

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

FILOGENIA DE *UTRICULARIA* SEÇÃO *ARANELLA* (BAINHART) P. TAYLOR,
LENTIBULARIACEAE

Andreia Donza Rezende Moreira

Rio de Janeiro

2015



UFRJ

FILOGENIA DE *UTRICULARIA* SEÇÃO *ARANELLA* (BAINHART) P. TAYLOR,
LENTIBULARIACEAE

Andreia Donza Rezende Moreira

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de doutor em Ciências Biológica (Botânica).

Orientadores: Dra. Claudia Petean Bove

Dr. Wilson José Eduardo Moreira da Costa

Rio de Janeiro

2015

FICHA CATALOGRÁFICA

M838f Moreira, Andreia Donza Rezende.
Filogenia de Utricularia Seção Aranella
(Bainhart) P. Taylor, Lentibulariaceae / Andreia
Donza Rezende Moreira. -- Rio de Janeiro, 2015.
154 f.

Orientadora: Claudia Petean Bove.

Coorientador: Wilson José Eduardo Moreira
da Costa.

Tese (doutorado) - Universidade Federal do Rio
de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós-
Graduação em Botânica, 2015.

1. Filogenia. 2. Lentibulariaceae. 3.
Utricularia. 4. Museu Nacional. 5.
Universidade Federal do Rio de Janeiro. I.
Bove, Claudia Petean, orient. II. da Costa,
Wilson José Eduardo Moreira, coorient. III.
Título.

CDD 583.81

FOLHA DE APROVAÇÃO

Filogenia de *Utricularia* Seção *Aranella* (Bainhart) P. Taylor, Lentibulariaceae

Andreia Donza Rezende Moreira

Tese de doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Botânica).

Dra. Cláudia Petean Bove – Museu Nacional/UFRJ – Presidente

Dra. Bárbara de Sá Haiad – Museu Nacional/UFRJ

Dr. Ruy José Válka Alves – Museu Nacional/UFRJ

Dra. Tatiana Ungaretti Paleo Konno – NUPEM/UFRJ

Dr. Vitor Fernandes Oliveira de Miranda - UNESP

DEDICATÓRIA

Dedico esta tese às quatro pessoas mais importantes da minha vida, meu companheiro e amigo Vanderlei, meu filho Luiz Felipe e aos meus pais Luiz Antônio e Jane. Por todo amor, carinho, dedicação e por me darem forças para seguir adiante.

AGRADECIMENTOS

Ao meu querido companheiro, Vanderlei, pelo apoio incondicional em todos os momentos desta tese, sem ele esta tese não teria sido concebida.

Aos meus pais, Luiz Antonio e Jane, pelo incentivo e carinho por toda minha existência. Aos meus irmãos, tios, tias e primas, em especial a minha avó Alda, pela torcida e apoio que me deram durante toda a minha formação.

À minha orientadora e amiga Claudia por todos os momentos vividos até hoje e principalmente aqueles em que precisei de um “puxão-de-orelha”.

Ao meu orientador Wilson Costa pela disponibilidade em ceder a estrutura física de seu laboratório e pelas orinetações e correções.

À equipe do Laboratório de Peixes da UFRJ, principalmente ao José Leonardo (Zé Leo) e ao Pedro (Pensador) pela ajuda em todas as fases da análise molecular.

À equipe do Laboratório de Plantas aquáticas do Museu Nacional, principalmente aos amigos(as) Inara, Yasmin e Arthur, pelos cafezinhos, caputinos, chocolates, momentos de descontração e também de aprendizado. Ao amigo Filipe, também, pelo auxílio com a parte de anatomia de *Utricularia*.

Aos amigos da Botânica do Museu Nacional, em especial à Renata e ao Marlon que estavam sempre prontos a me ajudar nos momentos que precisei. À todos os amigos(as) e colegas, principalmente, Bruno, David, Carolina, Sulamita, Karla, Monique e Débora pelos conselhos, conversas e companhia nos almoços e lances diários.

À Janaína e Adriana pelos conselhos em filogenia, auxílio com o TNT e pelas conversas em momentos difíceis.

Ao Paulo e Nilber pela troca de conhecimento a respeito das plantas carnívoras, em especial às *Utricularia* e ao Paulo também pelas fotos cedidas.

A todos os professores que participam da minha formação acadêmica e profissional direta ou indiretamente, principalmente à Cássia, Heloísa, e Bárbara sempre dispostas a ajudar. Aos professores do Jardim Botânico do Rio de Janeiro que também participaram deste processo.

À Isabel pelas ilustrações da espécie nova.

Aos funcionários e curadoria do Herbário do Museu Nacional, Herbário do Jardim Botânico, Herbário Bradeanum, Herbário da FEEMA (GUA), Herbário da UFRJ (Fundão) e demais visitados pela disponibilidade em me receber. Aos funcionários e curadores dos demais herbários citados nesta tese pelo envio de material.

Aos funcionários da biblioteca do Museu Nacional, principalmente ao Antônio, Leandra e Kamila sempre dispostos a auxiliar a encontrar as bibliografias, ao carinho deles comigo durante todo o tempo do doutorado.

À professora Vânia do Laboratório de palinologia, e a sua aluna Jéssica, por terem feito a análise do pólen de algumas espécies de *Utricularia*, que por fim não foram apresentadas nesta tese. Ao Pedrinho que sempre me auxiliou com as preparações do ponto crítico para o MEV.

À professora Chieno da Universidade Federal do Oeste do Pará, pelo carinho, hospedagem, aos trabalhos de campo que me proporcionou quando estive em Santarém/PA.

Ao professor Marcelo Trovó pela revisão da boneca e da tese.

As mães de todos os melhores amigos do Luiz Felipe que ao longo destes 4 anos sempre ficaram com ele nas horas em que mais precisei.

À Universidade Federal do Rio de Janeiro, ao Museu Nacional e ao Programa de Pós-graduação pelo apoio. Ao edital Protax CAPES/CNPq pela bolsa concedida.

Muito obrigado a todos, mesmo os não citados nominalmente.

... “*não fique triste por perceber que você não sabe, pelo menos agora você tem consciência da tua ignorância. Agora você sabe que não sabe.*” (Sócrates)

... “*Quem ensina aprende ao ensinar e quem aprende ensina ao aprender.*”

... “*Ensinar não é transferir conhecimento, mas criar as possibilidades para a sua própria produção ou a sua construção.*” (Paulo Freire)

RESUMO

Moreira, Andreia Donza Rezende. **Filogenia de *Utricularia* Seção *Aranella* (Bainhart) P. Taylor, Lentibulariaceae**. Rio de Janeiro, 2015. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Botânica) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Utricularia é o gênero de plantas carnívoras com maior número de espécies. Tem distribuição cosmopolita, não ocorrendo em ilhas oceânicas e regiões áridas. *Utricularia* sect. *Aranella* é a terceira maior seção de *U.* subg. *Bivalvaria*, com onze espécies. Filogenias moleculares têm sustentado, apesar de diferentes topologias, o monofiletismo da seção. Por outro lado, estudos utilizando matriz de representação de parcimônia (MRP) indicam para polifiletismo e filogenias utilizando somente dados morfológicos apontam para o parafiletismo. Os objetivos desta tese são testar o monofiletismo de *U.* sect. *Aranella*, verificar o seu posicionamento dentro de *U.* subg. *Bivalvaria* e traçar a evolução dos estados dos caracteres relacionados a esta seção. Foi realizada a primeira análise de evidência total para *U.* subg. *Bivalvaria*, incluindo 41 terminais, representando os três subgêneros de *Utricularia*. O estudo foi baseado em 74 caracteres morfológicos e 2097 pb de DNA de cloroplasto (*trnL-F* e *rps16*). As matrizes geradas foram analisadas separadamente e em conjunto por Máxima Parcimônia (MP) e os dados moleculares por mais dois métodos: Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB). Todas as árvores foram congruentes para a maioria do clados, sendo corroborados os subgêneros de *U.* subg. *Bivalvaria* e *U.* subg. *Utricularia* tanto por dados moleculares quanto por dados morfológicos, contudo sendo este último com suporte baixo. Em *U.* subg. *Bivalvaria* são formados três clados moderadamente suportados. *U.* sect. *Aranella* (senso Taylor 1989) emerge dentro deste subgênero como uma seção parafiletística, sendo necessária a inclusão de *U. tenuissima* (*U.* sect. *Martinia*) para que esta seção torne-se monofilética. Os resultados da análise morfológica e molecular são incongruentes para o clado *Aranella* (*U.* sect. *Aranella* + *U.* sect. *Martinia*). Enquanto na análise morfológica emergem dois clados, nas análises moleculares e de evidência total emergiram quatro linhagens distintas. Contudo, uma linhagem é corroborada por ambos dados, morfológicos e moleculares, com altos suportes. No mapeamento dos estados dos caracteres foi possível identificar utrículos com apêndices bifidos e saco basal do lábio superior da corola definido como sinapomorfias exclusivas do Clado *Aranella*; também pode-se inferir reversões assim como homoplasias para este clado. Características como dois apêndices ventrais capilares inteiros, utilizados como justificativa

por Taylor (1989) para a criação da *U. tenuissima* em uma seção monotípica, aparecem no cladograma como autapomorfias deste táxon. Apesar dos esforços no levantamento de caracteres morfológicos, os caracteres moleculares se mostraram mais relevantes na análise cladística para o gênero *Utricularia*, com maiores suportes de bootstrap e Jackknife e com árvores de melhor resolução. Contudo, caracteres morfológicos se mostraram promissores na medida em que sua inclusão na análise molecular aumentou consideravelmente os índices de suporte dos ramos. É proposta uma nova circunscrição para *U. sect. Aranella*, com uma descrição emendada, uma nova espécie e nova sinonímia.

Palavras-chave: Cladística, análise morfológica, análise molecular, evidência total.

ABSTRACT

Moreira, Andreia Donza Rezende. **Filogenia de *Utricularia* Seção *Aranella* (Bainhart) P. Taylor, Lentibulariaceae.** Rio de Janeiro, 2015. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas – Botânica)- Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2015.

Utricularia is the largest genus of carnivorous plants. It has a cosmopolitan distribution, except for oceanic islands and arid regions. Comprising ten species *U.* sect. *Aranella* is the third largest section within subgenus *Bivalvaria*. Phylogenetic analyses carried out using molecular data have proposed the monophyly of section *Aranella*. On the other hand studies using matrix representation with parsimony (MRP) indicated that this section is polyphyletic, while phylogenetic hypothesis using only morphological data suggest its paraphyly. The aim of this study was to test the monophyly of *U.* sect. *Aranella*, to determine its phylogenetic position inside subgenus *Bivalvaria*, and to trace the evolutionary history of morphological characters in this section. Therefore, the present study presents the first analysis of total evidence employed in *Utricularia* subg. *Bivalvaria* including 41 terminals, representing the three *Utricularia* subgenera. The study was based on 74 morphological characters, and 2097 bp from chloroplast DNA (*trnL-F* and *rps16*). The matrices were subjected to parsimony analyses (MP) with different schemes of data, combined and separately. In addition, the molecular data were analyzed by two more methods: Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Inference (BI). All trees were congruent for most clades, corroborating the subgenera *Bivalvaria* and *Utricularia* by both molecular and morphological data, although the later without support. *U.* subg. *Bivalvaria* presented three moderately supported clades. *U.* sect. *Aranella* (*sensu* Taylor 1989) merged as a paraphyletic section, making the inclusion of *U. tenuissima* (*U.* sect. *Martinia*) necessary to turn section *Aranella* monophyletic. Morphological and molecular results were incongruent for *Aranella* clade (*U.* sect. *Aranella* + *U.* sect. *Martinia*). Morphological analyses found two clades while total evidence and molecular analyses found four distinct lineages. Nevertheless, one lineage is corroborated by both morphological and molecular data with strong support. From character mapping it was possible to distinguish bifid appendage and basal sac on the corolla superior lip as exclusive synapomorphies for *Aranella* clade, reversion and homoplastic characters was inferred too. Features as two ventral capillary entire appendages, used in Taylor's classification to separate *U. tenuissima* in a monotypic section, appeared as

autapomorphies of this taxon in the phylogenetic tree. Despite the efforts in search of morphological characters, the molecular characters were more relevant in the cladistic analysis of the genus *Utricularia*, with high supported bootstrap and jackknife, and trees with more resolution. However, morphological characters seems to be promise as their inclusion in the molecular analysis have increased branches support considerably. New circumscription of *U. sect. Aranella*, with emended descriptions, a new specie e a new synonymy was proposed.

Keywords: cladistic, taxonomy, morphological analyses, molecular analyses, total evidence.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1: Mecanismo de abertura e fechamento dos utrículos de <i>U. inflata</i> Walter.....	2
Figura 2: Diversidade de utrículos	3
Figura 3: Diversidade de glândulas internas.....	5
Figura 4: Cladograma gerado por Máxima Parcimônia a partir dos marcadores moleculares <i>trnL-F</i> e <i>rps16</i> , evidenciando os subgêneros de <i>Utricularia</i>	7
Figura 5: Cladograma gerado por Máxima Parcimônia a partir do marcador molecular <i>trnK</i> (<i>matK</i>) evidenciando os subgêneros e respectivas seções de <i>Utricularia</i>	8
Figura 6: Cladograma gerado por Máxima Parcimônia a partir dos marcadores moleculares <i>trnL-F</i> e <i>rps16</i> onde são apresentadas as relações dos três gêneros de <i>Lentibulariaceae</i> e das espécies de <i>U. subg. Polypompholyx</i>	9
Figura 7: Caracterização morfológica de <i>U. sect. Aranella</i>	13
Figura 8: Cladograma simplificados (apenas seções) dos trabalhos de (A) Jobson <i>et al.</i> (2003); (B) Müller & Borsch (2005) e (C) Müller <i>et al.</i> (2006)	14
Figura 9: Posição e direção dos primers universais usados para amplificar regiões não codificantes de cpDNA	24
Figura 10: Filotaxia	31
Figura 11: Composição do limbo	32
Figura 12: Forma do limbo	32
Figura 13: Tipos de utrículos	34
Figura 14: Densidade de glândulas externas nos utrículos	35
Figura 15: Diversidade de glândulas internas nos utrículos	36
Figura 16: Diversidade morfológica de glândulas quadrífidas	37
Figura 17: Escapo	38
Figura 18: Seção transversal do escapo	38
Figura 19: Escamas	39
Figura 20: Brácteas e bractéolas	40
Figura 21: Cálice	41
Figura 22: Lábio inferior	42
Figura 23: Cálcar	42
Figura 24: Hábito e/ou flores de <i>U. subg. Polypompholyx</i> e <i>U. subg. Bivalvaria</i>	43

Figura 25: Hábito e/ou flores de <i>U. subg. Bivalvaria</i>	44
Figura 26: Hábito e/ou flores de <i>U. subg. Utricularia</i>	45
Figura 27: Hábito e/ou flores de <i>U. subg. Utricularia</i>	46
Figura 28: Pólen	47
Figura 29: Fruto	47
Figura 30: Forma das sementes	49
Figura 31: Superfície das sementes	50
Figura 32: Árvore de Consenso Estrito gerada por MP a partir dos dados morfológicos	52
Figura 33: Árvore de Consenso Estrito gerada por MP a partir dos dados moleculares	55
Figura 34: Árvore de Consenso Estrito gerada por MP a partir da evidência total	57
Figura 35: Árvore de Consenso Estrito gerada pelo método de IB e MV	59
Figura 36: Mapa de sinapomorfias do Clado Aranella	60
Figura 37: Mapeamento dos estados do carácter filotaxia	62
Figura 38: Mapeamento dos estados do apêndice ventral	63
Figura 39: Mapeamento dos estados do número de apêdices ventrais	64
Figura 40: Mapeamento dos estados da forma dos apêdices ventrais.....	65
Figura 41: Mapeamento dos estados da integridade dos apêdices ventrais.....	67
Figura 42: Mapeamento dos estados das papilas na base do escapo.....	68
Figura 43: Mapeamento dos estados da base auriculada das escamas.....	69
Figura 44: Mapeamento dos estados da margem das escamas.....	70
Figura 45: Mapeamento dos estados dos tipos de brácteas.....	71
Figura 46: Mapeamento dos estados da margem das brácteas.....	73
Figura 47: Mapeamento dos estados da posição das bractéolas em relação às brácteas	74
Figura 48: Mapeamento dos estados do tamanho dos lobos do cálice	75
Figura 49: Mapeamento dos estados da margem do cálice	76
Figura 50: Mapeamento dos estados da forma do lobo superior do cálice	77
Figura 51: Mapeamento dos estados da forma do lobo inferior do cálice	79
Figura 52: Mapeamento dos estados da cor da corola.....	80
Figura 53: Mapeamento dos estados do saco basal no lábio superior da corola	81
Figura 54: Mapeamento dos estados da forma do lobo inferior da corola	82
Figura 55: Mapeamento dos estados do ápice do lobo inferior da corola	84
Figura 56: Mapeamento dos estados do tamanho do cálcar em relação ao lobo inferior	85
Figura 57: Mapeamento dos estados ápice do cálcar.....	86
Figura 58: Mapeamento dos estados da forma da semente	88

Figura 59: Mapeamento dos estados da superfície da testa da semente	89
Figura 60: Mapeamento dos estados da paredes periclinais testa da semente	90
Figura 61: Mapeamento dos estados do número de colporos do pólen	91

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Relação de táxons, respectivos vouchers ou número de acesso do Genbank das espécies utilizadas na análise filogenética	16
Tabela 2: Relação de táxons sequenciados neste trabalho, respectivos vouchers e localidade.....	20
Tabela 3: Relação das coletas realizada com datas e localidades	21
Tabela 4: Primers utilizados para amplificação e sequenciamento	25
Tabela 5: Descrição dos diferentes conjuntos de dados obtidos na análise filogenética de <i>Utricularia</i>	53
Tabela 6: Resumo dos resultados da análise de parcimônia	54

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

BT - Bootstrap

IB – Inferência Bayesiana

IC – Índice de consistência

IH – Índice de homologias

IR – Índice de retenção

JK - Jackknife

MP – Máxima Parcimônia

MRP – Matriz de representação de parcimônia

MV – Máxima Verossimilhança

PP – Probabilidade Posterior

RC – Índice rescalonado

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO

Diversidade da família Lentibulariaceae	1
Estratégias para a carnivoría	1
Sistemática de Lentibulariaceae	2
<i>Utricularia</i> : Diversidade morfológica	3
<i>Utricularia</i> : Sistemática e Filogenia	6
<i>Utricularia</i> sect. <i>Aranella</i> (sensu Taylor 1989): Morfologia	11
<i>Utricularia</i> sect. <i>Aranella</i> : Breve histórico taxonômico	11
<i>Utricularia</i> sect. <i>Aranella</i> : Filogenia	12
OBJETIVOS	14
JUSTIFICATIVA	15
2. MATERIAL E MÉTODOS	16
Seleção dos terminais	16
Obtenção dos terminais	20
Dados morfológicos	22
Dados moleculares	23
Obtenção das sequências de DNA	24
Extração	24
Amplificação.....	25
Sequenciamento, edição e alinhamento.....	25
Matrizes de dados	26
Análise filogenética	26
Máxima Parcimônia	26
Dados morfológicos	26
Dados moleculares	27
Evidência total	27
Índices	28
Máxima Verossimilhança	28
Inferência Baysiana	28
Suporte dos ramos	28
Mapeamento dos caracteres relevantes para <i>U. sect. Aranella</i>	29

3. RESULTADOS	30
Análise filogenética	30
Máxima parcimônia	51
Dados morfológicos	51
Dados moleculares	53
Evidência total	56
Análise de Verossimilhança e Inferência Bayesiana	58
Evolução dos estados de caracteres relacionados ao Clado Aranella	60
Mudanças taxonômicas	92
4. DISCUSSÃO	94
<i>U. subg. Bivalvaria</i>	95
Clado B ou Clado Aranella	97
Linhagem B1	98
Linhagem B2	99
Linhagem B3	99
Linhagem B4	100
Evolução dos caracteres no Clado Aranella	100
Perspectivas para estudos futuros em <i>Utricularia</i> com ênfase em <i>Aranella</i>	102
5. CONCLUSÃO	103
6. REFERÊNCIAS	105
APÊNDICE 1. Lista de material examinado	112
APÊNDICE 2. Lista de caracteres morfológicos	126
APÊNDICE 3. Matriz de caracteres morfológicos	129
APÊNDICE 4. Artigo da espécie nova de <i>U. sect. Aranella</i> a ser enviado para publicação	133

INTRODUÇÃO

DIVERSIDADE DA FAMÍLIA LENTIBULARIACEAE

Lentibulariaceae Rich. é uma família de plantas carnívoras incluída na ordem Lamiales dentro do clado das Asterídeas (APG III 2009). Compreende três gêneros: *Genlisea* A. St.-Hil., *Pinguicula* L. e *Utricularia* L., totalizando cerca de 325 espécies (Müller *et al.* 2006).

Genlisea A. St.-Hil. é o menor gênero, com 29 espécies. Possui dois subgêneros: *Genlisea* subg. *Genlisea* A. St.-Hil. com 21 espécies, nove com distribuição na África e Madagascar e 12 nas Américas (Fleischmann *et al.* 2010) e *Genlisea* subg. *Tayloria* Fromm-Trinta com oito espécies, todas americanas (Fleischmann *et al.* 2011). *Pinguicula* L. possui 82 espécies (Casper & Stimper 2009), distribuídas em três subgêneros: *Pinguicula* L., *Isoloba* Barnhart e *Temnoceras* Barnhart (Legendre 2000, Casper 1966 *apud* Cieslak *et al.* 2005). Ocorre desde a Europa até o norte da Ásia, América do Norte, América tropical e sul dos Andes (Legendre 2000). *Utricularia* L. é o mais diverso dos gêneros de plantas carnívoras; totalizando cerca de 230 espécies (Bove 2008, Souza & Bove 2011, Fleischmann 2012). Ocorre nos trópicos e subtropicais, sendo ausente apenas nos polos (Guisande *et al.* 2007), em regiões áridas e em algumas ilhas oceânicas (Taylor 1989).

ESTRATÉGIAS PARA A CARNIVORIA

Cada gênero desenvolveu estratégias diferentes para captura de suas presas. Em *Pinguicula* as armadilhas são aéreas e funcionam como um papel pega-mosca. As folhas possuem glândulas mucilaginosas na superfície adaxial, onde os organismos ficam aderidos e posteriormente digeridos na própria superfície. Em *Genlisea* as armadilhas são subterrâneas, formadas por duas hélices espiraladas e em forma de Y, com uma ampola na base. Os microrganismos são capturados na espiral e digeridos na ampola.

Utricularia exibe as armadilhas mais complexas dentro das angiospermas (Darwin 1875, Lloyd 1942). Os utrículos são estruturas exclusivas (Müller & Borsch 2005) em forma de vesículas que capturam, armazenam e digerem diversos microrganismos como microcrustáceos, protozoários, rotíferos, nematódeos (Gibson & Warren 1970, Jobson e Morris 2001, Sirová *et al.* 2009) e algas (Peroutka *et al.* 2008).

A estratégia de carnivoria de *Utricularia* está relacionada diretamente à sua ocorrência em habitats pobres em nutrientes (Müller *et al.* 2004, Guisande *et al.* 2007, Adamec 2008). O

sistema de armadilha dos utrículos funciona por sucção ou pressão negativa que captura pequenos organismos presentes na água ou no solo. O sistema de captura é ativo, o gatilho é acionado, o utrículo infla e a água juntamente com a presa são sugados para dentro da armadilha através de uma “tampa” articulada (Fig. 1) que se fecha rapidamente, ca. 15.000 frames⁻¹ (Vicente *et al.* 2011). O organismo fica aprisionado e é digerido dentro do utrículo.

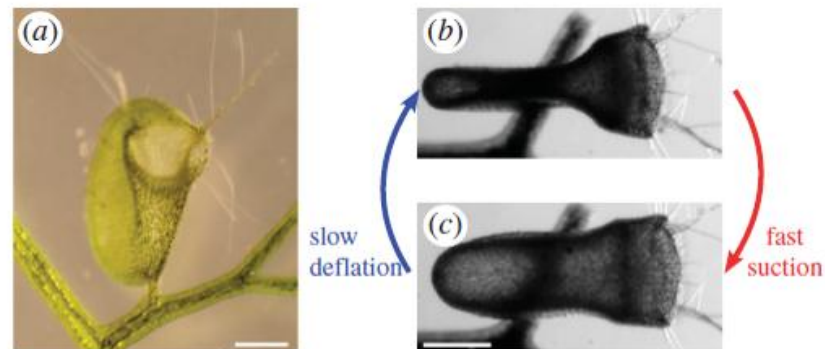


Figura 1: Mecanismo de abertura e fechamento dos utrículos de *U. inflata* Walter. (a) Visão frontal do utrículo, as paredes côncavas e entrada são claramente visíveis. (b, c) Visão de cima dos utrículos (abertura à direita) mostrando as duas fases do mecanismo (b) antes e (c) depois do disparo. escala = 500 μm (extraído de Vicente *et al.* 2011).

SISTEMÁTICA DE LENTIBULARIACEAE

Historicamente, a família Lentibulariaceae já foi incluída na ordem Labiatiflorae (Eichler 1875), Tubiflorae (Engler 1964) e Scrophulariales (*e.g.* Cronquist 1988, Takhtajan 1997). Estudos com metodologia cladista confirmaram o monofiletismo da família, posicionando-a na Ordem Lamiales (APG III 2009). Contudo, as relações entre as famílias da ordem permaneceram obscuras (Soltis *et al.* 2005) até 2010 quando grande parte da ordem foi resolvida (Schäferhoff *et al.* 2010). O monofiletismo de Lentibulariaceae é fortemente suportado, assim como seus três gêneros, sendo *Pinguicula* o grupo irmão do clado *Genlisea-Utricularia* (Jobson & Albert 2002, Jobson *et al.* 2003, Müller *et al.* 2004, Müller & Borsch 2005).

UTRICULARIA: DIVERSIDADE MORFOLÓGICA

Utricularia habita os mais diversos ambientes: terrestre, aquático, litófito, epífita e reófito. Esta diversidade reflete-se na morfologia, principalmente em relação às características vegetativas. São ervas geralmente estoloníferas, que não apresentam raízes verdadeiras (possuem rizoides). Os utrículos (exclusivos do gênero) são variáveis quanto aos apêndices, glândulas internas e externas entre outros aspectos. As folhas podem ser simples ou compostas, de forma, consistência e venação diversa. Possuem inflorescência racemosa, com escamas, brácteas e bractéolas, podendo estas estar ausentes. As flores têm cálice bilobado, corola bilabiada, de coloração variada, com giba e cálcar (Taylor 1989). Utrículos, pólen e sementes têm sido tema de diversos trabalhos, pois são estruturas de valor taxonômico.

Utrículos

O tamanho e forma do utrículo, posição da abertura, forma e quantidade dos apêndices e morfologia das glândulas internas são bem diversificadas (Fig. 2). Taylor (1989) propôs em sua revisão para o gênero 35 seções com base, principalmente, nos utrículos.

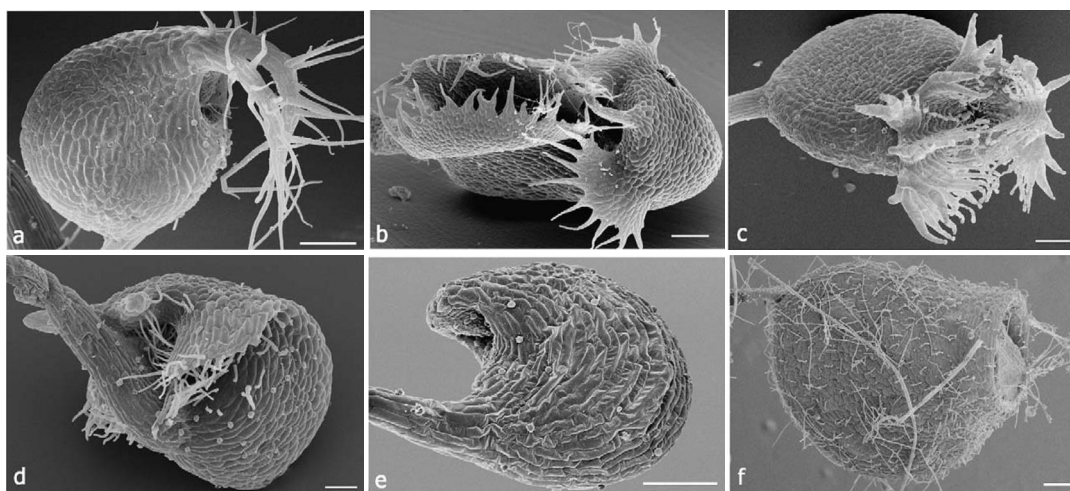


Figura 2: Diversidade de utrículos: (a) *Utricularia subulata*. (b) *U. dichotoma*. (c) *U. sandersonii*. (d) *U. multifida*. (e) *U. juncea* (f) *U. purpurea* (extraído de Reifenrath *et al.* 2006).

As glândulas internas têm sido registradas na literatura desde o final do século XIX (Darwin 1875). Comumente são encontrados dois tipos de glândulas: 2-armadas ou bífidas, reunidas na região da abertura ou “threshold” e 4-armadas ou quadrífidas, encontradas na parede interna do utrículo, de forma mais espaçada uma das outras (Arber 1920, Lloyd 1942, Rutishauser & Brugger 1992, Parnell 2005, Reifernath *et al.* 2006). A função destas glândulas também é distinta: as glândulas bífidas são responsáveis pela retirada da água do utrículo, já as quadrífidas produzem as substâncias que irão digerir os microorganismos capturados. Taylor (1989) descreve e esquematiza glândulas 1, 2, 3 e 4-armadas, de várias formas e tamanhos (Fig. 3). A variação em relação ao ângulo, disposição, forma e tamanho dos braços das glândulas quadrífidas têm valor taxonômico (Taylor 1989, Doyle & Parnell 2003, Parnell 2005, Yang *et al.* 2009).

Pólen

O pólen também tem valor taxonômico em *Utricularia*, sendo variável principalmente em relação ao número de colporos, o que possibilita distinguir os três subgêneros. Thanikaimoni (1966) estabeleceu três agrupamentos com base no hábito, morfologia polínica (número de aberturas, formato da endoabertura e da ectoabertura) e de sementes. Das 22 espécies analisadas, cinco são incluídas atualmente em *U. sect. Phyllaria* (epífitas), uma na *U. sect. Meionula*, uma em *U. sect. Nigrescens* (dois sinônimos de *U. caerulea*) e oito em *U. sect. Oligocista* (terrestres), todas do *U. subg. Bivalvaria* e cinco em *U. sect. Utricularia* (aquáticas) do *U. subg. Utricularia*. Desta forma, muitas vezes a correlação com o hábito é reflexo dos agrupamentos em seções. Huynh (1968) examinou o pólen de 143 espécies de *Utricularia* e estabeleceu cinco categorias com base no número de aberturas, relacionou a morfologia polínica com o sistema de classificação da época (A. De Candolle 1844 e Kamiński 1895), com a distribuição geográfica e o hábito. Taylor (1989) propôs 35 seções onde o pólen é relativamente constante dentro das seções, encontrou relação entre a morfologia vegetativa e polínica. Lobreau-Callen *et al.* (1999) sugeriram nove tipos polínicos levando em consideração o modo de dispersão do pólen, simetria, número de colporos, forma da ectoabertura, forma e soldura da endoabertura.

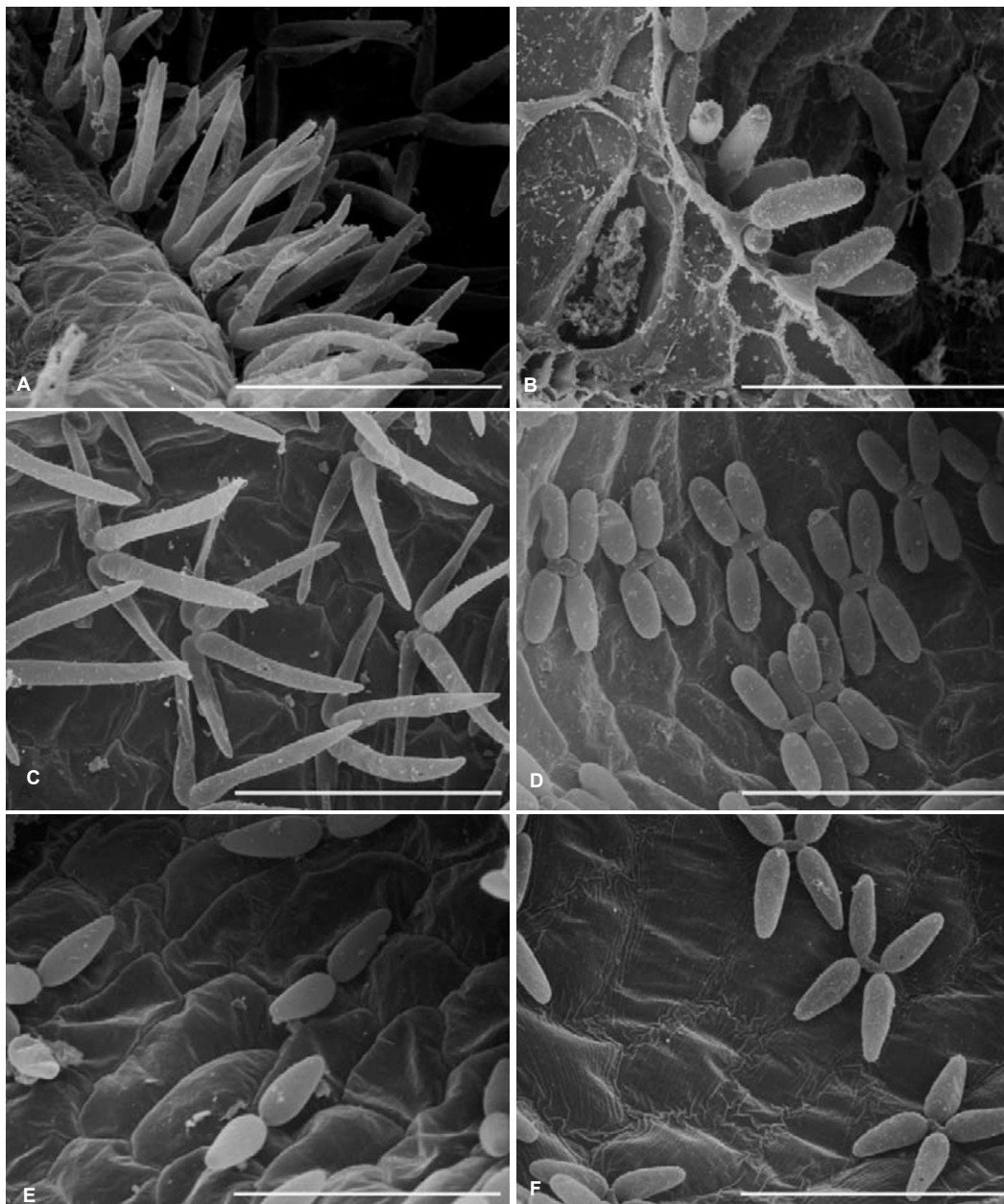


Figura 3: Diversidade de glândulas internas: (A, B) Glândulas sobre a região da abertura “threshold”. (A) bifida. (B) monofida. (C-F) Glândulas da câmara utriculífera. (C, D, F) quadrífidas. (E) bífida. escala = 100 μ m (extraído de Yang *et al.* 2009).

Sementes

A morfologia e micromorfologia das sementes têm sido utilizadas para identificar as espécies e agrupá-las em seções, sendo as principais características informativas a forma, a ornamentação e a concavidade das paredes periclinais. A elevação das paredes anticlinais está

intimamente relacionada à concavidade das paredes periclinais. Abraham & Subramanyam (1965) estudaram as sementes de dez espécies ocorrentes em Bengal (Índia) e elaboraram uma chave de identificação somente com caracteres morfológicos ligados às sementes. Robins & Subramanyam (1980) analisaram em MEV (microscopia eletrônica de varredura) sementes de 22 espécies da Índia, reconhecendo sete grupos com base na superfície da semente e identificando caracteres para distinção das espécies. Taylor (1989) utilizou características como forma, ornamentação da superfície e concavidade das paredes periclinais das sementes para diagnosticar espécies e delimitar seções.

UTRICULARIA: SISTEMÁTICA E FILOGENIA

Na revisão do gênero, Taylor (1989) propôs 214 espécies agrupadas em dois subgêneros com base na morfologia, sem a utilização de metodologia cladística: *Utricularia* subg. *Polypompholyx* (Lehm.) P. Taylor, com duas seções, e *U.* subg. *Utricularia* L., com 33 seções. Com o advento das análises filogenéticas com base em dados moleculares, Jobson & Albert (2002) e Jobson *et al.* (2003), utilizando *trnL-F* e *rps16*, corroboraram o monofiletismo dos gêneros de Lentibulariaceae e propuseram três clados para *Utricularia*. Desta forma *U.* subg. *Polypompholyx* composto de uma linhagem (clado U1, Fig. 4) e o subgênero *Utricularia* com duas linhagens distintas (clados U2 a U4 e U5 a U8, Fig. 4). Estes autores consideraram *U.* subg. *Utricularia* parafilético, com *U.* sect. *Pleiochasia* (tratada por Taylor como parte do subgênero *Utricularia*) incluída em *U.* subg. *Polypompholyx* e este como irmão do clado *U.* subg. *Utricularia*. Müller *et al.* (2004) utilizaram como marcador o *trnK* (*matK*) para a formulação de sua hipótese filogenética, que corroborou o monofiletismo de Lentibulariaceae, de seus três gêneros, assim como dos três clados para *Utricularia*. Müller & Borsch (2005) para adequar a taxonomia a hipótese filogenética citada acima, revalidaram o *U.* subg. *Bivalvaria* Kurt e realizaram uma nova circunscrição para os subgêneros *U.* subg. *Polypompholyx* e *U.* subg. *Utricularia*. Nesta hipótese *U.* subg. *Polypompholyx* emerge no cladograma como irmão de *U.* subg. *Bivalvaria* (Fig. 5). Müller *et al.* (2006) realizaram um estudo que agregou os dados de ambas as filogenias realizadas, com diferentes terminais e marcadores (*trnK*, *trnL-F* e *rps16*), numa matriz de representação. Verificaram que mesmo utilizando marcadores diferentes as posições da maioria das seções eram confirmadas. Reut & Jobson (2010) corroboraram a proposta de três subgêneros, sendo *U.* subg. *Polypompholyx*

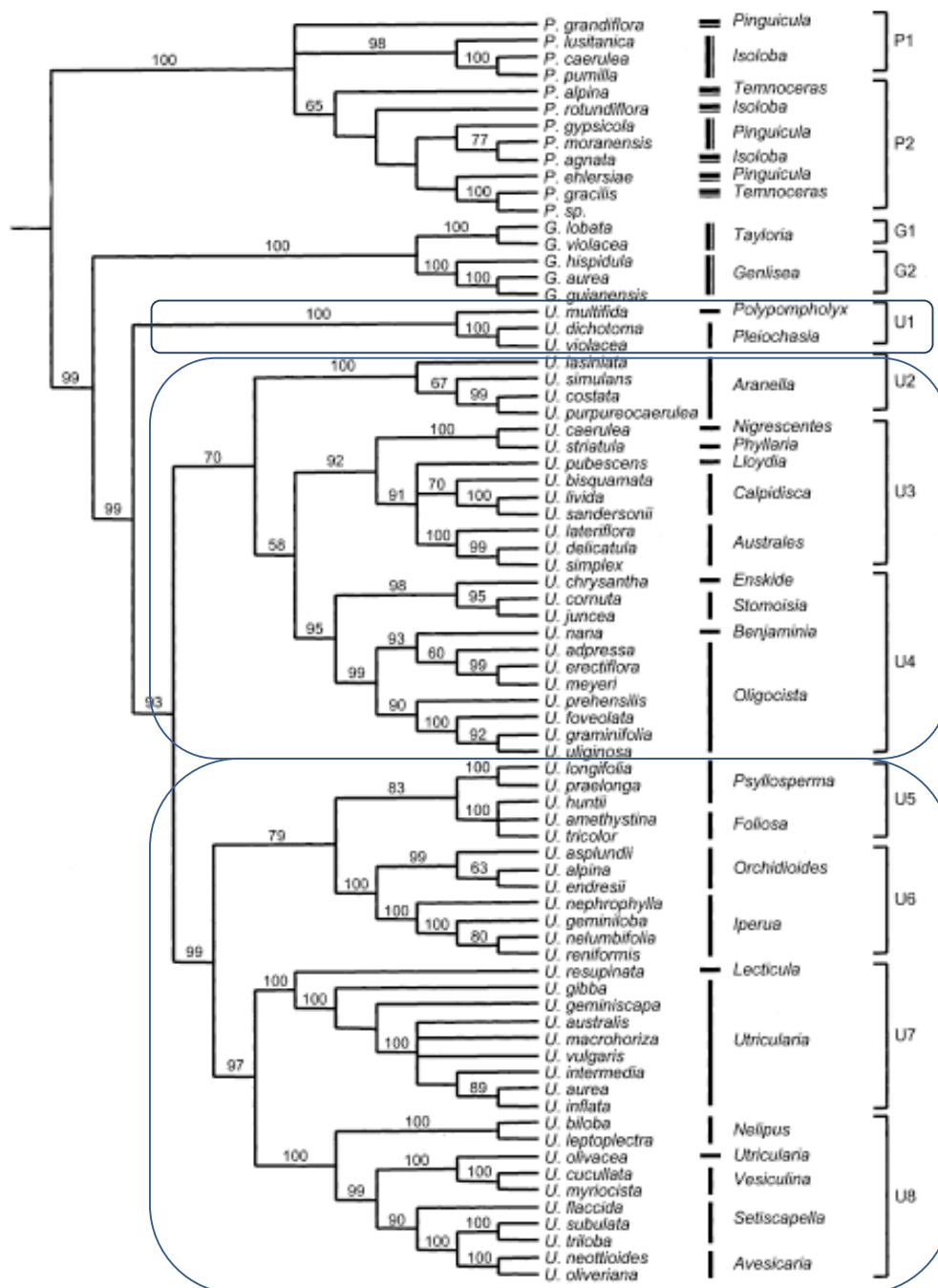


Figura 4: Cladograma gerado por máxima parcimônia a partir dos marcadores moleculares *trnL-F* e *rps16*, evidenciando os subgêneros de *Utricularia* (adaptado de Jobson *et al.* 2003).

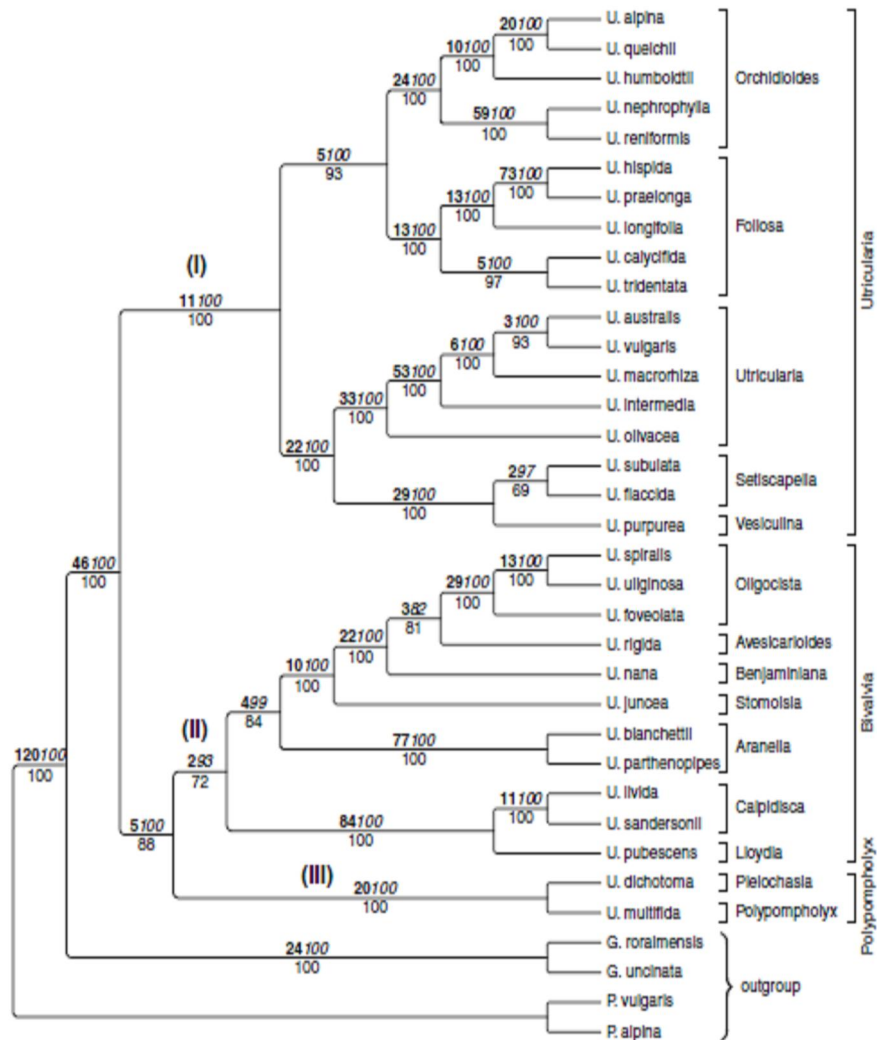


Figura 5: Cladograma gerado por máxima parcimônia a partir do marcador molecular *trnK* (*matK*) evidenciando os subgêneros de *Utricularia* (*Polypompholyx*, *Bivalvaria* e *Utricularia*) e respectivas seções (extraído de Müller & Borsch 2005).

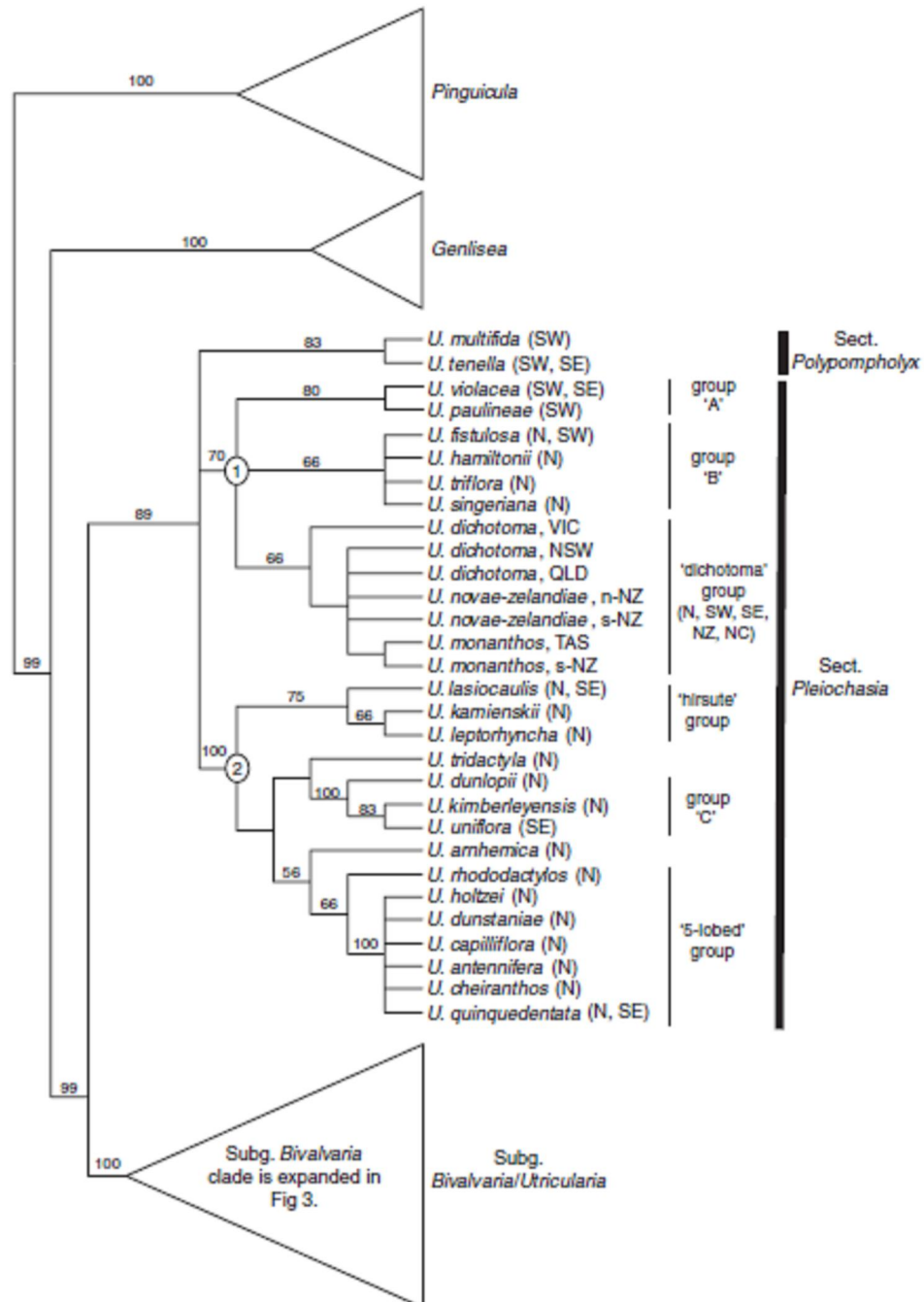


Figura 6: Cladograma gerado por máxima parcimônia a partir dos marcadores moleculares *trnL-F* e *rps16* onde são apresentadas as relações dos três gêneros de Lentibulariaceae e das espécies do subgênero *Polypompholyx* (extraído de Reut & Jobson 2010).

irmão do clado *Bivalvaria-Utricularia* (Fig. 6), com o objetivo de compreender as relações entre as espécies de *U.* subg. *Polypompholyx*.

