BOUVET, J. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. **Plant Molecular Biology**, v. 17, n. 5, p. 1105-1109, 1991.

TAVARÉ, S. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. **Lectures on mathematics in the life sciences**, v. 17, p. 57-86, 1986.

TAYLOR, P. New taxa in *Utricularia* (Lentibulariaceae). **Kew Bulletin**, p. 1-18, 1986.

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

VELEBA, A.; BURES, P.; ADAMEC, L.; SMARDA, P.; LIPNEROVÁ, I.; HOROVÁ, L. Genome size and genomic GC content evolution in the miniature genome-sized family Lentibulariaceae. **New Phytologist**, v. 203, n. 1, p. 22-28, 2014.

VINCENT, O.; WEIßKOPF, C.; POPPINGA, S.; MASSETER, T.; SPECK, T.; JOYEUX, M.; QUILLIET, C.; MARMOTTANT, P. Ultra-fast underwater suction traps. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 278, n. 1720, p. 2909-2914, 2011.

VU, G. T. H.; SCHMUTZER, T.; BULL, F.; CAO, H. X.; FUCHS, J.; TRAN, T. D.; JOVTCHEV, G.; PISTRICK, K.; STEIN, N.; PECINKA, A.; NEUMANN, P.; NOVAK, P.; MACAS, J.; DEAR, P. H.; BLATTNER, F. R.; SCHOLZ, U.; SCHUBERT, I. Comparative

genome analysis reveals divergent genome size evolution in a carnivorous plant genus. **The Plant Genome**, v. 8, n. 3, 2015.

WICKE, S.; SCHÄFERHOFF, B.; DEPAMPHILIS, C. W.; MÜLLER, K. F. Disproportional plastome-wide increase of substitution rates and relaxed purifying selection in genes of carnivorous Lentibulariaceae. **Molecular Biology and Evolution**, v. 31, n. 3, p. 529-545, 2013.

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

ZOTZ, G.; HIETZ, P. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. **Journal of Experimental Botany**, v. 52, n. 364, p. 2067-2078, 2001.