Desde o início deste milênio diversas hipóteses de relações filogenéticas com base em dados moleculares ratificaram as propostas de Taylor (1989) para a maioria das seções. Somente para os subgêneros houve mudanças significativas: a *U.* sect. *Pleiochasia*, anteriormente parte do subgênero *Utricularia* foi inserida em *U.* subg. *Polypompholyx* e *U.* subg. *Bivalvaria* foi revalidado aumentando assim o número de subgêneros de dois para três.

EVOLUÇÃO DOS ESTADOS DE CARÁTER EM LENTIBULARIACEAE E *UTRICULARIA*

A evolução dos estados dos caracteres em Lentibulariaceae tem sido tema de vários trabalhos principalmente em *Utricularia*. Com base nos marcadores moleculares *trnL-F* e *rps16* Jobson & Albert (2002) otimizaram os tipos de armadilha das Lentibulariaceae em sua filogenia. Jobson *et al.* (2003) otimizaram em sua filogenia dez caracteres dos quais as relações como o hábito, deiscência da cápsula, tempo de geração e área de distribuição foram apresentadas. Müller *et al.* (2004) apresentaram filogenia baseada no marcador *trnK (matK)*, onde otimizaram 28 caracteres morfológicos. Estes três trabalhos discutem a relação entre os gêneros *Pinguicula*, *Genlisea* e *Utricularia* principalmente com base no hábito e carnívoros. Müller & Borsch (2005) fazem reconstrução do ancestral (mas sem mostrar a otimização) e discutem as relações entre hábito, implicações para a evolução das estratégias ecológicas e biogeografia do gênero *Utricularia*. Reut & Jobson (2010) fizeram a filogenia de *U.* subg. *Polypompholyx*, propondo 11 caracteres morfológicos relacionados ao subgênero. Mostraram a otimização entre hábito e a forma dos apêndices dos utrículos e entre a forma filiforme dos lobos da corola e a cor da corola sugerindo mimetismo sexual e mostrando a relação de surgimento independente destes caracteres.

***UTRICULARIA* SECT. *ARANELLA* (SENSU TAYLOR 1989): MORFOLOGIA**

U. sect. Aranella (Bainhart) P. Taylor, é caracterizada pelo hábito terrestre, folhas lineares, uninérvias (Fig. 7 g, p), utrículos ovoides de abertura lateral e dois apêndices, sendo um dorsal e um ventral profundamente bifido (Fig. 7a, q), com escamas, brácteas e bractéolas basifixas, auriculadas ou não (Fig. 7 h, i, j, l), ou basolutas, geralmente fimbriadas, denteadas ou inteiras (Fig. 7r, s, t); parte das espécies que compõem esta seção possuem as bractéolas em posição distal no pedicelo, localizadas próximas do cálice, flores amarelas, violetas ou brancas, cálice subigual geralmente fimbriado ou denteado, lobo superior da corola com uma reentrância na base bem definida (Fig. 7e, n), pólen oblato, 3-4-5 colporado; fruto cápsula deiscente por uma fenda longitudinal; sementes ovoides com células da testa microscopicamente verrugosas (exceto em *U. rostrata* que possui sementes piramidais, rugosas). Ocorre na região tropical da América do Sul, exceto *U. simulans* Pilger que ocorre em todas as Américas e na região tropical da África (Taylor 1989). A maioria das espécies ocorre no Brasil, exceto *U. fimbriata*, endêmica da Venezuela e Colômbia, sendo ca. 50% delas, endêmicas de regiões brasileiras.

***UTRICULARIA* SECT. *ARANELLA*: BREVE HISTÓRICO TAXONÔMICO**

A história taxonômica de *Utricularia sect. Aranella* é conturbada e sofreu modificações em sua composição até a mais recente revisão do gênero (Taylor 1989). Tal fato pode ser explicado pela grande similaridade morfológica entre algumas espécies, que por vezes eram confundidas, e por alguns de seus representantes apresentarem bractéolas similares a sépalas, simulando um cálice de quatro lobos, como ocorre na seção australiana *Polypompholyx*.

A primeira espécie descrita de *Utricularia sect. Aranella* foi *U. fimbriata* Kunth (Kunth 1818). Saint-Hilaire & Girard (1838) descreveram mais duas espécies: *U. laciniata* St.-Hilaire & Girard e *U. purpureocaerulea* St.-Hilaire & Girard. De Candolle (1844) descreveu dois novos táxons *U. blanchetii* A. DC. e *U. longeciliata* A. DC. Benjamin (1847), na Flora Brasiliensis, descreveu *Polypompholyx laciniata* Benj. (atualmente sinônimo de *U. simulans*, não de *U. laciniata*), devido ao cálice bilobado com bractéolas inseridas na porção distal do pedicelo ter sido erroneamente interpretado como 4-lobado.

Passados mais de 50 anos, Barnhart (1913) descreveu o gênero monotípico *Aranella* Barnhart, reconhecendo apenas *A. fimbriata* (Kunth) Barnhart. No ano seguinte, Pilger (1914)

descreveu *U. simulans* Pilg. como sendo uma espécie intimamente relacionada com *U. fimbriata*. Smith (1935) fez uma nova combinação, *Polypompholyx longeciliata* (A. DC.) L. B. Sm., com base em *U. longeciliata*, interpretando o cálice desta espécie como 4-lobado. Komiya (1973) considerou o gênero *Aranella* descrito por Barnhart (1913) como subgênero de *Utricularia*. Taylor (1967) descreveu *U. sandwithii* P. Taylor. Em 1986, o mesmo autor, descreveu mais duas espécies, *U. costata* P. Taylor e *U. parthenopipes* P. Taylor, e estabeleceu *Aranella* como seção (Taylor 1986). Desta forma, *U. sect. Aranella* continha até aquele momento nove espécies (Taylor 1989). Recentemente foram descritas duas espécies, *U. rostrata* A. Fleischm. & Rivadavia (Fleischmann & Rivadavia 2009) e *U. catolesensis* G. L. Campos, M. Cheek & Giul. (Campos *et al.* 2010), ambas endêmicas da Chapada Diamantina, BA, sendo que esta última foi considerada sinônimo de *U. rostrata* por Fleischmann (2012), apesar desta opinião não ter sido fundamentada ou formalmente sinonimizada. Atualmente são aceitas onze espécies para a seção *Aranella*.

UTRICULARIA SECT. ARANELLA: FILOGENIA

Utricularia sect. Aranella está inserida em *U. subg. Bivalvaria* em ambas as filogenias propostas para o gênero (Jobson *et al.* 2003, Müller & Borsch 2005). Contudo apresenta posicionamento diferente nas referidas hipóteses. No trabalho de Jobson *et al.* (2003), que utilizaram como marcadores duas regiões de plastídios não codificantes, *trnL-F* e *rps16*, foram analisados quatro dos onze táxons da seção, sendo que *U. sect. Aranella* emerge no cladograma, numa posição basal, como grupo-irmão das demais seções do *U. subg. Bivalvaria* (Fig. 8A). Já Müller & Borsch (2005) que utilizaram o íntron *trnK (matK)*, incluindo em sua análise apenas duas espécies de *U. sect. Aranella* (diferentes daquelas utilizadas por Jobson *et al.* 2003), obtiveram um posicionamento “intermediário”, ou seja, nem basal nem apical, em *U. subg. Bivalvaria* (Fig. 8B). Ambas as filogenias indicam valores altos suporte para *U. sect. Aranella*, apesar dos diferentes posicionamentos dentro do clado *Bivalvaria*. Em subsequente estudo, Müller *et al.* (2006) combinaram os dados das duas filogenias propostas através de uma super-árvore, elaborada pelo método de matriz de representação por parcimônia (MRP), onde *U. sect. Aranella* apareceu como polifilética (Fig. 8C). Mittelstraedt (2008), em sua dissertação de mestrado, utilizando somente dados morfológicos, indicou *U. sect. Aranella* como uma seção parafilética. A similaridade morfológica destas duas seções já havia sido descrita por Taylor (1989), apesar deste mesmo

autor incluir esta espécie em seções distintas, por diferenças nos utrículos, glândulas internas, frutos e sementes.

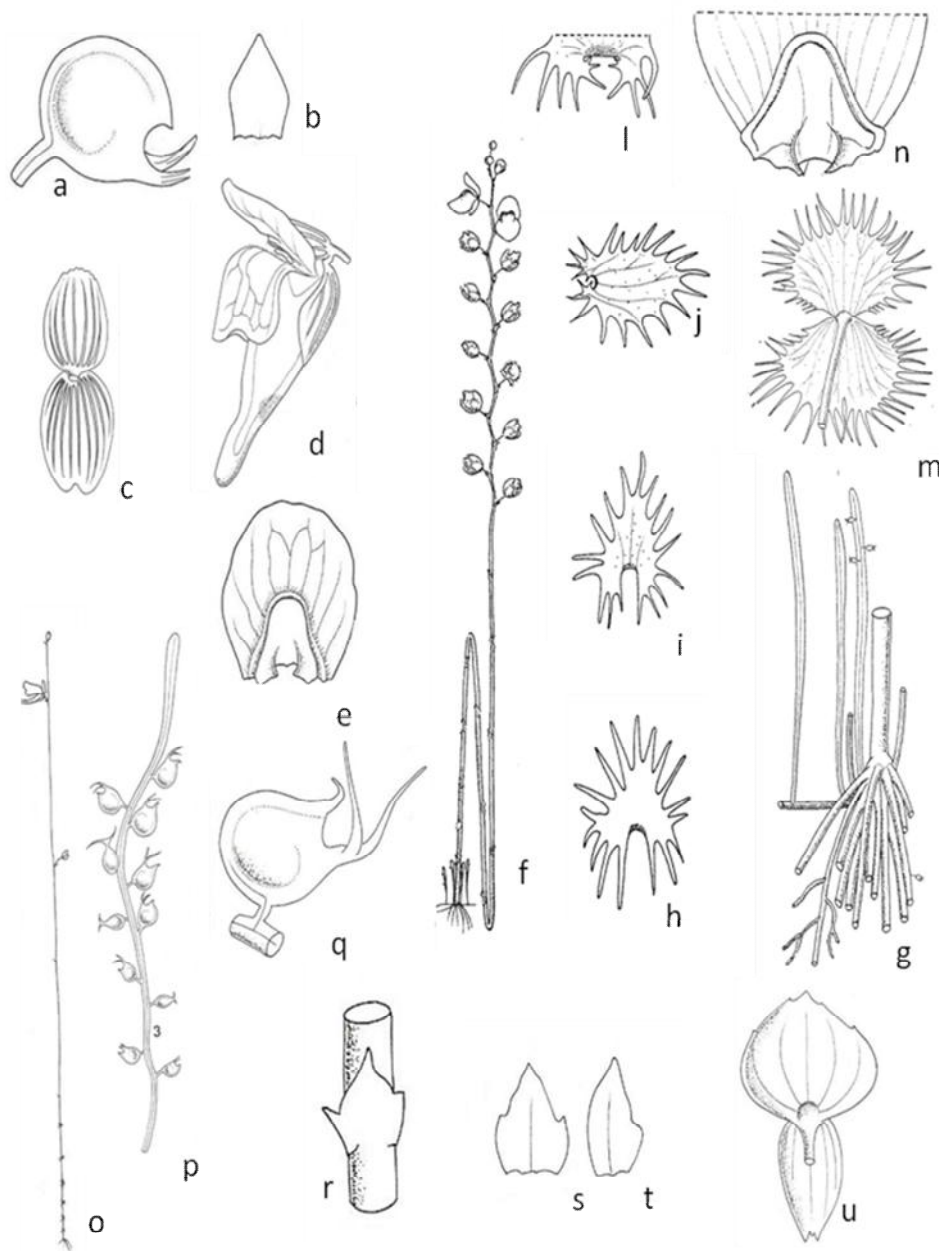


Figura 7: Caracterização morfológica da seção *Aranella*. (a-e) *Utricularia costata*. (a) utrículo com um apêndice dorsal inteiro e apêndice ventral bífido. (b) bráctea inteira. (c) cálice com nervuras proeminentes. (d) corola com calcar duas vezes maior que o lábio inferior. (e) lábio superior da corola com saco basal bem definido. (f-n) *U. fimbriata*. (f) hábito. (g) base do escapo. (h). escama. (i). bráctea. (j) bractéola. (h-j) margem fimbriada e base auriculada. (l)

detalhe da base auriculada da bractéola. (m) cálice fimbriado. (n) detalhe do lábio superior da corola com saco basal bem definido. (o-u) *U. laciniata*. (o) hábito. (p) folha com utriculos. (q) utrículo com um apêndice dorsal inteiro e apêndice ventral bifido. (r) escama da porção superior do escapo. (s) bráctea. (t) bractéola. (u) cálice. (r-u) margem denteada (adaptado de Taylor 1989).

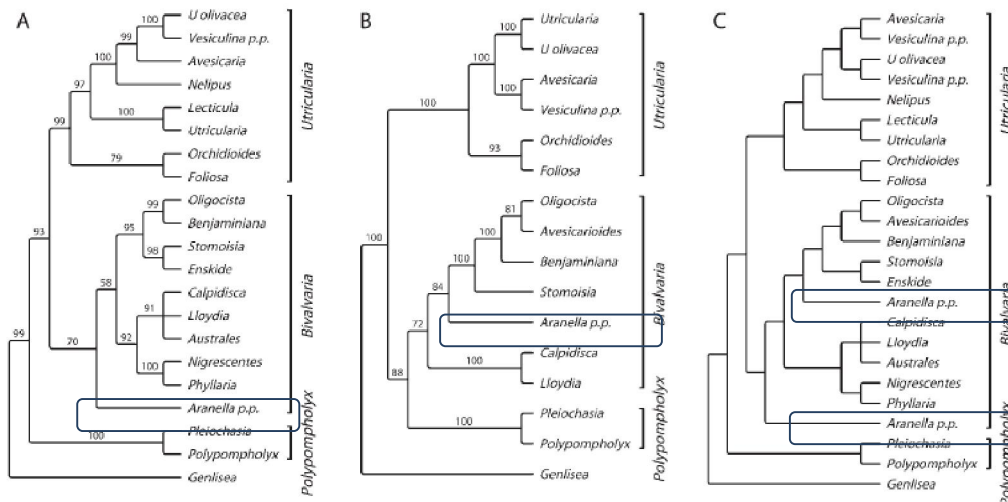


Figura 8: Cladogramas simplificados (apenas seções) dos trabalhos de: (A) Jobson *et al.* (2003); (B) Müller & Borch (2005) e (C) Müller *et al.* 2006. Evidenciando as diferentes posições da seção *Aranella* em A e B e o polifiletismo em C (adaptado de Müller *et al.* 2006).

OBJETIVOS

Este trabalho teve como objetivos: (1) Esclarecer a controversa posição filogenética de *U. sect. Aranella* dentro de *U. subg. Bivalvaria* com base nos marcadores moleculares *trnL-F*, *rps16* e na morfologia, (2) testar monofiletismo desta seção, (3) estabelecer hipóteses de relações de parentesco entre as espécies; (4) esclarecer a posição filogenética, da seção monotípica, *U. sect. Martinia*; (5) detectar as sinapomorfias que sustentam o monofiletismo de *U. sect. Aranella* e (6) traçar a evolução dos estados de caráter para *U. sect. Aranella*.

JUSTIFICATIVA

As incongruências nos resultados de análises filogenéticas de base molecular, que utilizaram marcadores e espécies distintas, ora corroborando para o monofiletismo (Jobson *et al.* 2003, Müller & Borsch 2005), ora indicando polifiletismo (Muller *et al.* 2006) ou parafiletismo (Mittelstaedt 2008) de *Utricularia* sect. *Aranella*, além de diferentes propostas de posicionamentos dentro do subgênero *Bivalvaria*, foram os motivos que instigaram a elaboração desta tese. Embora recentemente tenham sido publicadas diversas filogenias tratando da ordem Lamiales, da família Lentibulariaceae e até do gênero *Utricularia*, nenhuma delas incluíram dados morfológicos nem contempla um número significativo de espécies. Deste modo, a proposta deste trabalho é apresentar a primeira filogenia que combine dados morfológicos e moleculares (evidência total), para investigar como os estados de caracteres se comportaram ao longo da evolução do grupo, além de testar o monofiletismo de *U.* sect. *Aranella*, incluindo na análise espécies de *U.* subg. *Bivalvaria*, que são morfológicamente semelhantes às espécies de *U.* sect. *Aranella* e não foram tratadas em outras filogenias.

MATERIAL E MÉTODOS

SELEÇÃO DOS TERMINAIS

Foram selecionadas 41 espécies como táxons terminais (Tab. 1), sendo o grupo interno composto pelas dez espécies de *Utricularia* sect. *Aranella*, 16 espécies representando 14 (das 19) seções do *U.* subg. *Bivalvaria* e 13 espécies representando oito (das 13) seções do subgênero *Utricularia*. A escolha dos terminais teve como objetivo representar o maior número possível de seções do subgênero *Bivalvaria*, no qual *U.* sect. *Aranella* está inserida. Devido à indisponibilidade de material para extração de DNA cinco seções do subgênero *Bivalvaria* não puderam ser amostradas neste estudo. Procurou-se amostrar duas espécies de cada seção, com exceção das seções monotípicas (e.g. *Benjaminia*) e das seções com duas (e.g. *Avesicaria*) ou três espécies (e.g. *Meionula*) que foram representadas apenas por uma espécie. Como grupo externo foram amostradas duas espécies de *U.* subg. *Polypompholyx*. A subdivisão em seções segue Taylor (1989), enquanto que para os subgêneros Müller & Borsch (2005).

Tabela 1: Relação dos táxons, vouchers ou n° acesso do Genbank das espécies utilizadas na análise filogenética.

Táxon	<i>trnL-F</i>	<i>rps16</i>
<i>Utricularia</i> seção <i>Aranella</i>		
<i>U. blanchetii</i> A. DC.	P. C. Baleeiro-Souza <i>et al.</i> 112 (SPF)	P. C. Baleeiro-Souza <i>et al.</i> 112 (SPF)
<i>U. costata</i> P. Taylor	AF482639	AF482565
<i>U. fimbriata</i> Kunth	J. J. Wurdack & J. V. Monachino 39835 (F)	J. J. Wurdack & J. V. Monachino 39835 (F)
<i>U. laciniata</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482653	AF482577
<i>U. longeciliata</i> A. DC.	L. Calderon 2562 (INPA)	L. Calderon 2562 (INPA)

<i>U. parthenopipes</i> P. Taylor	A. Donza 186 (R)	A. Donza 186 (R)
<i>U. purpureocaerulea</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482670	AF482594
<i>U. rostrata</i> Fleischmann & Rivadavia	A. Donza 183 (R)	A. Donza 183 (R)
<i>U. sandwithii</i> P. Taylor	S. Costa <i>et al.</i> 729 (R)	S. Costa <i>et al.</i> 729 (R)
<i>U. simulans</i> Pilg.	AF482674	AF482597
<i>Utricularia</i> seção <i>Australes</i>		
<i>U. delicatula</i> Cheeseman	AF488530	_____
<i>U. lateriflora</i> R. Br.	AF482654	AF482578
<i>Utricularia</i> seção <i>Avesicaria</i>		
<i>U. neottioides</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482663	AF482587
<i>Utricularia</i> seção <i>Avesicarioides</i>		
<i>U. rigida</i> Benj.	Harvey 145 (K)	Harvey 145 (K)
<i>Utricularia</i> seção <i>Benjaminia</i>		
<i>U. nana</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482661	AF482585
<i>Utricularia</i> seção <i>Calpidisca</i>		
<i>U. livida</i> E. Mey	AF482655	AF482579
<i>U. sandersonii</i> Oliv.	AF482672	AF482596
<i>Utricularia</i> seção <i>Enskide</i>		
<i>U. chrysantha</i> R. Br.	AF482637	_____
<i>Utricularia</i> seção <i>Foliosa</i>		
<i>U. tricolor</i> A. St.-Hil.	AF482677	AF482600

Utricularia seção *Iperua*

<i>U. nephrophylla</i> Benj.	AF482664	AF482588
<i>U. reniformis</i> A. St.-Hil.	AF482671	AF482595

Utricularia seção *Lloydia*

<i>U. pubescens</i> Sm.	AF482669	AF482593
-------------------------	----------	----------

Utricularia seção *Martinia*

<i>U. tenuissima</i> Tutin	A. Donza 226 (R)	A. Donza 226 (R)
----------------------------	------------------	------------------

Utricularia seção *Minutae*

<i>U. simmonsii</i> Lowrie, Cowie & Conran	_____	GQ478692
--	-------	----------

Utricularia seção *Nigrescentes*

<i>U. caerulea</i> L.	AF482636	AF482563
-----------------------	----------	----------

Utricularia seção *Oligocista*

<i>U. adpressa</i> Salzm. ex A. St.-Hil. & Girard	AF482628	AF482555
<i>U. erectiflora</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482643	AF482568

Utricularia seção *Orchidioides*

<i>U. alpina</i> Jacq.	AF482629	AF482556
------------------------	----------	----------

Utricularia seção *Phyllaria*

<i>U. striatula</i>	AF482675	AF482598
---------------------	----------	----------

Utricularia seção *Pleiochasia*

<i>U. dichotoma</i> Labill.	AF482641	AF482567
-----------------------------	----------	----------

Utricularia seção *Polypompholyx*

<i>U. multifida</i> R. Br.	AF482659	AF482583
<i>Utricularia</i> seção <i>Psyllosperma</i>		
<i>U. longifolia</i> Gardner	AF482656	AF482580
<i>U. praelonga</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482667	AF482591
<i>Utricularia</i> seção <i>Setiscapela</i>		
<i>U. flaccida</i> A. DC.	AF482644	AF482569
<i>U. subulata</i> L.	AF482676	AF482599
<i>Utricularia</i> seção <i>Stomoisia</i>		
<i>U. cornuta</i> Michx.	AF482638	AF482564
<i>U. juncea</i> Vahl	AF482652	AF482576
<i>Utricularia</i> seção <i>Utricularia</i>		
<i>U. foliosa</i> L.	C. P. Bove 2351 (R)	C. P. Bove 2351 (R)
<i>U. olivacea</i> C. Wright ex Griseb.	AF482665	AF482589
<i>Utricularia</i> seção <i>Vesiculina</i>		
<i>U. cucullata</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482640	AF482566
<i>U. myriocista</i> A. St.-Hil. & Girard	AF482660	AF482584

A relação dos táxons cujas sequências são inéditas é apresentada na tabela 2, com respectivos vouchers e localidade. Informações detalhadas sobre o local de coleta dos espécimes são apresentadas no apêndice 1. Todas as demais sequências foram obtidas do Genbank (Tab. 2) e estão publicadas nos trabalhos de Jobson e Albert (2002), Jobson *et al.* (2003) e Reut e Jobson (2010).

Tabela 2: Relação de táxons sequenciados neste estudo, respectivos vouchers e localidade.

Táxon	Voucher	Localidade
<i>Utricularia</i> sect. <i>Aranella</i>		
<i>U. blanchetii</i> A. DC.	P. C. Baleeiro-Souza <i>et al.</i> 112 (SPF)	Bahia, PARNA Chapada Diamantina, Mucugê
<i>U. fimbriata</i> Kunth	J. J. Wurdack & J. V. Monachino 39835 (F)	Venezuela, Bolivar, Cerro San Borja
<i>U. longeciliata</i> A. DC.	L. Calderon 2562 (INPA)	Amazonas, Trasmazonica.
<i>U. parthenopipes</i> P. Taylor	A. Donza 186 (R)	Bahia, PARNA Chapada Diamantina, Palmeiras
<i>U. rostrata</i> Fleischmann & Rivadavia	A. Donza 183 (R)	Bahia, PARNA Chapada Diamantina, Águas Claras
<i>U. sect. Avesicarioides</i>		
<i>U. rigida</i> Benj.	Harvey 145 (K)	Sierra Leone, Sugar Loaf Mountain
<i>U. sect. Martinia</i>		
<i>U. tenuissima</i> Tutin	A. Donza 226 (R)	Pará, Santarém, Ponta das Pedras
<i>U. sect. Utricularia</i>		
<i>U. foliosa</i> L.	C. P. Bove 2351 (R)	Bahia, Guanambi-Malhada

OBTENÇÃO DOS TERMINAIS

Os espécimes foram obtidos através de empréstimo os seguintes herbários: EAC, GUA*, HB*, HBR, HRB, HUEFS, IAN, IBGE, INPA, MG, R*, RB*, RFA*, RFFP, RUSU*, SPF, F, K, US. Os herbários visitados estão sinalizados com asterisco (*). Acrônimos de acordo com Thiers (atualizado continuamente).

Foram coletadas 47 amostras férteis no período de dezembro de 2011 a maio de 2014 nas regiões Norte (Pará), Nordeste (Bahia) e Sudeste (Minas Gerais e Rio de Janeiro) (Tab. 3). Para algumas espécies foram efetuados registros fotográficos. Os espécimes foram tratados segundo as técnicas tradicionais de herborização (Mori *et al.* 1989) e/ou armazenados em álcool 70% e depositados no Herbário do Museu Nacional (R). Para análise molecular as

amostras foram armazenadas em sílica gel. Foram tiradas licença de coletas para todos os parques nacionais.

Tabela 3: Relação das coletas de *Utricularia* realizadas com datas e localidades.

Data	Estado	Município	Localidade
11.XII.2011	Rio de Janeiro	Rio de Janeiro	Parque Nacional da Tijuca
31.XII.2011	Rio de Janeiro	Teresópolis	Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO)
11.II.2012	Minas Gerais	Santana do Riacho	Parque Nacional da Serra do Cipó
25.VI.2012	Minas Gerais	Vargem Bonita	Parque Nacional da Serra da Canastra
26.VI.2012	Minas Gerais	São Roque de Minas	Parque Nacional da Serra da Canastra
28.VI.2012	Bahia	Rio de Contas	Parque Nacional da Chapada Diamantina
28.VI.2012	Bahia	Abaíra	Parque Nacional da Chapada Diamantina
01.VII.2012	Bahia	Lençóis	Parque Nacional da Chapada Diamantina
02.VII.2012	Bahia	Palmeiras	Parque Nacional da Chapada Diamantina
02.XI.2012	Rio de Janeiro	Anchieta	Parque Municipal do Gericinó
28.V.2014	Pará	Santarém	Ponta das Pedras, Sítio Quadrangular

DADOS MORFOLÓGICOS

Foram analisados 41 espécies de *Utricularia*. Foram realizadas observações e mensurações das estruturas vegetativas e reprodutivas com o auxílio de um estereomicroscópio (Olympus) em diversos aumentos, régua graduada a 0,5mm e paquímetro digital Mitutoyo. A terminologia geral adotada segue Taylor (1989).

As análises e mensurações em microscopia de luz foram realizadas no microscópio Zeiss Axiostar plus, com ocular micrométrica, em vários aumentos. As fotografias foram obtidas em equipamento Olympus BX-51 com sistema de captura composto por câmera Q color 5 e software Image-Pro Express, ambos do Laboratório de Taxonomia do Museu Nacional. Para a análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV) o material foi metalizado com ouro-paládio (Denton Vacuum Desk IV) observado e fotografado no microscópio Jeol JSM 6390 LV do Laboratório de Invertebrados do Museu Nacional.

Utrículos

Os utrículos utilizados para as observações da morfologia externa e interna foram retirados de coleção líquida. Para a análise em microscopia de luz (ML) foram confeccionadas lâminas temporárias, com glicerina 50%. Para a análise em microscopia eletrônica de varredura (MEV), os utrículos sofreram desidratação por série alcoólica e posteriormente passaram por ponto crítico. A nomenclatura utilizada para utrículos e glândulas internas está de acordo com Fineran & Lee 1975, Doyle & Parnell 2003, Planchon & Jankun 2004 e Yang *et al.* 2009. Os utrículos retirados de exsiccatas não apresentaram bons resultados. Desta forma as informações de espécies não preservadas em álcool serão extraídas de bibliografias específicas (Taylor 1989, Reifneranth *et al.* 2006, Yang *et al.* 2009).

Escapo

Para verificar a existência de aerênquima nos escapos foram realizados cortes transversais, a mão livre, com auxílio de uma lâmina de material proveniente de coleção líquida.

Sementes

As sementes foram retiradas diretamente das exsicatas e realizados procedimentos de metalização para observações e fotografias em MEV como descritos anteriormente. Informações a respeito das sementes para espécies que não foram obtidas serão extraídas de Taylor (1989), assim como a nomenclatura utilizada.

CARACTERES MORFOLÓGICOS

Foi elaborada uma lista de caracteres morfológicos e seus respectivos estados (Apêndice 2) a partir do estudo dos materiais obtidos, seguindo a metodologia estabelecida por Sereno (2007). Foram construídos caracteres binários e multiestados.

Para as espécies que não foram analisadas devido a não disponibilidade de material (*U. caerulea*, *U. chrysantha*, *U. lateriflora* e *U. striatula*) optou-se por preencher a matriz com dados extraídos de bibliografia específica (e.g. Taylor 1989, Reifentath 2006).

O levantamento e análise de caracteres morfológicos dos terminais e seus respectivos estados foi realizado no laboratório de Plantas Aquáticas (LAPLAq) sob a supervisão da Prof. Dra. Claudia P. Bove.

DADOS MOLECULARES

Foram utilizados como marcadores moleculares *trnL-trnF* e o íntron *rps16*, de regiões do DNA de cloroplasto, que têm se mostrado eficientes na resolução de filogenias no âmbito específico, e que têm sido amplamente utilizados em análises filogenéticas de angiospermas (e.g. Downie & Katz-Downie 1999, Wallandre & Albert 2000, Nyffeler 2002, Hong & Jury 2011), especialmente em Lentibulariaceae (e.g. Jobson & Albert 2002, Jobson *et al.* 2003, Fleischmann *et al.* 2010, Reut & Jobson 2010).

A região *trnL-trnF* é constituída do íntron *trnL* (group I), do segundo exon *trnL* e da região intergênica entre *trnL* e *trnF* (Fig. 23) e tem um comprimento de 985 bp em *Utricularia* (Jobson *et al.* 2002). Esta região tem a maior taxa de evolução molecular dentre as regiões de cópia-única. Tem sido amplamente utilizada em filogenias e na delimitação de espécies, apesar de não ser a região mais variável do DNA de cloroplasto (Shaw *et al.* 2005). Neste trabalho foram amplificadas e sequenciadas as regiões do íntron *trnL* (UAA) (primer c) e o espaço intergênico entre o exon *trnL* (UAA) e *trnF* -GAA (primer f) (Fig. 9).

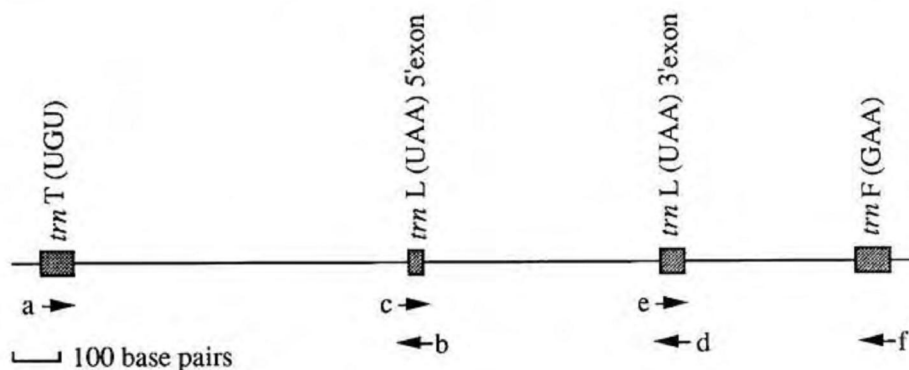


Figura 9: Posição e direção dos primers universais usados para amplificar regiões não codificantes de cpDNA (extraído de Taberlet *et al.* 1991).

O gene de cloroplasto *rps16*, que codifica a região ribossômica S16, é interrompido por um íntron do grupo II em muitas plantas terrestres (Neuhaus *et al.* 1989 *apud* Downie & Katz-Downie 1999). O comprimento do íntron em angiospermas varia consideravelmente entre 707-951 bp (Oxelman *et al.* 1997). Em *Utricularia* são 849 bp (Jobson & Albert 2002). Comparações entre vários íntrons de cloroplastos indicam que o *rps16* é um dos mais divergentes, com similaridade de sequência de 67%, em *Nicotiana tabacum* L. e *Oryza sativa* L. (Downie *et al.* 1996) e 85 a 95%, em Solanaceae e Poaceae, respectivamente. Esses valores sugerem que esta região pode ser utilizada para reconstruções filogenéticas em nível de família e infra-familiar. Existe ainda a facilidade com que estas sequências são obtidas, mesmo a partir de material antigo de herbário, assim como o alinhamento de sequências relativamente simples, o que torna o íntron *rps16* atraente para resolução dos problemas taxonômicos em baixos níveis hierárquicos (Oxelman *et al.* 1997).

Obtenção das sequências de DNA

Extração

Foi extraído o DNA de *Utricularia blanchetii*, *U. fimbriata*, *U. longeciliata*, *U. parthenopipes*, *U. rostrata*, *U. sandwithii* (*U.* sect. *Aranella*), *U. rigida* (*U.* sect. *Avesicarioides*), *U. tenuissima* (*U.* sect. *Martinia*), *U. guyanensis* (*U.* sect. *Styloteca*) e *U. foliosa* (*U.* sect. *Utricularia*) através do kit Wizard® Genomic DNA Purification Kit (Promega). Foram utilizados cerca de 30mg de partes reprodutivas (corolas e pedúnculos)

segundo a metodologia de Fleischmann & Heub (2009). Estas partes foram previamente cortadas com uma tesoura e maceradas com o auxílio de um bastão de vidro. A extração seguiu as orientações do fabricante. Após a extração, as amostras foram armazenadas em freezer a -20°C.

Amplificação

As amplificações foram realizadas pela Reação em Cadeia da Polimerase (*Polymerase Chain Reaction* - PCR), através da enzima “Gotaq®FlexiDNAPolymerase” e da solução tampão “Gotaq®FlexiBuffer” da Promega. As reações foram realizadas em volumes de 8 µl, utilizando os seguintes reagentes e concentrações: MgCl₂ 4mM, dNTP 0,2mM, primer 1,1mM (cada nucleotídeo), Taq 2,5u e BSA 1mg/ml. Foi utilizado um termociclador nos seguintes ciclos de temperaturas 94°C4’(94°C50’’;60°C50’’;72°C1’50’’)x4072°C4’8’∞. Os resultados das reações de amplificação foram avaliados em gel de agarose. Foram selecionados dois primers para a análise, um de fragmento da região não codificadora de DNA de cloroplasto (*trnL-F*) e um íntron (Tab.4).

Tabela 4: Primers utilizados para amplificação e sequenciamento.

Marcador	Sequências do primer (5’-3’)	Fonte
<i>trnL_trnF</i>	c: 5’ CGAAATCGGTAGACGCTACG 3’ f: 5’ ATTTGAACTGGTGACACGAG 3’	Taberlet <i>et al.</i> (1991)
<i>rps16</i>	rpsF: 5’GTGGTAGAAAGCAACGTGCGACTT 3’ rpsR2: 5’ TCGGGATCGAACATCAATTGCAAC 3’	Oxelman <i>et al.</i> (1997)

Sequenciamento, edição e alinhamento

Os produtos não purificados da PCR foram enviados para sequenciamento na empresa Macrogen, na República da Coreia. As sequências complementares foram editadas no programa Mega 5 (Tamura *et al.* 2011) e Chromas-Pro v. 1.5 (Roberts *et al.* 2003). Após a edição, as sequências para cada um dos marcadores (*rps16* e *trnL-F*) foram alinhadas no Mega 5 (Tamura *et al.* 2011), adotando os parâmetros padrão do software ClustalW com refinamento por inspeção visual. Depois de alinhadas, as sequências foram exportadas em

dois formatos: Fasta (fas.) para análise de Máxima Parcimônia e Nexus (nex.) para análise de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana. As sequências inéditas serão submetidas ao Genbank no momento de submissão do artigo.

As fases de extração e amplificação foram desenvolvidas no laboratório de Sistemática e Evolução de Peixes Teleósteos do Instituto de Biologia, sob orientação do Prof. Dr. Wilson Costa.

MATRIZES DE DADOS

As análises foram conduzidas com base em três conjuntos de dados a partir dos quais foram elaboradas três matrizes: (1) Matriz de dados morfológicos, (2) Matriz de dados moleculares combinados (*rps16* e *trnL-F*) e (3) Matriz de evidência total, combinando dados moleculares e dados morfológicos. A matriz de dados morfológicos e de evidência total contém 41 terminais, enquanto que a matriz molecular 40, pois um táxon (*U. sandwithii*) não produziu sequências com confiabilidade para nenhum dos marcadores.

ANÁLISES FILOGENÉTICAS

As análises filogenéticas foram inferidas por três métodos: Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana.

Máxima Parcimônia

Dados morfológicos

Foi elaborada uma lista de caracteres e de seus estados (Apêndice 2). O levantamento de caracteres seguiu os critérios de busca de homologias primárias, onde as similaridades (posicionamento e função) são inicialmente tratadas como homólogas para posterior confirmação da homologia com o teste de homologia secundária. No caso dos estados de caráter cuja informação não estava disponível, foi utilizada a codificação (?), caso não fosse aplicável foi utilizada a codificação (-). A partir desta lista foi construída uma matriz de caracteres morfológicos (Apêndice 3) no programa Mesquite (Maddison & Maddison 2009). Caracteres autapomórficos foram excluídos da matriz, segundo critérios de Yeates (1992), que afirma que estes caracteres não são informativos para a filogenia e aumentam o índice de

consistência (IC) da análise de uma forma equivocada. O enraizamento e polarização dos caracteres foram baseados no método de grupo externo (Nixon & Carpenter 1993). Os dados morfológicos foram tratados por parcimônia, com o programa TNT - Tree New Technology (Goloboff *et al.* 2008) com a opção de busca “New Technology Search”, com os seguintes critérios: Sect search com RSS e Tree Fusing. Os caracteres foram tratados como não ordenados e de igual pesagem. Caracteres ausentes e inaplicáveis (o programa TNT não faz distinção entre estes) foram tratados como quinto estado na matriz.

Dados moleculares

As análises com dados moleculares foram realizadas a partir da concatenação dos marcadores, *trnL-F* e *rps16*. Antes de serem concatenados as sequências foram alinhadas separadamente no programa Mega 5 (Tamura *et al.* 2011) adotando os parâmetros padrão do software ClustalW com refinamento por inspeção visual. Os gaps foram tratados como ausentes e para todos os caracteres foram dados pesos iguais. A análise de parcimônia foi realizada com o programa TNT - Tree New Technology (Goloboff *et al.* 2008) com a opção busca heurística com “Traditional search” por 100 réplicas de TBR “tree bisection and reconnection” com 100 réplicas (comando hold 1000; mult 100 =tbr;). Os caracteres foram tratados com os mesmos critérios utilizados na análise com dados morfológicos.

Evidencia Total

A Evidência Total é um método que concatena todos os conjuntos de dados disponíveis (Rieppel 2008, Fitzhugh 2006), sendo aqui concatenados dados morfológicos com dados moleculares (marcadores *rps16* e *trnL-F*). A análise de parcimônia foi realizada com o programa TNT - Tree New Technology (Goloboff *et al.* 2008) com a opção busca heurística com “Traditional search” por 100 réplicas de TBR “tree bisection and reconnection” (comando hold 1000; mult 100 =tbr;). Os caracteres foram tratados com os mesmos critérios utilizados na análise com dados morfológicos.

Índices

Foram calculados os Índices de consistência (CI), Índice de homologias (HI), Índice de retenção (RI) e Índice reescalado (RC) para todas as árvores de Consenso Estrito geradas por Máxima Parcimônia. Este índices foram calculados no TNT, com o comando “ciri”.

Máxima Verossimilhança

Para a inferência por Máxima Verossimilhança (MV) foi utilizado o programa Garli (Genetic Algorithm for Rapid Likelihood Inference) (Adam *et al.* 2014). Os modelos evolutivos foram estimados pelo JModeltest (Posada & Crandall 2001) separadamente, sendo GTR G+I para o *trnL-F* e GTR +G para o *rps16*. O programa Garli realiza buscas heurísticas onde as topologias são avaliadas com base em sua probabilidade, calculando a probabilidade máxima de uma topologia da mesma maneira como o programa PAUP, mas utilizando um algoritmo genético (Lewis 1998) para avaliar, de forma mais eficiente, topologias alternativas. Para cada conjunto de dados, a melhor árvore foi encontrada executando o programa Garli na matriz original de dados com as configurações padrão.

Inferência Bayesiana

A Inferência Bayesiana foi conduzida no programa Mr. Bayes 3.2 (Ronquist & Huelsenbeck 2003). A análise foi rodada em duas partições no mesmo bloco de comandos, com os mesmo modelos utilizados na Máxima Verossimilhança. As árvores de Inferência Bayesiana e de Máxima Verossimilhança foram visualizadas e editadas no programa Fig Tree v1.3.1 (Rambaut 2009) e Corel Draw.

Suporte dos ramos

Para as análises de Máxima Parcimônia foram calculados os valores de Bootstrap (Felsenstein 1985) e Jacknife (Farris *et al.* 1996) com 1000 réplicas. Para a Máxima Verossimilhança foram calculados somente os valores de Bootstrap. Foi considerado como

suporte fraco os valores entre 51-69, moderado entre 70-94 e forte ≥ 95 (Schneider 2007). Foram apresentados somente os valores com mais de 50 de suporte. Somente para a análise de Evidência Total (Máxima Parcimônia) foi calculado o suporte de Bremer (Bremer 1994) com os seguintes parâmetros: absoluto, corte em zero e árvores retidas com até 100 passos. Foram considerados os valores entre 4 e 5 como relevantes para os ramos (Debry 2001). Para a Inferência Bayesiana a probabilidade posterior (PP) foi estimada pelo algoritmo MCMC (Markov Chain Monte Carlo), implementado com duas corridas independentes, por 1 milhão de gerações cada, com duas “cadeias quentes” e uma “fria”. Uma árvore foi amostrada a cada 500 gerações.

MAPEAMENTO DE CARACTERES RELEVANTES PARA *UTRICULARIA* SECT. *ARANELLA*

O mapeamento dos caracteres (Fig. 35) foi realizado com base na árvore de evidência total, sendo realizado no programa TNT pela opção “map synapomorphies” na barra de comandos “Optimize”. Os 25 caracteres (Fig. 37-61) e seus estados foram mapeados no cladograma de evidência total (método da Máxima Parcimônia). No mapa de sinapomorfias morfológicas foram apresentadas juntas todas as sinapomorfias/autapomorfias do Clado Aranella, logo após cada sinapomorfia identificada foi mapeada separadamente. Para isto foi gerado no programa TNT uma lista de sinapomorfias comuns e apresentada a evolução do caráter e seus estados. Ao longo do texto as espécies mencionadas quando não pertencerem ao Clado Aranella terão suas seções apresentadas entre parênteses. Foi utilizado o programa Corel Draw para edição das árvores.

RESULTADOS

ANÁLISE MORFOLÓGICA

Foram analisados 93 caracteres, que resultaram numa matriz final com 74 caracteres (Apêndice 2, 3). Destes 33 são vegetativos (23 binários, 10 multiestado) e 41 reprodutivos (19 binários, 22 multiestado). A seguir é apresentado um resumo das principais características morfológicas de *Utricularia*, que embasaram a construção da matriz morfológica.

CARACTERES MORFOLÓGICOS VEGETATIVOS

RIZOIDES (CARÁTER 1)

Presentes nas espécies terrestres e reófitas e ausentes nas aquáticas, epífitas e algumas litófitas. Na maioria dos casos estas estruturas são semelhantes aos estolões, sendo difícil sua diferenciação. A observação de ramificações curtas e papilosas ou glandulares podem auxiliar na detecção dos rizoides, pois são ausentes nos estolões.

ESTOLÃO (CARÁTER 2)

O estolão é uma estrutura presente em todas as espécies analisadas, exceto em *Utricularia multifida*. Este é horizontal quase sempre ramificado, de diversos calibres, de onde partem as inflorescências, folhas e utrículos. Em espécies aquáticas é composto por aerênquima, uma característica comum em espécies de plantas aquáticas, que apresentam tal modificação para flutuação e difusão dos gases (Arber 1920, Dickison 2000).

TUBÉRCULOS

Os tubérculos aparecem como estruturas exclusivas da espécie epífita, *Utricularia alpina* Jacq. (Fig. 5 B). Como apenas ocorre em uma das espécies analisadas, optou-se por excluir este caráter da matriz, pois seria, numa hipótese secundária, uma autapomorfia.

FOLHAS (CARÁTER 3 A 13)

As folhas estão presentes em todas as espécies analisadas, exceto em *Utricularia olivaceae*. São uma das estruturas mais variáveis dentro do gênero, seja em relação à filotaxia, integridade, forma e consistência do limbo, número das nervuras e formas do ápice e da base.

A filotaxia pode ser em roseta (Fig. 10A) ou alterna. As folhas alternas podem estar dispostas na base do pedúnculo (Fig. 10B) ou distribuídas ao longo do estolão (Fig. 10C). Pode ocorrer a combinação de filotaxias diferentes no mesmo indivíduo (*e.g.* folhas em roseta e alternas ao longo do estolão – Fig. 10D).

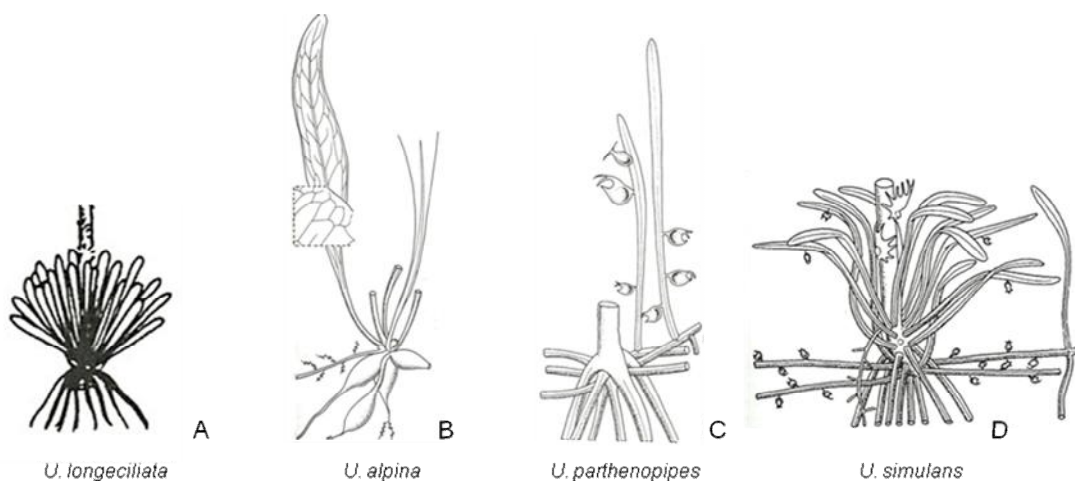


Figura 10: Filotaxia. A. roseta. B. alterna com folhas na base do pedúnculo. C. alterna com folhas saindo do estolão. D. roseta e alterna com folhas saindo do estolão (figuras extraídas de Taylor 1989).

As folhas podem ser simples (Fig. 11 A) ou compostas. Estas podem variar quanto à forma das pinas (lineares ou capilares) e quanto à disposição das pinas em relação à raque, podendo ser alterna (Fig. 11B), dicotômica (Fig. 11C) ou verticilada (Fig. 11D).

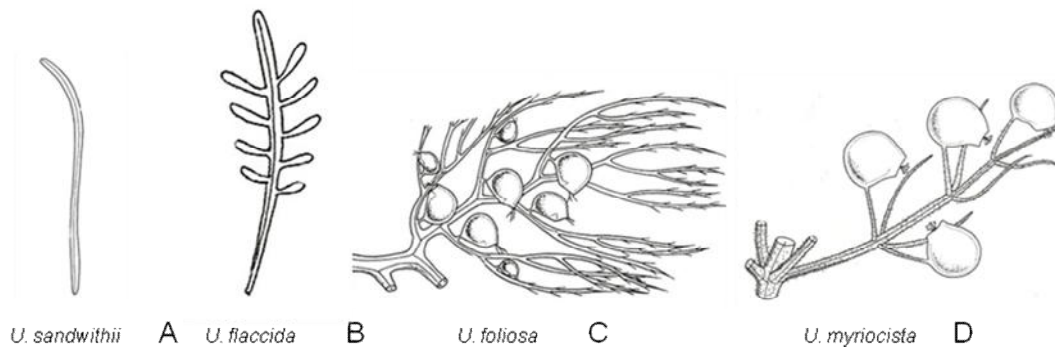


Figura 11: Composição do limbo. A. simples. B. composto de pinas lineares alternas. C. composto de pinas capilares dicotômicas. D. composto de pinas capilares verticiladas (figuras extraídas de Taylor 1989).

A forma do limbo pode ser linear, oblonga, reniforme, elíptica, obovada, circular e flabelada (Fig. 12). A forma linear é a mais comum e ocorre em todas as espécies de *Utricularia* sect. *Aranella* e *U.* sect *Martinia*. O pecíolo pode ser diferenciado (Fig. 12B, C, D, F, G) ou indiferenciado (Fig. 12A, E). A consistência pode ser membranosa (*e.g.* *U. costata*) ou coriácea (*e.g.* *U. longifolia*). Quanto ao número das nervuras no limbo pode ser uninervadas (Fig. 12A, E) ou multinervadas (Fig. 12B, C, D, F, G). O ápice pode ser agudo (Fig. 12A) ou obtuso ou arredondado (*e.g.* Fig. 12 C) e a base desde cuneada (Fig. 12 G), obtusa (Fig. 12B), cordada (Fig. 12 C) a truncada.

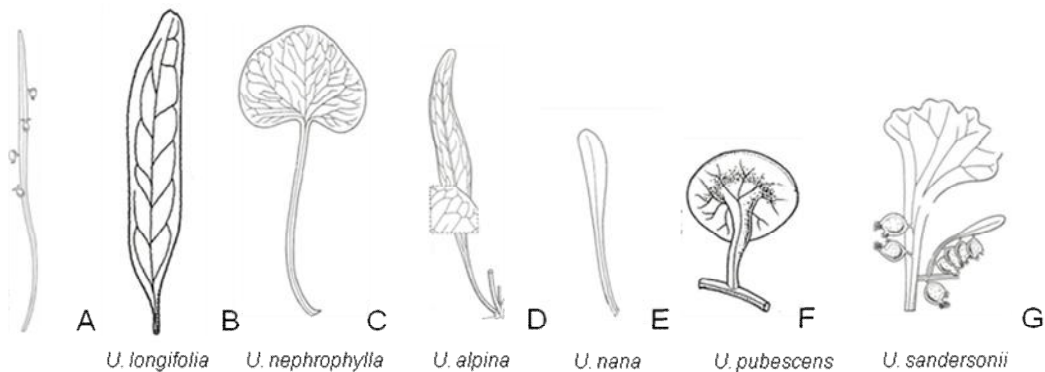


Figura 12: Forma do limbo: A. linear. B. oblonga. C. reniforme. D. elíptica. E. obovada. F. circular. G. flabelada (extraído de Taylor 1989).

UTRÍCULOS (CARÁTER 14 A 33)

Os utrículos podem estar inseridos nos rizoides (*e.g. U. multifida*), nos estolões (*e.g. U. olicaceae*) e nas folhas, podendo ocorrer nas três estruturas ao mesmo tempo (*e.g. U. erectiflora*) ou somente em duas delas (*e.g. folhas e estolões em U. foliosa*). Quando os utrículos estão presos nas folhas a inserção é terminal exclusivamente na seção *Vesiculina* (*U. cucullata* e *U. myriocista*) nas demais espécies a inserção é lateral (*e.g. U. laciniata, U. foliosa*). Na espécie *U. pubescens* a inserção não é no limbo, mas sim no pecíolo da folha.

A maioria dos utrículos em *U. subg. Bivalvaria* são pequenos, com 0,15-0,5mm (*e.g. U. fimbriata, U. simulans*); outros tem tamanho mediano entre 0,6-1,5mm (*e.g. U. erectiflora*). Nas espécies analisadas em *U. subg. Polypompholyx* (*U. multifida* e *U. dichotoma*) os utrículos são relativamente grandes, entre 1,6 e 2,5mm. No subgênero *Utricularia* geralmente os utrículos tem tamanhos medianos a grandes (0,6-2,5mm). Em algumas espécies (*e.g. U. foliosa*) pode ocorrer grande variação do tamanho 0,15-1,5mm.

Quanto à forma os utrículos podem ser globosos (Fig. 13B, E) ou ovóides (Fig. 13A, C, D, F, G, H). São compostos de apêndices, uma abertura e glândulas; estas podem estar localizadas na parede externa e interna. A abertura pode ser terminal (Fig. 13E), lateral (*e.g. Fig. 13C*) ou basal (Fig. 13B, H). A distribuição de glândulas externas pode variar desde esparsa (menos de 3 glândulas em 2500 μm^2 - Fig. 14A) a densa (mais de 3 glândulas em 2500 μm^2 Fig. 14B). As glândulas internas devido a sua complexidade, serão tratadas em um tópico à parte.

Os apêndices podem estar ausentes (Fig. 13D) localizados na porção dorsal (Fig. 13C, H), ventral ou em ambas (Fig. 13A, B, F, G). O número pode variar para os dorsais (um, dois ou três) e para os ventrais (um ou dois). Apenas em *U. dichotoma* ocorrem apêndices laterais. A forma dos apêndices pode ser capilar (Fig. 13G), arredondado (Fig. 13A, B) ou subulado (Fig. 13C, F, H) ou cilíndrico exclusivamente em *U. cucullata*. Algumas espécies possuem fileiras de glândulas estipitadas (Fig. 13E).

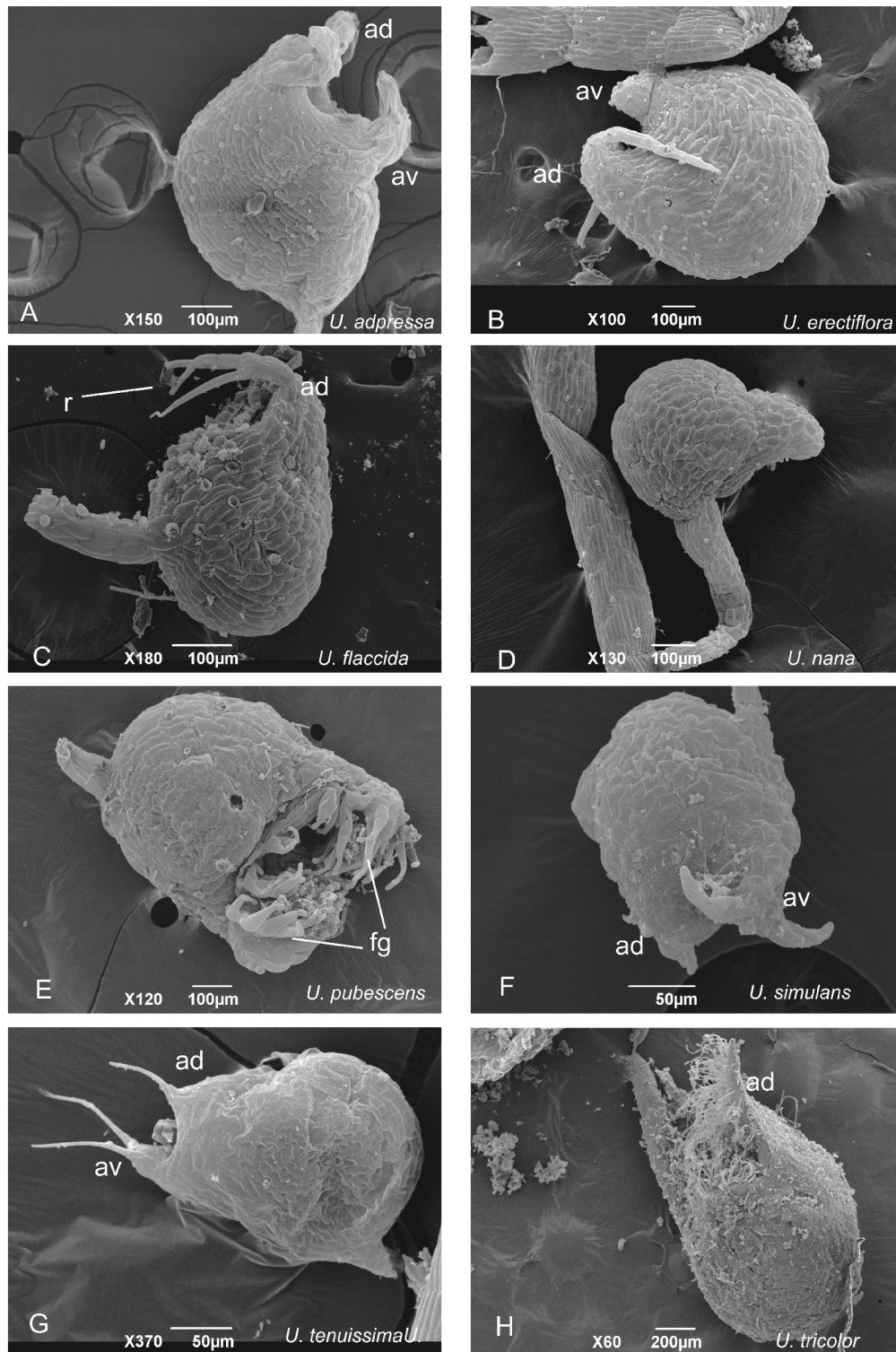


Figura 13. Tipos de utrículos: A. *U. adpressa*: dois apêndices dorsais e um ventral, inteiros. B. *U. erectiflora*: dois dorsais e um ventral reduzindo, inteiros. C. *U. flaccida*: dois dorsais, ramificados. D. *U. nana*: apêndice ausente. E. *U. pubescens*: apêndices com fileiras de glândulas estipitadas, abertura terminal. F. *U. simulans*: um dorsal inteiro e um ventral bifido.

G. *U. tenuissima*: um dorsal e dois ventrais, inteiros. H. *U. tricolor*: dois dorsais, inteiros, superfície interna coberto de glândulas estipitadas muito finas. A, C, D, F, G, H: utrículo ovoide. B, E: utrículo globoso. A, C, D, F, G: abertura lateral. B, H: abertura basal. E: abertura terminal. ad. apêndice dorsal. av. apêndice ventral. fg. fileira de glândulas. r. ramificação do apêndice.

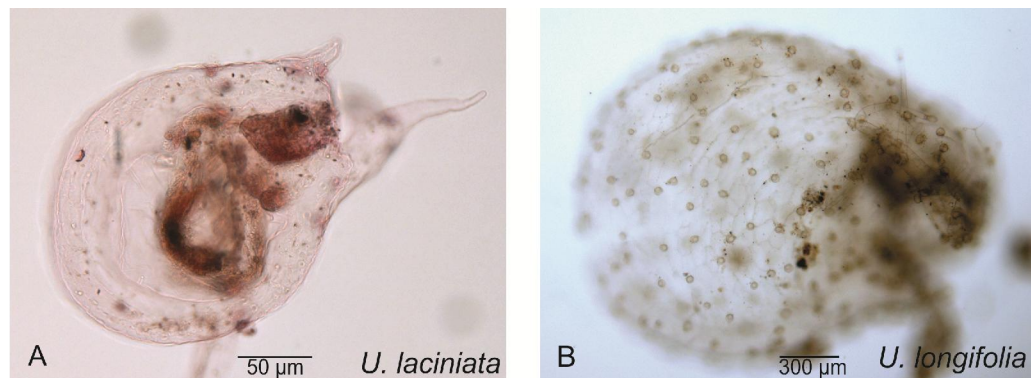


Figura 14: Densidade de glândulas externas nos utrículos: A. esparsa. B. densa.

GLÂNDULAS INTERNAS

As glândulas internas do utrículo ocorrem em duas regiões: na abertura e nas paredes internas. As da abertura podem ser monofidas (Fig. 15 A) ou bifidas (Fig. 15 C, E, G); e as das paredes internas podem ser bifidas (Fig. 15 B), trifidas (Fig. 15 H) ou quadrífidas (Fig. 15 D, F).

Espécies aquáticas apresentam glândulas quadrífidas (paredes internas) com braços longos e finos em forma de X (Fig. 16B). Em *U. neottioides* (*U. sect. Avesicaria*) e *U. flaccida* (*U. sect. Setiscapela*) os braços são cilíndricos, sendo dois braços reflexos e todos os quatro apontando para a mesma direção (Fig. 16A). Em *U. tenuissima*, são quadrífidas (paredes internas), com braços curtos e ápice subcapitado em forma de X (Fig. 16D). *U. reniformis*, *U. nephrophylla* (*U. sect. Iperua*), *U. tricolor* (*U. sect. foliosa*) e *U. longifolia* (*U. sect. Psyllosperma*) são quadrífidas com braços cilíndricos em forma de H (Fig. 16 C).

É interessante notar que as espécies com glândulas quadrífidas de tipos A, B, C (Fig. 16) se agrupam nos clados pertencentes ao subgênero *U. subg. Utricularia*, de acordo com a forma e angulação dos braços. No entanto estes caracteres não foram incluídos por este subgênero não ser o foco da presente tese.

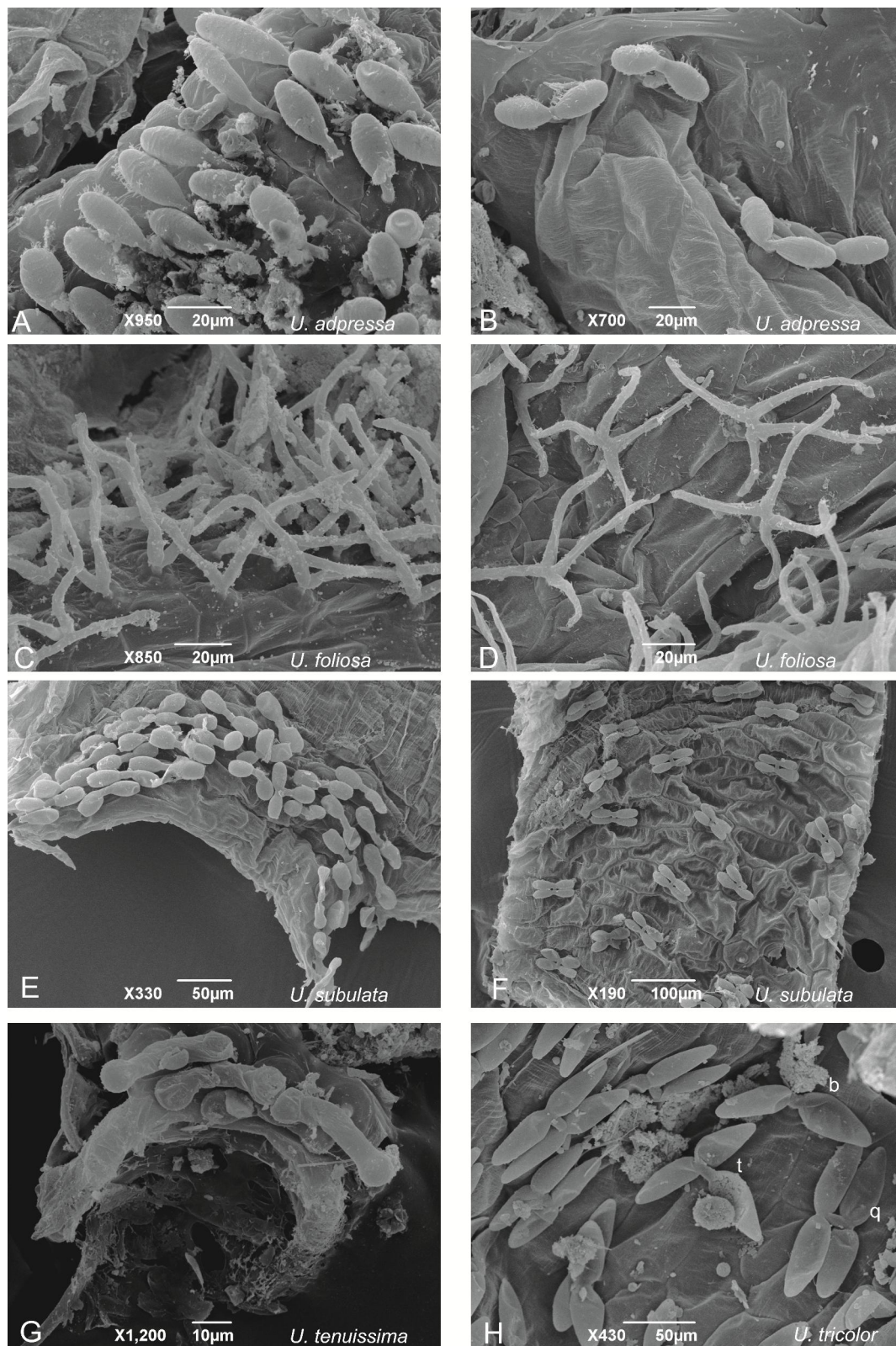


Figura 15. Diversidade de glândulas internas nos utrículos: A, C, E e G: região da abertura. B, D, F e H: parede interna. B, C, E e G: bífidas. D e F: quadrífidas. H: bífidas (b), trifidas (t) e quadrífidas (q).

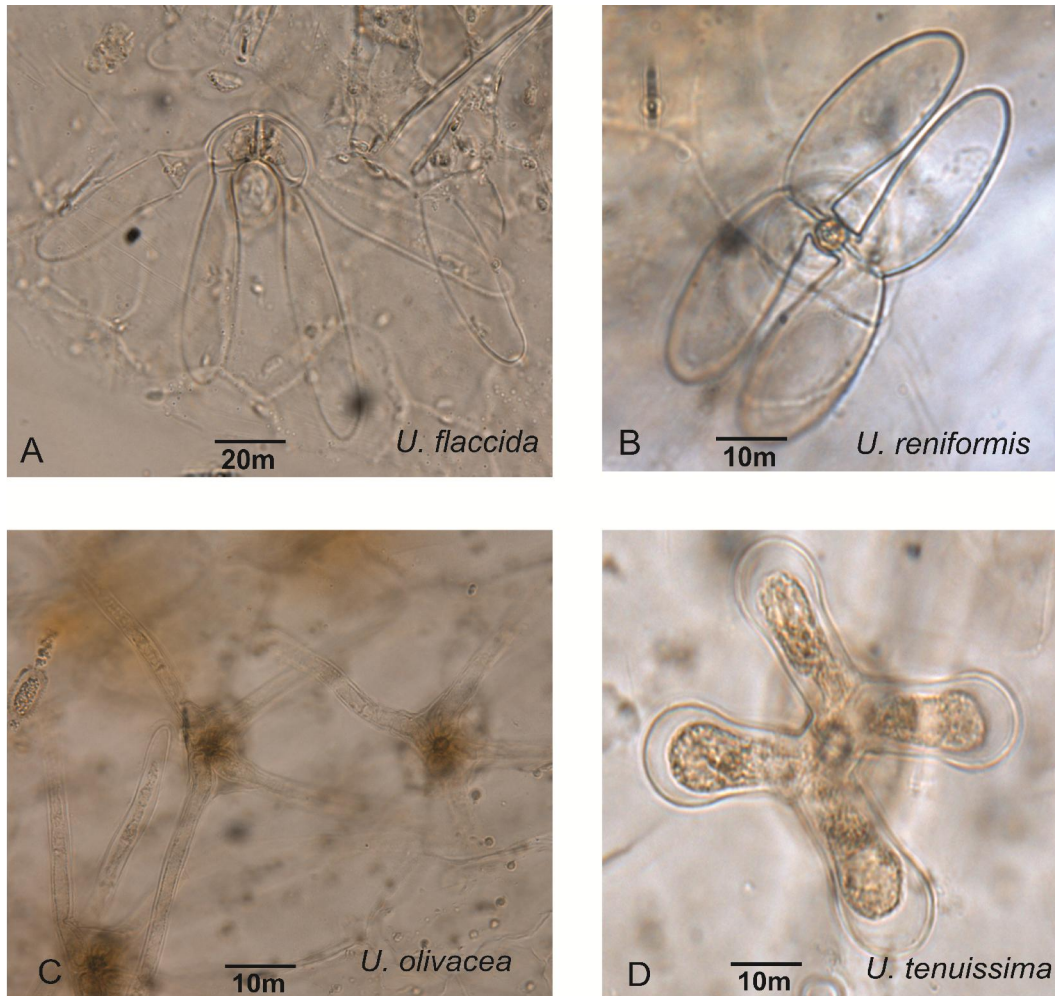


Figura 16: Diversidade morfológica das glândulas quadrífidas: A. braços cilíndricos com dois braços reflexos e todos os quatro apontando para a mesma direção. B. braços cilíndricos, glândula em forma de H. C. braços longos e finos, glândula em forma de X. D. braços curtos e ápice subcapitado, glândula em forma de X.

CARACTERES MORFOLÓGICOS REPRODUTIVOS

ESCAPO (CARACTERES 34 A 35)

O escapo é a estrutura que sustenta tanto a inflorescência quanto as escamas. Glândulas sésseis ocorrem ao longo de todo o escapo em todas as espécies. Pode apresentar tricomas multicelulares ao longo de toda sua extensão (Fig. 17 B) como em *Utricularia cucullata* e *U. myriocista* ou papilas na sua porção basal (Fig. 17 A) como em *U. blanchetii*, *U. parthenopipes* (*U. sect. Aranella*) e *U. flaccida*, *U. subulata* (*U. sect. Setiscapella*), estando

ausente nas demais espécies. Nas espécies da seção *Aranella* as papilas estão dispostas em densos agregados.

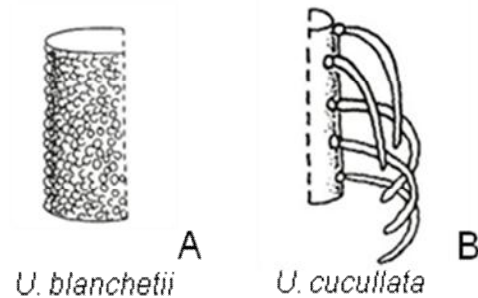


Figura 17: Escapo: A. papilas da porção basal. B. tricomas multicelulares (figuras extraídas de Taylor 1989).

Anatomicamente, o escapo pode variar dependendo do habitat que a espécie ocorre. Se for uma espécie aquática é esponjoso devido à presença de aerênquima, como em *Utricularia foliosa* (Fig. 18A) ou em espécies terrestres é sólido, sem aerênquima, com em *U. juncea* (Fig. 18B). Não foram levantados caracteres relativos à presença de aerênquima nesta tese, por afastar-se muito do escopo do trabalho (todas as espécies de *U.* sect. *Aranella* são terrestres). Esta característica está diretamente relacionada ao hábito, sendo a maior diversidade de hábitos relacionada às espécies do subgênero *Utricularia*.

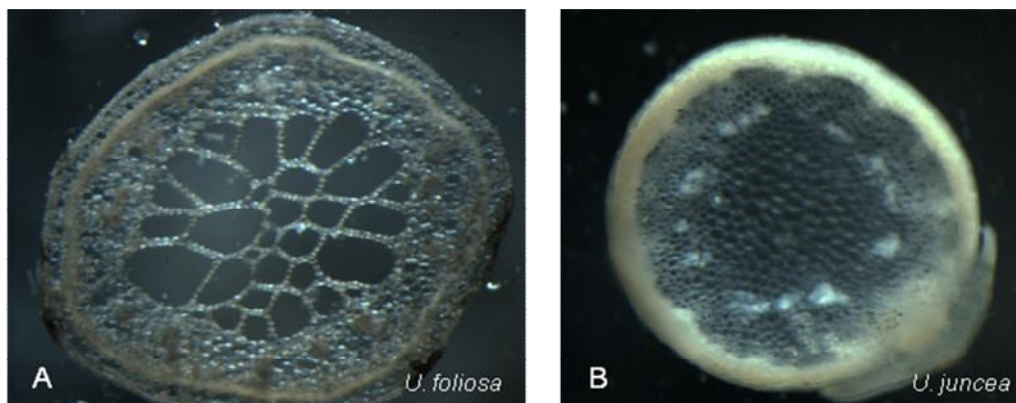


Figura 18: Seção transversal do escapo. A. presença de aerênquima. B. ausência de aerênquima.

ESCAMAS (CARÁTER 36 – 40)

São denominadas escamas todas as estruturas foliares situadas no escapo abaixo da primeira flor do racemo. Podem estar ausentes (*e.g. U. multifida*) ou em número reduzido (*e.g. U. foliosa, U. olivacea*). Quando presentes são basisolutas (Fig. 19 A) ou basifixas (Fig. 19 B, C), de acordo com seu ponto de inserção. A margem das escamas pode ser inteira (Fig. 19 A), denteada (Fig. 19 B) ou fimbriada (Fig. 19 C). Exclusivamente em *U. laciniata* (*U. sect. Aranella*) ocorre dois tipos de escamas: as da base são fimbriadas, tornado-se denteadas a partir do meio para o ápice do pedúnculo. Em *U. praelonga* (*U. sect. Psyllosperma*) as escamas da base possuem dentes pequenos tornando-se gradativamente maiores para o ápice. Em *U. fimbriata* e *U. simulans* (*U. sect. Aranella*) todas as escamas tem base auriculada (Fig. 19C); em *U. sandwithii* as escamas da base são auriculadas, enquanto as do ápice são peltadas.

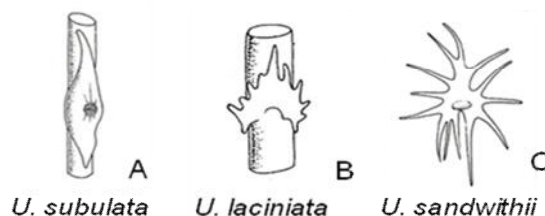


Figura 19: Escamas. A. basisoluta de margem inteira. B-C. basifixa. B. margem denteada. C. margem fimbriada, base auriculada (figuras extraídas de Taylor 1989).

BRÁCTEAS (CARÁTER 41 – 43)

São denominadas brácteas as estruturas foliares do eixo da inflorescência que se localizam na base do pedicelo. São muito semelhantes às escamas, porém nunca estão ausentes. Todas as características já citadas para escamas (ponto de inserção, margem e base) são empregadas às brácteas.

BRACTÉOLAS (CARÁTER 44 – 47)

São denominadas bractéolas as estruturas foliares do eixo da inflorescência, que ocorrem ao pares e são posicionadas lateralmente às brácteas, normalmente na base no pedicelo. Somente em algumas espécies de *U. sect. Aranella* (*U. fimbriata*, *U. longeciliata* e *U. simulans*) as bractéolas podem se localizar em posição distal no pedicelo. São, na maioria das vezes, iguais às brácteas, só que um pouco menores e mais estreitas (geralmente lineares) (Fig. 20 A, B). Em algumas espécies de *U. sect. Aranella* (e.g. *U. simulans* Fig. 20 C) as bractéolas têm forma circular. Também possuem as mesmas características citadas acima para escamas e brácteas. Podem ser livres (Fig. 20 A) ou estarem unidas às brácteas (Fig. 20 B). Exclusivamente em *U. fimbriata* as bractéolas são auriculadas na base.

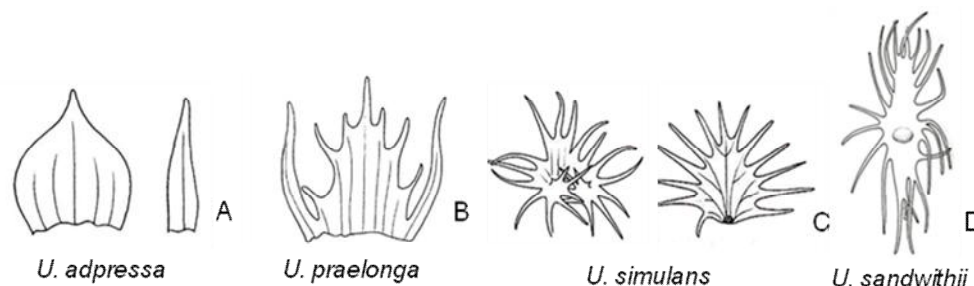


Figura 20. Brácteas e bractéolas evidenciando ponto de inserção, condescência e margem. A-C. basifixa. D. basoluta. A, C. livres. B. conadas. A. inteira. B. denteada. C-D. fimbriada (figuras extraídas de Taylor 1989).

CÁLICE (CARÁTER 48-55)

As principais diferenças relacionadas ao cálice são: número de sépalas (duas ou quatro), tamanho (subiguais (Fig. 21 D) ou desiguais (e.g. Fig. 21 B, C, D)), forma (oval, oblongo, circular ou deltoide), margem (inteira, denteada (Fig. 25 C), fimbriada (Fig. 25 B, E) ou denticulada), ápice (agudo ou obtuso) e proeminência de nervuras (conspícuas ou inconspícuas). Quando os lobos do cálice são desiguais as características como forma, ápice e proeminência das nervuras podem variar em relação aos lobos superior e inferior (e.g. *U. nana* – Fig. 21B).

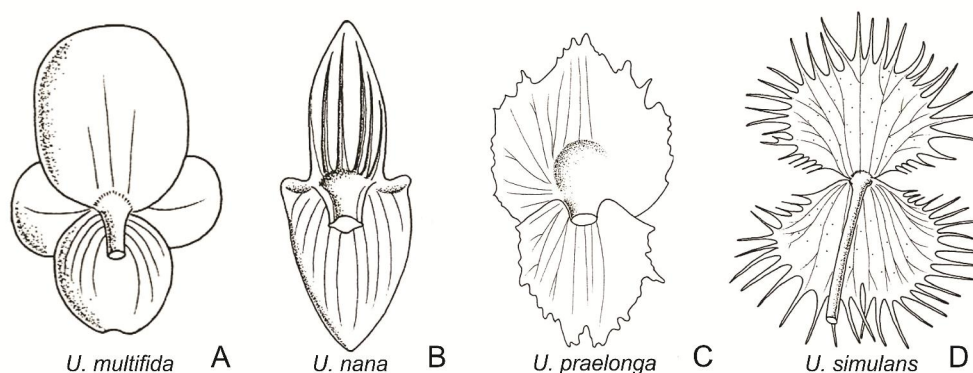


Fig. 21. Cálice evidenciando número de lobos, tamanho dos lobos, proeminência das nervuras e margem. A. quatro. B-D. dois. A-C. desiguais; D. subiguais. B. nervuras conspícuas (lobo superior). A,C-D. inconspícuas. A-B. inteira. C. denteada. D. fimbriada. (figuras extraídas de Taylor 1989).

COROLA (CARÁTER 56 -67)

O tamanho da corola é extremamente variável entre as espécies, podemos citar como exemplo, *Utricularia parthenopipes* que tem corola bem pequena (não ultrapassando 0,6 cm) e *U. alpina* em que a corola pode chegar a 6 cm.

A corola possui quatro pigmentações distintas e não variáveis: roxo a lilás (e.g. e.g. Fig. 24 A-M, 26 B, D, 27 J, L), amarelo (e.g. Fig. 25 B-F, 26 J, M, 27 B), branco (e.g. Fig. 24 O, 26 I, 27 E, H) e vermelho (Fig. 25 P). As exceções são: *U. rostrata* e *U. nephrophylla* que pode ser branca ou lilás e *U. parthenopipes* (Fig. 24 L) onde o lábio superior é lilás o inferior branco.

Os lábios superior e inferior são bastante diversos quanto ao seu formato. Em espécies de *U. sect. Aranella* e *U. sect. Martinia* o lábio superior possui um saco basal bem definido. O lábio inferior pode ser inteiro (e.g. Fig. 22 A, 25 M), emarginado (e.g. Fig. 25 L), bilobado (Fig. 22 B), trilobado (e.g. Fig. 22 C-E, 26 H-J, 27 H, J), tetralobado (Fig. 25 Q) ou pentalobado (Fig. 24 D). Quando trilobado pode ter os lobos iguais (e.g. Fig. 22 C, 26 J) ou desiguais (e.g. Fig. 22 D, E, 26 I, 27 L). O lábio inferior é galeado nas espécies das seções, *U. sect. Oligocista* (Fig. 25 J, L) e *U. sect. Stomoisia* (Fig. 25 H, I).

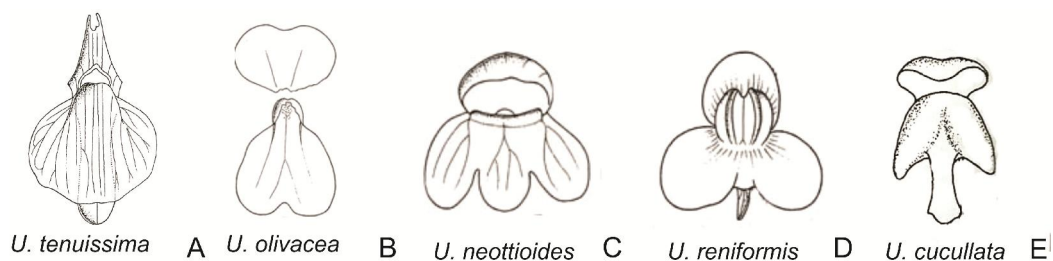


Figura 22. Lábio inferior: A. inteiro. B. bilobado. C-E. trilobado. C. lobos iguais. D. mediano reduzido. E. mediano maior (figuras extraídas de Taylor 1989).

O calcar pode ser igual ou subigual, menor ou maior do que o lábio superior. Para a utilização deste caráter na análise filogenética foram criadas as seguintes categorias arbitrárias: igual ou subigual (e.g. Fig. 23 A, 26 J), menor (até 2/3) (e.g. Fig. 23 C, 24 L), reduzido ($\leq 2/3$) (Fig. 23 B), maior (1,5x) (e.g. Fig. 23 D, 25 M), dobro ($\geq 2x$) (e.g. Fig. 23 E, 25 P). O ápice do calcar pode ser truncado, agudo (e.g. Fig. 23 D, 24 J) ou obtuso (e.g. Fig. 23 A, B, E, 24 O). O ângulo entre o lábio inferior e o calcar pode ser obtuso (e.g. Fig. 23 D, 25 I, J) ou agudo (e.g. Fig. 23 A-C, E, 24 C, 27 L).

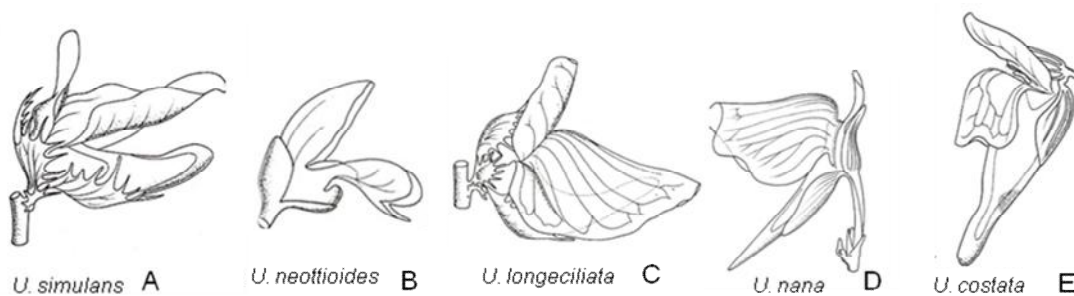


Figura 23. Tamanho do calcar em relação ao lábio inferior: A. igual a subigual. B. reduzido (menor que 2/3). C. menor (até 2/3). D. maior (não o dobro). E. dobro.



Fig. 24. Hábito e/ou flores de *Utricularia*. A-B. *U.* subg. *Polypompholyx*. A. *U. multifida*. B. *U. dichotoma*. *U.* subg. *Bivalvaria*. C-P. C. *U. caerulea*. D. *U. striatula*. E. *U. delicatula*. F. *U. lateriflora*. G. *U. pubescens*. H. *U. livida*. I. *U. sandersonii*. J. *U. blanchetii*. L. *U. parthenopipes*. M. *U. laciniata*. N. *U. purpureocaerulea*. O. *U. tenuissima*. P. *U. costata*.

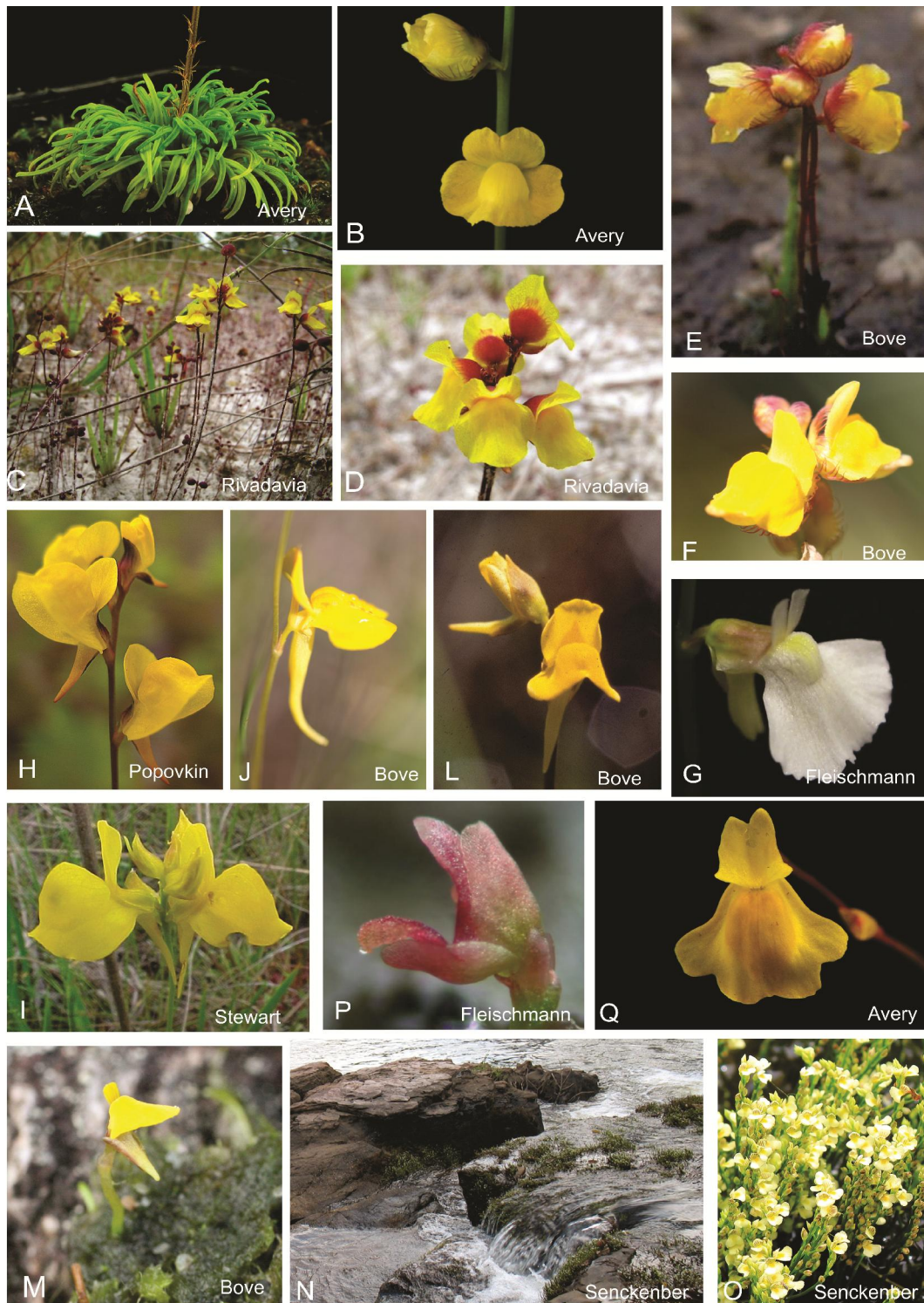


Figura 25: Hábito, folhas, flores de *Utricularia* subg. *Bivalvaria*. A-B. *U. longeciliata*. A. folhas. B. flor. C-D. *U. sandwithii*. C. hábito. D. flor. E-F. *U. simulans*. E. hábito. Flor. G. *U. rostrata*. H. *U. juncea*. I. *U. cornuta*. J. *U. adpressa*. L. *U. erectiflora*. M. *U. nana*. N-O. *U. rigida*. N. hábito. O. Inflorescência. P. *U. simmonsii*. Q. *U. chrysantha*.

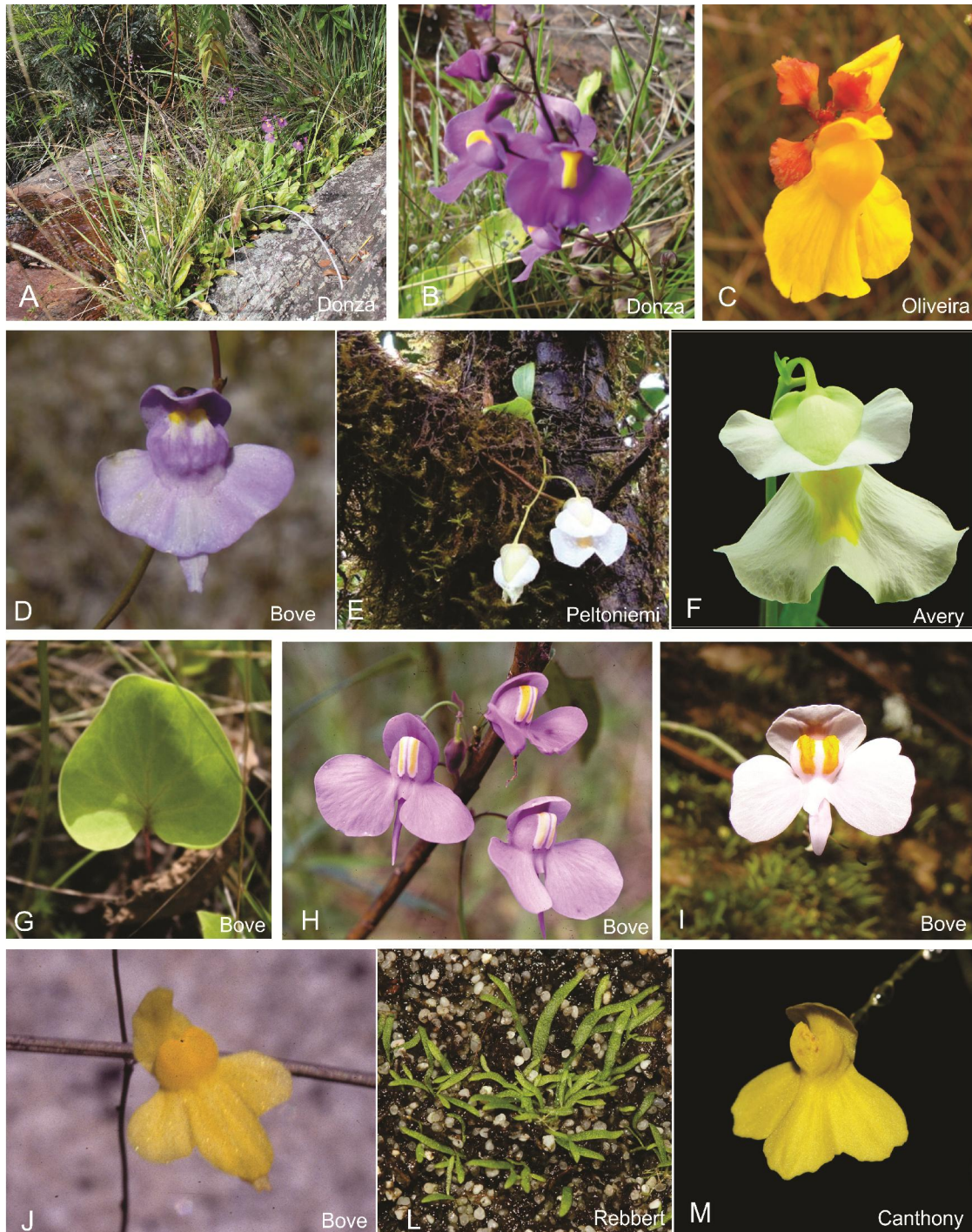


Fig. 26. Hábito, folhas e/ou flores de *Utricularia* subg. *Utricularia*. A-B. *U. longifolia*. A. hábito. B. flor. C. *U. praelonga*. flor. D. *U. tricolor*. E-F. *U. alpina*. E. hábito. F. flor. G-H. *U. reniformis*. G. folha. H. flor. I. *U. nephrophylla*. J. *U. subulata*. L-M. *U. flaccida*. L. folha. M. flor.



Figura 27: Hábito e/ou flores de *Utricularia* subg. *Utricularia*. A-B. *U. foliosa*: A. hábito. B. flor. C-D. *U. olivaceae*: C. hábito. D. flor. E-G. *U. neottioides*: E. hábito. F. inflorescência. G. flor. H-I. *U. cucullata*: H. hábito. I. flor. J-L. *U. myriocista*. J. hábito. L. flor.

PÓLEN (CARÁTER 73)

O pólen é uma estrutura que pode variar bastante entre as diversas *Utricularias*. Nas espécies basais de *U.* subg. *Polypompholyx* é geralmente 3-colporado (e.g. Fig. 28A), nas espécies de *U.* subg. *Bivalvaria* geralmente o número varia de 4-7- colporado (e.g. Fig. 28B) e nas espécies de *U.* subg. *Utricularia* quase sempre com 8 ou mais colpos (e.g. Fig. 28 C).

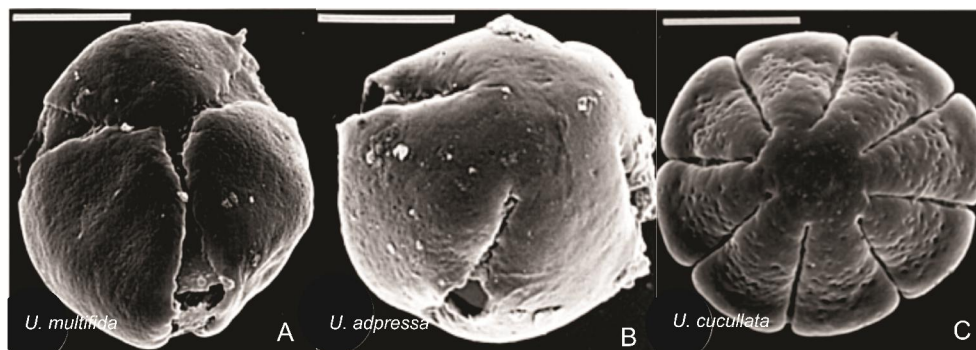


Figura 28. Polén: A. 3-colporado. B. 4-colporado. C. 8-colporado (extraído de Lobreaucallan et al. 1999).

FRUTO (CARÁTER 68-69)

A forma do fruto na maioria das espécies é globosa (Fig. 29A). Formas elipsoide (Fig. 29B) ou ovoide (Fig. 29C) também podem ocorrer. A deiscência é longitudinal na maioria das espécies e indeiscente em *Utricularia foliosa* e *U. olivacea*. O pedicelo do fruto é ereto (Fig. 28B) na maioria das espécies ou reflexo (Fig. 29A).

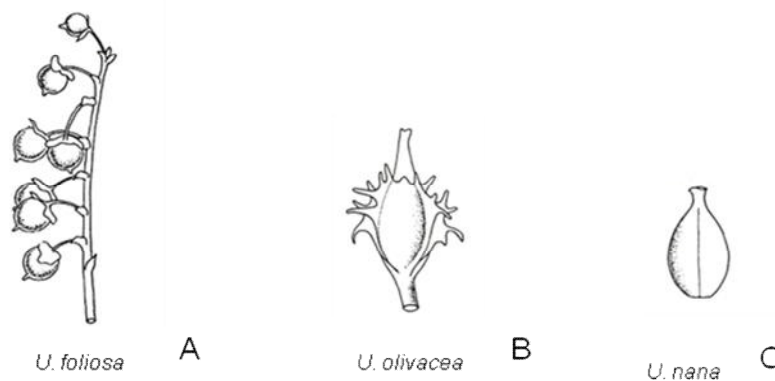


Figura 29. Fruto: Cápsula: A. globosa. B. elipsoide. C. ovoide. Pedicelo em fruto: A. reflexo. B. ereto.

SEMENTES (CARÁTER 70-72)

Utricularia apresenta muitas sementes por fruto, exceto *U. olivacea* (*U. sect. Utricularia*) que tem apenas uma. As sementes possuem forma ovoide (Fig. 30A, D) na maioria das espécies de *U. subg. Bivalvaria*, podem, contudo em outros subgêneros de *Utricularia* ter formas obovoide (Fig. 30 B), discoide (Fig. 30 C), globosa (Fig. 30 E), oblonga (Fig. 30 F), piramidal (Fig. 30 G), fusiforme (Fig. 30 H). A testa possui células de paredes anticlinais convexas (Fig. 31 F) ou côncavas (*e.g.* Fig. 31 A, B) na maioria das espécies. A superfície pode ser microverrugosa (Fig. 31 A, B) na maioria das espécies, verrugosa (Fig. 31 B, D, E, G) ou rugosa (Fig. 31 C, H).

HÁBITO (CARÁTER 74)

A maioria das espécies é terrestre (*e.g.* Fig. 24 P, 25 E, N, 26 L) e pertencem ao *U. subg. Polypompholyx* e *U. subg. Bivalvaria*. Outras são aquáticas (Fig. 27 A, C, H, J), epífitas (Fig. 26 E), litófitas (Fig. 26 A) e reófitas (Fig. 25 M e 27 F), geralmente estas compõem o *U. subg. Utricularia*, contudo espécies da *U. sect. Phyllaria* (*U. striatula*) são epífitas e de *U. sect. Avesicarioides* (*U. rigida*) são reófitas (ambas ocorrem em *U. subg. Bivalvaria*). Todas as espécies de *U. sect. Aranella* são terrestres ocorrendo geralmente em solos arenosos úmidos ou em ambientes brejosos.

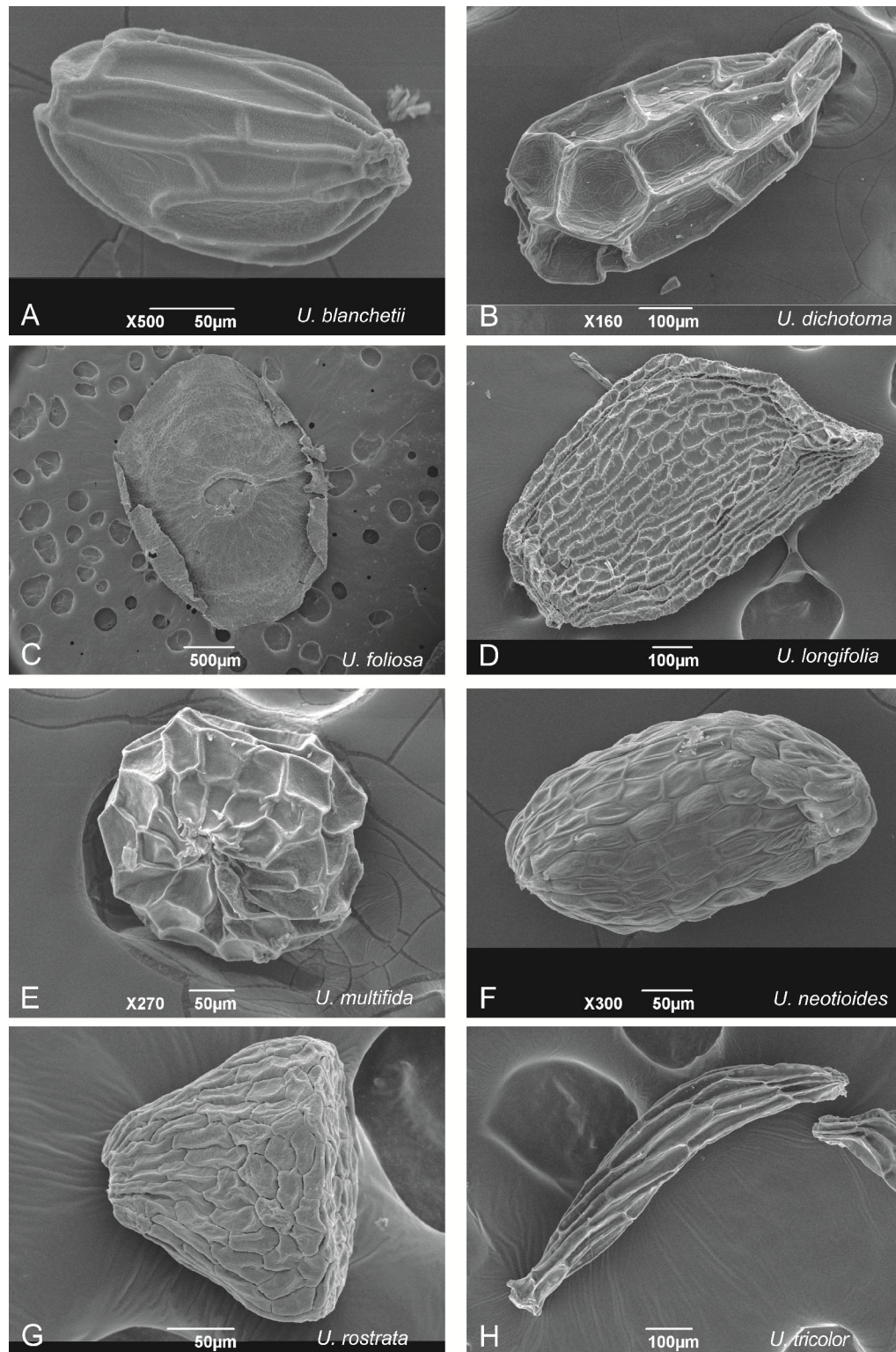


Figura 29: Forma das sementes de *Utricularia*: A. ovoide B. obovoide. C. discoide. D. ovoide lateralmente depressa. E. globosa. F. elipsoide. G. piramidal. H. fusiforme.

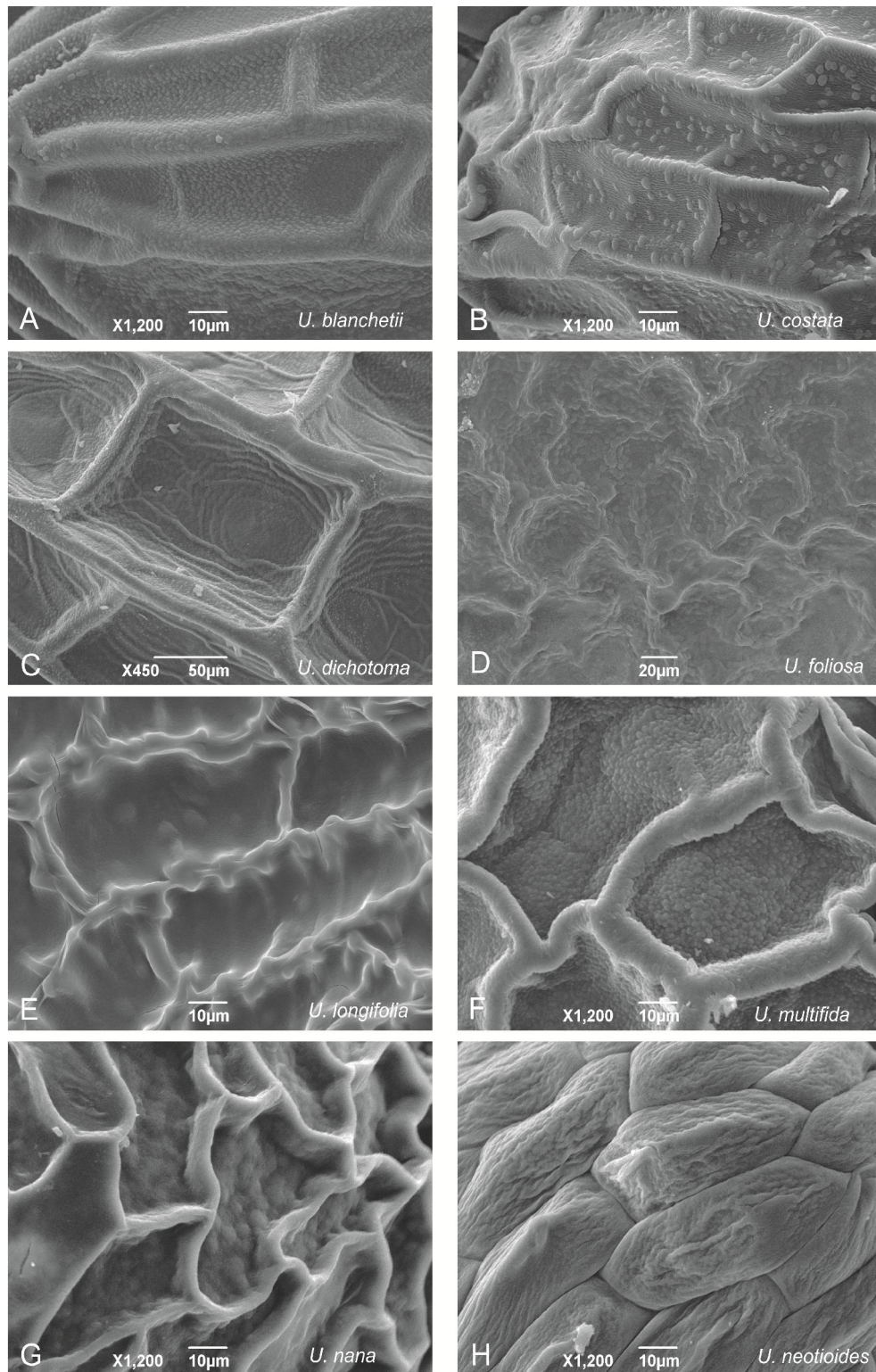


Figura 30: Superfície da testa e concavidade das paredes periclinais das sementes de *Utricularia*: A, F. microverrugosa. B, D. E. verrugosa. C, H. rugosa. Concavidade: A-G. côncava. F. plana. H. convexa.

ANÁLISE FILOGENÉTICA

MÁXIMA PARCIMÔNIA - DADOS MORFOLÓGICOS

Na busca heurística executada para a matriz de dados morfológicos, todos os 74 caracteres foram informativos (Tab. 5). Foram geradas sete árvores igualmente parcimoniosas, com 379 passos, com índice de consistência (IC) de 0,383, índice de homoplasia (IH) de 0,617, índice de retenção de (IR) de 0,601 e índice reescalado (RC) de 0,230 (Tab. 6).

O consenso estrito das sete árvores é apresentado na figura 32. Os maiores clados (subgêneros e seções) são recuperados, mas com suporte muito baixo (< 50%). Para o clado B ou clado Aranella apenas a linhagem *U. sandwithii* (*U. longeciliata* (*U. simulans*+*U. fimbriata*)) é bem sustentada (94 JK, 88 BT). Neste clado, todas as espécies compartilham características morfológicas distintas das demais espécies de *Utricularia* (e.g. escamas, brácteas, bractéolas e lobos do cálice de margem fimbriada) e suas distribuições geográficas são semelhantes, com exceção de *U. simulans* que tem ampla distribuição.

Outros clados formados, também com suporte muito baixo (< 50%) são: subgêneros *Bivalvaria* (clado A+B+C) e *Utricularia* (clado D+E). *U.* subg. *Bivalvaria* (Fig. 32) apresenta o clado A grupo irmão do clado B+C. O Clado B ou Clado Aranella é formado por espécies de *U.* sect. *Aranella* e *U.* sect. *Martinia* (seção monotípica). Desta forma *U.* seção *Aranella* (*sensu* Taylor 1989) é parafilética, sendo necessário a inclusão de *U. tenuissima* (*U.* sect. *Martinia*) para que a seção se torne monofilética. Estas duas seções são morfológicamente muito semelhantes em seus utrículos, corola (ambas com saco basal no lábio superior) e sementes. Dentro do Clado Aranella, *U. blanchetti* e *U. parthenopipes* são espécies que se mantiveram intimamente relacionadas em todas as análises, apesar de não terem apresentado suporte (JK e BT <50) na análise morfológica.

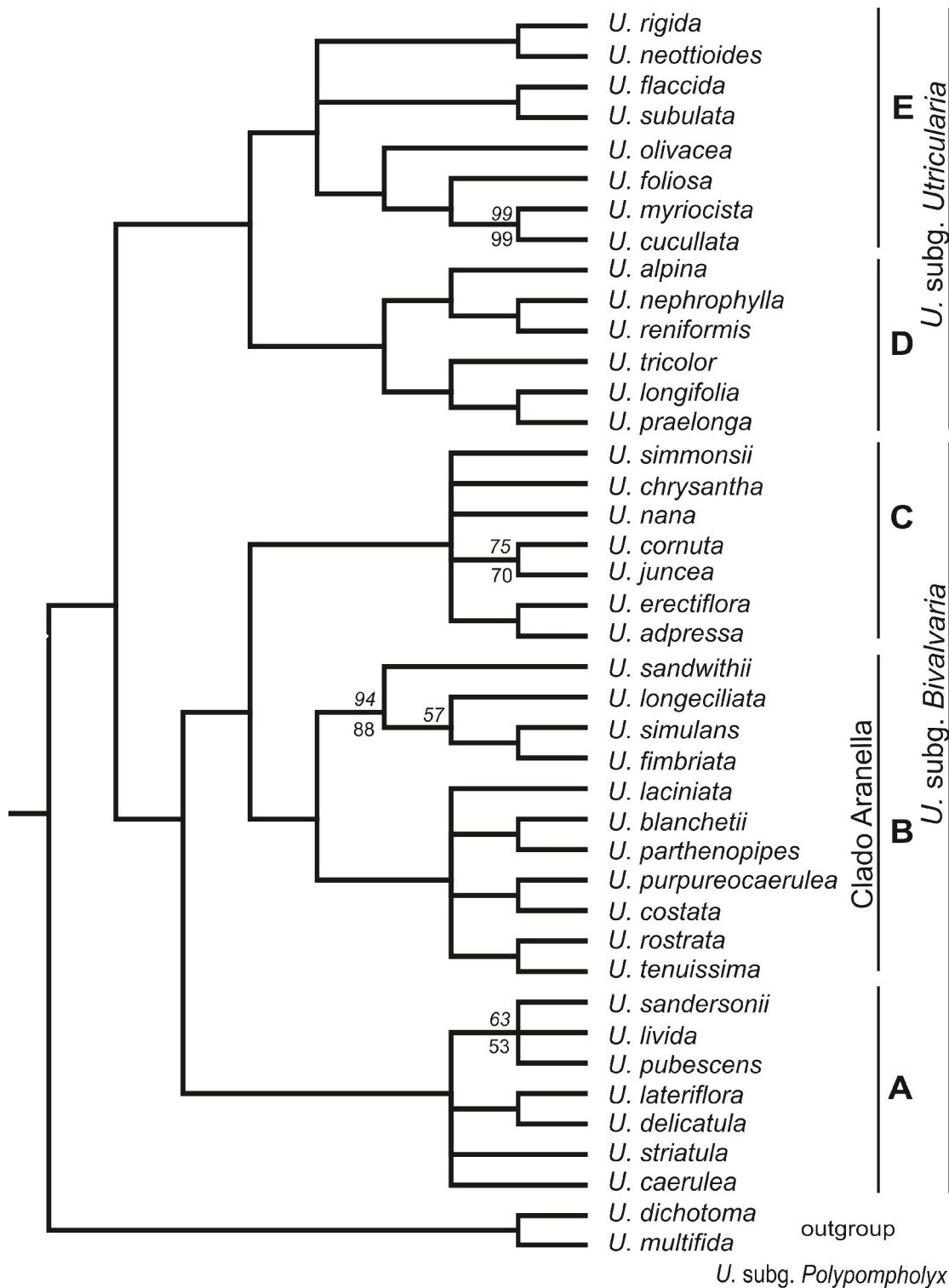


Fig. 32: Árvore de Consenso Estrito gerada por Máxima parcimônia a partir de dados morfológicos. São apresentados os suportes dos ramos, Jackknife (em itálico acima) e Bootstrap (abaixo) dos clados acima de 50. A, B, C representam clados do *U. subg. Bivalvaria*, D e E *U. subg. Utricularia*.

DADOS MOLECULARES

Para os 40 terminais, a matriz molecular combinando *rps16* e *trnL-F* resultou em 2097 pb (marcadores separados tab. 5), destas 813 foram caracteres constantes, 496 variáveis não informativos e 832 informativos para parcimônia (tab. 5). Quatro sequências, sendo duas de *Utricularia sandwithii* (*U. sect. Aranella*) e duas de *U. guyanensis* (*U. sect. Stylothecca*) ambas do subgênero *Bivalvaria* não foram utilizadas na matriz molecular, por não apresentarem sequências confiáveis. Sendo estas com uma única fita, ou seja, não tinham a complementar, ou o resultado do sequenciamento gerou uma fita com um número de bases muito pequeno (43 pb).

Tabela 5: Descrição dos diferentes conjuntos de dados obtidos na análise filogenética de *Utricularia*.

Matriz/ marcadores separados	Comprimento do alinhamento em pb incluindo indels	Nº de caracteres constantes	Nº de caracteres variáveis não informativos	Nº de caracteres informativos para parcimônia
Matriz morfológica	—	0	0	74
<i>rps16</i>	995	358	247	390
<i>trnL-F</i>	1102	455	249	368
Matriz de evidencia total	2097	813	496	832

A análise filogenética resultou em duas árvores igualmente parcimoniosas, com 3.285 passos e apresentou IC=0,607; IH= 0,393; IR=0,589 e RC=0, 357 (tab. 6). A topologia do consenso estrito (Fig. 33) é muito semelhante àquela encontrada na árvore gerada somente com dados morfológicos, contudo com índices de suportes bem mais elevados.

São formados dois clados *Utricularia* subg. *Bivalvaria* (A + B + C) com suportes de médios a baixos (JK=60, BT=47) e *U. subg. Utricularia* (D + E) com suportes médios (JK=88 e BT=75). Como grupo basal de *U. subg. Bivalvaria*, o clado A (*U. striatula*+*U. caerulea*) ((*U. delicatula*+*U. lateriflora*) (*U. lívida* (*U. sandersonii*+*U. pubescens*))) tem suportes de 81 de Jackknife e 67 de bootstrap. O grupo irmão do clado Aranella, o clado C *U. simmonsii*+*U.*

chrysantha (*U. cornuta*+*U. juncea*) (*U. rigida* (*U. erectiflora*+*U. adpressa*+ *U. nana*)) é moderado 72(JK) a fracamente suportado (BT=60). *U. sect. Aranella* emerge como uma seção parafilética, tornando-se monofilética com a inclusão de *U. tenuissima*. O clado *Aranella* (*U. sect. Aranella* + *U. sect. Matinia*) tem suporte de moderado (JK=70) a fraco (BT=59). *U. rostrata* emerge como grupo irmão das demais espécies da seção. O monofiletismo do clado *U. simulans* (*U. longeciliata*+*U. fimbriata*) é fortemente suportado (JK=100 e BT=100), assim como o do clado *U. purpureocaerulea* (*U. costata*+*U. tenuissima*) com suportes de 99 (JK) e 98 (BT). Apesar destes dois cladogramas serem bem suportados a relação entre eles não é sustentada. O clado *U. laciniata* (*U. blanchetii*+*U. parthenopipes*) é altamente suportado (JK=100, BT=99).

Tabela 6: Resumo dos resultados da análise de parcimônia: nº de árvores, nº de passos, índices de consistência (IC), homoplasia (IH), retenção (IR) e reescalado (RC).

Matriz	Nº de árvores	Nº de passos	IC	IH	IR	RC
Matriz morfológica	7	379	0,383	0,617	0,601	0,230
Matriz molecular	2	3285	0,607	0,393	0,589	0,357
Matriz de evidencia total	6	3686	0,580	0,420	0,585	0,339

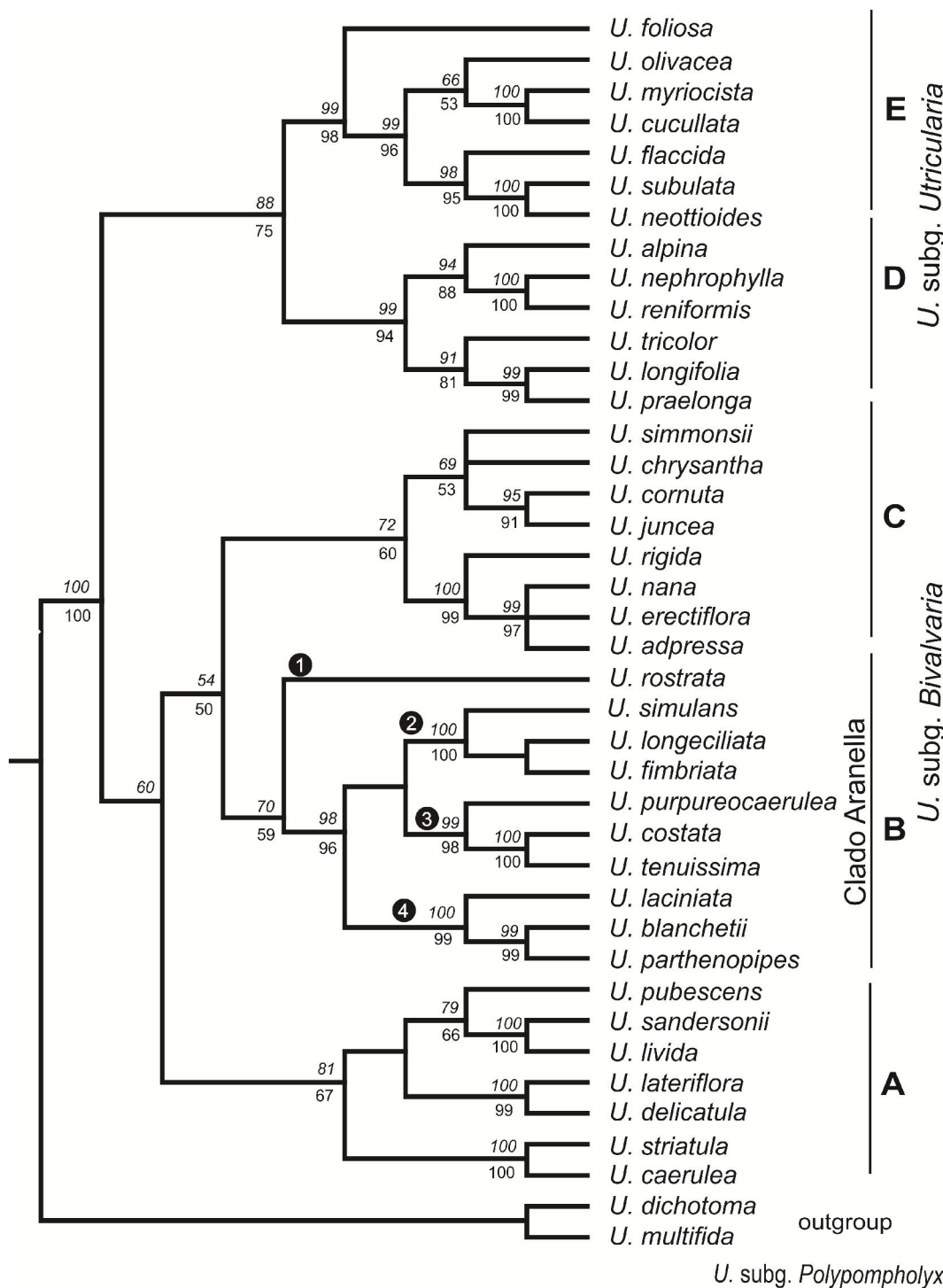


Figura 33: Árvore de Consenso Estrito gerada por Máxima Parcimônia a partir de dados moleculares. São indicados os suportes dos ramos, Jacknife (em itálico acima) e Bootstrap (abaixo), sendo apresentados apenas suportes maiores que 50. A, B, C representam clados do *U. subg. Bivalvaria*, D e E *U. subg. Utricularia*. Número dentro dos círculos representam as linhagens do Clado Aranella.

EVIDÊNCIA TOTAL

Para os 41 terminais (*U. sandwithii* incluída nesta análise) a evidência total recuperou seis árvores igualmente mais parcimoniosas, com 3.686 passos (Tab. 5), com IC=0,580, IH=0,420, IR=0,585 e RC=0,339 (tab. 6). A árvore de consenso estrito é apresentada na figura 34.

O monofiletismo dos clados A (JK=90, BT=80, BR=4), B (JK=88, BT=79, BR=5) e C (JK=88, BT=79, BR=5) são moderadamente suportados. O Clado C é bem suportado como grupo irmão do Clado Aranella (B) com suportes de 87 (JK), 82 (BT) e 4 (BR). O parafiletismo de *Utricularia* sect. *Aranella* (*sensu* Taylor 1989) é corroborado. O clado Aranella composto de *U.* sect. *Aranella*+*U.* sect. *Martinia* (clado B) é moderadamente suportado e possui como sinapomorfias morfológicas, utrículos inseridos nos rizoides (caráter 14), presença de apêndice ventral (caráter 29) bifido (caráter 32) e lábio superior da corola com saco basal bem definido (caráter 60), sendo estes dois últimos sinapomorfias exclusivas para o clado. Nas relações internas do Clado Aranella, *U. rostrata* é grupo irmão das demais espécies da seção. O clado formado por B2, B3 e B4 possui sementes de formato ovoide, como única sinapomorfia não exclusiva. O clado B2 *U. sandwithii* (*U. longeciliata*+*U. simulans*+*U. fimbriata*) é bem suportado (JK =99, BT=96, BR=6), mas forma uma politomia internamente. Possui como sinapomorfias exclusivas as escamas (caráter 40), brácteas (caráter 42) e cálice (caráter 49) fimbriados e como sinapomorfias não exclusivas as folhas dispostas em roseta (caráter 6), corola de cor amarela (caráter 57) e lábio inferior de formato circular (caráter 61). O Clado B3 *U. purpureocaerulea* (*U. costata*+*U. tenuissima*) tem índices de suportes altos: 100 (JK), 99 (BT) e 7 (BR), não entanto, apresenta apenas sinapomorfias moleculares. O clado B4 *U. laciniata* (*U. blanchetii*+*U. parthenopipes*) é bem suportado (JK=99, BT=99, BR=7). Tem como sinapomorfias não exclusivas (Fig. 35) o cálice de margem denteada (caráter 49), o lábio superior da corola transversalmente elíptico (caráter 58) com ápice emarginado (caráter 59) e o calcar com ápice agudo (caráter 67). A sinapomorfia que suporta *U. blanchetii* e *U. parthenopipes* como espécies estreitamente relacionadas são as papilas na base do escapo (caráter 35). O clado formado por B2 e B3 teve baixa sustentação (BT<50, BR=1). A relação entre estas linhagens não possui sinapomorfias morfológicas. Todos os terminais (exceção *U. simulans*) possuem de uma a muitas autapomorfias (e.g. *U. tenuissima* com 9 autapomorfias).

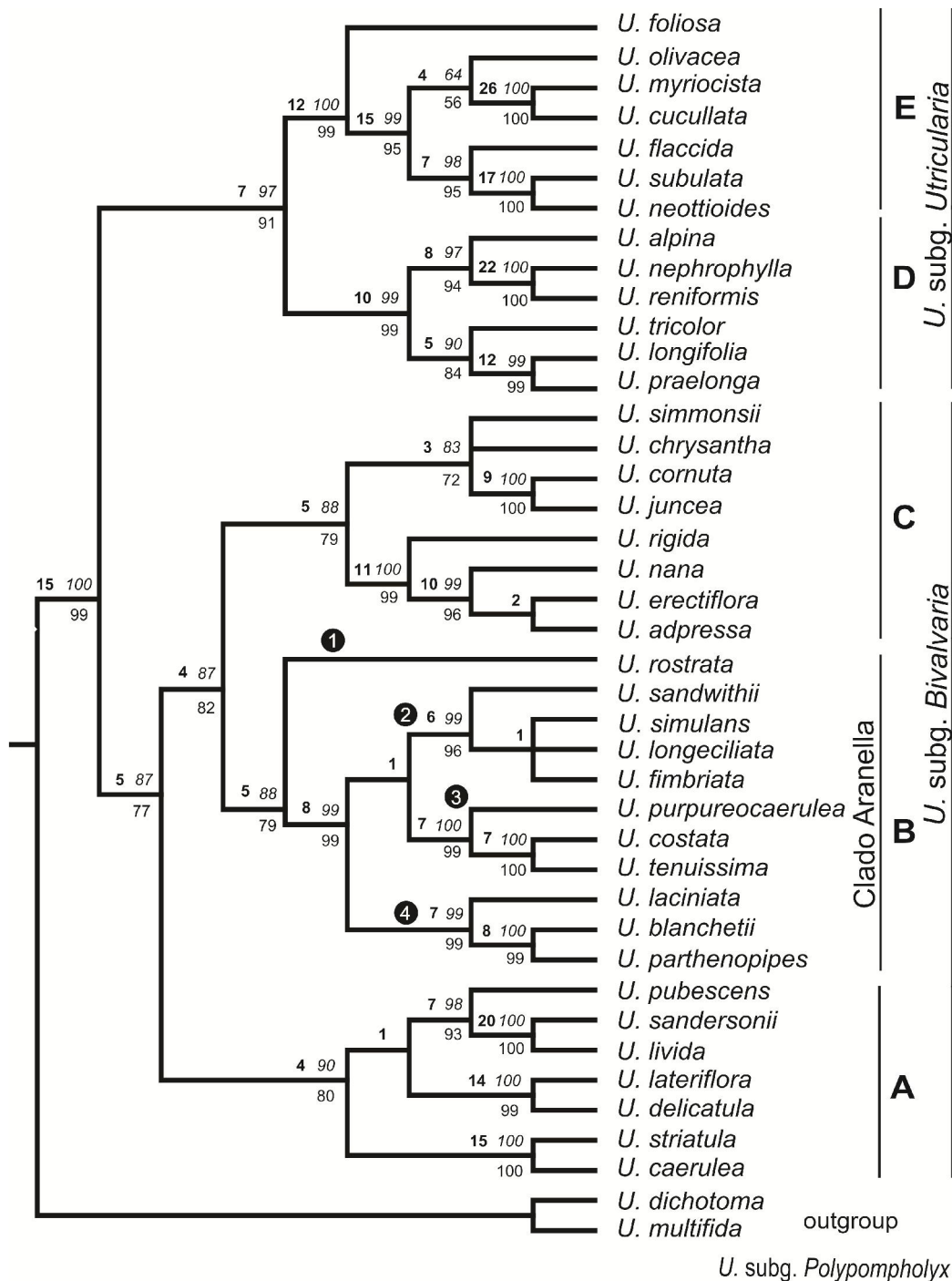


Figura 34: Árvore de Consenso estrito de *Utricularia* gerada por Máxima Parcimônia (MP) a partir de evidência total. São indicados Índice de Bremer (acima, negrito à esquerda), Jackknife (acima, itálico à direita) e Bootstrap (abaixo), sendo apresentados apenas suportes maiores que 50. A, B, C representam clados do *U. subg. Bivalvaria*, D e E *U. subg. Utricularia*. Os números dentro dos círculos representam as linhagens do Clado Aranella.

ANÁLISE DE VEROSSIMILHANÇA E INFERÊNCIA BAYESIANA

A topologia das árvores de Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana (Fig. 36) é idêntica. Ambas são similares à topologia da de Consenso Estrito da Máxima Parcimônia com dados moleculares, diferindo apenas quanto às relações internas do grupo irmão (clado C) de *Aranella*. Na Máxima Verossimilhança os suportes de Bootstrap são relativamente mais altos se comparados com a de parcimônia. Já na Inferência Bayesiana a probabilidade posterior tem valores de suporte bem maiores do que nas análises anteriores. Dentro do Clado *Aranella*, a relação entre os clados *U. simulans* (*U. longeciliata*+*U. fimbriata*) e *U. purpureocaerulea* (*U. tenuissima*+*U. costata*) é moderadamente suportada na Máxima Verossimilhança (BT=83) e fracamente suportada na Inferência Bayesiana (PP=0,73).

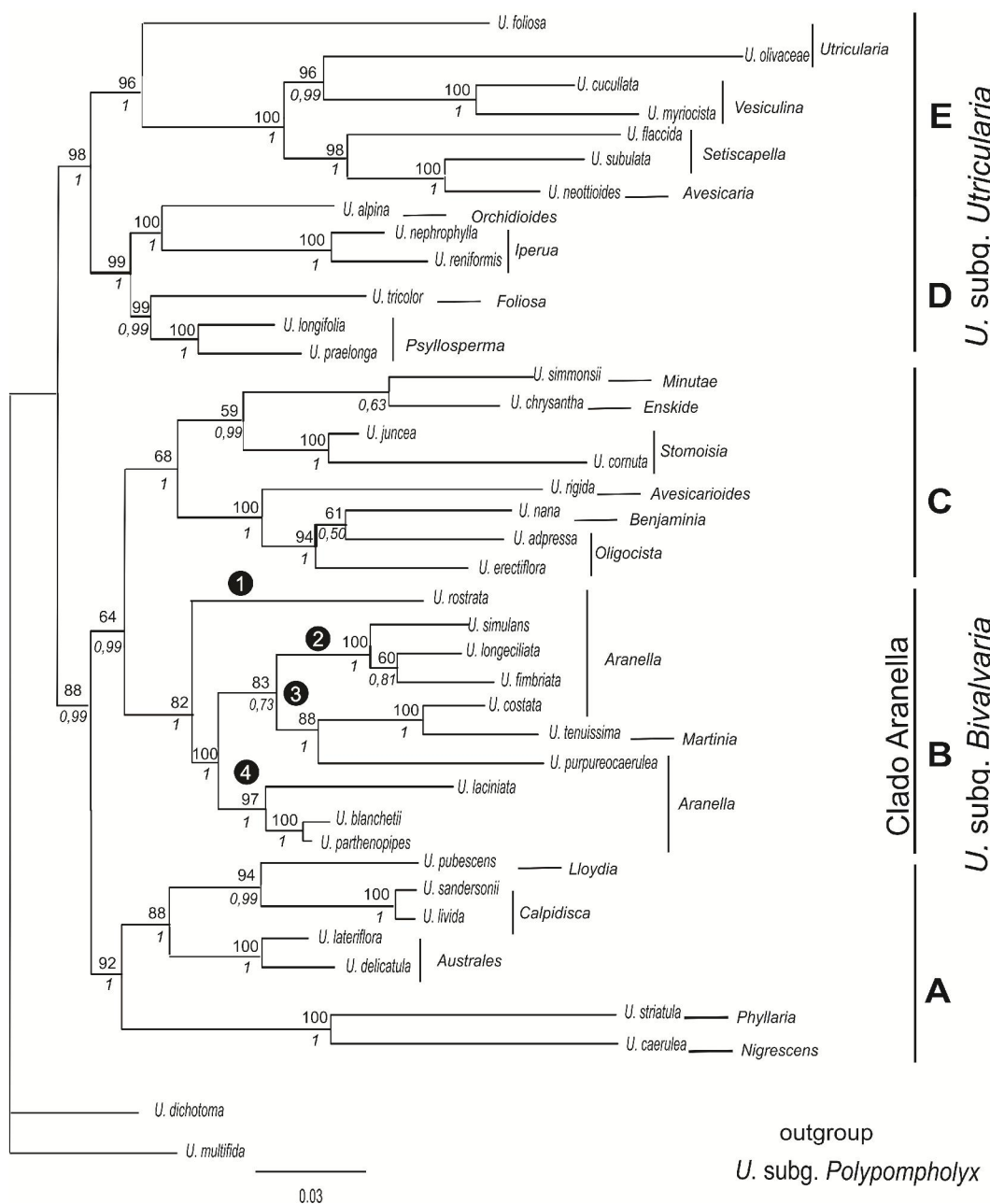


Figura 35: Árvore gerada pelo método de Inferência Bayesiana (somente dados moleculares), representando também a árvore da Análise de Máxima Verossimilhança. São indicados os suportes dos ramos Bootstrap (acima) e Probabilidade Posterior (abaixo, itálico), sendo apresentados apenas suportes maiores que 50. A, B, C representam clados do *U. subg. Bivalvaria*, D e E *U. subg. Utricularia*. Os números dentro dos círculos representam as linhagens do Clado Aranella.

O mapeamento dos estados de caracteres resultou em quatro sinapomorfias para o clado Aranella. Duas são sinapomorfias exclusivas (caracteres 32 e 60) e duas são sinapomorfias homoplásicas. A linhagem B1 (*U. rostrata*) apresentou cinco autapomorfias (caracteres 50, 53, 58, 59, 72), sendo uma delas exclusiva (caráter 58) dentro do Clado Aranella (mas não para *Utricularia*). No clado B2 foram identificadas seis sinapomorfias morfológicas, destas três são exclusivas e três homoplásicas. No clado B3 não foram identificadas sinapomorfias morfológicas, sendo este clado suportado apenas por sinapomorfias moleculares. O clado B4 apresentou quatro sinapomorfias não exclusivas (caracteres 48, 58, 59, 67).

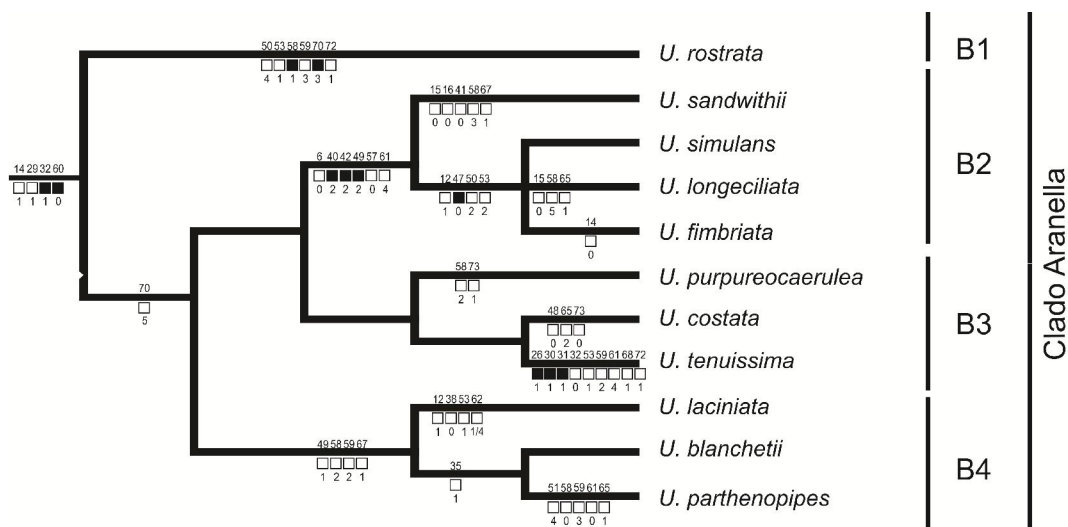


Figura 36: Mapa de sinapomorfias do Clado Aranella (*U. sect. Aranella* + *U. sect. Martinia*), baseado no cladograma de consenso estrito de Evidência Total inferido pelo TNT através do método de Máxima Parcimônia. Quadrados pretos representam as sinapomorfias/autapomorfias exclusivas, quadrados brancos representam sinapomorfias/autapomorfias não exclusivas. Números acima dos quadrados indicam o caráter e abaixo o estado.

A filotaxia em roseta ocorre independentemente no grupo externo (*U. subg. Polypompholyx*) e no clado Aranella B2 (Fig. 37).

Apêndice ventral

O apêndice ventral teve surgimento independente nos três subgêneros de *Utricularia*, sendo uma sinapomorfia não exclusiva para o clado Aranella. Os apêndices ventrais ocorrem em *U. subg. Polypompholyx* em *U. dichotoma* (*U. sect. Pleiochasia*), em *U. subg. Bivalvaria* em *U. adpressa*, *U. erectiflora* (*U. sect. Oligocista*), *U. pubescens* (*U. sect. Lloydia*), *U. livida* e *U. sandersonii* (*U. sect. Calpidisca*) e *U. subg. Utricularia* em *U. cucullata* (*U. sect. Vesiculina*) (Fig. 38).

Número de apêndices ventrais

O número de apêndices ventrais pode variar de um a dois. O estado de caráter um apêndice ventral surgiu quatro vezes independentemente, sendo uma sinapomorfia não exclusiva do Clado Aranella. O estado de caráter dois apêndices ventrais ocorre independentemente nos subgêneros *Polypompholyx* (*U. dichotoma* - *U. sect. Pleiochasia*) e *Bivalvaria* (*U. tenuissima* - clado Aranella), sendo portanto, uma autapomorfia para esta espécie do clado Aranella (Fig. 39).

Forma do apêndice ventral

A forma do apêndice ventral é bastante variável em *Utricularia*. O apêndice ventral subulado é uma sinapomorfia não exclusiva de *U. sect. Aranella*, ocorrendo também em *U. adpressa* (*U. sect. Oligicista*). O apêndice ventral capilar ocorre exclusivamente em *U. tenuissima* sendo portanto uma autapomorfia (Fig. 40).

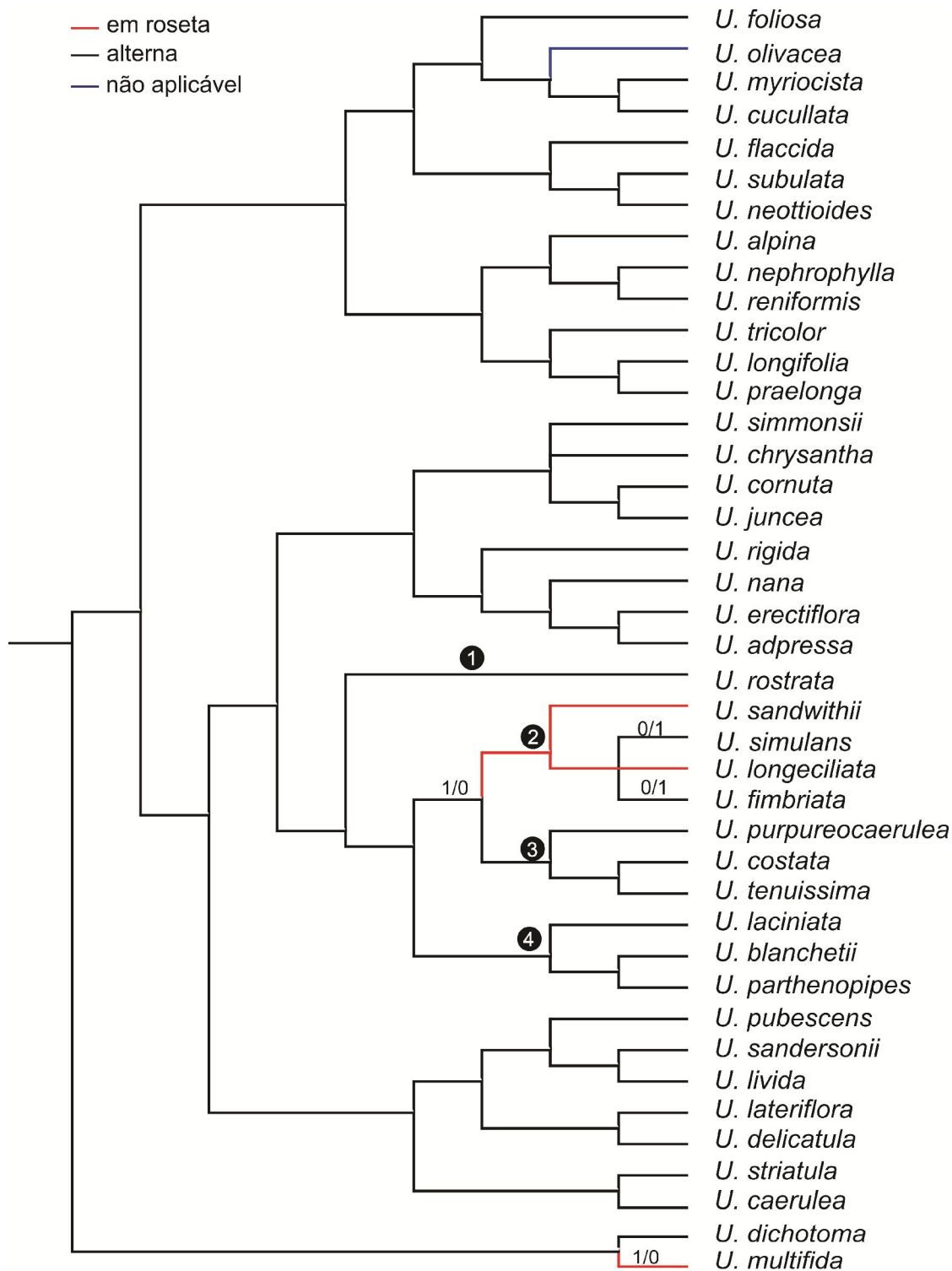


Figura 37: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da filotaxia (caráter 6). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

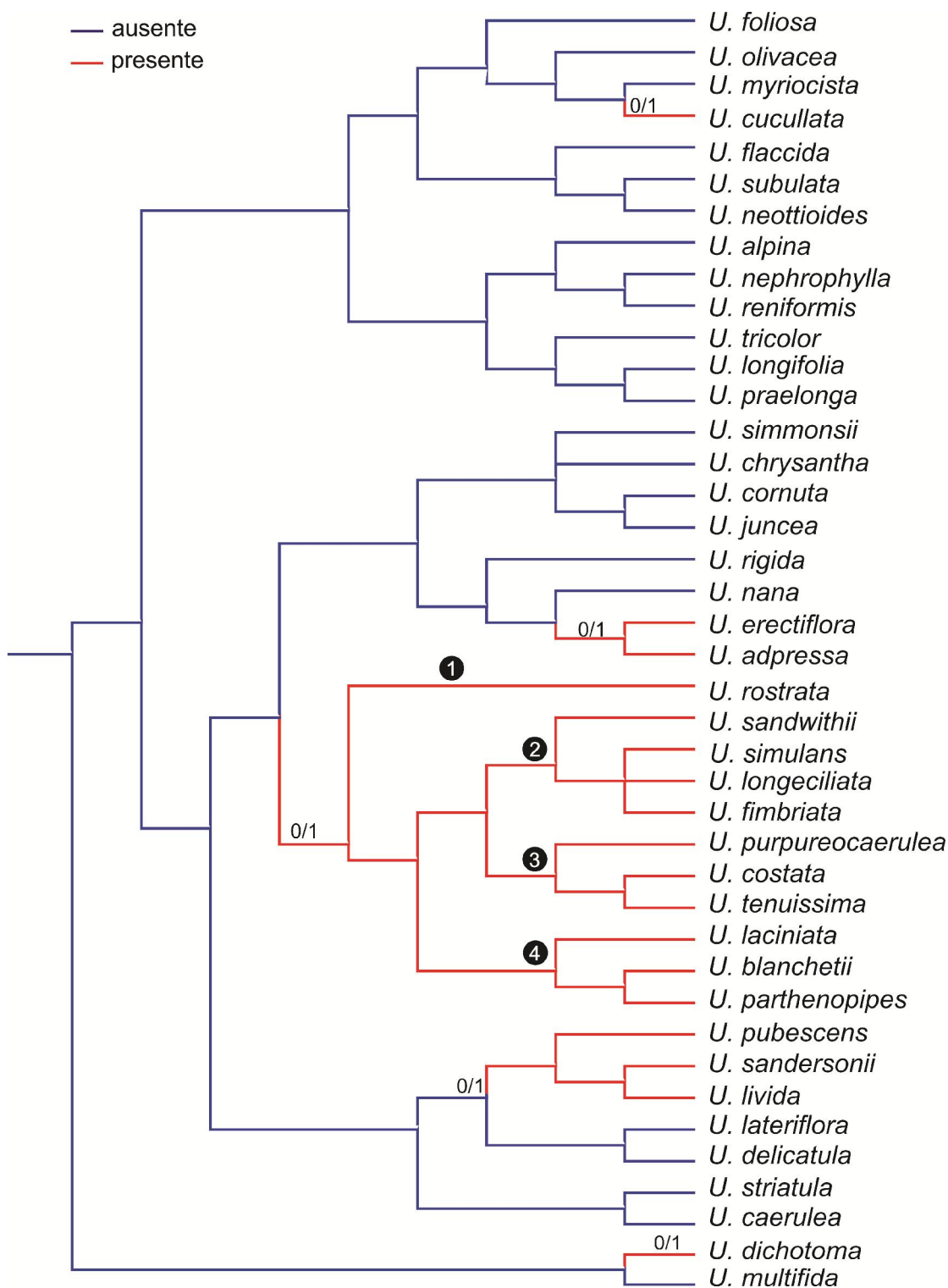
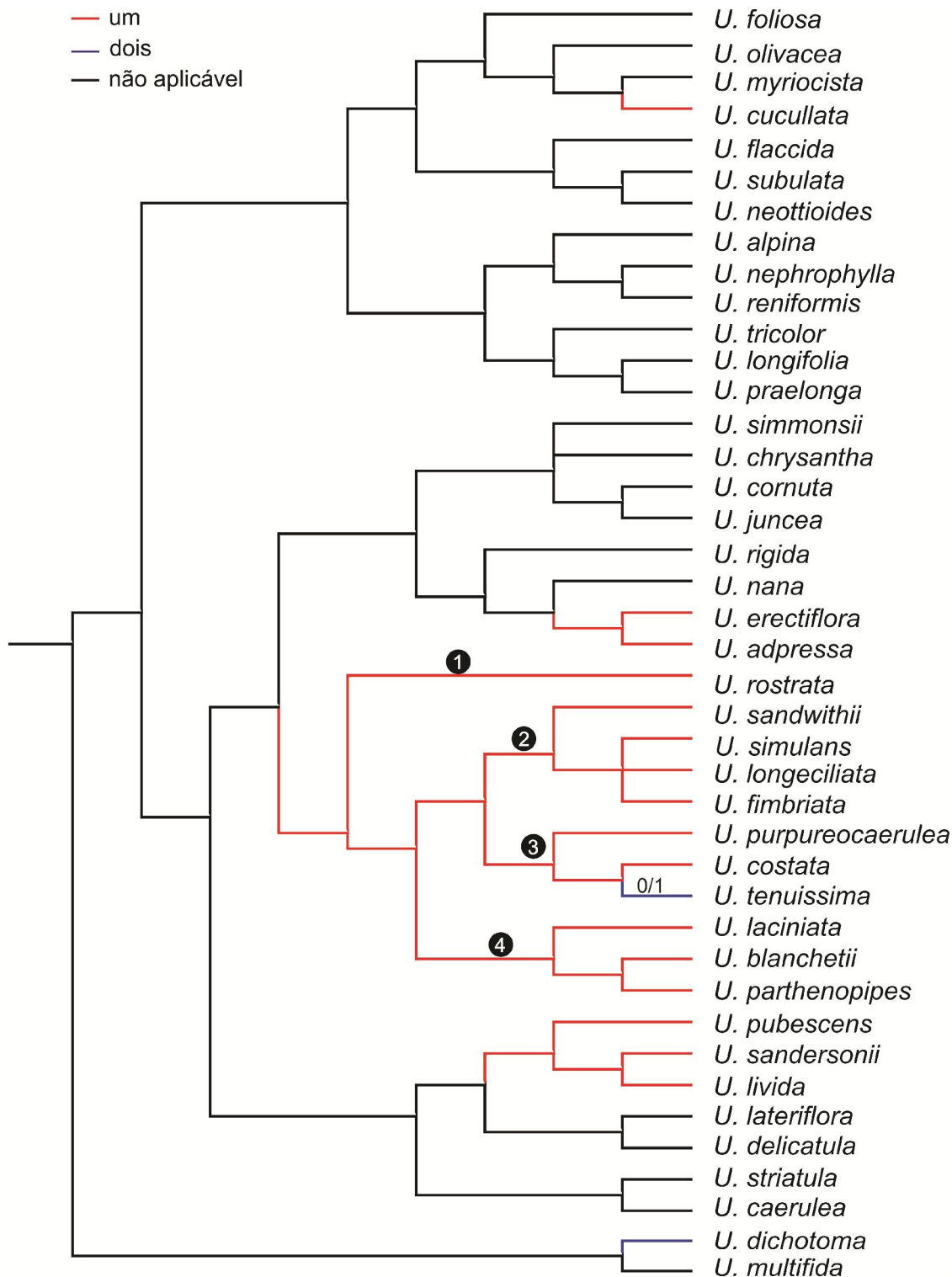


Figura 38: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do apêndice ventral do utrículo (caráter 29). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.



39: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do número de apêndices ventrais do utrículo (caráter 30). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

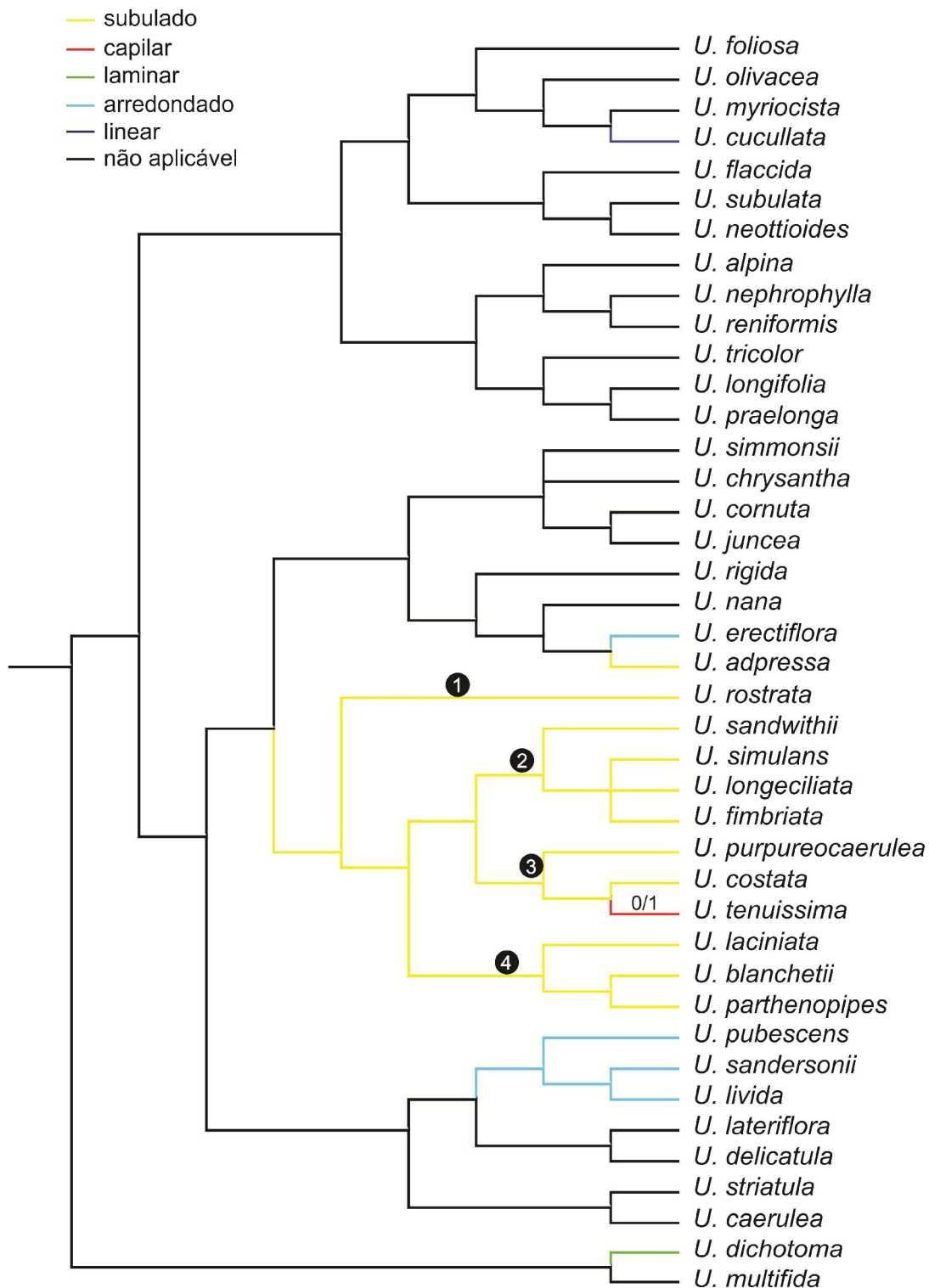


Figura 40: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da forma dos apêndices ventrais do utrículo (caráter 31). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

Integridade do apêndice ventral

Apêndice ventral bífido é uma sinapomorfia exclusiva para o clado Aranella, sendo inteiro apenas em *U. tenuissima* (Fig. 41).

Papilas na base do escapo

A presença de papilas na base do escapo é um estado raro em *Utricularia*. Ocorre independente em *U. subulata* e *U. flaccida* (*U. sect. Setiscopella* parafilética) e como uma sinapomorfia não exclusiva para o clado *U. blanchetii* + *U. parthenopipes* (Fig. 42).

Aurículas da base das escamas

Escamas de base auriculada são raras em *Utricularia*. Existem duas possibilidades igualmente parcimoniosas (3 passos) para o seu surgimento: (1) no ancestral de *U. sandwithii* (*U. fimbriata*+*U. longeciliata*) com reversão nesta última espécie e independentemente em *U. laciniata* (2) surgimento independente em *U. simulans*, *U. fimbriata* e *U. laciniata* (Fig. 43).

Margem das escamas na porção superior do escapo

Escamas com a margem inteira é o estado plesiomórfico para o *U.* subg. *Bivalvaria*. A margem fimbriada é uma sinapomorfia exclusiva do clado B2. Escamas de margem denteada ocorrem independentemente em *U. blanchetii* (Clado B4) e em *U. praelonga* (*U. sect. Psyllosperma*) (Fig. 44).

Tipos de Brácteas

Brácteas basifixas é o estado plesiomórfico para os subgêneros, *U.* subg. *Bivalvaria* e *U.* subg. *Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. Brácteas peltadas surgem independentemente seis vezes no gênero. No Clado Aranella este estado ocorre somente em *U. sandwithii*, sendo portanto uma autapomorfia para esta espécie (Fig. 45).

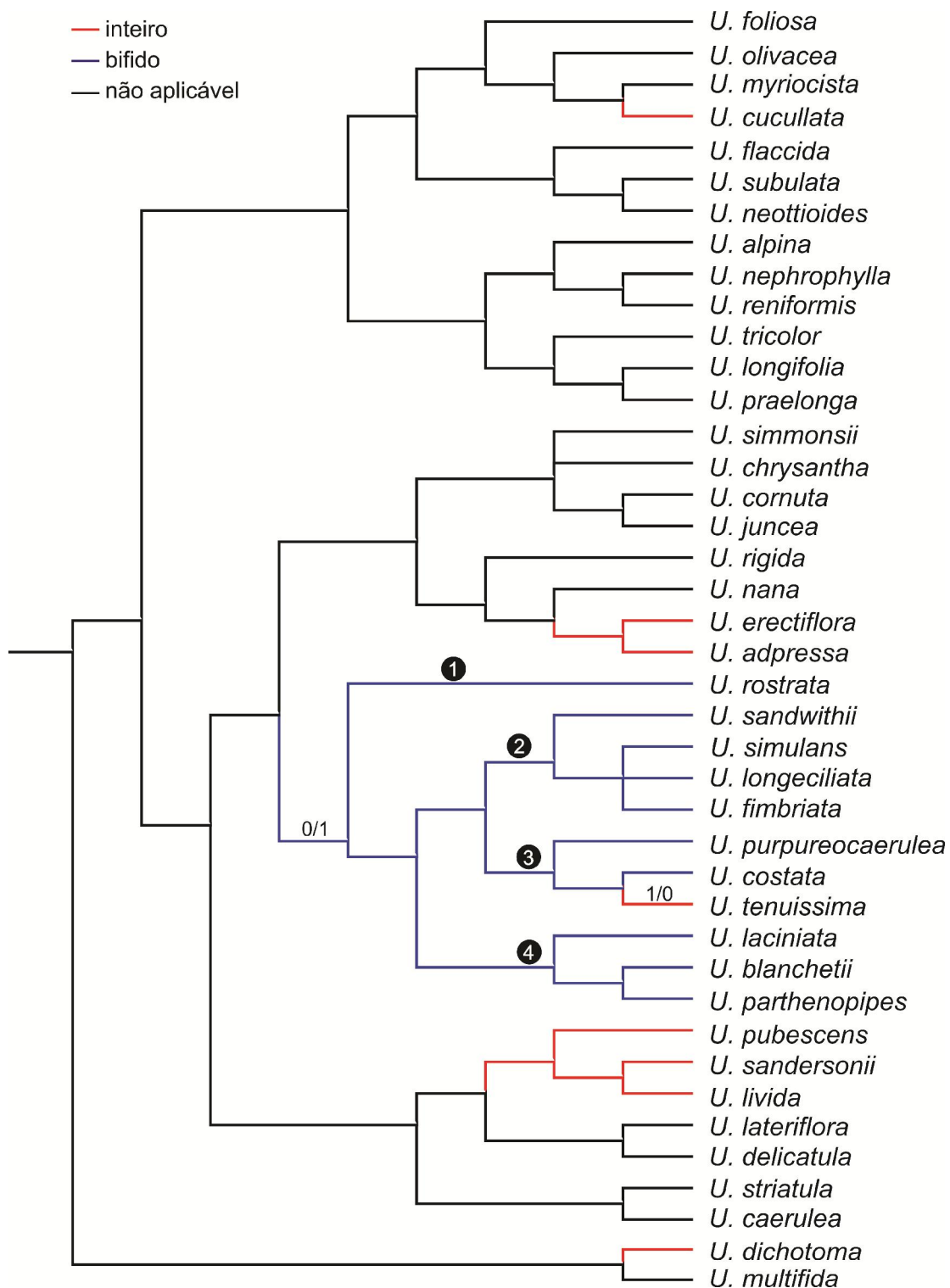


Figura 41: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da integridade dos apêndices ventrais do utrículo (caráter 32). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

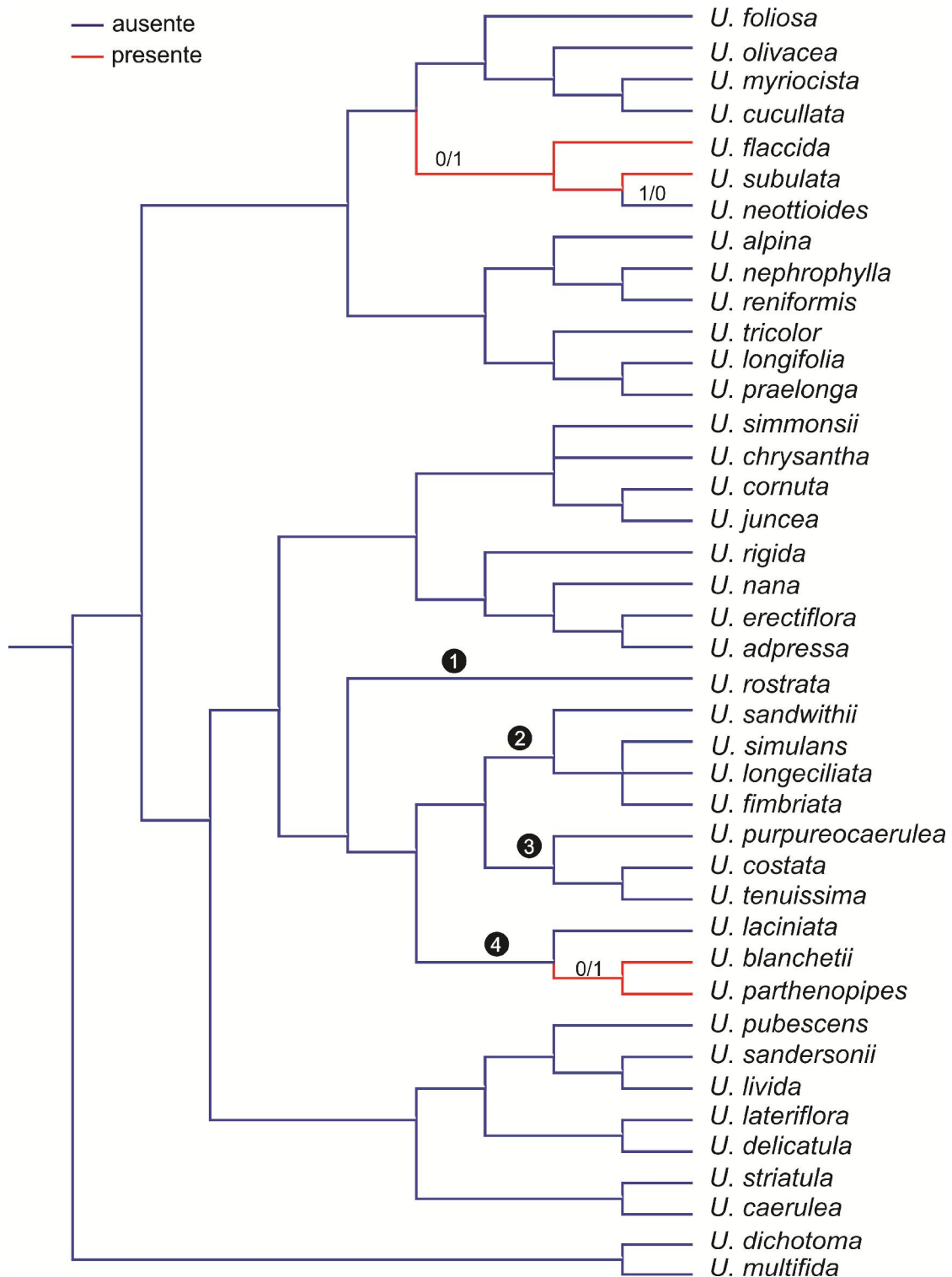


Figura 42: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter das papilas na base do escapo (caráter 35). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

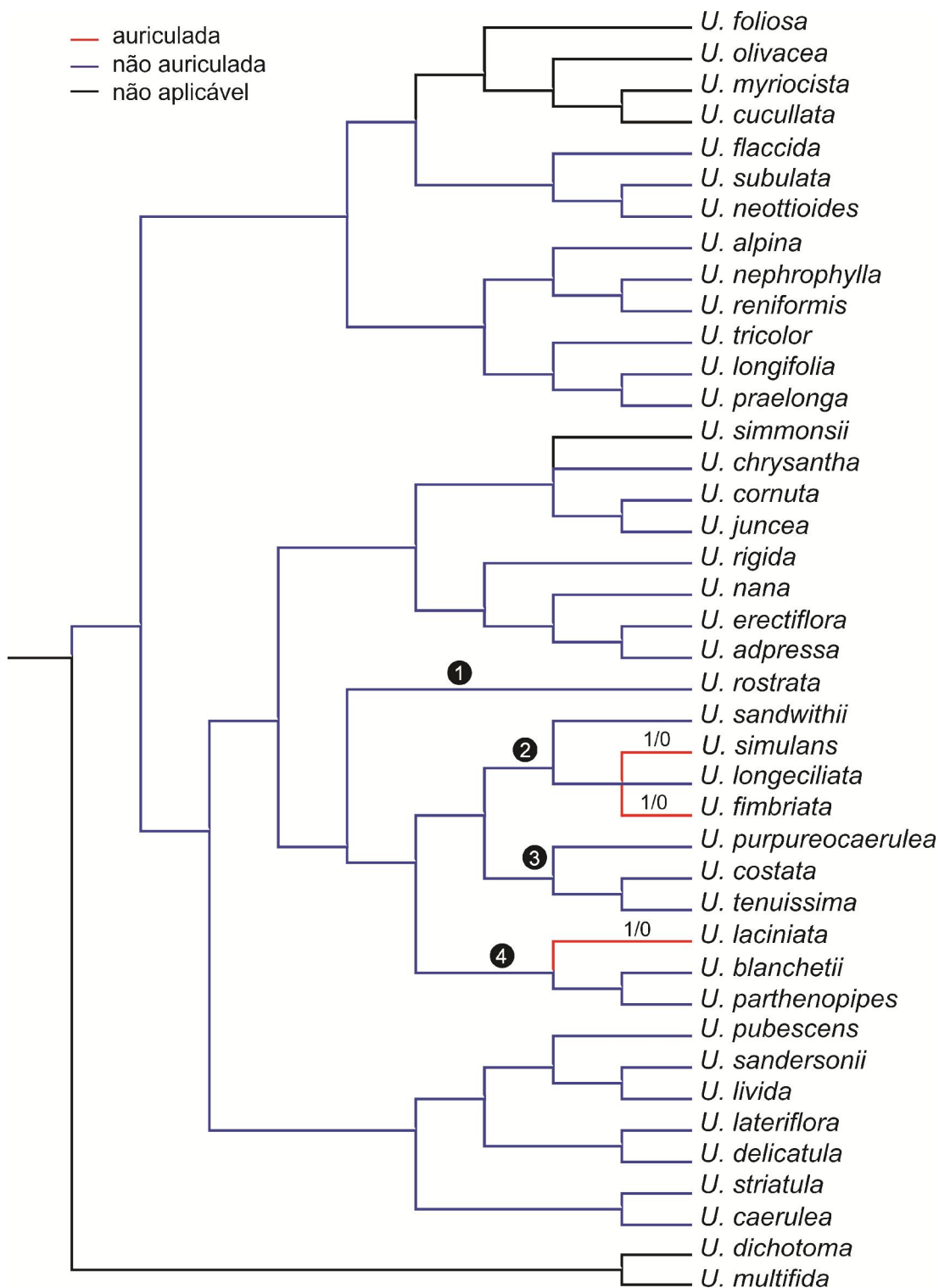


Figura 43: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da base auriculada das escamas da base do escapo (caráter 38). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

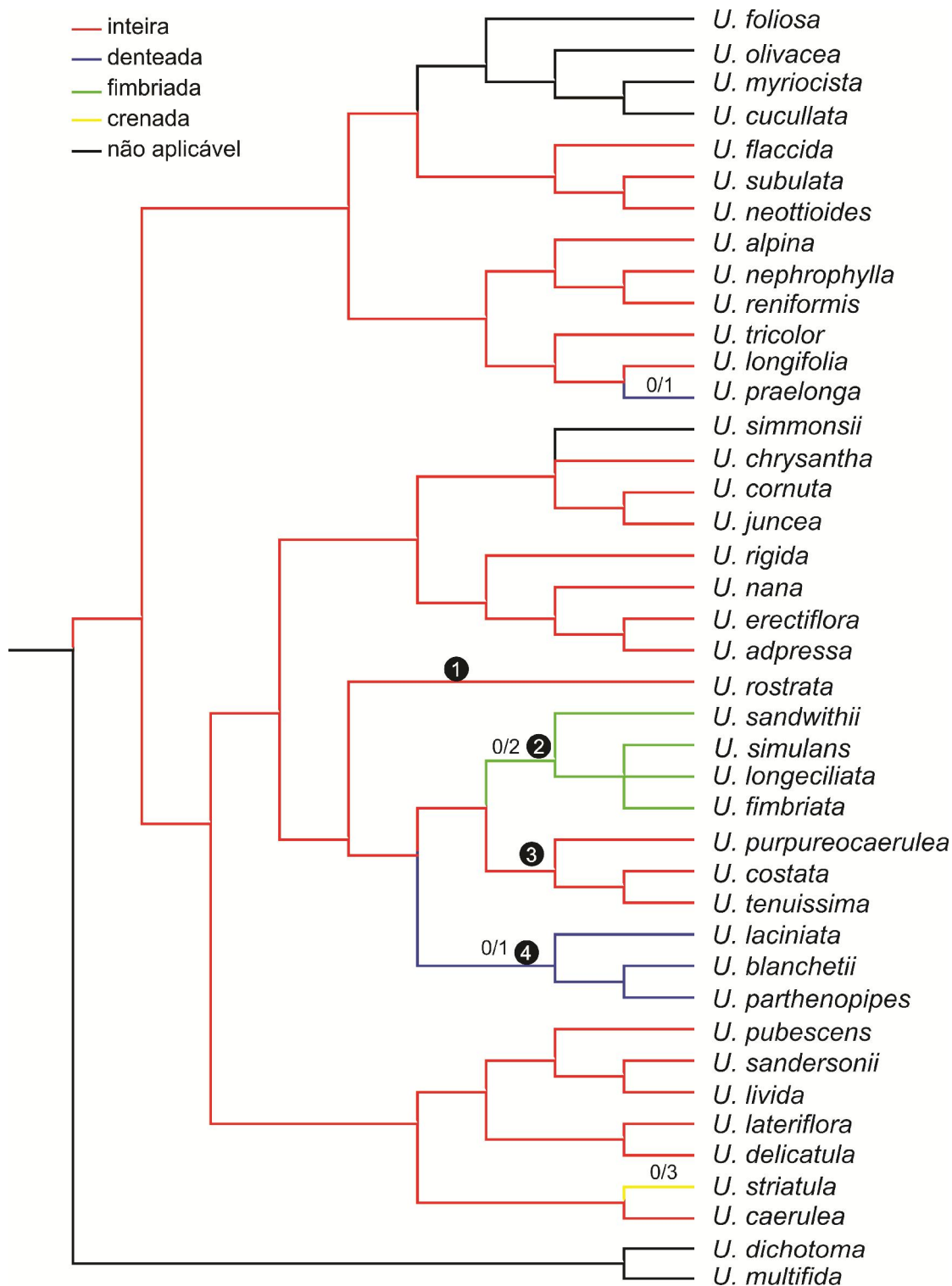


Figura 44: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da margem das escamas (caráter 40). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

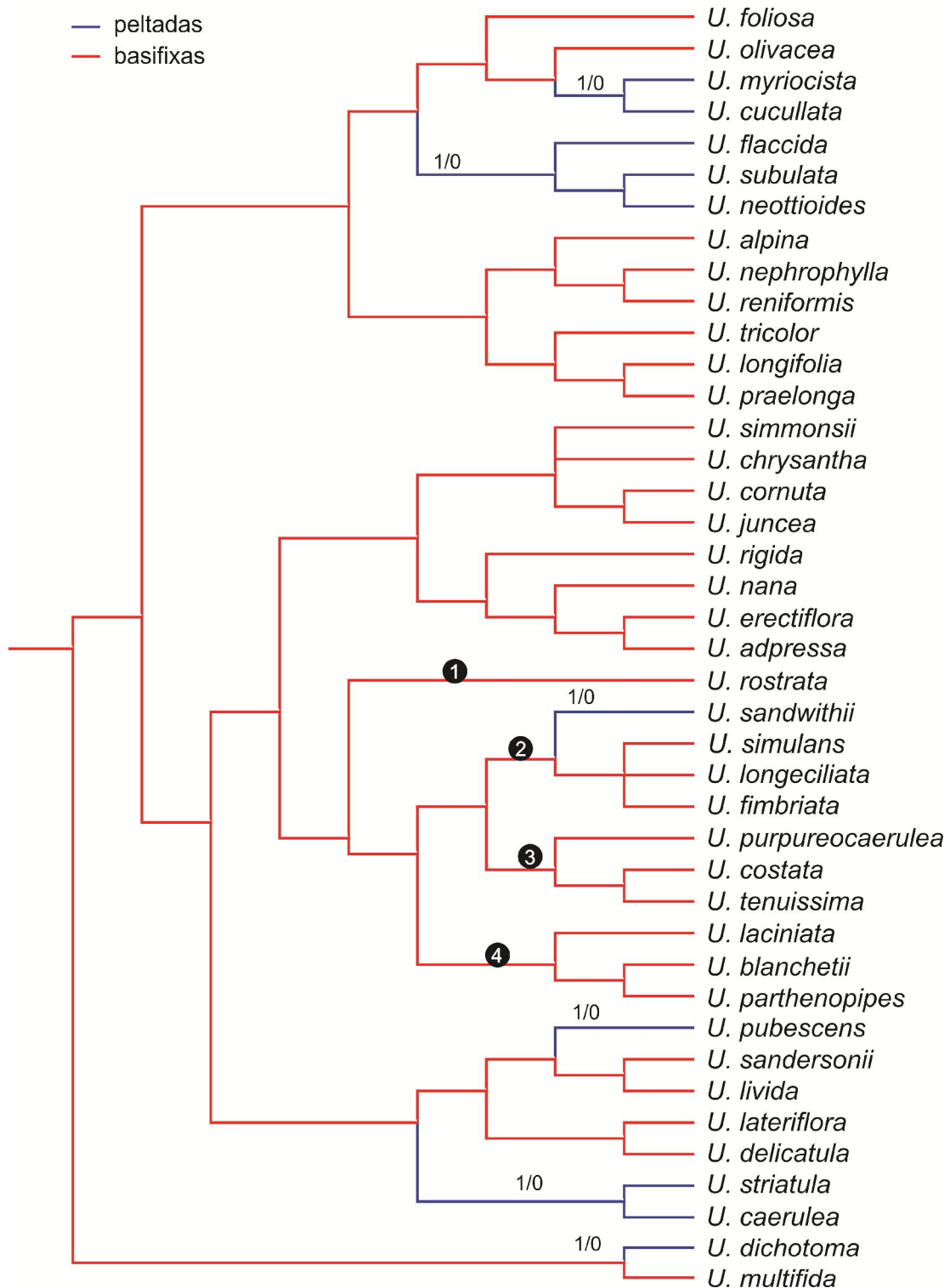


Figura 45: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do tipo de escama (caráter 41). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelle.

Margem das brácteas

Brácteas de margem inteira é o estado plesiomórfico para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. Brácteas de margem fimbriada ocorrem como sinapomorfia exclusiva do clado B2. Brácteas denteadas são uma sinapomorfia homoplásica, ocorrendo independentemente nas espécies do clado B4 e em *U. praelonga* (*U. sect. Psyllosperma*). Em *U. laciniata* ocorre simultaneamente brácteas inteiras e denteadas (Fig. 46).

Posição das bractéolas em relação ao pedicelo

A posição proximal brácteas em relação ao pedicelo é o estado plesiomórfico para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. A posição distal é uma sinapomorfia exclusiva para espécies, *U. simulans*, *U. longeciliata* e *U. fimbriata* do Clado B2 (Fig. 47).

Tamanho do lobo superior do cálice em relação ao lobo inferior

O estado cálice do lobo superior de tamanho desigual em relação ao inferior é plesiomórfico para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. Há duas hipóteses igualmente parcimoniosas (3 passos) para o surgimento do cálice com lobos iguais: ter surgido no ancestral de B2+B3+B4 com reversões em *U. costata* e *U. laciniata* ou ter surgido no ancestral de B2+B3 (com a perda em *U. costata*) e no ancestral de *U. blanchetii* + *U. parthenopipes* (Fig. 48)

Margem do lobo superior do cálice

A margem inteira é o estado plesiomórfico para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. A margem do cálice fimbriada é uma sinapomorfia exclusiva para as espécies do clado B2. A margem denteada ocorre independentemente *U. praelonga* (*U. sect. Psyllosperma*) e no Clado B4 sendo, portanto, uma sinapomorfia não exclusiva (Fig. 49).

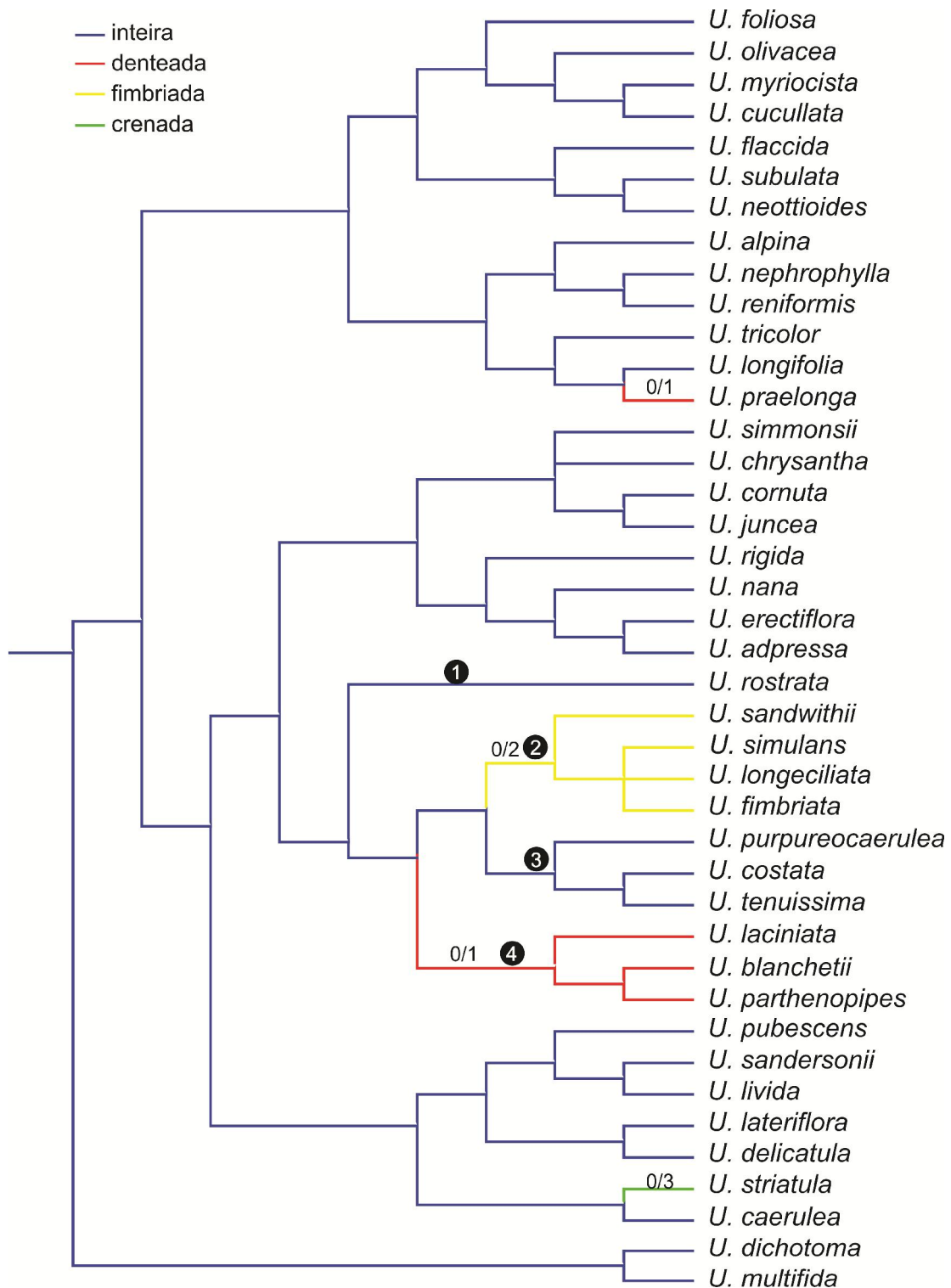


Figura 46: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da margem das brácteas (caráter 42).

Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado *Aranella*.

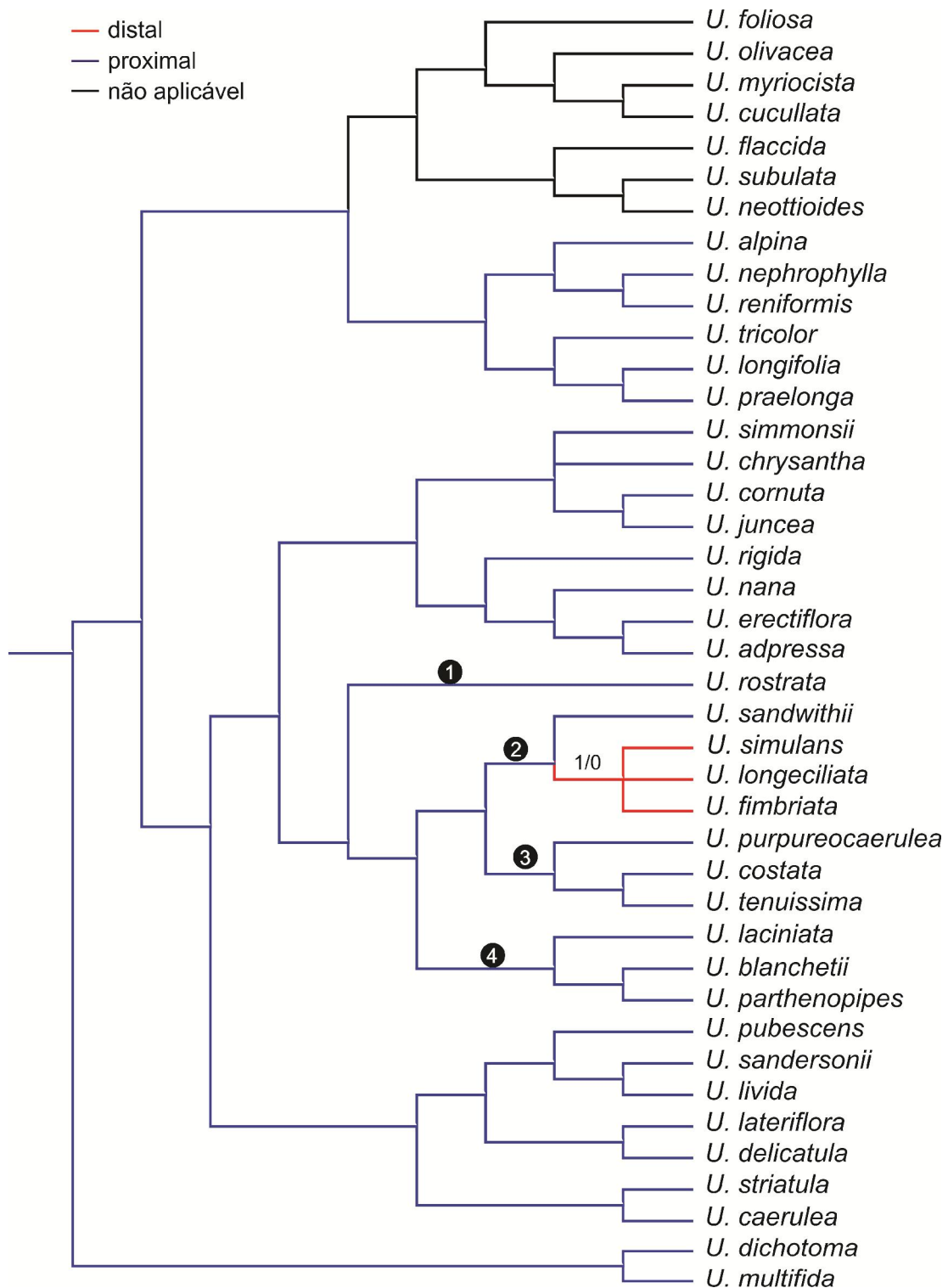


Figura 47: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da posição das bractéolas em relação ao pedicelo (caráter 47). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

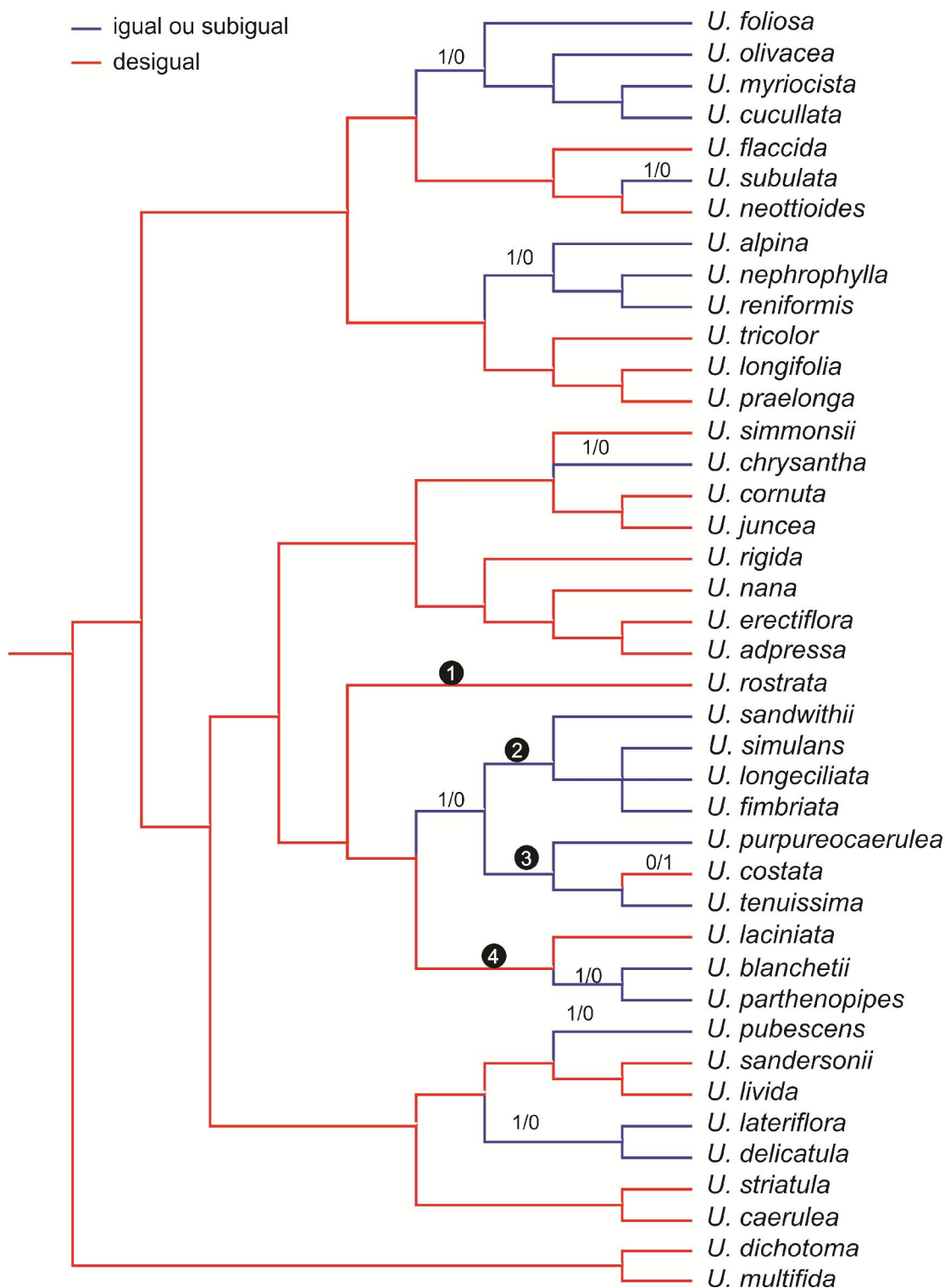


Figura 48: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do tamanho dos lobos do cálice (caráter 48). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelle.

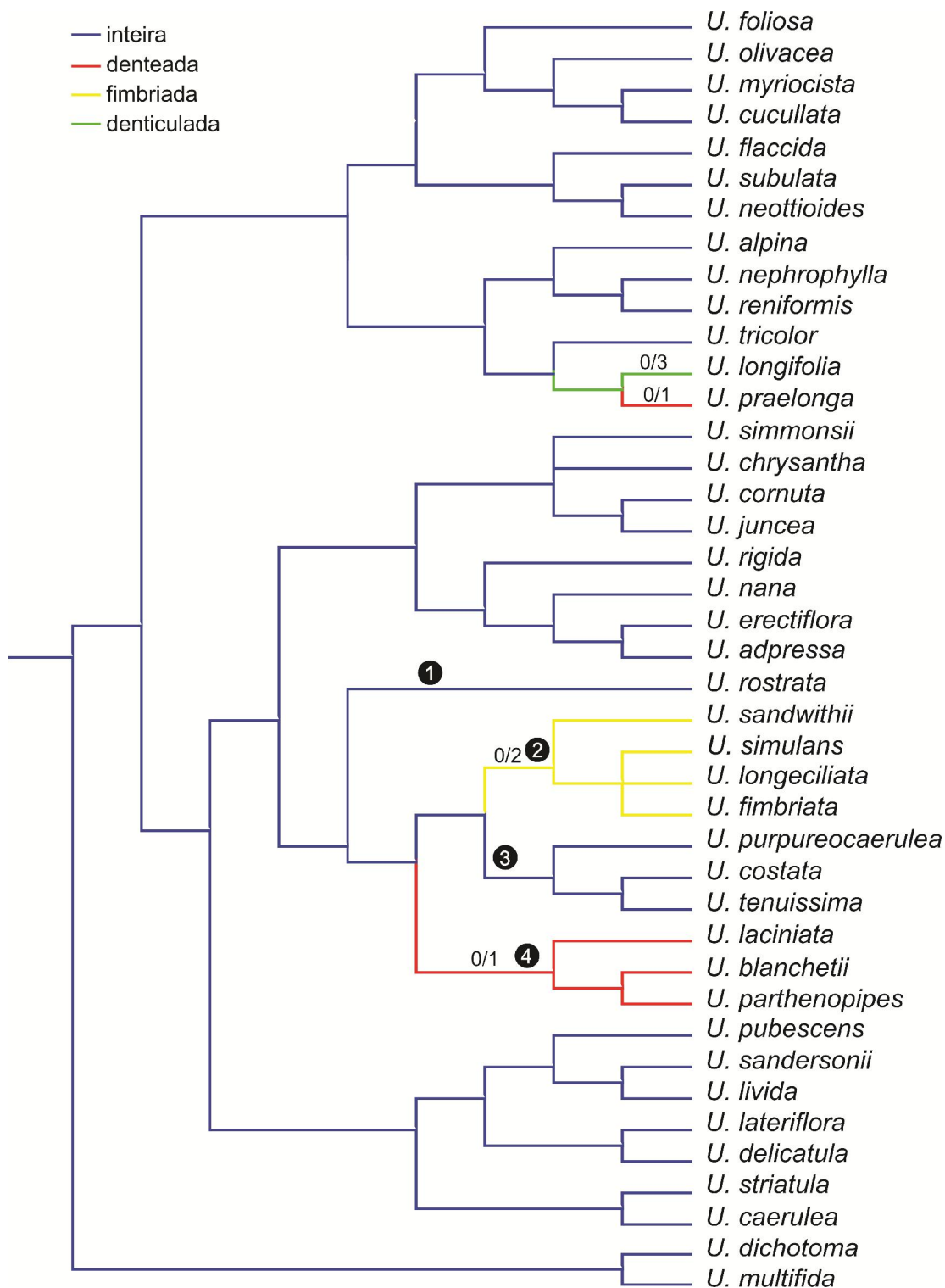


Figura 49: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da margem do cálice (caráter 49). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

Forma do lobo superior do cálice

A forma oval do lobo superior do cálice é o estado plesiomórfica para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. A forma circular ocorre independentemente em *U. striatula* (*U. sect. Phyllaria*), *U. olivacea* (*U. sect. Utricularia*) e em *U. simulans*, *U. longeciliata* e *U. fimbriata*, sendo uma sinapomorfia homoplástica para este Clado. A forma do lobo obovado é uma autapomorfia para *U. rostrata* (Fig. 50).

Forma do lobo inferior do cálice

A forma oval do lobo inferior do cálice é pleisiomórfica para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia*. A forma circular ocorre independentemente nos três subgêneros de *Utricularia*, sendo portanto uma sinapomorfia homoplástica para o clado formado por *U. simulans*, *U. longeciliata* e *U. fimbriata*. O formato oblongo tem origens múltiplas em *Utricularia*, no clado Aranella ocorre independentemente em *U. rostrata*, *U. tenuissima* e *U. laciniata* (Fig. 51).

Cor da corola

A corola de cor roxo/lilás/violeta é estado pleisiomórfico para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia*. A cor amarela é uma sinapomorfia homoplástica para o Clado B2. A cor branca ocorre independentemente em *U. rostrata*, *U. tenuissima* e *U. parthenopipes* e várias vezes dentro dos dois subgêneros sendo portanto uma sinapomorfia homoplástica. *U. rostrata* pode variar em relação a coloração de sua corola de branca a tons de roxo e violeta. Em *U. parthenopipes* a corola apresenta o lábio superior roxo/lilás/violeta enquanto a lábio inferior é branco (Fig. 52).

Saco basal do lábio superior da corola

O estado de caráter saco basal indefinido é uma plesiomorfia no para os subgêneros *U. subg. Bivalvaria* e *U. subg. Utricularia* e amplamente difundido no gênero como um todo. A presença de saco basal bem definido no Clado Aranella é uma sinapomorfia exclusiva para este clado (Fig. 53).

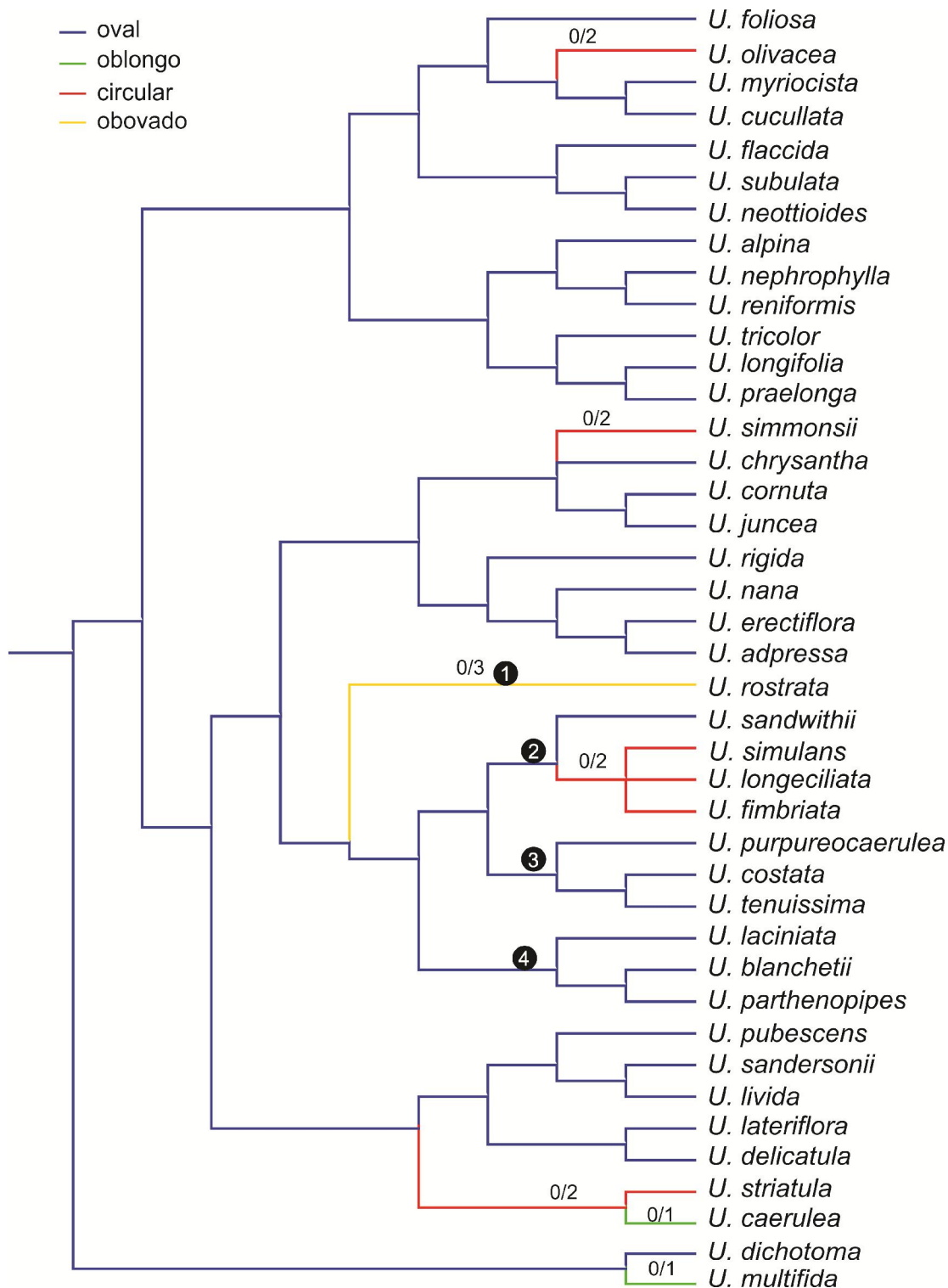


Figura 50: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da forma do lobo superior do cálice (caráter 50). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelia.

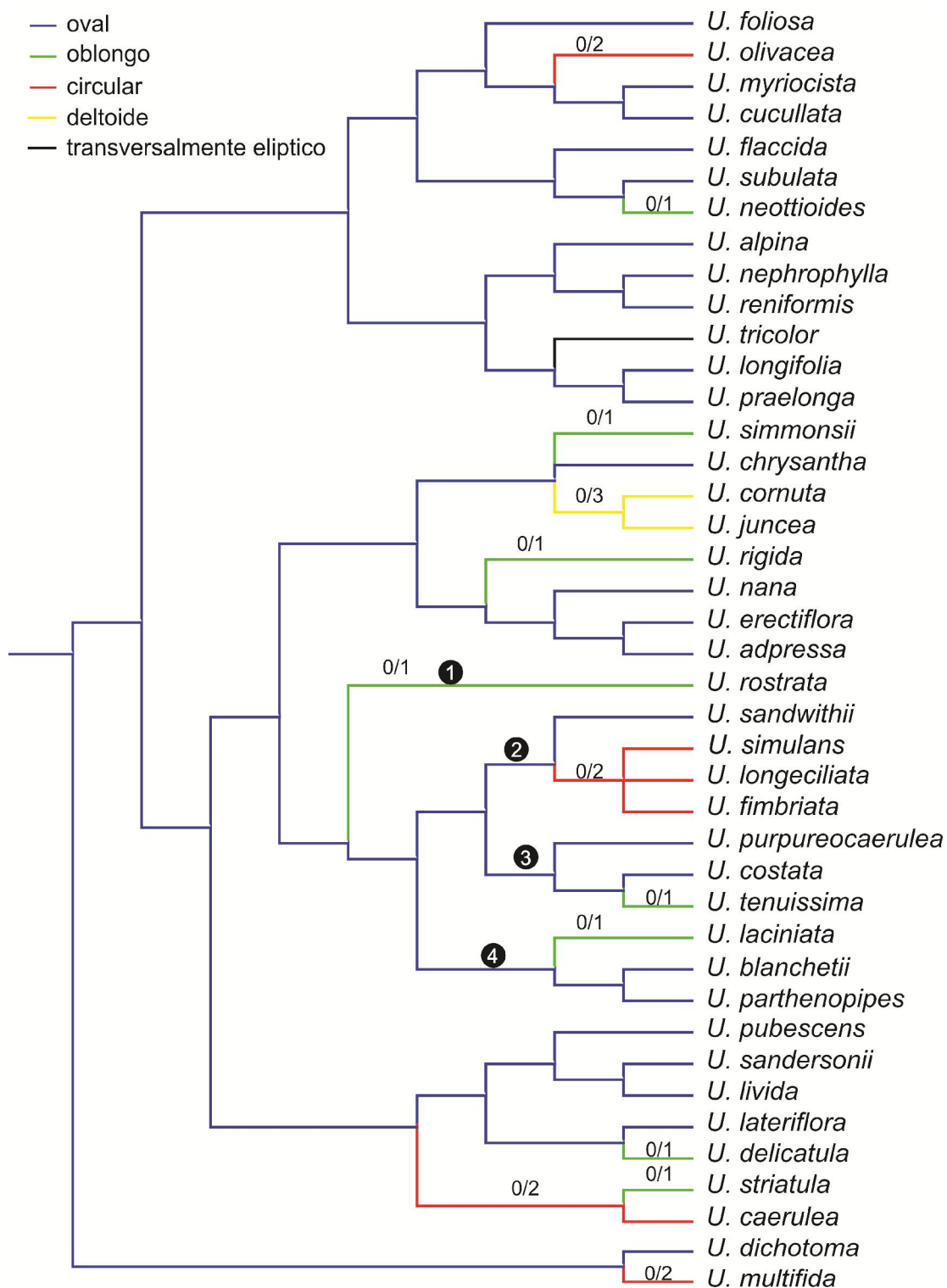


Figura 51: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da forma do lobo inferior do cálice (caráter 53). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelle.

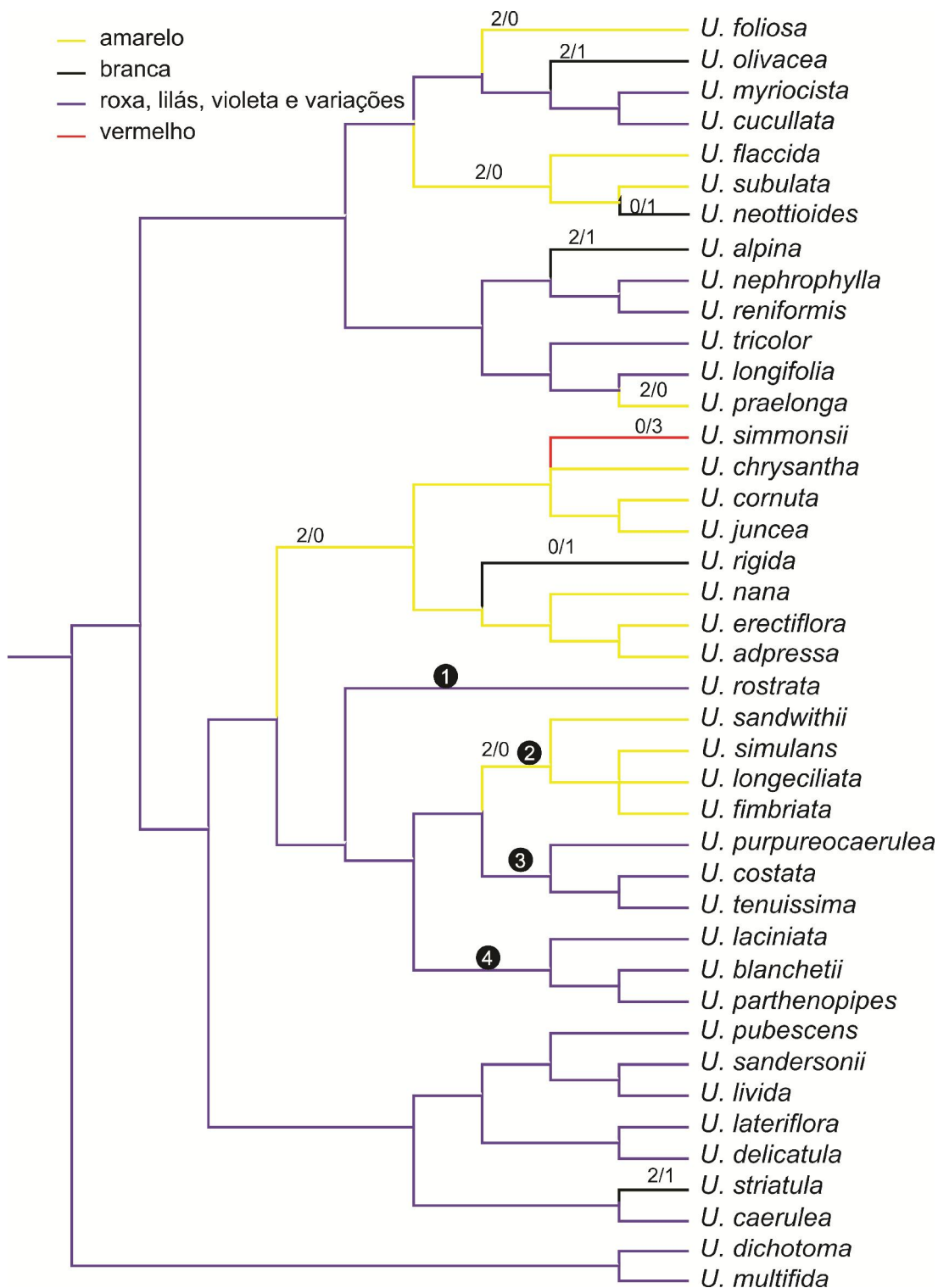


Figura 52. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da cor da corola (caráter 57). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

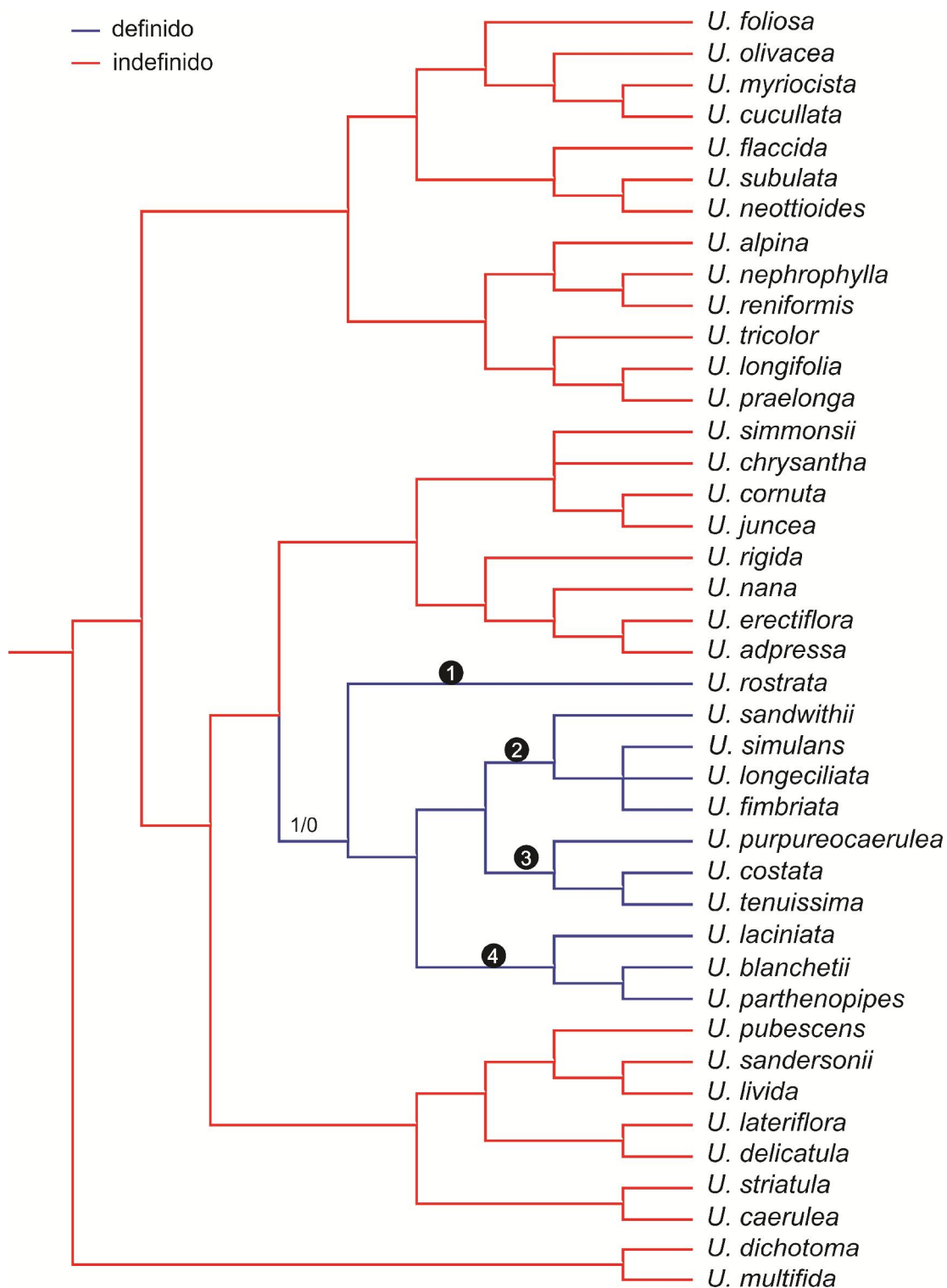


Figura 53. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do saco basal do lábio superior (caráter 60). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelia.

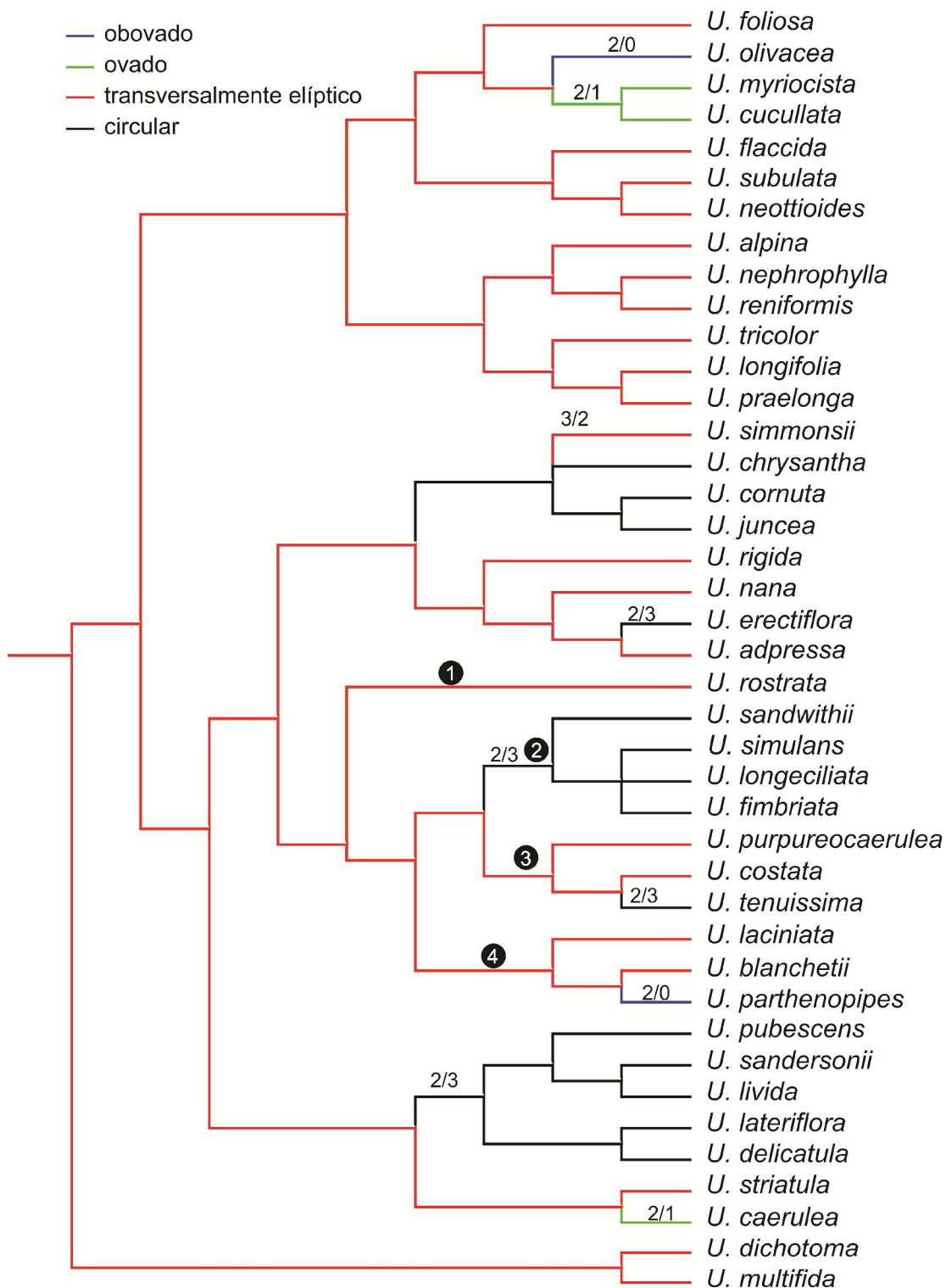


Figura 54. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da forma do lábio inferior da corola (caráter 61). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelle.

Forma do lábio inferior da corola

O estado transversalmente elípticas é pleisiomórfico dentro do gênero. A forma circular do lábio inferior surge independentemente duas vezes dentro do Clado Aranella (em *U. tenuissima* e todo o clado B2) sendo, portanto uma sinapomorfia homoplásica. Este estado surge independentemente em outros clados de *Utricularia*. O formato obovado também tem surgimento independente em *U. parthenopipes* (Clado Aranella) e *U. olivacea* (*U.* subg *Utricularia*) (Fig. 54).

Ápice do lábio inferior da corola

Ápice inteiro é uma condição pleisiomórfica para os subgêneros *U.* subg. *Bivalvaria* e *U.* subg. *Utricularia*. O ápice bilobado ou tetralobado ocorre exclusivamente em *U. laciniata* no Clado Aranella, outras espécies como *U. olivacea* (*U.* sect. *Utricularia*) o lábio inferior é somente bilobado, já em *U. chrysantha* (*U.* sect. *Enskide*) possui lábio inferior tetralobado (Fig. 55).

Tamanho do calcar em relação ao lábio inferior

O calcar com tamanho de tamanho menor que o lábio inferior é o estado pleisiomórfico, o estado igual a subigual ocorre independentemente quatro vezes dentro do gênero, sendo uma sinapomorfia homoplásica para o clado Aranella. Em *U. costata* ocorre calcar 2 a 3 vezes o tamanho do lábio inferior, característica que ocorre em outras espécies do gênero. Em *U. parthenopipes* e *U. longeciliata* ocorre reversão independente para o estado menor (Fig. 56).

Ápice do calcar

O calcar agudo surge independentemente em *U. sandwithii*, no Clado B4 em Aranella e em outros clados dentro de *Utricularia*. Demais espécies do Clado Aranella tem calcar obtuso, estado pleisiomórfico no gênero (Fig. 57).

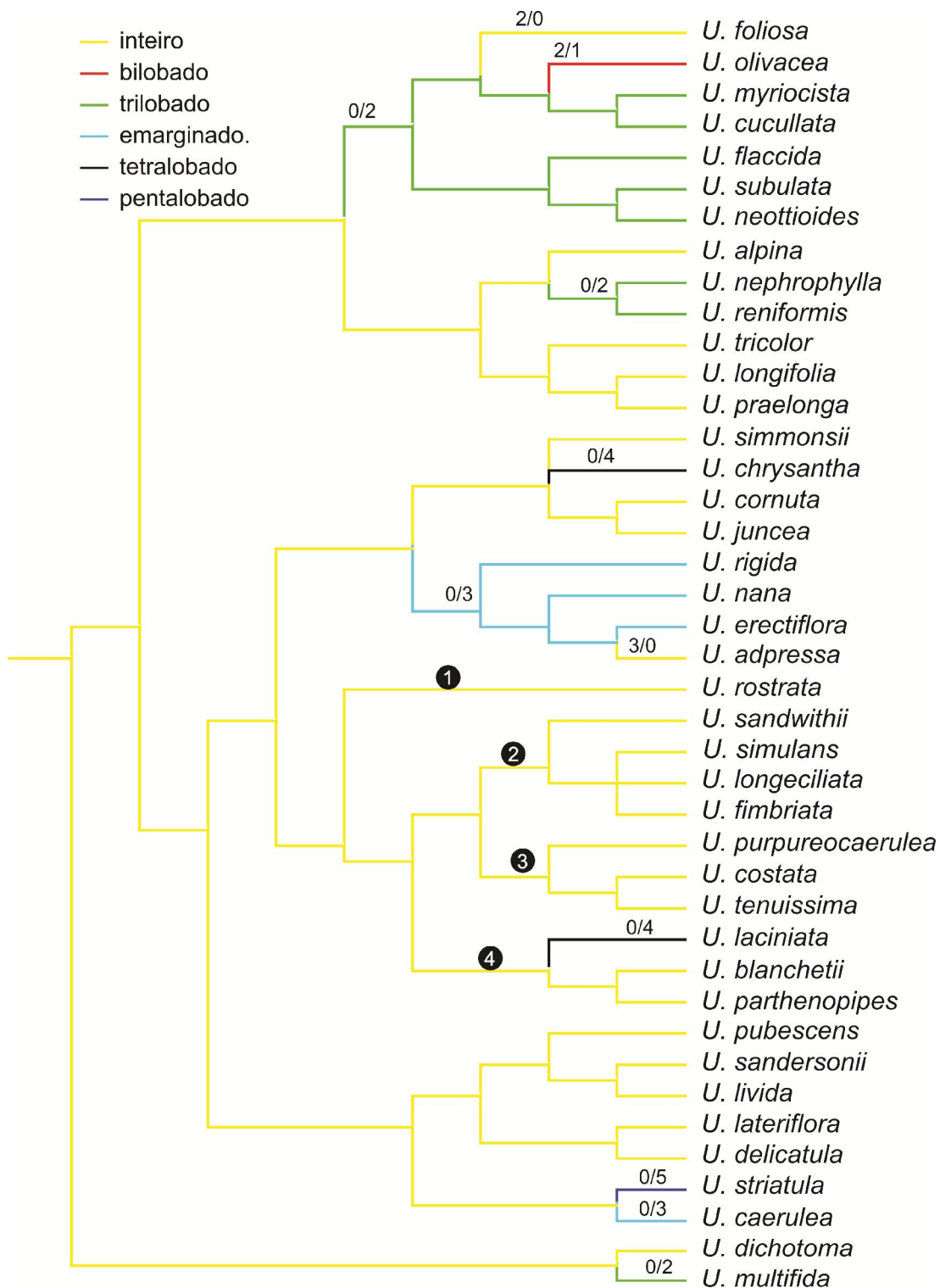


Figura 55. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do ápice do lábio inferior da corola (caráter 62). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

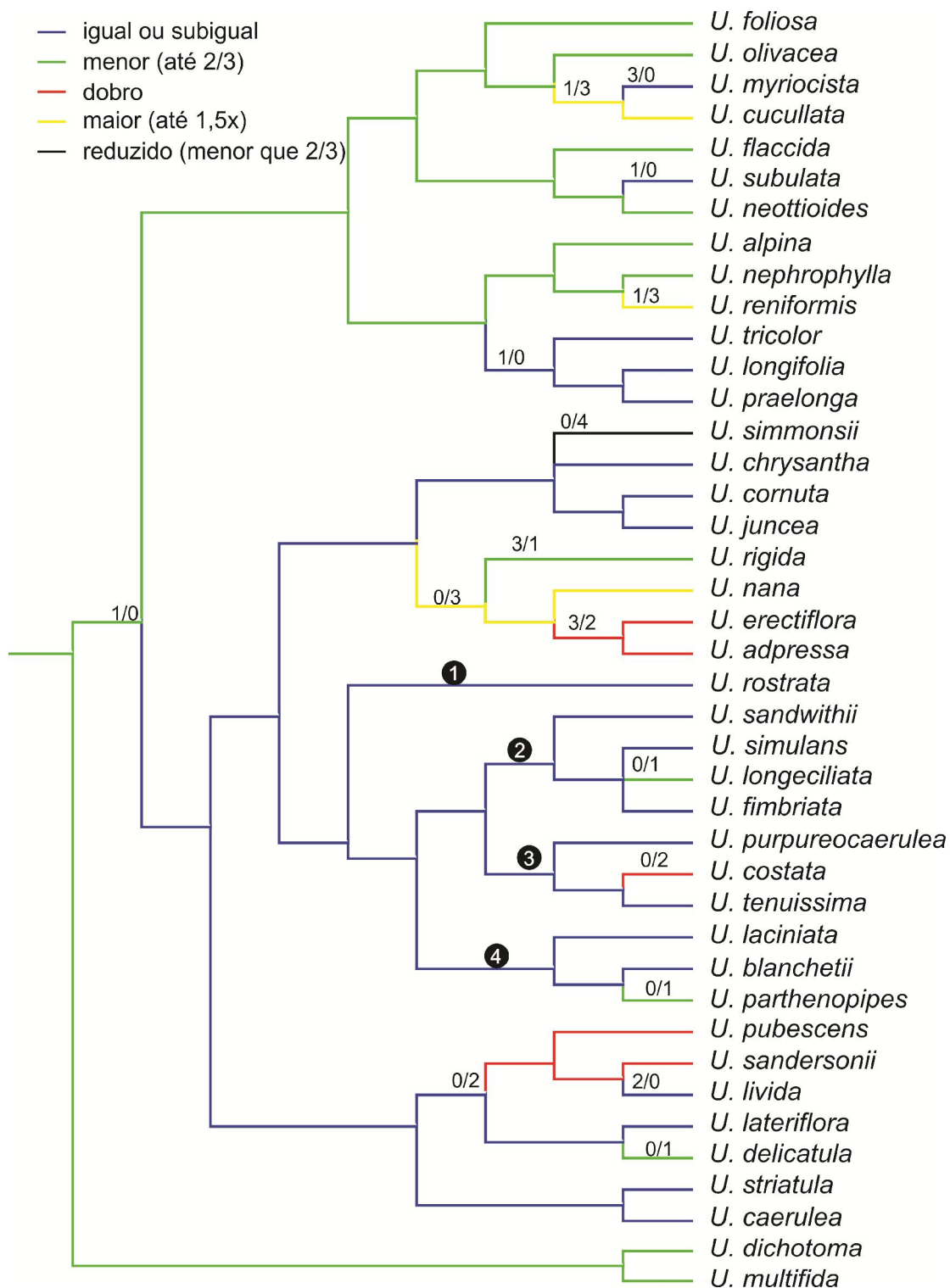


Figura 56. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do tamanho do cálcara em relação ao lábio inferior (caráter 65). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

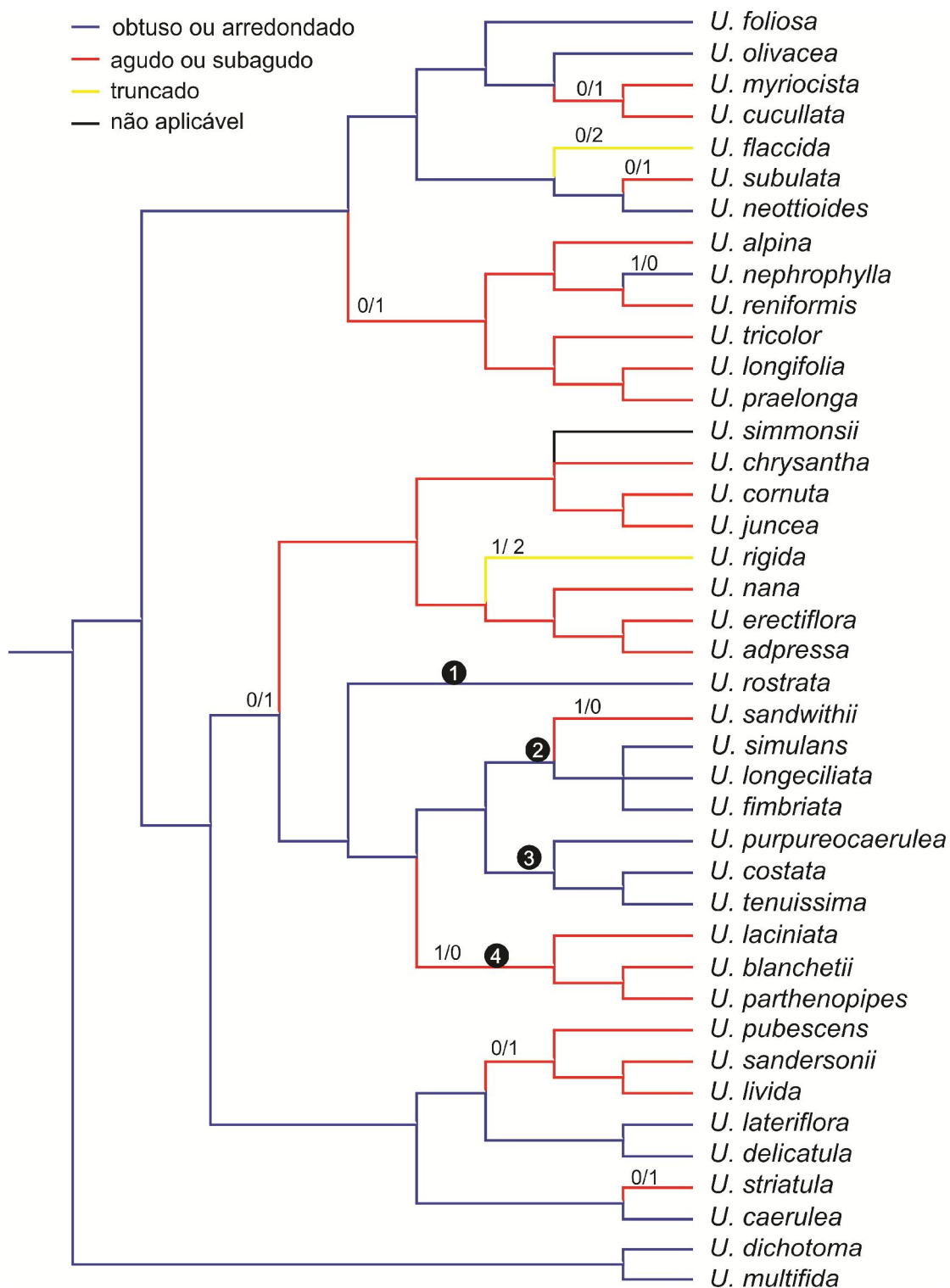


Figura 57. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do ápice do cálcar (caráter 67). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

Caráter 70: Sementes, forma (Fig. 58)

O estado ovoide para forma da semente é uma sinapomorfia homoplástica para a segunda, terceira e quarta linhagens do clado *Aranella*. O estado ocorre independentemente em outras linhagens de *Utricularia*. A forma piramidal é uma autapomorfia para *U. rostrata*.

Caráter 71: Sementes, superfície (Fig. 59)

O estado rugoso da superfície das sementes surge diversas vezes dentro de *Utricularia*. No clado *Aranella* ele surge independentemente em *U. rostrata* e *U. tenuissima*. Superfície estriada é uma autapomorfia para *U. costata*. Demais espécies de *Aranella* são microverrugosas estado pleisiomórfico dentro do gênero.

Caráter 72: Sementes, testa, paredes periclinais (Fig. 60)

O estado convexo das paredes periclinais surge diversas vezes dentro de *Utricularia*. No clado *Aranella* ele surge independentemente em *U. rostrata* e *U. tenuissima*. Demais espécies de *Aranella* são côncavas estado pleisiomórfico dentro do gênero.

Caráter 73: Pólen, colporos, número (Fig. 61).

O pólen tricolporado é o estado pleisiomórfico do gênero *Utricularia* e os estados 4-5 colporados são os mais frequentes na seção *Aranella*, que também pode apresentar grãos de pólen tri ou hexacolporados. *U. costata* apresenta uma reversão para o estado tricolporado.

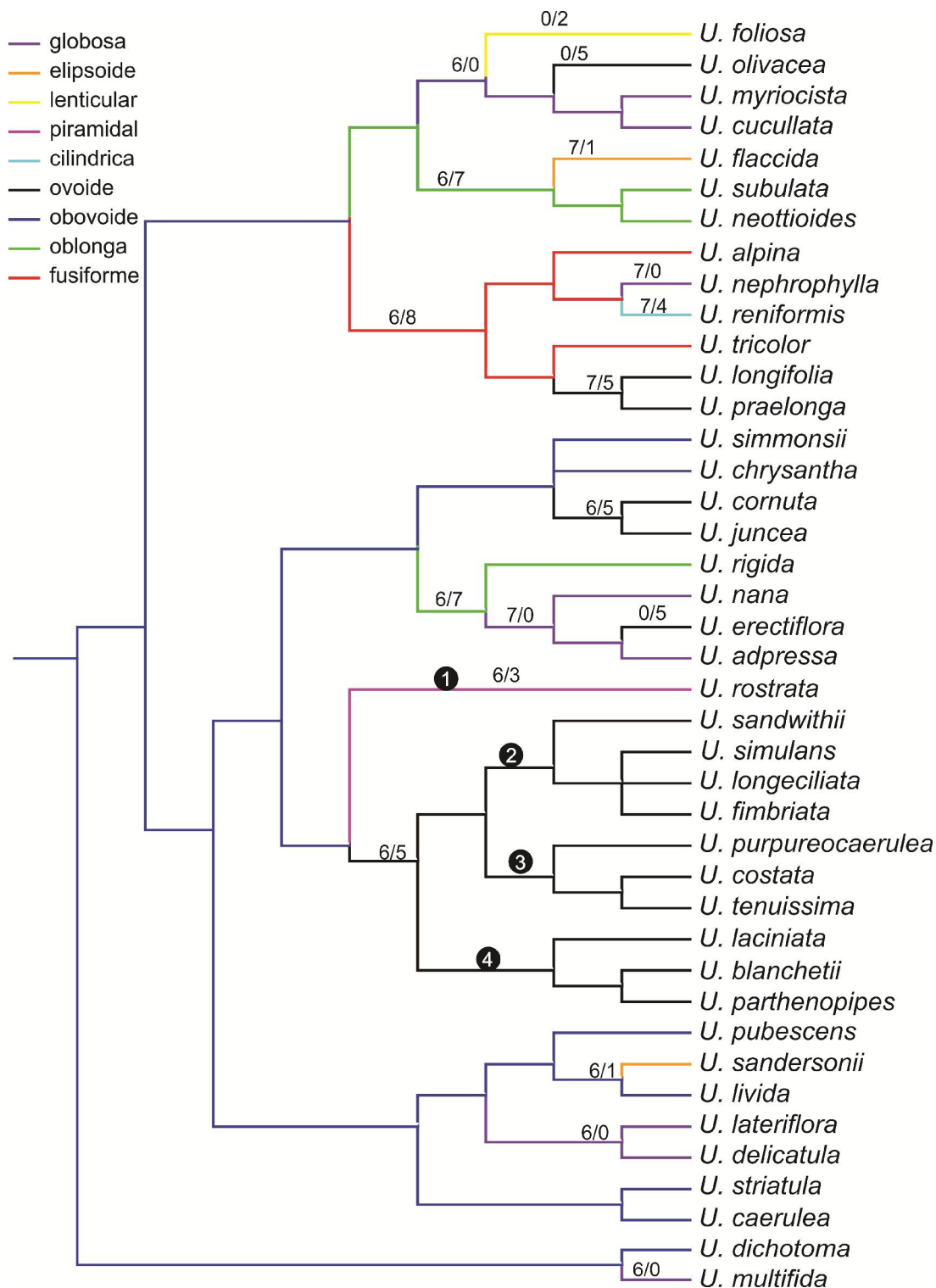


Figura 58. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da forma da semente (caráter 70). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelia.

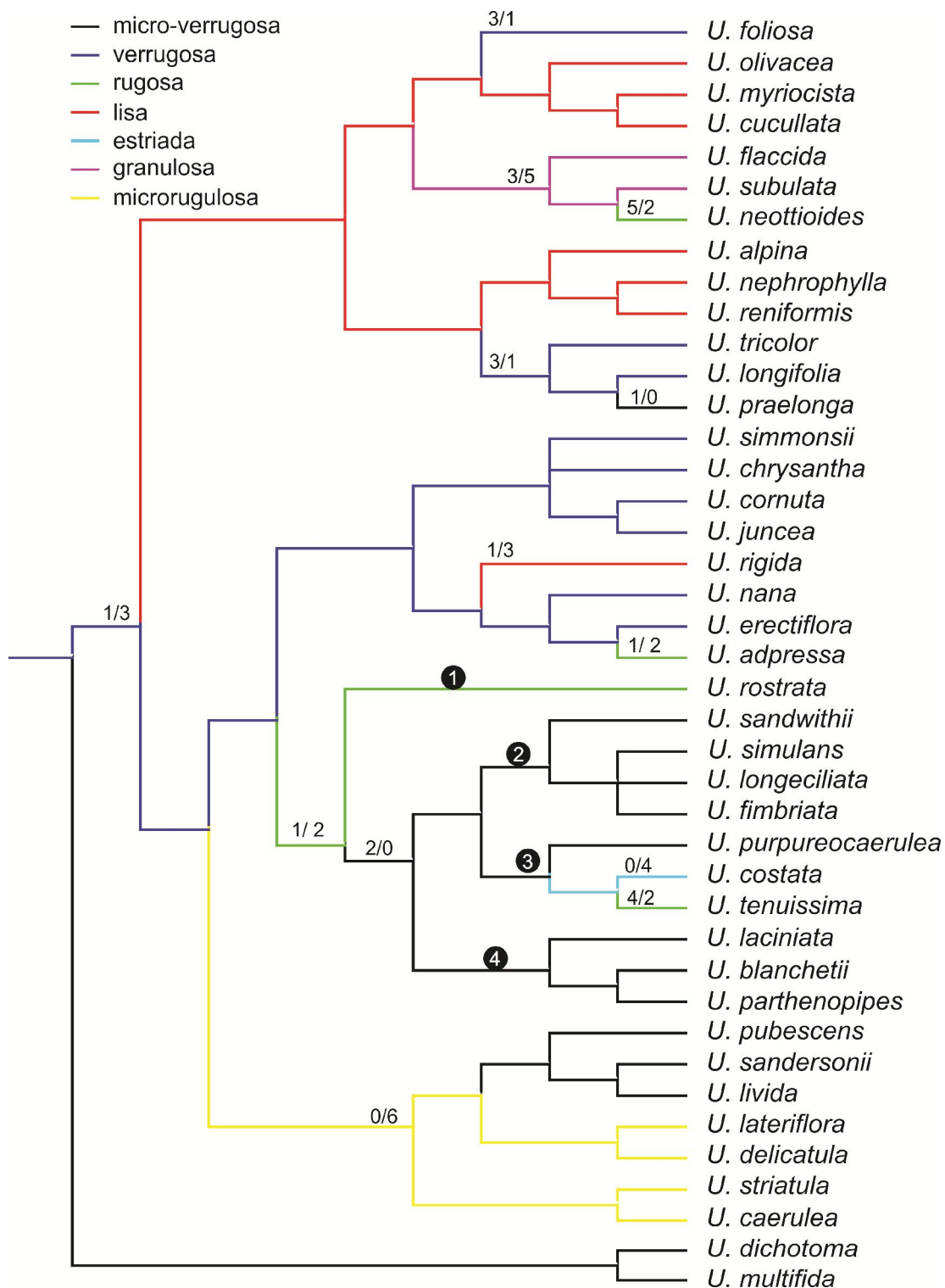


Figura 59: Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter da superfície da testa das sementes (caráter 71). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranelle.

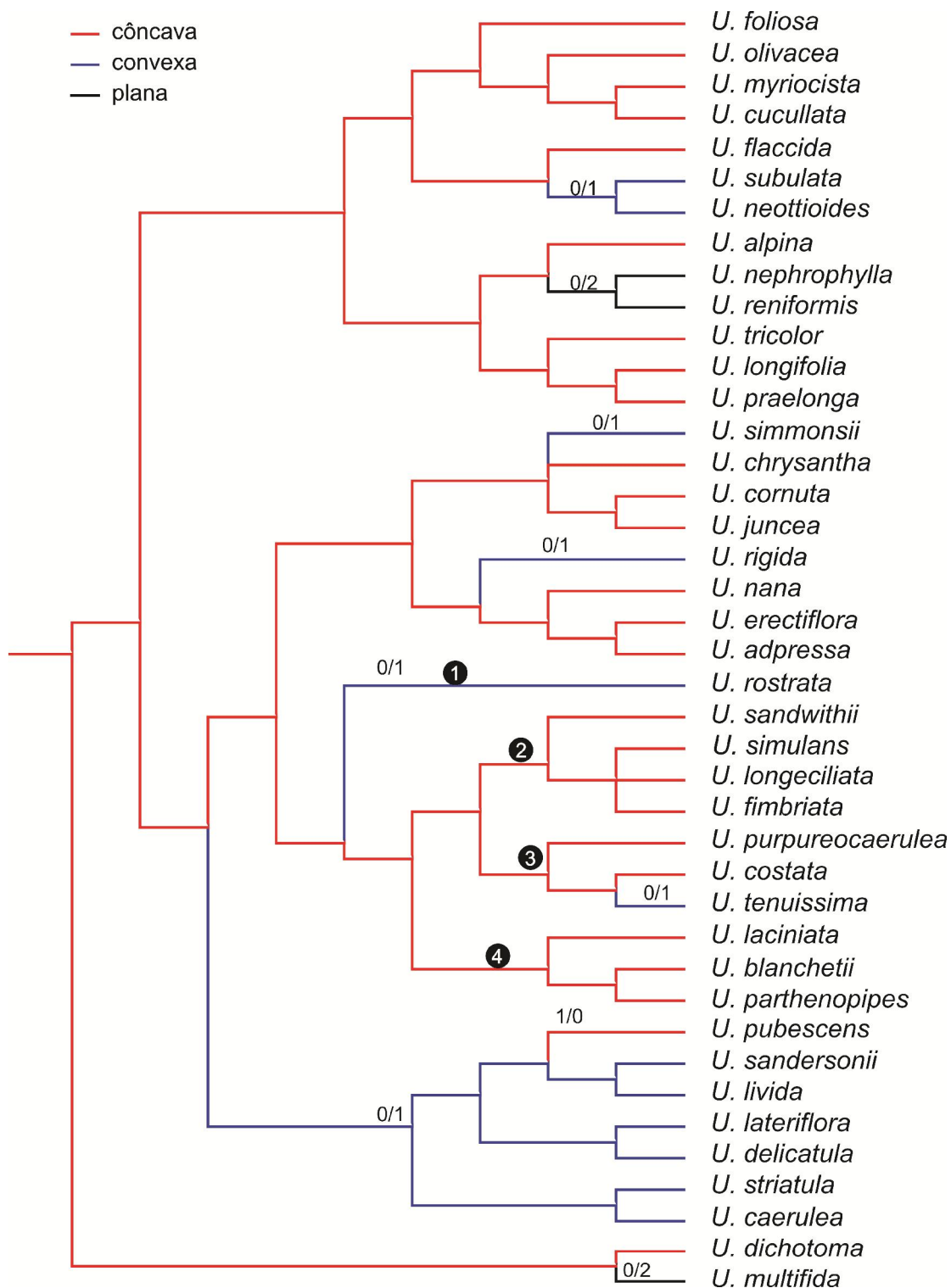


Figura 60. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter das paredes periclinais da testa das sementes (caráter 72). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

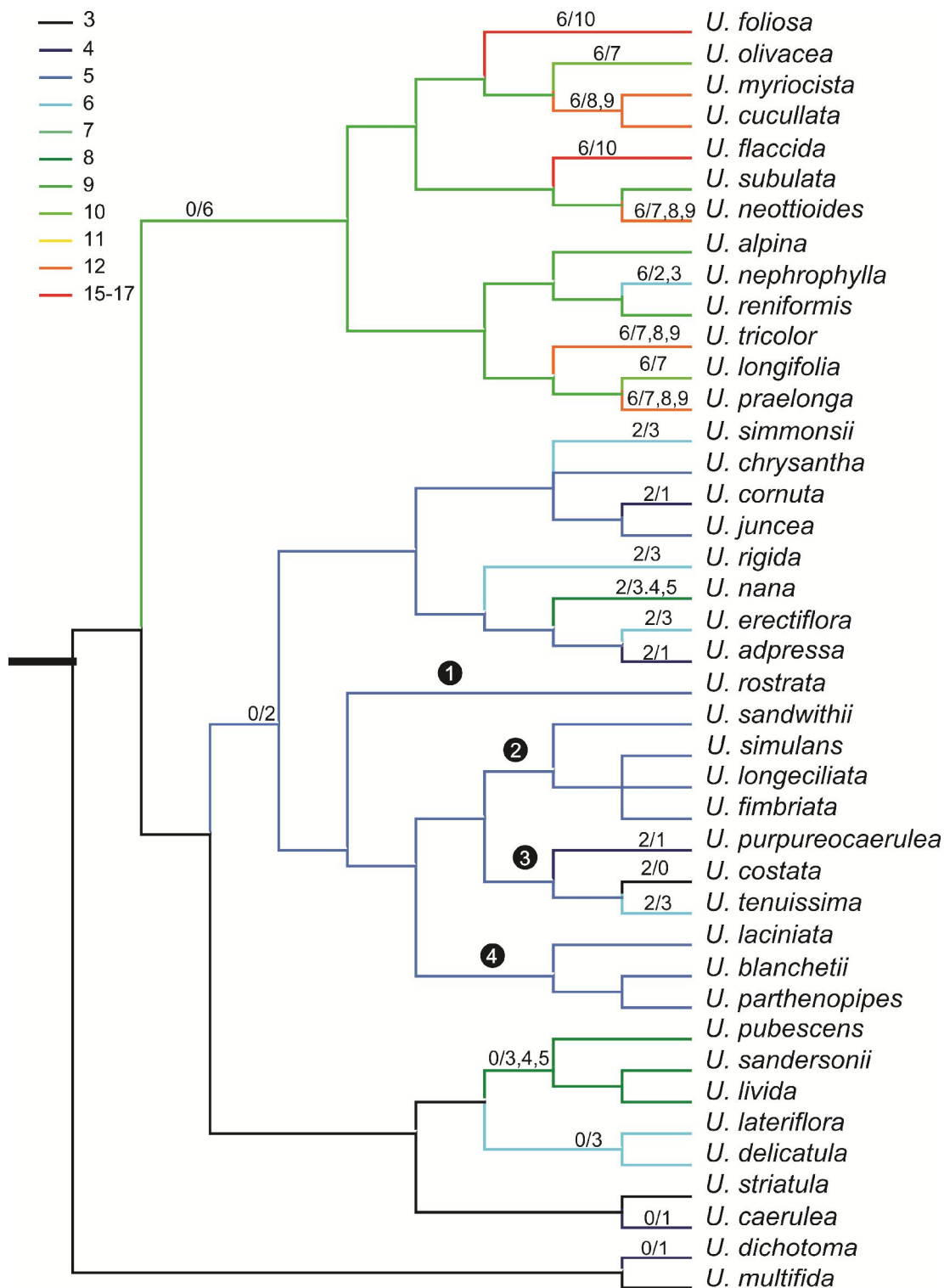


Figura 61. Árvore de consenso estrito de análise de parcimônia para *Utricularia*, evidenciando o mapeamento dos estados de caráter do número de colpos do pólen (caráter 73). Números sobre os ramos representam a transição dos estados. Os números dentro dos círculos representam as quatro linhagens do clado Aranella.

MUDANÇAS TAXONÔMICAS

A fim de adequar a taxonomia à hipótese filogenética aqui proposta, *Utricularia* sect. *Martinia* deve ser sinonimizada em *U.* sect. *Aranella*, com a consequente inclusão de *U. tenuissima* nesta seção. Desta forma *Utricularia* sect. *Aranella* é circunscrita aqui com as seguintes espécies: *U. rostrata*, *U. sandwithii*, *U. longeciliata*, *U. simulans*, *U. fimbriata*, *U. puperpureocaerulea*, *U. costata*, *U. tenuissima*, *U. laciniata*, *U. blanchetii*, *U. parthenopipes* e *U.* sp. nov.

Utricularia* sect. *Aranella (Barnhart) P. Taylor, Kew Bull. 41:7. 1986.

Aranella Barnhart, Small, Fl. Miami:171. 1913.

Utricularia L. subg. *Aranella* (Barnhart) Komiya, J. Jap. Bot. 48:151. 1973.

Utricularia sect. *Martinia* P. Taylor, Kew Bull 41:7. 1986. **syn. nov.**

Ervas pequenas terrestres. Rizoides presentes, poucos a numerosos, ramificados. Estolões de poucos a numerosos, ramificados. Folhas lineares, uninervadas. Utrículos geralmente numerosos, inseridos sobre todas as partes vegetativas, ovóides, abertura lateral, com um único apêndice dorsal, subulado e multicelular ou capilar e unicelular, apêndice ventral um profundamente bifido, subulado e multicelular ou dois capilares e unicelulares; glândulas externas poucas; glândulas internas poucas, bifidas na região da abertura, quadrífidas na parede interna do utrículo, os braços curtos a longos, 1,5-2 ou 10-20 mais longos que largos, cilíndricos, clavados ou subcapitados. Escamas, brácteas e bractéolas basifixas ou basisolutas, de margem inteira, denteada ou fimbriada, às vezes de base auriculada, bractéolas às vezes inseridas em posição distal em relação ao pedicelo e similar aos lobos do cálice. Flores racemosas. Cálice com lobos subiguais ou desiguais, inteiros, denteados ou fimbriados. Corola amarela, violeta ou branca, lábio superior com um saco basal bem definido. Pólen oblato ou esférico, 3-6 colporado, frequentemente sinorado. Cápsula globosa ou elipsoide a estreitamente ovoide, deiscente por fenda longitudinal, ventral. Sementes ovóides ou piramidais, células da testa poligonal alongadas ou isodiamétricas, com paredes anticlinais erguidas ou sulcadas, retas ou curvas, pericinais côncava ou convexa, superfície microverrugosa, rugosa ou verrugosa estriada.

Utricularia pseudofimbriata A. Donza & C. P. Bove, **sp. nov.** – TYPE: VENEZUELA. Estado Bolívar, Cerro San Borja, Río Orinoco, 100-300m alt., 12.XII.1955 (fl., fr.) *J.J. Wurdack & J. V. Monachino 39835* (holotype: K!; isotypes F!, R!).

Descrição, comentário e discussão da espécie vide apêndice 4.

Utricularia rostrata A. Fleischm. & Rivadavia, Kew Bulletin 64: 155–159. 2009.

Utricularia catolesensis G. L. Campos, M. Cheek & Giul., Sitientibus, Série Ciências Biológicas 10(2-4): 233–235. 2010. Tipo: BRAZIL. Bahia: Abaíra, Distrito de Catolés, Campo do Bicota, 04.V.1999, *Campos & Conceição 50* (HRB!). **syn. nov.**

Após minuciosa análise dos protólogos, holótipos e parátipos de *Utricularia rostrata* A. Fleischm. & Rivadavia e *Utricularia catolesensis* G. L. Campos, M. Cheek & Giul. propomos a sinonimização destas espécies como assinalado sem justificativa por Fleischmann (2012). As características distintivas de *U. catolesensis*, apontadas por Campos, Cheek & Giuliette (2010), ou seja, lobos do cálice de ápice agudo a subagudo, corola de cor branca a lilás e sementes piramidais são encontradas também em *U. rostrata* (apesar de Fleischmann (2012) descreveras sementes como truncado-obovoide, estes são nomes diferentes para designar o mesmo formato.

DISCUSSÃO

Todas as árvores filogenéticas, obtidas pelos três métodos utilizados (Máxima Parcimônia, Máxima Verossimilhança e Inferência Bayesiana), foram congruentes para os maiores clados (subgêneros e clados A, B, C, D, E), mas incongruentes para as relações internas do Clado Aranella dependendo do conjunto de dados analisados. Muller & Borsch (2005) obteve congruência entre as árvores utilizando os três diferentes métodos, contudo só realizou análise molecular.

O consenso estrito gerado por Máxima Parcimônia para dados morfológicos, reconstitui a maioria dos clados apresentados em filogenias anteriores (Jobson *et al.* 2002, Jobson *et al.* 2003, Müller & Borsch 2005, Reut & Jobson 2010), contudo com baixo suporte para os ramos. No entanto todos estes clados foram igualmente recuperados na análise molecular. Segundo Schneider (2007) a validade de um clado se dá em função tanto do seu suporte estatístico como da sua repetibilidade em análises com diferentes conjuntos de dados que resulte numa mesma topologia, assim validando o presente uso de caracteres morfológicos a despeito dos baixos valores de suporte.

Um número elevado de homoplasias morfológicas tem sido registrado nas análises filogenéticas de *Utricularia* (Jobson *et al.* 2003, Reut & Jobson 2010). Para as três matrizes analisadas, a com maior número de homoplasias ocorreu na análise dos dados morfológicos isolados (IC=0,383). Quando dados moleculares são tratados separadamente, os índices de consistência são bem maiores (IC=0,607). Na evidência total os índices de consistência diminuem (IC=0,580, tab. 5), demonstrando que dados morfológicos são mais homoplásticos que dados moleculares para *Utricularia*. Resultado semelhante pode ser observado em outros grupos de angiospermas (*e.g.* Lehtonen & Myllys 2008, Gomes-da-Silva 2013) em que os dados morfológicos tendem a ser mais homoplásticos que dados moleculares.

Apesar do grande número de homoplasias morfológicas constatamos que comparando-se as árvores de MP para dados moleculares sozinho e dados moleculares concatenados a dados morfológicos, a adição de caracteres morfológicos na análise molecular, aumentou consideravelmente os suportes dos ramos (*e.g.* clado *Bivalvaria* de 60 para 87; *Utricularia* subg. *Utricularia* de 88 para 97). Cabe ressaltar que o clado Aranella foco desta tese, teve seu índice de bootstrap aumentado de um nível fraco (54) para moderado (79). A eficiência da adição dos dados morfológicos em análises moleculares foi verificada por Gomes-da-Silva (2013) em sua análise para *Vriesea* (Bromeliaceae), em que a inclusão de dados morfológicos foi decisiva para a completa resolução de sua análise, resolvendo a politomia obtida com

dados moleculares. Wortley & Scotland (2006) analisaram 26 filogenias e concluíram que dados morfológicos e moleculares combinados aumentam significativamente os níveis de resolução e os suportes dos ramos se comparados com os dados moleculares isolados. Diversos autores (e.g. Jenner 2004, Bybee *et al.* 2008, Lehtonen & Myllys 2008, Assis 2014) recomendam fortemente a utilização de dados morfológicos e moleculares combinados para uma análise filogenética com maior acurácia e maiores suportes dos ramos. O presente estudo também recomenda a combinação de dados morfológicos e moleculares em análises filogenéticas na busca de resultados mais robustos (maior resolução dos cladogramas e/ou suporte dos ramos).

Interessante notar que, assim como em outras análises cladísticas para o gênero *Utricularia* (Jobson *et al.* 2003, Müller & Borsch 2005, Reut & Jobson 2010), a maioria das seções propostas por Taylor (1989) são aqui corroboradas tanto pela filogenia com dados moleculares quanto com dados morfológicos. A classificação em três subgêneros das análises filogenéticas propostas pelos trabalhos supracitados são aqui também corroboradas, diferentemente do estabelecido por Taylor (1989), que propõe apenas dois subgêneros para *Utricularia*.

Utricularia subg. *Bivalvaria*

O monofiletismo de *Utricularia* subg. *Bivalvaria* (*sensu* Müller & Borsch 2005) é reconstituído a partir de distintos conjuntos de dados e por distintas metodologias, corroborando as análises anteriores de *Utricularia* (Reut & Jobson 2010, Müller & Bosch 2005, Müller *et al.* 2004, Jobson *et al.* 2003). Em todas as análises, três linhagens dentro do *U.* subg. *Bivalvaria*, podem ser identificadas e suas topologias são congruentes, sendo o clado A o grupo-irmão de B+C. Resultado semelhante foi encontrado por Müller & Borsch (2005) no qual as espécies basais (Fig. 5) são representadas por *U. pubescens* (*U.* sect. *Lloydia*), *U. sandersonii* e *U. livida* (*U.* sect. *Calpidisca*) (clado A) enquanto o clado Aranella (clado B) é grupo irmão do clado formado pelas seções *Oligocista*, *Avesicarioides*, *Benjaminia* e *Stomoisia* (clado C). Apesar de utilizarmos os mesmos marcadores moleculares utilizados por Jobson *et al.* (2003), obtivemos uma topologia distinta para o *U.* subg. *Bivalvaria*. Segundo este autor, *U.* sect. *Aranella* é grupo irmão das demais seções do atual *U.* subg. *Bivalvaria* (Fig. 4).

Relações internas dos Clados A, B e C

A topologia dentro das três linhagens é ligeiramente diferente dependendo do conjunto de dados e do método empregado. Na análise de parcimônia utilizando somente dados morfológicos surgem mais politomias (Fig. 32), enquanto que a árvore gerada por Inferência Bayesiana (=Máxima Verossimilhança) é melhor resolvida (Fig. 36).

Clado A

O Clado A ((*U. striatula*+*U. caerulea*)+((*U. delicatula*+*U. lateriflora*)+((*U. livida*+*U. sandersonii*)+*U. pubescens*))) tem a mesma topologia em todas as análises moleculares e na evidência total, corrobora as análises de Jobson *et al.* (2003) e Müller & Borsch (2005). Na análise morfológica é distinto apenas em relação a algumas politomias internas, mas não incongruente, mantendo a estabilidade do clado A.

Clado C

O Clado C apesar de algumas diferenças em sua topologia interna manteve a estabilidade do clado. Na análise morfológica a relação entre as espécies não é resolvida, com exceção de *U. erectiflora* + *U. adpressa* e *U. juncea* + *U. cornuta* que são estreitamente relacionadas (Fig. 32). Na análise molecular (*U. simmonsii*+*U. chrysantha* (*U. cornuta*+*U. juncea*)(*U. rigida* (*U. erectiflora*+*U. adpressa*+ *U. nana*))) a relação entre as espécies inferidas na análise morfológica é proposto aqui com a inclusão de *U. rigida* (Fig. 33), que na análise morfológica é grupo irmão de *U. neottioides* (*U. subg. Utricularia*). Na evidência total somente a politomia entre *U. simmonsii*, *U. chrysantha* e *U. juncea* + *U. cornuta* é formada (Fig. 34), sendo a relação de *U. nana* resolvida como grupo-irmão de (*U. erectiflora*+*U. adpressa*). Nas análises de Inferência Bayesiana e Máxima Verossimilhança todas as relações são resolvidas, contudo *U. nana* e *U. adpressa* emergem como mais relacionadas entre si (Fig. 36). A probabilidade posterior desta relação é muito baixa (PP=0,50), também a relação entre *U. simmonsii* e *U. chrysantha* é fracamente suportada (PP=0,63). Reut & Jobson (2010) inferiram um suporte de 98 (JK) para o clado ((*U. simmonsii*+*U. chrysantha* + (*U. cornuta*+*U. juncea*)) e 99 (JK) para o Clado *U. nana* + (*U. adpressa* (*U. erectiflora* + *U. meyeri*))), sendo esta hipótese corroborada com a análise de evidência total aqui apresentada. *U. rigida*, sequenciada pela primeira vez para os marcadores moleculares *trnL-F* e *rps16*, emerge em

todas as análises moleculares como grupo-irmão do clado formado pelas espécies *U. nana*, *U. erectiflora* e *U. adpressa*. Posição que corrobora parcialmente a análise de Müller & Borsch (2005) na qual *U. rigida* está mais relacionada com as espécies da seção *Oligocista* (e.g. *U. erectiflora* e *U. adpressa*) do que com a espécie *U. nana* (*U. sect. Benjaminia*). Em análise MRP, Müller *et al.* (2006) apresentaram *U. rigida* (*U. sect. Avesicarioides*) e *U. neottioides* (*U. sect. Avesicaria*) em cladogramas (subgêneros) distintos, indicando que o hábito reófito evoluiu independentemente, pelo menos duas vezes em *Utricularia*. Na análise morfológica *U. rigida* está intimamente relacionada à *U. neottioides* (*U. subg. Utricularia*). Provavelmente esta análise relacionou estas duas espécies de subgêneros e seções distintas pelas convergências morfológicas provocadas pelo hábito reofítico de ambas.

Clado B ou “Clado Aranella”

Em todas as análises *U. sect. Aranella*, em sua composição atual (Taylor 1989), demonstrou ser parafilética. A seção monotípica *U. sect. Martinia*, representada por *U. tenuissima*, emerge no cladograma dentro de *U. sect. Aranella* e está intimamente relacionada ora com *U. rostrata* fracamente suportada (JK e BT <50) na análise morfológica (Fig. 32) ora com *U. costata* com altos suportes (JK= 100, BT=100 e PP=1) nas análises moleculares e evidência total (Fig. 33, 34, 36). O clado Aranella é formado em todas as análises, sendo bem suportado nas análises moleculares (JK=70, BT=59) e evidência total (JK=88, BT=79). No mapeamento de caracteres foram identificadas como sinapomorfias exclusivas deste clado o apêndice ventral bifido e lábio superior com saco basal bem definido. Ambas as características foram utilizadas por Taylor (1989) para circunscrever a seção *Aranella*, embora a seção *Martinia* compartilhasse desta última característica. O apêndice ventral inteiro encontrado na única espécie de *U. sect. Martinia* surge independentemente várias vezes no gênero, tornando ainda mais fraca a hipótese de seu isolamento de *U. sect. Aranella*.

Em filogenias anteriores *Utricularia sect. Aranella* emerge como monofilética (Jobson *et al.* 2003, Muller & Borsch 2005) polifilética (Müller *et al.* 2006). Os resultados aqui obtidos corroboram com a hipótese de Mitlestedl (2008), que sinalizou em sua dissertação de mestrado, através de análise morfológica, o parafiletismo de esta seção. Esta incongruência nos resultados apresentados por diferentes autores pode ser explicada pela deficiência na amostragem dos táxons da seção. Jobson *et al.* (2003) utilizaram apenas quatro espécies e Muller & Borsch (2005) somente duas, além da ausência de *U. sect. Martinia*, apesar da semelhança morfológica entre elas, apontada anteriormente por Taylor (1989).

Linhagens dentro do Clado Aranella

As linhagens B1, B2, B3 e B4 são moderada a fortemente suportadas nas análises de evidência total e molecular. No mapeamento das sinapomorfias (Fig. 35) o clado (B2 + B3) B4 é suportado apenas por uma sinapomorfia morfológica não exclusiva (sementes de formato ovoide). A relação entre B2 e B3 é suportada por Máxima Verossimilhança (BT= 83) e por Inferência Bayesiana com baixos suportes de probabilidade posterior (PP= 0,73), não tendo sido identificada nenhuma sinapomorfia morfológica para este clado. Na análise com dados morfológicos (Fig. 32) são formadas duas linhagens, uma bem suportada (JK=94, BT= 88) e resolvida e a outra formando uma politomia, onde somente a relação entre *U. blanchetii* e *U. parthenopipes* se mantém nas demais análises.

Os resultados aqui apresentados corroboram os trabalhos publicados por Jobson & Albert 2002 e Jobson *et al.* 2003 quanto às relações internas do Clado Aranella. As relações de parentesco das quatro espécies por Jobson *et al.* 2003 analisadas *U. laciniata* (*U. simulans* (*U. costata*+*U. purpureocaerulea*)) e as duas por Müller & Borsch 2005, *U. blanchetii* +*U. parthenopipes* se mostraram estáveis com a inclusão das demais espécies da seção.

Linhagem B1

As análises morfológica e moleculares são incongruentes quanto ao surgimento desta linhagem. *U. rostrata* é posicionada como grupo-irmão das demais espécies do clado Aranella, sendo esta topologia bem suportada pelas análises moleculares (Fig. 33, 36) e evidência total (Fig. 34), no entanto, na análise com dados morfológicos (Fig. 32) está estreitamente relacionada com *U. tenuissima*, única representante de *U. sect. Martinia*.

Comparando estas análises, a que mais se aproxima do que era previamente conhecido (descrição da espécie por Fleischmann & Rivadavia 2009) é a hipótese de dados morfológicos isolados (Fig. 32) onde *U. rostrata* é morfológicamente similar com as espécies *U. costata* e *U. purpureocaerulea* do que com as demais do clado Aranella, contudo nas demais análises estas espécies não agrupam.

No mapeamento dos caracteres a forma quadrangular do lábio inferior e a semente com formato piramidal foram as principais autapomorfias desta espécie (Fig. 35). Estes dois

caracteres são relatados na literatura (Fleischmann & Rivadavia 2009) como características taxonômicas diagnósticas para este táxon.

Linhagem B2

O monofiletismo deste clado é bem suportado nas análises morfológica (JK=94, BT=88) e evidência total (JK=99, BT=96). Na análise molecular uma espécie não pode ser incluída (*U. sandwithii*) pois não apresentou sequência confiável. As relações internas deste clado são instáveis, dependendo do conjunto de dados analisados. A topologia da árvore gerada pela análise morfológica *U. sandwithii* (*U. longeciliata*(*U. fimbriata*+*U. simulans*)) não é suportada em análises moleculares, sendo *U. fimbriata* mais relacionada com *U. longeciliata* do que com *U. simulans* (Figs. 33, 36). Estas incongruências resultam em tricotomia na árvore de evidência total (Fig. 34).

Taylor (1989) sugere a relação entre estas quatro espécies com base somente na similaridade morfológica (sem análise cladística). Várias sinapomorfias relacionadas a este clado foram utilizadas por Taylor para distinguir este grupo dos demais táxons da seção *Aranella*. Além das características morfológicas, a distribuição geográfica destes táxons é correspondente: todas as espécies são restritas a região Amazônica, sendo exceção *U. simulans*, que é amplamente distribuída nas Américas e na África.

Linhagem B3

Nas análises de dados moleculares isolados e evidência total o clado formado por *U. pupureocaerulea*, grupo irmão de *U. costata* e *U. tenuissima* é suportado apenas por sinapomorfias moleculares. O cálice inteiro compartilhado por estas três espécies, apesar de ser uma plesiomorfia, é uma característica morfológica de relevância taxonômica, pois distingue a linhagem B3 das linhagens B2 e B4. As autapomorfias morfológicas (Fig. 35) de *U. tenuissima* foram utilizadas por Taylor (1989) para justificar a criação de *U. sect. Martinia*.

Na linhagem B3 a distribuição geográfica é fracamente correspondente: enquanto *U. pupureocaerulea* é restrita a campos rupestres da Bahia, Goiás e Minas Gerais; *U. tenuissima* e *U. costata* ocorrem desde o nível do mar a altitudes de ca. 2.000 m, com uma distribuição mais ampla que vai do Mato Grosso ao Norte da América do Sul.

Linhagem B4

Este clado é fortemente suportado (JK=99-100, BT=99-100, PP=1) por quase todas as análises aqui realizadas (exceto com dados morfológicos). O cálice de margem denteada apesar de ser uma sinapomorfia não exclusiva do clado A4, é uma característica de grande valor taxonômico, pois distinguem estas três espécies do restante da seção *Aranella*. A estreita relação entre *Utricularia blanchetii* e *U. parthenopipes* é mantida em todas as análises. Estas duas espécies são morfológicamente semelhantes, contudo na presente análise somente uma única sinapomorfia para estas espécies foi detectada. Dentro de *U. sect. Aranella* esta característica é diagnóstica para estes táxons.

A correlação com a distribuição geográfica neste clado também não se sustenta para todas as espécies, havendo correlação apenas para *U. blanchetii* e *U. parthenopipes* já que ambas as espécies são endêmicas da Chapada Diamantina, enquanto *U. laciniata* ocorre em campos rupestres de Goiás e Minas Gerais.

EVOLUÇÃO DOS CARACTERES NO CLADO ARANELLA

A filotaxia em roseta em espécies do clado B2 indica uma reversão ao estado plesiomórfico (ocorre no grupo externo). Este resultado corrobora com a otimização do caráter nos trabalhos de Jobson *et al.* (2003), Müller *et al.* (2004) e Reut & Jobson (2010) onde a filotaxia em roseta é a condição ancestral.

O apêndice ventral bifido é um estado de caráter sinapomórfico exclusivo para as espécies do Clado Aranella. O conjunto das características relacionados ao apêndice ventral ou seja, um apêndice ventral, subulado e bifido, formam o tipo de apêndice exclusivo de *U. sect. Aranella*. O apêndice ventral inteiro é exclusivo (no Clado Aranella) de *Utricularia tenuissima* e a forma capilar é uma autapomorfia para esta espécie. O tipo de apêndice exclusivo de *U. tenuissima*, ou seja, dois apêndices ventrais, capilares, inteiros foi um dos principais argumentos utilizado por Taylor (1989) para posicionar esta espécie em uma nova seção monotípica. A presença de um saco basal bem definido é uma sinapomorfia exclusiva do Clado Aranella. Na literatura esta é uma característica diagnóstica de *U. sect. Aranella* (*sensu* Taylor) e que também está presente em *U. sect. Martinia* (Taylor 1989). O apêndice ventral bifido e a presença de um saco basal definido foram coincidentes no mapeamento do caráter sendo sinapomorfias exclusivas do Clado Aranella.

Existe forte correspondência entre os tipos de margem em escamas, brácteas e no cálice (caracteres 40, 42, 49, Figs. 44, 46, 49). No mapeamento destes caracteres os estados fimbriados são sinapomorfias exclusivas para B2, sendo importantes características taxonômicas, já que distinguem *U. sandwithii*, *U. simulans*, *U. longeciliata* e *U. fimbriata* do restante das espécies da seção *Aranella* (*sensu stricto*). Outras características morfológicas relacionadas a estas espécies são a corola de cor amarela (sinapomorfia homoplásica) e bractéolas de margem fimbriada (caráter não apresentado na matriz morfológica).

A posição distal das bractéolas no pedicelo é um caráter sinapomórfico exclusivo de três espécies do clado B2 (*Aranella*). Esta posição distal é, segundo Taylor (1989) taxonomicamente relevante, pois distingue estas espécies da demais do gênero *Utricularia*. Segundo Rutishauser (com. pess.) esta alteração no posicionamento pode ser resultado de um alongamento da base ou do ápice do pedicelo (ou ambos). Somente com um estudo ontogenético seria possível elaborar uma hipótese mais robusta acerca da modificação na localização das bractéolas.

As características relacionadas às sementes são de grande importância na taxonomia do gênero *Utricularia*. O conjunto dos estados forma ovoide, ornamentação microverrugosa e paredes periclinais côncavas são diagnósticas para *Utricularia* sect. *Aranella* (*sensu* Taylor 1989) e aqui refletem sinapomorfias não exclusivas. Em *U. tenuissima* (*U. sect. Martinia*) as sementes são ovoides, porém a ornamentação rugosa e superfície convexa diferem das espécies de *U. sect. Aranella* (*sensu* Taylor 1989). Em *U. rostrata* as sementes são piramidais, mas a ornamentação e superfície são iguais às de *U. tenuissima*; apesar destes serem estados apomórficos não denotam relações de parentesco entre estas espécies. Não foi possível estabelecer o estado plesiomórfico para a forma da semente no presente estudo. Na otimização deste caráter realizada por Jobson *et al.* (2003) e Reut & Jobson (2010) as formas globosa/ovoide e globosa/obovoide respectivamente foram considerados como estados plesiomórficos dentro de *Utricularia*. Na presente análise apenas as formas globosa e obovoide seriam igualmente possíveis como estados plesiomórficos. É necessário um estudo incluindo outros gêneros de Lentibulariaceae para inferir uma hipótese mais robusta a respeito da evolução deste caráter.

O mapeamento dos caracteres para o número de aberturas do pólen da presente tese assemelham-se à otimização realizada por Jobson *et al.* (2003) em que os subgêneros *U. subg. Polypompholyx* (denominados clados U1) e *U. subg. Bivalvaria* (denominados U2-U4) tem pólen 3-8 colporado e *U. subg. Utricularia* (clados U5-U8) de oito a 23 colporado. Apesar de não ter mapeado nem otimizado os caracteres Lobreau-Callen *et al.* (1999) estabeleceu nove

categorias quanto ao tipo polínico em *Utricularia*, estes se analisados à luz da filogenia, tem correspondência entre os tipos e os subgêneros: tipo 1 às espécies de *U.* subg. *Polypompholyx*, tipos 2, 3 e 9 à *U.* subg. *Bivalvaria*, demais tipos ao *U.* subg. *Utricularia*.

PERSPECTIVAS FUTURAS PARA ESTUDOS EM ESPÉCIES EM UTRICULARIA COM ÊNFASE EM *U.* SECT. *ARANELLA*

Dados moleculares para os marcadores *trnL-F* e *rps16* deverão ser obtidos para a espécie *U. sandwithii*, a fim de corroborar, ou não, a hipótese aqui apresentada com base em dados exclusivamente morfológicos.

Os marcadores *trnL-F* e *rps16* combinados com a morfologia resultaram numa árvore filogenética que apresentou uma politomia no clado B2 em *Aranella*, resultado da incongruência entre as análises morfológica e molecular. Outros marcadores moleculares, como *trnK (matK)*, deverão ser sequenciados e/ou outras fontes de evidência taxonômicas levantadas a fim de esclarecer as relações filogenéticas deste clado.

Estudos ontogenéticos são necessários para a compreensão do posicionamento das bractéolas. Optamos por entender que os dois tipos de bractéolas (proximais e distais) são estruturas homólogas, apenas em posições distintas. Contudo, não se pode descartar a hipótese de não homologia.

A posição, forma, coloração e margem das bractéolas distais sugerem seu envolvimento no processo reprodutivo (e não de proteção das gemas ou botões florais como as bractéolas proximais), servindo como um fator atrativo juntamente com o cálice, também fimbriado. O provável papel funcional das bractéolas em *U.* seção *Aranella* só poderão ser conhecidos e compreendidos após um estudo de biologia reprodutiva.

Na busca do maior número possível de caracteres morfológicos foram realizados estudos de anatomia foliar. Na análise de epiderme de folhas algumas características observadas nas superfícies (*e.g.* contorno das células) podem ter influência de fatores ambientais, já outras (*e.g.* tipos estomáticos) revelaram diferenças anatômicas apenas para o *U.* subg. *Utricularia* e por este motivo não foram incluídos nesta tese. Apesar destes dados anatômicos não terem sido informativos para o clado *Aranella*, parecem ser promissores na busca de sinapomorfias morfológicas para o gênero *Utricularia*.

CONCLUSÃO

A presente tese apresentou três métodos distintos de inferência filogenética (Máxima parcimônia, Máxima Verossimilhança, Inferência Bayesiana) além de apresentar árvores filogenéticas geradas a partir de conjunto de dados distintos (moleculares e morfológicos isolados e combinados) para Análise de Parcimônia. Considerando que a melhor hipótese é aquela que inclui o maior número de caracteres possíveis, com maior suporte e que apresenta repetibilidade de sua topologia em diferentes análises, elegemos a árvores de evidência total para mapear os caracteres e traçar a história evolutiva do grupo.

Todos os maiores clados (subgêneros e clados A, B, C, D e E) foram recuperados na análise morfológica, mesmo havendo muitas homoplasias dentro do gênero. Isto só foi possível pelo trabalho árduo de exame de muitas exsiccatas, observações em MEV e principalmente do material preservado em coleção líquida, para confecção de uma matriz morfológica que resultasse em vários clados dicotomizados. Soma-se a este trabalho o programa TNT com sua “New Technology” que possibilitou a resolução dos clados, contudo com suportes menores que 50.

Apesar de ter sido realizada ampla busca de caracteres morfológicos, os dados moleculares foram os mais eficientes na reconstrução da história evolutiva do grupo, apresentando maior acurácia nos resultados.

Foi apresentada primeira vez uma análise de evidência total para *Utricularia* com ênfase em *U. subg. Bivalvaria*. A soma de caracteres morfológicos na análise molecular aumentou os suportes (Jackknife e Bootstrap) da evidência total, mostrando a influência positiva dos caracteres morfológicos na análise; inclusive com algumas das características taxonômicas diagnósticas refletindo sinapomorfias exclusivas.

O posicionamento de *U. seção Aranella* dentro de *U. subg. Bivalvaria* era controverso, de posição antagônica nas publicações sobre o assunto. O clado C foi identificado como grupo-irmão do Clado Aranella, enquanto o clado A foi o grupo basal no *U. subg. Bivalvaria*. Este resultado corrobora com a hipótese apresentada por Müller & Borsch (2005), mas é oposta a proposta de Jobson *et al.* (2003) apesar de termos utilizados os mesmo marcadores moleculares.

O monofiletismo da maioria das seções propostas por Taylor (1989) foi confirmada por dados morfológicos e moleculares, contudo para *U. seção Aranella* o mesmo não ocorreu. Foi realizada a sinonimização de *U. sect. Martinia* em *U. sect. Aranella* e conseqüente inclusão de *U. tenuissima* nesta seção para que esta se tornasse monofilética.

Para adequar a taxonomia às mudanças propostas na filogenia, além da sinonimização, foram realizadas uma descrição emendada e uma circunscrição atualizada para a seção *Aranella* incluindo uma nova espécie.

Foram identificados no cladograma de evidência total característica morfológica diagnósticas como a margem das escamas, brácteas, bractéolas e lobos do cálice, sendo fimbriado na linhagem B2, inteiro na linhagem B3, denteado na linhagem B4. A distribuição geográfica foi correspondente para a maioria das espécies dos clados.

No mapeamento dos caracteres foi possível reconhecer diversas sinapomorfias/ autapomorfias para o clado *Aranella*, sendo inferida a história evolutiva dos estados dos caracteres que se mostraram mais relevantes (informativos), identificadas reversões e sinapomorfias homoplásicas para o gênero como um todo.

A presente tese trás resultados significativos para o entendimento da filogenia assim como para o evolução dos caracteres em *Utricularia*. Tendo como base uma proposta geral para a família Lentibulariaceae, esta tese somou conhecimento ao grupo ao incluir terminais na análise cladística. Além disto utilizou dados morfológicos importantes para testar hipóteses pré-existentes baseadas em sequências de DNA, sendo estas propostas congruentes para a maioria das seções de *Utricularia*. Apenas para o clado *Aranella* as hipóteses filogenéticas baseadas em dados morfológicos e moleculares foram divergentes para alguns clados.

Reconhecemos que é necessária uma revisão continuada de caracteres, assim como a inserção de novas fontes de evidência como anatomia, biologia reprodutiva, ontogenia, biogeografia, fisiologia, inclusive outros marcadores moleculares, com o objetivo de checar todas as homologies morfológicas e moleculares na busca de hipóteses filogenéticas cada vez mais robustas e que reconstruam a história evolutiva do grupo.

REFERENCIAS

- Abraham, V. & Subramanyam, K. 1965. Studies on seeds of various taxa of *Utricularia* occurring in west Bengal. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences* 62(2): 97-102.
- Adam L. Bazinet, Derrick J. Zwickl, and Michael P. Cummings. 2014. A gateway for phylogenetic analysis powered by grid computing featuring GARLI 2.0. *Systematic Biology* 63(5):812-818, doi:10.1093/sysbio/syu031.
- Adamec, L. 2008. Mineral nutrient relations in the aquatic carnivorous plant *Utricularia australis* and its investment in carnivory. *Fundamental and Applied Limnology* 171 (3): 175–183.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of Linnaean Society* 141: 399-436.
- Arber, A. 1920. *Water plants: a study of aquatic angiosperms*. London: Cambridge University Press. 436p.
- Assis, L. C. S. 2014. Testing evolutionary hypotheses: from Willi Hennig to Angiosperm Phylogeny Group. *Cladistics* 30(3): 240-242.
- Barnhart, J. H. 1913. Pinguiculaceae. In: Small, J. K. *Flora of Miami*. New York: published by the autor: 169-171p.
- Benjamin, L. 1847. Utricularie. In: Martius, C. F. P. *Flora Brasiliensis. Typologia regia. Monachii*. v.10. p.229-256, t. 20-22.
- Bove, C. P. 2008. A new species of *Utricularia* (Lentibulariaceae) from central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 31(4): 555-558.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295–304.
- Bybee, S. M., Z a s p e l, J. M.; Beucke, K. A., Schott, C. H., Smith, B. W. & Branham, M. A. 2010. Are molecular data supplanting morphological data in modern phylogenetic studies? *Systematic Entomology* 35: 2-5.
- Campos, G. L., Cheek, M. & Giuletta, A. M. 2010. Uma nova espécie de *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 10(2-4): 233-235.
- Casper, S. J. & Stimper, R. 2009. Chromosome numbers in *Pinguicula* (Lentibulariaceae): survey, atlas, and taxonomic conclusions. *Plant Systematic and Evolution* 277: 21–60.
- Cieslak, T.; Polepalli, J. S.; White, A.; Kai Muller, K.; Borsch, T.; Barthlott, W.; Steiger, J.; Marchant, A. And Legendre, L. 2005. Phylogenetic analysis of *Pinguicula*

- (Lentibulariaceae): chloroplast DNA sequences and morphology support several geographically distinct radiations. *American Journal of Botany* 92(10): 1723–1736.
- Cronquist, A. 1988. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia University Press. 1262p.
- Darwin, C. 1875. *Insectivorous plants*. New York: D. Appleton and Company. 462p.
- Debry, R. W. 2001. Improving interpretation of the Decay Index for DNA sequence data. *Systematic Biology* 50 (5): 742-752.
- De Candolle, A. 1844. Lentibularieae. In: De Candolle, A. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* part. 8:1-32p.
- Dickison, W. C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Florida: Academic Press. 533p.
- Downie, S. R. & Katz-Downie, D. S. 1999. Phylogenetic analysis of chloroplast *rps16* intron sequences reveals relationships within the woody southern African Apiaceae subfamily Apioideae. *Canadian Journal of Botany* 77:1120-1135.
- Downie, S. R., Katz-Downie, D. S. & Cho, K. J. 1996. Phylogenetic analysis of Apiaceae subfamily Apioideae using nucleotide sequences from the chloroplast *rpoC1* intron. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 6: 1–18.
- Doyle, A. M. & Parnell, J. 2003. Geometry and bladderworts: quadrifids of Irish *Utricularia* species. *The Irish Naturalists' Journal* 27(6):213-222.
- Eichler, A. W. 1875. *Blütendiagramme*. Leipzig: Verlag Von Wilhelm Engelmann. v. 1, 347p.
- Engler, A. 1964. *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Berlin: Gebrüder Borntraeger. v.2, 666p.
- Farris JS, Albert VA, Källersjö M, Lipscomb D, Kluge AG. 1996. Parsimony jackknifing outperforms neighbor-joining. *Cladistics* 12(2):99–124.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution* 39:783–791.
- Fineran, B. A. & Lee, M. S. L. 1975. Organization of quadrifid and bifid hairs in the trap of *Utricularia monanthos*. *Protoplasma* 84: 43-70.
- Fitzhugh, K. 2006. The 'requirement of total evidence' and its role in phylogenetic systematics. *Biology & philosophy* 21 (3):309 -351.
- Fleischmann, A. 2012. The new *Utricularia* species described since Peter Taylor's monograph. *Carnivorous Plant Newsletter* 41: 67-76.
- Fleischmann, A. & Heub, G. 2009. Overcoming DNA extraction problems from carnivorous plants. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 66(2): 209-215.
- Fleischmann, A. & Rivadavia, F. 2009. *Utricularia rostrata* (Lentibulariaceae), a new species from the Chapada Diamantina, Brasil. *Kew Bulletin* 64: 155-159.

- Fleischmann, A.; Rivadavia, F.; Gonella, P. M. & Heubl, G. 2011. A revision of *Genlisea* subgenus *Tayloria* (Lentibulariaceae). *Phytotaxa* 33: 1–40.
- Fleischmann, A.; Schaferhoff, B.; Heubl, G.; Rivadavia, F.; Barthlott, W. & Muller, K. F. 2010. Phylogenetics and character evolution in the carnivorous plant genus *Genlisea* A. St.-Hil. (Lentibulariaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56:768–783.
- Gibson, M. & Warren, K. S. 1970. Capture of *Schistosoma mansoni* Miracidia and Cercariae by carnivorous aquatic vascular plants of the genus *Utricularia*. *Bull World Health Organ* 42(5): 833–835.
- Goloboff, P.; Farris, S. & Noxon, K. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistic* 24: 774-786.
- Gomes-da-Silva, J. 2013. Análise filogenética e circunscrição taxonômica de *Vriesea* Lindley (Bromeliaceae: Tillandsioideae), baseado em dados morfológicos e moleculares. Tese de doutorado. Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica) do Museu nacional do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 265p.
- Guisande, C.; Granado-Lorecio, C.; Andrade-Sossa, C. & Duque, S. R. 2007. Bladderworts. *Functional Plant Science and Biotechnology* 1(1):58-68.
- Hong, S.W.P. & Jury, S.L. 2011. Phylogeny and divergence times inferred from *rps16* sequence data analyses for *Tricyrtis* (Liliaceae), an endemic genus of north-east Asia. Disponível em: <<http://aobplants.oxfordjournals.org/>>. Acesso em: 04.set.2012. doi:10.1093/aobpla/plr025
- Huynh, K. L. 1968. Étude de la morphologie du pollen du genre *Utricularia* L. *Pollen et spores* 10(1):11-55.
- Jenner, R. A. 2004. Accepting Partnership by Submission? Morphological Phylogenetics in a Molecular Millennium. *Systematic Biology* 53(2):333–342
- Jobson, R. W. & Albert, V. A. 2002. Molecular rates parallel diversification contrasts between carnivorous plant sister lineages. *Cladistics* 18: 127-136.
- Jobson, R. W. & Morris, E. C. 2001. Feeding ecology of a carnivorous bladderwort (*Utricularia uliginosa*, Lentibulariaceae). *Austral Ecology* 26: 680–691.
- Jobson, R. W.; Playford, J.; Cameron, K. M. & Albert, V. A. 2003. Molecular phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid *rps16* intron and *trnL-F* DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. *Systematic Botany* 28(1): 157-171.
- Kamiński, F. 1895. Lentibulariaceae. In: Engler A., Prantl K. (eds.) *Die Natürlichen Pflanzenfamilien*. Engelmann, Leipzig. v. IV, n. 3b, p.108-123.

- Komiya, S. 1973. New subdivision of the Lentibulariaceae. *Journal Japanese Botany* 48: 147–153.
- Kunth, C. S. 1818. Lentibularie. In: Bonpland, A. Humboldt, A. & Kunth, C.S. *Nova genera et species plantarum... Lutetiae Parisiorum* (Paris) (sumtibus librariae graeco-latino-germanicae...), v.2, p. 225-226.
- Legendre, L. 2000. The genus *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae): an overview. *Acta Botanica Gallica* 147(1):77-95.
- Lehtonen, S. & Myllys, L. 2008. Cladistic analysis of *Echinodorus* (Alismataceae): simultaneous analysis of molecular and morphological data. *Cladistics* 24: 218–239.
- Lewis, P. 1998. A genetic algorithm for maximum-likelihood phylogeny inference using nucleotide sequence data. *Molecular Biological and Evolution* 15:277-283.
- Lloyd, F. E. 1942. *The carnivorous plant*. Waltham, Massachusetts: Chronica botanica Company. 352p.
- Lobreau-Callen, D.; Jérémie, J. & Suarez-Cervera, M. 1999. Morphologie et ultrastructure du pollen dans le genre *Utricularia* L. (Lentibulariaceae). *Canadian Journal of Botany* 77: 744-767.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2009. Mesquite: a modular system for evolutionary analyses, version 2.75. Disponível em: <http://mesquiteproject.org>. Acesso em: out.2012.
- Mittelstaedt, C. A. 2008. Filogenia do gênero *Utricularia* L. (Lentibulariaceae) utilizando caracteres morfológicos e moleculares pelo método de otimização direta. Dissertação de mestrado. Pós-graduação em Ciências Biológicas – Biotecnologia. Universidade de Mogi das Cruzes, São Paulo, 119p.
- Mori, S.A.; Silva, L.A.M.; Lisboa, G. & Coradin, L. 1989. *Manual de manejo do herbário fanerogâmico*. 2 ed. Ilhéus/Bahia: Centro de pesquisas do Cacau. 104p.
- Müller, K.F. & Borsch, T. 2005. Phylogenetics of *Utricularia* (Lentibulariaceae) and molecular evolution of the *trnK* intron in a lineage with high substitutional rates. *Plant Systematic and Evolution* 250: 39-67.
- Müller, K.F.; Borsch, T.; Legendre, L.; Porembski, S. & Barthlott, W. 2006. Recent progress in understanding the evolution of carnivorous Lentibulariaceae (Lamiales). *Plant Biology* 8: 748-757.
- Müller, K.F.; Borsch, T.; Legendre, L.; Porembski, S.; Theisen, I. & Barthlott, W. 2004. Evolution of carnivory in Lentibulariaceae and the Lamiales. *Plant Biology* 6: 477-490.
- Nixon, K. C. & Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistic* 9: 413-426.

- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences. *American Journal of Botany* 89(2): 312–326.
- Oxelman, B.; Liden, M. & Berglund, D. 1997. Chloroplast *rps16* intron phylogeny of the tribe Sileneae (Caryophyllaceae). *Plant Systematic and Evolution* 206: 393-410.
- Parnell, J. A. N. 2005. An account of the Lentibulariaceae of Thailand. *Thai Forest Bulletin (Botany)* 33: 101–144.
- Peroutka, M.; Adlassnig, W.; Volgger, M.; Lendl, T.; Url, W. G. & Lichtscheidl, I. K. 2008. *Utricularia*: a vegetarian carnivorous plant? Algae as prey of bladderwort in oligotrophic bogs. *Plant Ecology* 199:153–162.
- Pilger, R. 1914. Lentibulariaceae. *Notizblatt des Königlichen botanischen Gartens und Museums zu Berlin* 6(56):188-191.
- Planchon, B. J. & Jankun, A. 2004. Transfer cell wall architecture in secretory hairs of *Utricularia intermedia* traps. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica* 46: 193–200.
- Posada, D. & Crandall, K. A. 2001. Selecting the best-fit model of nucleotide substitution. *Systematic Biology* 50(4):580–601.
- Rambaut, A. 2009. FigTree: tree figure drawing tool version 1.2.2. *FigTree website*. Disponível em: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>. Acesso em: 12.out.2013.
- Reifenrath, K.; Theisen, I.; Schnitzler, J.; Porembski S. & Barthlott W. 2006. Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora* 201: 597-605.
- Reut, M. S. & Jobson, R. W. 2010. A phylogenetic study of subgenus *Polypompholyx*: a parallel radiation of *Utricularia* (Lentibulariaceae) throughout Australasia. *Australian Systematic Botany* 23: 152–161.
- Rieppel, O. 2008. Hypothetico-deductivism in systematics: fact or fiction? *Papéis avulsos de Zoologia* 48(23):263-273. Rieppel, O. 2009. ‘Total evidence’ in phylogenetic systematics. *Biology & philosophy* 24 (5):607-622.
- Roberts, R.J., Vincze, T., Posfai, J., Macelis, D. 2003. *Nucleic Acids Research* 31: 418-420.
- Robins R. J., Subramanyam R. 1980. Scanning electron microscope study of the seed surface morphology of some *Utricularia* (Lentibulariaceae) species from India. *Proceedings of the Indian National Science Academy* 46b: 310–324.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 19(12):1572-15724.
- Rutishauser, R. & Brugger, J. 1992. Structural and developmental diversity of *Utricularia* traps. *Carnivorous Plant newsletter* 21: 68-74.

- Saint-Hilaire, A. & Girard, F. 1838. Monographie ds Primulacées et dès Lentibulariées du Brésil meridional. Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences 7: 868-870.
- Schneider, H. 2007. Métodos de análise filogenética: um guia prático 3º Ed. Ribeirão Preto. Holos (Ed.). 200p.
- Sereno, P. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. Cladistics 26: 565-587.
- Shaw, J.; Lickey, E. B.; Beck, J. T.; Farmer, S. B.; Liu, W.; Miller, J.; Siripun, K. C.; Winder, C. T.; Schilling, E. E. and Small, R. L. 2005. The tortoise and the hare II: relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. American Journal of Botany 92: 142–166.
- Sirová, D.; Borovec J.; CernaB.; Rejmankova, E.; Adamec, L., Vrba, J. 2009. Microbial community development in the traps of aquatic *Utricularia* species. Aquatic Botany 90:129-136.
- Smith, L. B. 1935. Taxonomic notes on American phanerogams - II. Phytologia 1 (3): 138.
- Soltis, D.E.; Soltis, P.S.; Endress, P. K. & Chase, M.W. 2005. Phylogeny and evolution of angiosperms. Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.
- Souza, P. C. B. & Bove, C. P. 2011. A new species of *Utricularia* (Lentibulariaceae) from Chapada dos Veadeiros (Central Brazil). Systematic Botany 36(2): 465–469.
- Taberlet, P.; Gielly, L.; Patou, G. & Bouvet, J. 1991. Universal primers for amplification of the non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Molecular Biology 17: 1105-1109.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia: Columbia University Press. 643p.
- Taylor, P. 1967. Lentibulariaceae. In: Basset M. *et al.* Botany of the Guayana Highland, part.VII. Memoirs of the New York Botanical Garden 17: 201-227.
- Taylor, P. 1986. New taxa in *Utricularia* (Lentibulariaceae). Kew Bulletin 41(1): 1-18.
- Taylor, P. 1989. The genus *Utricularia*: a taxonomic monograph. London: Kew Bulletin Additional series XIV. 724p.
- Tamura, K.; Peterson, D.; Peterson, N.; Stecher, G.; Nei, M. & Kumar, S. 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony method. Molecular Biology and Evolution 28: 2731-2739.

- Thanikaimoni, G. 1966. Pollen morphology of the genus *Utricularia*. *Pollen et spores* 8(2): 265-284.
- Thiers, B. [continuously updated]. Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. 2011. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/ih/>. Acesso: 24.abr.2011.
- Vicente, O.; Weibkopf, C.; Popping, S; Masselter, T.; Speck, T.; Joyeux, M.; Quilliet, C. & Marmottant, P. 2011. Ultra-fast underwater suction traps. *Proceedings of the Royal Society B*. Disponível em: rsos.royalsocietypublishing.org. Acesso em: 03.abr.2012.
- Wallander, E. & Albert V. A. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps16* and *trnL-F* sequence data. *American Journal of Botany* 87(12): 1827–1841.
- Wortley, A. H. & Scotland, R. W. 2006. The Effect of Combining Molecular and Morphological Data in Published Phylogenetic Analyses. *Systematic Biology* 55(4):677-685.
- Yang, Y.P., Liu H.Y. & Chao, Y. S. 2009. Trap gland morphology and its systematic implications in Taiwan *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora* 204 692–699.
- Yeates, D. 1992. Why remove autapomorphies? *Cladistics* 8:387-389.

Apêndice 1: Lista de material examinado

Utricularia* seção *Aranella

U. blanchetii: BRAZIL. **Bahia**: PARNA Chapada Diamantina, Abaíra: em campos rupestres beirando a trilha para o campo de Mutuca, Serra da mesa, Vila de Catolés. S13°20.186'W41°50.446', 1465m alt., 15.VII.2005, *F.Rivadavia et al.* 2025 (SPF); Abaíra: campo da Mutuca. 13°22'N; 41°54'W. 1400-1500m alt., 23.III.1992, *B. Stannard & T.Silva* 52788 (HUEFS); Abaíra: Catolés, Serra da tromba. Altitude 1520m. 24.X.1999. *G. L.Campos et al.* 172 Abaíra Catolés, Bicota. 19.IX.1999. *G.L.Campos et al.*145 (HUEFS); Água Preta – Estrada lagoinhas-minas do mimoso Km 15, Campo Formoso. s.d, *L. Coradin G.P.Silva* 6112 (RB); Morro do Chapéu 19.5 km SE of Morro do Chapéu on the BA 052 road to Mundo Novo by the Rio Ferro Doido, 01-III-1977, *R. M. Harley* 19210 (RB); Mucugê. Logo após o ponto anterior, do lado direito da BA, antes de entrar para Guiné. Em pequeno córrego temporário, 26.II.2012, *P. C. Baleeiro-Souza; Mauricio Watanabe; Gabi e Ellen* 112 (SPF); Mucugê, estrada Andaraí-Mucugê, ao lado da torre da Embratel. S12°57'26"O41°19'14". Altitude 1250m, 12.VII.1996, *H.P.Bautista et al.* 3543 (HUEFS); Piatã, Serra de Santana. S13°09'01"O41°45'39", 1309m alt., 03.XI.1996, *N. Hindi et al.* 3990 (HUEFS); Umburanas, Serra do Curral feio (localmente referido como Serra da empreitada). 12.IV.1999. *Queiroz L. P. et al.* 5395 (HUEFS).

U. costata: BRAZIL. **Goiás**: Jataí. (S17°47.308' W050°46.972') Alt: 725 m., 2.V.1999, *F. R. Lopes & R. K. Sato* 1028 (SPF); **Mato Grosso**, Coxim, V.1911, *F. C. Hoehne* 3326 (R). Vila Bela da Santíssima Trindade, 27.VII.1986, *M. Emulrich et al.* 6042 (R); **Pará**, Serra da Lua, 10.I.1969, *G. T. Prance s.n.* (R 124241).

U. fimbriata: VENEZUELA. **Amazonas**: Vicinity of Puerto Ayacucho, 22 Nov 1984, *Croat* 59209 (K, MO); Carretera Pto. Ayacucho hacia Samariapo, 30 Nov 1992, *Groger* 576 (K); Puerto Ayacucho, 7.XI.1953, *Maguire et al.* 36062A (K); Dept. Atures, sabanas ubicadas en la región de colinas y cerros al sur y sureste Del Cerro Camani, a unos 20-25km al W de San Juan de Manapiare (5°18'N, 66°16'W; 600m alt.) 10.X.1979, *Huber* 4612 (K); Dept. Atures, Caño Corocoro, al N del bajo Rio Ventuari (4°20'N, 66°35'W; 110m alt.) 22.VII.1978, *Huber* 2383 (K). Puerto Ayacucho, 13.I. 1942, *Williams* 13804; 13814 (F). **Amazonas**: Rio Sanariapo, alt. 100m, 08.IX.1944, *Julian A. Steyermark* 58434 (F); Puerto Ayacucho, altitude

124 m., 01.II.1942, *L. Williams s.n.* (F 1193871); **Apure**: Pedro Camejo (2°36'N, 67°16'W; 110m alt.) 23.II.1979, *Davidse & Gonzales 15612* (K). **Bolivar**, Cerro San Borja, 12.XII.1955, *J. J. Wurdack & J. V. Monachino 39835* (F).

U. laciniata: BRASIL, **Minas Gerais**: Diamantina: Ribeirão de Areia. Estrada Sopa-São João da Chapada, entroncamento a 13,1 Km da BR-259 (Diamantina-Gouveia) e 1,1 Km do entroncamento, 08.III.2012, J. Lovo 320 (RB); Santana do Riacho: KM 125 ao longo da Rodovia Belo Horizonte, Conceição do Mato Dentro, 03.III.1981, *S. Mayo, M. Gregory, I. Cordeiro, J.R. Pirani, M.C. Amaral & N.L. Menezes s.n.* (R 141614); Serra do Cipó, 06.III.1958, *Helinger & Castellanos 22.156* (R); Serra do Cabral, Buenópolis. Região do Cuba, no Sítio Lapa da Dança, 12.I.2006, *Lucia Pangaio 509* (HB). MG- 010, Ca. km 124, próximo da casa do IBDF, 19°15'33,2"; 43°31'44", 1354m alt., 11.II.2012, *A. Donza, V. Benedito & L. F. Donza 154, 155* (R); **Goiás**, Alto Paraíso de Goiás; Chapada Dos Veadeiros, S13°56'05.10"W47°26'39.29". 1465m alt., 23.VI.2007, *F. Rivadavia & V. Batista 2614* (SPF); Alto Paraíso de Goiás, Chapada dos Veadeiros, km 196 da estrada a. Paraíso – Teresina de Goiás. S13°55.476'W47°26.219', 1.400m alt., 19.III.1997, *F. Rivadavia-Lopes 652* (SPF); Alto Paraíso, Córrego Preto, Vila Do Moinho, 30.I.1993, *F. Rivadavia Lopes 180* (SPF); Alto Paraíso de Goiás: Povoado De São Jorge, ca.800m alt., 11.IV.1995, *F. Rivadavia Lopes & R.C.Ogassavara 368* (SPF); Alto Paraíso de Goiás, Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, Vila próxima a sede do IBDF, 09.II.1987, *S. Romaniuc Neto et al. 621* (R); Chapada Dos Veadeiros, Trilha dos saltos, próximo ao córrego da preguiça, 03.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. Baleeiro, R. Couto 2015* (R); Cristalina, 16°46'S; 47°37'W, 1050m altitude, ca. 5km da cidade, estrada para Paracatu, 04.II.1987, *J.R. Pirani 1543*, R.M. Harley, B.L.Stannard, A. Furlan, C. Kameyama, (SPF); Serra Dourada, 15°57'S,50°02'W. CA.750-800m altitude, 9.II.1988, *W.W. Thomas, J.R. Pirani, R. De Mello-Silva, J.A. Rizzo & J.B.Fernandes 5789* (SPF).

U. longeciliata: BRASIL, **Roraima**: Anauá. Caatinga com Barcella, *J.M. Pires, P.B. Cavalcanti, H.Magnago & N.T. Silva s.n.* 30.IV.1974 (IAN); Rodoviária Perimetral Norte, 53 km de Caracará para Amapá. Catinga do Anauá com Barcella, 29.VI.1974, *J.M.Pires & P. Leite N° 14795 – 14831*(IAN); Região do Mojú, Rio Mojú terreno arenoso úmido, campina, 11.IV.1957, *R.L. Fróes 33175* (IAN). **Pará**: Campos de Marapí, 07.VI.1974, *N. A. Rosa s.n.* (IAN 142406); Rio Jamaracará entre o acampamento e a cachoeira. Col: *A.G.Black, W.*

Engler, P. Cavalcante & A. Silva 57-19540. 26.V.1957 (IAN). COLÔMBIA, Rio Inírida, 27-X-1963, A. Fernandez Pérez 6131 (RB).

U. parthenipipes: BRASIL, **Bahia**: Palmeiras, Capão, alagado na trilha da Cachoeira da Fumaça, 03.VII.2012, *A. Donza 186* (R). Pindobaçu, Cachoeira da Fumaça. (10° 31'01,6" S, 040° 20' 38,83" W) 29.IX.2007, *F. S. E. Santo 86* (R); Pindobaçu, Cachoeira da Fumaça. (10°39'58,70" S; 040°21'58,30"W). 26.VIII.2010, *M. Oliveira 5064 & S. R. S. Xavier* (R); Miguel Colmon, próximo a sete passagens. (11°23'53"S; 40°32'38W). 09.IX.2007, *E. P. Queiroz & F. A. Queiroz 2363* (HRB); Mucugê, Piabinha. (12°59'33"S 41° 20'30"W), 12.I.1997, *A. S. Conceição, S. L. Silva & H. P. Bautista 185*(HRB); Morro do Chapéu. (11°37'42"S; 041°00'03"W), 05.III.1997, *R. Harley et al. 6038* (HRB); Abaíra, Catolés, 02.V.1999, *G. L. Campos & A. S. Conceição 36* (HRB); Catolés, Campo do Ouro Fino, 12.VII.1999, Col. *G. L. Campos 90* (HRB); Catolés Tijuquinho. 11.VII.1999, *G. L. Campo 81* (HRB); Abaíra, Catolés, Campo das Brenhas, 05.V.1999, *G. L. Campos & A. S. Conceição 58* (HRB); Abaíra, Catolés, Campo das Brenhas, 05.V.1999, *G. L. Campos & A. S. Conceição 59* (HRB); Mucugê, Unidade de Manejo Sustentável, 06.IV.1997, *H. P. Bautista & S. L. Silva 339* (HRB); Mucugê, 12°57'26"S; 41°19'14"W), 12.VII.1996, *H. P. Bautista et al. 3543* (HRB). Mucugê, Cemitério Bizantino, nas proximidades da cidade, Campo rupestre, 12-VII-2009, *M. M. Saavedra 980* (RB). Serra do Sincorá, ca 15km. of Mucugê on the road to Guiné & Palmeiras, 26.III.1980, *R. M. Harley 20966* (RB).

U. purpureocaerulea: BRASIL, **Bahia**: Abaíra, Campo do Bicota (13°19'58,1"S; 41°50'37,8"W) 1465 m alt., 30.VI.2012, *A. Donza, C. P. Bove, P. Philbrick, T. Philbrick 174* (R); Abaíra, Caminho Boa Vista para Bicota. 1200-1600 m, 9.VII.1995, *F. França et al. 1317* (HUEFS); Abaíra, Campo do Ouro Fino. (13°15'N, 41°54'W) Alt:1600-1700 m, 23.III.1992, *T. Laessoe & T. Silva 53322* (HUEFS). **Goiás**: Alto Paraíso de Goiás. Alt: 1000 m, 10.IV.1995, *F. R. Lopes et al. 362* (SPF); Alto Paraíso de Goiás. (S13°52.938' W47°23.611') Alt: 1110 m, 20.III.1997, *F. R. Lopes & C. N. G. de Araújo 663* (SPF); Alto Paraíso de Goiás. (S13°56' 05.10" W47°26'39,29") 1465 m alt., 23.VI.2007, *F. Rivadavia & V. Batista 2615* (SPF); Alto Paraíso de Goiás, 04.XI.1993, *F. R. Lopes 203* (SPF). **Minas Gerais**: Grão Mogol, 16°32'S; 42°55'W, 22.V.1982, *A. M. Giullietti et al. s.n.* (R141619).

U. rostrata: BRAZIL. **Bahia**: Abaíra, Distrito de Catolés, Campo do Bicota, 04.V.1999, *Campos & Conceição 50* (HRB); Abaíra, Garimpo do Bicota (13°20'N; 41°51'W, 1530 m

alt.), 24.III.1992, *Stannard & Silva 5280* (SPF, CEPEC, HUEFS, K); Abaíra, Mata do Cigano (13°16'N; 41°55'W, 1700-1800m alt.), 28.II.1992, *Sano & Laessoe 52382* (SPF); Abaíra, Serra do Barbado, 14.VII.2005, *Rivadavia et al. 2011* (SPF), Abaíra, Serra da Mesa, 15.VII.2005, *Rivadavia et al. 2029* (SPF); Barra da Estiva, ao sul da cidade, 22.VII.2005, *Rivadavia et al. 2093* (SPF); Ibicoara, cach. do Buracão, 12.VII.2005, *Rivadavia et al. 1990* (SPF), Ituaçu-Barra da Estiva, Morro do Ouro, 19.VII.1981, *Giuliette et al. 1264* (SPF); Lençóis (12°34'8"S; 41°24'54", 680m alt.), 15.VII.2005, *Moraes et al. 1* (HUEFS); Lençóis, Cach. do Sossego, 21.VII.2005, *Rivadavia 2091* (SPF); Mucugê, estr. p/Andaraí, 22.VII.2005, *Rivadavia 2092* (SPF); Palmeira, cach. da Fumaça, 20.VII.2005, *Rivadavia 2084* (SPF); Palmeiras, Cachoeira da Fumaça, 27.I.2005, *Donza 27* (R), Palmeiras, Águas Claras, 02.VII.2012, *Donza 182* (R); Palmeiras, Morro da Mãe Inácio, 25.I. 2000, *Conceição 728* (SPF); Piatã, Serra do Santana, 13.VII.2005, *Rivadavia 1998* (SPF); Rio de Contas, Pico do Itobira, 18.VII.2005, *Rivadavia 2066* (SPF).

U. sandwithii: GUIANA, Kaieteur Savannah: Potaro River, X.1881, *G.S. Jenman 1007, 1205* (K). Kaieteur Savannah: 1100m alt., 30.XII.1933, *T.G. Tutin 661* (K). **Atabapo**: T.F. Amazonas, 4°03'N 66°49'W, 98m alt., 11.X.1977, *O. Huber 1067* (K). **Bolivar**: S.E. de Canaima, 6°15'-62°47', 300-600m alt., II.1964, *Getulio Agostini 385* (K). SURINAME, **Paramaribo**: Vicinity of Zanderij, 19.IX.1976, *S. Mori, A. Bolten & R. Jansma 8337* (K). VENEZUELA, Kaieteur Savannah, 3.IX.1937, N. Y. Sandwith 1311(IAN); BRASIL, **Pará**, Campina do Ribeiro, 2° 7' 56'' S; 48° 57' 5'' W, 14.VIII.2000, *J. D. C. Arouck Ferreira 500* (HRB); Vigia, Campina do Itajura, Ilha De Colares, 28.IX.1954, *G.A. Black 54-16848* (IAN).

U. simulans: BRAZIL. **Amapá**: 20 minutos abaixo do rio Porto Platon, 0°44'N-51°22'W, 16.IX.1961, *J.M.Pires, W. M. Rodrigues, G.C. Irvine s.n.* (IAN113615); **Amazonas**: Humaitá, Tenharins km 132 pela transamazônica em direção a Pará (7°31'S; 63°10'W), 6 Jun 1980, *Jansen 459* (RB); Novo Aripuanã, BR 230, 150 km ao L de Humaitá e 30 km para S na Rod. do Estanho (8°20'S; 61°45'W), 16 Apr 1985, *Ferreira 5595* (INPA, RB); Rio Negro, Comunidade Aparecida, opposite mouth of Igarapé Tuari, near abandoned portion of Perimetral Norte (0°20'N; 67°18'W), 6. Nov 1987, *Maas et al. 6945* (RB, MG); São Gabriel da Cachoeira, Rio negro, "caatingas" de margem direita, 8 km acima da Ilha do Açai, 27 Jul 1991, *Martinelli & Ramos 14568* (RB). **Goiás**: Alto Paraíso Trilha para o Córrego Lajeado, 31.I.1993, *F. Rivadavia-Lopes 184* (SPF); Alto Paraíso, Parque Nacional Chapada dos Veadeiros, 06.II.1993, *F. Rivadavia-Lopes 205* (SPF); Alto Paraíso de Goiás, Chapada dos

Monteiros S13°55.476'W47°26.219' 1400 m de alt., 19.III.1997, *F. Rivadavia-Lopes 649* (SPF); Campo e cerrado, ca. 3km N. da Caldas Novas, Corumbá, S17°57'611' W48°.482', 725 m de alt., 5.III.2006, *F. Rivadavia 2168* (SPF); Cristalina, S16°42.997' W047°38.501' 1100 m de alt., 30.IV.1989, *F. Rivadavia-Lopes & R. K. Sato 980* (SPF); Cristalina, 1250m alt., 2.III.1966, *H. S. Irwin, J.W. Grear, Jr., R. Souza, R. Reis dos Santos s.n.* (IAN 129868); Rio Paraná ca. 35 km N. Formosa, 950m de alt., 30.III.1966, *H.S.Irwin, J.W.Grear, Jr., R. Souza, R. Reis Dos Santos s.n.* (IAN129985); Rio Cantá, Campina, 8.X.1951, *G.A. Black 51-13813* (IAN); Rio Cantá, Campina, 8.X.1951, *G.A.Black 51-13854* (IAN); Serra dos Cristais, 17°S 48°W. 02.III.1966, *H. S. Irwin et al. 13275* (R); Serra Dourada S15°59.730' W050°06.694', 575 m de alt., 1.V.1999, *F. Rivadavia-Lopes & R. K. Sato 1004* (SPF). **Mato Grosso:** Cuiabá, Coxipo da Ponte, III.1911, *F.C. Hoehne 3324* (R); N. S. do Livramento, 16°15'S, 56°24'W. 120-130 m alt., 24.III.1993, *M. Schessl 3161* (R); Poconé, 16°23'S, 56°25'W. 110-120 m alt., 6.VI.1992, *M. Schessl 2755* (R); Xavantina, 400m de alt., 16.VI.1966, *H.S.Irwin, R. Souza, J.W.Grear, R. Reis Dos Santos s.n.* (IAN). **Mato Grosso do Sul:** Fazenda Novo Horizonte, 21.IV.1978, *D. L. Amaral 83* (HBR); **Minas Gerais:** Córrego na estrada antiga (passa pelo lado de fora do PARNA Serra do Cipó) para o Poço Azul (19°21'12,4S;43°37'16,3"W) 841m alt., 11.II.2012, *A. Donza, V. Benedito, L. F. Donza 151* (R); São Tomé das Letras: Fazenda dos Correia, Paredão, 7.III.2003, *F.M. Ferreira & B. V. Moreira. 421* (R); **Pará:** Estreito – Marabá Km 1, 05.IV.1974, *G. S. Pinheiro & J. F. V. Carvalho s.n.* (IAN 142635); Vigia, campina do Palha, 10.VIII.1954, *G.A.Black 54-16744* (IAN); Maicuru, entre Curral Velho e Passagem Nova, 16.VIII.1955, *Black 55-18768* (IAN); Estreito-Marabá km 1, 5 Apr 1974, *Pinheiro & Carvalho 109* (IAN); Maracanã, Ilha de Algodal, praia da Princesa, 19-26 Jun 1991, *Bastos et al. 866* (MG); Maracanã, Ilha de Algodal, restinga da praia da Princesa, 22-25 May 1994, *Bastos et al. 1653* (MG); Maracanã, Ilha de Maiandeuá, 12 Jun 1994, *Bastos et al. 1674* (MG); Marajó, Salvaterra, Joanes, campina a margem direita do Igarapé do Limão, 25. IV.1980, *N. A. Rosa 3646* (MBM, MG, INPA); Marapanim, Vila de Cajutuba, 22.VIII.1994, *Neto & Lobato 1* (MG); Oriximiná, Campo de Ariramba, campina inundável da margem do Rio Jaramacaru, 8 Jun 1980, *Martinelli et al. 6880, 6897* (RB); Vigia, campina do Palha, 10.VIII. 1954, *Black 54-16744* (IAN). **Piauí:** Piracuruca, Parque Nacional das Sete Cidades, Córrego Barreiro. 04°03'45,6"S, 41°43'24,0" W., 23.VII.2007, *Mendonça, R. C. & Fagg. C. 6177* (IBGE); **Rio Grande do Norte:** Francisco Dantas, Fazenda Sacramento, 06.VII.1984, *A.C. Sarmiento 789* (HBR). **Rondônia:** Rio Cujubim 1°45'N – 50°58'W, 8.VIII.1962, *J. Murca Pires & Paulo B. Cavalcante s.n.* (IAN 118143); Sandy Savanna, Rio Cujubim e Flechal, 1°45'N – 50°58'W,

7.VIII.1962, *J. Murca Pires & Paulo B. Cavalcante s.n.* (IAN 117877); **Roraima**: beira do rio Branco, entre as Fazendas Capela e Bom Intento, 7.XI.1951, *G. A. Black 51-14602* (IAN); Boa Vista, Campina, 1.XI.1951, *G.A.Black 51-13999* (IAN); Boa Vista, Fazenda União, 01.II.1969, *Prance et al. 9573* (INPA, R); Boa Vista, Rio Anoá, 11 Nov 1973, *L. Coelho s.n.* (INPA 42093); Murupu region, along Boa Vista-BV 8 road (BR174) km 25, alt. 107m, 8.X.1977, *Coradin, L. & Cordeiro, M. R. 534* (IAN); Rio Cantá, 8 Oct 1951, *Black 51-13813; 51-13854* (IAN); Rio Uraricoera near Cruzeiro, 25.II.1967, *Prance et al. 4611* (IAN, F, R). **Tocantins**: Couto de Magalhães, campos gerais, terreno úmido e arenoso, 06.VII.1953, *R.L. Fróes 30182* (IAN); Mateiros, APA do Jalapão S10°22'21.6"W46°31'28.8" 415 m de alt., 12.VI.2006, *F. Rivadavia 2197* (SPF); Mateiros, Parque Estadual Jalapão, S10°33'53.9" W46°39'39.4" ca. de 440 m de alt., 13.VI.2007, *F. Rivadavia 2210* (SPF); Mateiros, Parque Estadual Jalapão, Cachoeiras das Velhas, S10°16'12.5"W46°52'52.8", 320m alt., 14.VI.2006, *F. Rivadavia 2215* (SPF); Novo Jardim S11°44'40.1" W46°43'11.7". 635 m de alt. 17.VI.2006, *F. Rivadavia 2234* (SPF); Ponte Alta Jalapão, Cachoiras da Sussuapara, S10°39'5.3" W47°26'44.6". 390 m de alt., 10.VI.2006, *F. Rivadavia 2185* (SPF); Ponte Alta, S10°31'45.8"W47°12'18,7". 350 m alt., 10.VI.2006, *F. Rivadavia 2189* (SPF); Ponte Alta: Estrada para Medeiros, S10°42'16.0" W47°30'14.3", 350 m alt., 18.VI.2006, *F. Rivadavia 2276* (SPF); Rio da Conceição, Balneário S11°24'19.5" W46°51'34.1". 510 m alt., 17.VI.2006, *F. Rivadavia 2251* (SPF).

U. seção *Avescaria*

U. neottioides: BRASIL, **Bahia**: Rio de Contas, rio abaixo da Ponto do Coronel, 28.VI.2012, *A. Donza, C.P. Bove, P. Philbrick, T. Philbrick 169* (R). **Goiás**: Alto Paraíso de Goiás, Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, 3.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. C. Baleeiro-Souza R. Couto 54* (R); Caiapônia, entre Jataí e Caiapônia, 28.VI.1966, *D. R. Hunt & J. F. Ramos 6250* (R); Caldas Novas, Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, 5.III.2006, *F. Rivadavia & G. Demets 2165* (SPF); Mossâmedes, Reserva Biológica da Serra Dourada, 1.V.1999, *F. Rivadavia e R. K. Sato 996* (SPF); **Minas Gerais**: PARNA Serra do Cipó, MG-232 em direção ao Morro do Pilar (19°13'24"S; 43°29'06"W, 1208 m alt., 11.II.2012, *A. Donza, V. Benedito, L. F. Donza 150* (R); PARNA Serra da Canastra, São Roque de Minas, primeira ponte após a entrada do Parque (Sede parte alta), 26.VI.2012, *A. Donza, C.P. Bove, P. Philbrick, T. Philbrick 164* (R). **Tocantins**: Palmas, Taquaruçu, 9/VI/2005, *C. P. Bove*

1488 et al. (R); Ponte Alta, Jalapão, cachoeira da Sussuapara, 10.VI.2006, *F. Rivadavia 2188* (SPF).

U. seção Avesicarioides

U. rigida: SIERRA LEONE, Sugarloaf Moutain, 11.VII.1978, *Harvey 145(K)*; Kent., 29.VIII.1958, *F. A. Melville & T. Hooker 362 (K)*; below Sugarloaf Moutain, 29.IX.1941, *E. Milne-Redhead 5156 (K)*; Sugarloaf Moutain, 01.XI.1951, *T.S. Jones 5156 239B (K)*. REPUBLIC OF GUINÉ, Fouta Djallon, 12.IX.1962.

U. seção Benjaminia

U. nana: BRASIL, **Minas Gerais**: Lima Duarte, Parque Estadual do Ibitipoca. Entre o Lago dos Espelhos e Monjolinho, 18-IX-2007, *B. Sette e Camara 2 (RB)*; **Goiás**: Alto Paraíso, no alto da cachoeira Água Fria, *C. P. Bove 2170 et al. (R)*; Córrego Preto, vila do Moinho, *F. Rivadavia 178*, 30.I.1993 (SPF); Cristalina, RPPN Linda Serra dos Topázios, 9.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. C. Baleeiro-Souza R. Couto 53 (R)*; Mineiros, lado sul do Parque Nacional das Emas, beira do rio Formoso, 4.V.1999, *F. Rivadavia & R. K. Sato 1062 (SPF)*; Montividiu, 40 km de Amorinópolis, km 105 da GO 174 para rio Verde, 2.V.1999, *F. Rivadavia & R. K. Sato 1009 (SPF)*; Pirenópolis, nascente brejosa com buritis à direita da estrada para os Três Picos, 22.IV.1999, *F. Rivadavia & R. K. Sato 917 (SPF)*; **Tocantins**: **Mateiros**, APA do Jalapão, estrada Ponte Alta - Mateiros, subindo Rio Novo alguns km a partir do acampamento da Korubo, 13.VI.2006, *F. Rivadavia 2203 (SPF)*; **Ponte Alta**, TO 457, estrada Dianópolis – Rio da conceição a 14 km do trevo, Balneário Cachoeira, 7.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. C. Baleeiro-Souza R. Couto 50 (R)*.

U. seção Calpidisca

U. livida: ANGOLA: **Huila**, Rio Quengue, 5km weslich der Mission Galang, ca. 1450m, 06. VII. 1952, *Hans und E. Hess-Wyss 52/2153 (K)*. MADAGASCAR: Mont Trafonaoby, parcelle I d'Andohahela Reserve Na turalle Integrale, Taolagnaro (24°33'S; 46°43' 1000-1957m alt., 07.IV.1994, *Randriamapionona 738 (K)*; Fort-Dauphim (centre) in N. de Ranopitso, 25.IX.1928, *H. Humbert 5855 (K)*. **Tamatave**, 27.IX.1912, *Vignier & H. Humbert*

403 (K). Tamatave, near lake S of Ambila Lemaitso, 19.I.1986, *L. J. Dorr, L. C. Barnett & A. Rakotozafy* 4590 (K). **Antsiranana**, Reserve Naturelle de marojejy; along the trail to the summit of Marojejy Est, NW of Mandena, 15.II.1989, *Jame, S. Miller & P.P. Lowry* 4169 (K). **Tolanaro**, foret de Mandena- Marais, 20.III.1989, *Nicolas Dumetz* (K). MEXICO, **Durango**, near La ciudad Mexiquillo, 2500m alt., 22.IX.1987, *P. Taylor & S. G. Knees* 410 (K); Durango, Metates, North of Cueva, 2650-2700 m alt., Sierra Madre Occidental, 29/30.VIII.1934, *Pennell, F. W.* 18.380 (US); **San Luis Potosi**, Sierra de San Miguelito, South of San Luis Potosi, Sierra Madre Orinetal, 1900-2000 m alt., 28. VII.1934, *Pennell, F. W.* 17.714 (US); **Temascaltepec**, Nanchititla, 20.II.1933, *Geo. B. Hinton* 3420 (K). District Mina gro., Manchon 1200m alt., 07.IX.1936, *Geo. B. Hinton* 9457 (K). **Chiapas**, Municipio of San Cristóbal las Casas, 06.III.1965, *D. E. Breedlove* 9234 (K). **Chiapas**, Municipio of San Cristóbal las Casas, 10.VIII.1965, *D. E. Breedlove & Peter H. Raven* 129055 (K). **Guerrero**, 1.5 miles West on logging Road off Mexico Highway 95 (Acapulco to Iguala), 25.X. 1975, *Kathleen M. Peterson* 324 (K). SOUTH AFRICA, **Natal**, St. Lucia Estuary, 18.X.1984, *C. J. Ward* 9786 (K). Natal, Mpendhle, 04.II.1984, *O. M. Hilliard & B. L. Burt* 17565 (K). Cape Province, Drakensberg, 17.II.1995, *S. P. Bester* 3573 (K). Gauteng, Johannesburg, 07.IX.1920, *C. E. Moss* 4988 (K). Rustenburg Distr. Tierkloof on farm Bavianskranz, 02.X.1976, *F. Venter* 1080 (K). TANZANIA, **Morogoro**, Uluguru North Catchment Florest Reseve, side of the ridge from Bondwa Peak to Nziwane, 1725-1750 m alt., 10.I.2001, *Jannerup & Mhoro* 226 (K).

U. sandersonii: SOUTH AFRICA, Natal, Near Pietermanitaburg, Tongaat Road, Noodsberg, 18.VI.1971, *J. Stewart* 1561 (K). Natal, Alexandra, Station Dumisa, 24.III.1911, *H. Rudatis* 1366 (K). Botanischer Garten Gieben (native of South Africa, Natal), 08.V. 1987, *Ursula Richter s.n.* (K).

U. seção Foliosa

U. tricolor: **Rio de Janeiro**: Araruama, Praia Seca, a 15 km após a entrada para Praia Seca, 03.II.1999, fl., fr., *Bove, C. P.* 422 (R). Cabo Frio, entre Lagoa de Araruama e Praia de Massambaba, brejo dos Espinhos, 20.XII.1982, fl., *Pedrosa, D. S. et al.* 742 (GUA). Carapebus, praia entre Lagoa Paulista e Lagoa de Carapebus, 23.IV.1999, fl., *Batista, C. P. R. et al.* 35 (R). Petrópolis, 12.IV.2012, fl., *Pellegrini* 214 (R). Quissamã, Lagoa Paulista, *Senna-Vale, L. et al. s.n.* (R 208828). Saquarema, Praia do Sossego, 28.VIII.1999, fl.,

Moreira, C. B. et al. 53 (R). Teresópolis, near border with Mun. Magé, 5 km SW of Teresópolis, elev. c. 1000 m, 22°28'S; 42°59'W, 28.XI.1986, fl., *Webster, G. L. 25859* (R). **Santa Catarina:** Santo Amaro da Imperatriz Parque Estadual do Tabuleiro, entorno do fragmento, beira de estrada, 28-V-2010, *A. Stival- Santos 2817* (RB).

U. seção Iperua

U. nephrophylla: **Rio de Janeiro:** Nova Friburgo, Monserrat, 30.IV.1923, fl., *Bandeira, M. C. V. s.n.* (RB 22625). Petrópolis, entre Araras e Vale das Videiras, Morro do Cuca, Campos de Altitude, 15.V.1986, *Martinelli, G., 11586* (RB). Rio de Janeiro, Estrada do Sumaré, 11.XII.2011, *Donza, A. M 135* (R). Santa Maria Madalena, Pedra Dubois, 28.II.1934, *Lima, S. 13270* (RB). Teresópolis, PARNA Serra dos Órgãos, prope Abrigo 4, 28.IV.1962, *Fromm, E. et al. 1216* (R); Serra dos Órgãos, Campo das Antas, 26.XII.1952, *Markgraf, F. 10474* (RB).

U. reniformis: **Rio de Janeiro:** Itatiaia, estrada entre o Abrigo Rebouças e o início da trilha para as Prateleiras, 21.X.2009, fl., *Couto, R. 280* (R). Petrópolis, Morro do Marco, 27.VIII.2008, fl., *Nadruz, M. 2222* (RB). Resende, Parque Nacional de Itatiaia, próximo ao abrigo Rebouças, 26.VI.1983, fl., *Casari, M. B. 1038* (GUA). Rio De Janeiro, Serra da Mantiqueira, 03.III.1931, fl., *Kaempfe s.n.* (RB87274). Santa Maria Madalena, Teresópolis, Parque Nacional da Serra dos Órgãos, 10.XII.2007, fl., *Polini, R. 244* (R).

U. seção Lloydia

U. pubescens: **Rio de Janeiro:** Itatiaia, Parque Nacional do Itatiaia, XII.2009, *J. Condack & A. Vasco G. 624* (R), Itatiaia, 26-II-1936, *A.C. Brade 15145* (RB). Teresópolis, PARNA Serra dos Órgãos, entre os abrigo 3 e 4, 29.IV.1962, fl., *Fromm, E. et al. 1232* (R),

U. seção Martinia

U. tenuissima: BRASIL. **Amazonas:** Tapajóz, I.1915, *J.Geraldo Kuhlmann 1393* (R). **Mato Grosso:** Casa de Pedra, Linha de Leste, IV.1911, *F. C. Hoehne 3315-3316* (R); Rio Juruena, II.1912, *F.C.Hoehne 5096* (R). **Pará:** Cacaual Grande, passagem, campo parcialmente inundado, 08.VII.1952, *G.A.Black 52-15519* (IAN); Campo do Jamaracará, perto do barracão.

Região do Ariramba, 26.V.1957, *G.A.Black, W. Engler, P. Cavalcante & A. Silvas 57-19633* (IAN). Santarém, Sítio Quadrangular, 26.V.2014, *A. Donza et al.* (R). **Tocantins**: Rio da Conceição, TO 476, estrada Dianópolis – Rio da Conceição a 45 km do trevo, entrada a direita ca. 6 km por estrada de terra, Cachoeira Cavalos Queimados, 7.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. C. Baleeiro-Souza R. Couto 51* (R). GUYANA. Potaro-Siparuni. Kaieteur Falls National Park, around airstrip, 05°10N'; 59°29W, 300 m alt., 13.VII.1993, Kelloff, C. L.; Rankin, K. & Gopaul 953 (US); Kaieteur Fall, 28-VIII-1933, *T.G.Tutin 644* (RB).

U. seção Oligocista

U. adpressa: BRASIL. **Amapá**: 03.I.1944, *J. T. Baldwin Jr. 4084* (F). **Goiás**: Chapada dos Veadeiros, 20.III.1971, *H. S. Irwin; R. M. Harley & G. L. Smith 32766.* (F). Chapada dos Veadeiros, campo úmido próximo ao córrego dos Ingleses, 2.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. Baleeiro, R. Couto 2003, 2009, 20011* (R); Chapada dos Veadeiros, Jardim de Maytrea (estrada Alto Paraíso-São Jorge, km 20), 5.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. Baleeiro, R. Couto 2053* (R). **Mato Grosso**: Xavantina: 14° 38' S, 52° 14' W, 16.VII.1968, *P. W. Richards 6465*(F). **Pará**: Trombetas, Rio Jaramararú, 28.V.1957, *P. Cavalcante 146* (F). Trombetas, Rio Jaramacarú, 5.VII.1912, *A. Durbe 11984* (F).

U. erectiflora: BRASIL. **Rio de Janeiro**: Araruama, Praia do Sossego (próximo à Praia Seca), ca. de 4 km da Rodovia Amaral Peixoto, 07.III.1999, *R. M. Lisboa & C. B. Moreira 15* (R); Cabo Frio, Road between Araruama lagoon and the main road Cabo Frio-Arraial do Cabo (22°55'S; 42°5'W), 16.VIII.1953, *Segadas-Vianna et al. 857* (R); Carapebus, Lagoa Comprida, 30.IX.1994, fl., *Bove, C. P. et al. 456* (R). Macaé, Lagoa de Carapebus, 10. X. 1979, fl., *Araujo, D. 3307* (GUA). Maricá, Barra de Maricá, 27.IX.1988, fl., fr., *Marquete, R. 148* (RB). Maricá, Restinga da Barra de Maricá, 27.IX.1988, *Marquete, R. et al. 148* (HBR); Restinga da Barra de Maricá, 03.XI.1989, *C. P. Bove, R. Anjos, L. Borré 409* (R); Rio De Janeiro, Restinga de Jacarepaguá, 19.V.1968, fl., *Viana, M. C. s.n.* (GUA 06056). **Bahia**: Ba-142, 6,6 km ao sul de Mucugê, *C. P. Bove, 12.I.2001, C. P. Bove, W. Costa, B.B. Costa 804* (R).

U. seção Orchidioides

U. alpina: GUYANA, Potaro-Siparuni, Pakaraima Mtns; Ireng River at Kurutuik Falls, 05°05'; 59°59', 670 m alt., 24.X.1994, *Mutchnick, P.; Henkel, T & Williams, R.* 196 (US). VENEZUELA. **Bolivar**: Sierra de Lema, Cabeceras de Rio Chicanán, 80 km (em línea recta) al suroeste de El Dorado, 60°5'; 62°W, 700 m alt., 22.VIII.1961, *Steyermark, J. A.* 89.411 (US).

U. seção Pleiochasia

U. dichotoma: AUSTRÁLIA, **Victoria**: Valley below the Horn, Mt. Buffalo, 30.XII.1952, R. Melville 2644 (K), Victoria, 02.XII.1979, *P. Taylor 17039* (K); **Victoria**, near Portland, 10.X.1952, R. Melville 1623 (K); disc. in moor Port Jackson, near Sydney towards Botany Bay, 1802, *J.J. Bennett s.n.* (K000779851); **Victoria**, 12.IV.1976, *G.W. Carr 6972* (K); Harty Mountain National Park, 19.I.1969, *W.M. Curtis s.n.* (K 2700.033); Gordon River Road, 23.I.1969, *W.M. Curtis s.n.* (K7470.000); Australian Capital Territory, 06.XII.1979, *P. Taylor 17042* (K).

U. seção Polypompholyx

U. multifida: AUSTRÁLIA, West Australia, near Perth: Sullivan Rock, 25km south of Armidale, 30/08/1992, *P.J. Rudall 24* (K); King George 3rd Sd., 1802, *R. Brown 2726* (K); King George's Sound, New Holland, 1835, *Maclean s.n.* (K779872).

U. seção Psyllosperma

U. longifolia: BRASIL, **Bahia**: Rio de Contas, Rio Brumado, 13°35'31,5; 41°46'47,4, 1020 m alt., 28.VI.2012, *A. Donza, P. Philbrick & T. Philbrick 170* (R); Ventura, 11°40'49,4"; 41°00'49,4", 19.XI.2008, *A. Oliveira & R. Moura 146* (R). **Rio de Janeiro**: Angra dos Reis, Parque Estadual Ilha Grande, Vila Dois Rios, na Cachoeira Mãe-d'Água, fl., *Barros, A. A. M. et al.* 1363 (RFFP). Rio de Janeiro, Estrada das Paineiras, 27.V.1992, fl., *Bove, C. P. et al.* 86 (R). São José do Vale do Rio Preto, Pedra das Flores 09-IX-1933, fl., *Santos, P.* 186 (RB).

U. praelonga: BRASIL, **Bahia**, Ventura, 19.XI.2009, fl. *Oliveira, A. & Moura, R.* 148 (R). **Goiás**: Chapadão do Céu, Parque Nacional das Emas, 500m da sede em Chapadão do Céu, 11/X/2006, *J. Paula-Souza 8302 et al.*(SPF). **Minas Gerais**: PARNA Serra do Cipó, alagado

ao longo da MG-010, ca. Km 109 (19°17'13,7"S; 43°35'21,7"W, 1178 m alt., 09.II.2012, *A. Donza, V. Benedito, L. F. Donza 141*(R); Santana do Riacho, Serra do Cipó Acesso pela Fazenda Inhame, trilha da Serra Morena, a Norte da Fazenda Inhame, 12-III-2009, *D.C. Zappi 2086* (RB). **Paraná:** Lapa Próximo ao rio Passo Dois. Campo alterado com brejos, 05.X.012, *R.C. Forzza 7325* (RB). **Rio de Janeiro:** Itatiaia, Mont'serrat, Parque Nacional do Itatiaia, 15.X.1922, fl., Kuhlmann, J.G., s.n. (RB 326499).

U. seção Setiscopella

Utricularia flaccida: BRASIL. **Bahia:** Lençóis, Paraíso, 25.II.2001, fl., *J.Costa et al. 302* (HBR); Miguel Calmom, 09.IX.2009, *E.P.Queiroz & F.A.Queiroz 2362* (HBR). Lençóis: Trilha para a Gruta do Lapão, 04-IX-1999, *Miranda, E.B. 210* (RB). Mucugê Capão do Correia, trilha para o Largo da Baixa. Estrada vicinal saindo Caraiba a 17,5Km da BA 142. Campo Rupestre, 11-VII-2009, *C.N. Fraga 2671* (RB).

Utricularia subulata: BRASIL. **Amazonas:** Rio Negro, Camamaus, 14.1928, *Luetselburg 22829* (R); Manaus, 18.XII.1968, *G. T. Prince, J. F. Ramos & L. G. Farias 9084* (R); Vale do Rio Cuquenán, X.1927, *G. Rondon 21 572* (R). **Ceará,** s. data, *Fr. Allemão* s.n. (R 3568). **Bahia:** Salvador, APA do Abaeté, 16.IX.1999, fl., *J. Costa & C.B. Nascimento 263* (HBR); Estrada Belmonte- Itapebi, Restinga. 13.VIII.1981, *H. S. Brito & S. G. da Vinha 107*. **Mato Grosso:** Morro Pedro, Chapada, III.1911, *Hoehne 1151* (R). Capepi no Rio Cururu, III.1912, *F. C. Hoehne 5248* (R). **Minas Gerais,** Serra do Itabira do Campo, 20.XII.1999, *J. G. Kuhlmann* s.n. (R); Pacáú, Serra da Mantiqueira, II.1913, *A. Lutz 406* (R). **Rio de Janeiro:** Arraial do Cabo, Estrada BR5 para Arraial do Cabo, 30.XII.1962, *Fromm, E. et al. 1328* (HB). Cabo Frio, Praia do Pontal, 1953, *Segadas-Vianna, F. et al. 1189* (R). Carapebus, próximo ao Canal de Macaé e Campos, 10.II.2009, *Baleeiro, P. C. et al. 3* (R). Macaé, Lagoa de Carapebus, 13. II. 1980, *Araujo, D. et al. 3531* (GUA). Maricá, Restinga de Maricá, 27.IX.1988, *Marquete, R. 146* (RB). Quissamã, Alagado na bifurcação para Visgueiro, *Bove, C. P. et al. 1616* (R). Rio de Janeiro, Restinga de Jacarepaguá, 16.VII.1966, *Pabst, C. F. J. et al. 8935* (HB). São João da Barra, 27.XII.1967, *Emmerich, M. 1892* (R). **Roraima,** Serra dos Surucucus 2°42-47' N;63°33-36'W, 14.II.1969, *G. T. Prince et al. 9890* (R); Serra da Lua, 2° 25-29' N; 60° 11-14', 10.I.1969, *G. T. Prance 9163* (R). **São Paulo,** Serra da Bocaina, Road to Pinheirinho, *Segadas-Vianna 3037*. (R).

U. seção Stomoisia

U. juncea: BRASIL. **Rio Grande no Norte**: Natal, Nisia Floresta, Lagoa do Carcará, 06.XI.2010, A. Oliveira 263a (R). **Bahia**: Maráu 5 km SE of Maráu at the junction with the new road North to Ponta do Mutá, 02-II-1977, R. M. Harley 18464, 18465 (RB); Alcobaça Between Alcobaça e Prado, on the coast road 12 km N. of Alcobaça, 16.I.1977, R.M. Harley 17975A (RB).

U. seção Utricularia

Utricularia foliosa: BRASIL. **Bahia**: Caetité, Lagoa da Barragem da Fazenda Porcos, 03.V.2005, fl., M.C. Ferreira et al 1248 (HBR); Malhada, Baixadões do Rio São Francisco, 02.IV.2001, fl., fr., J.G.Jardim et al. 3392 (HBR). **Rio de Janeiro**: Cabo Frio, Restinga de Cabo Frio, 15.VIII.1966, fl., fr., Sucre, D. 1017 (HB); Campos dos Goytacazes, Lagoa Feia, Coroa do Antonio, I. 1985, fl., Casari, M. B. et al. 743 (GUA). Carapebus, Lagoa de Jurubatiba, 13.IX.2005, fl., fr., Bove, C. P. et al. 1598 (R). Itaguaí, Estrada de Itaguaí, 29.IV.1963, fl., fr., Pereira, C. 7596 (HB); Macaé, Lagoa Comprida, 27.IV.1982, fl., fr., Araujo, D. et al. 4995 (GUA); Maricá, Restinga alagada próximo à S. José do Imbassá, 23.XI.1983, fl., fr., Farney, C. & Landolt, E. 378 (RB); Petrópolis, lagoa no interior do Km 29 da Estrada Rio-Petrópolis, II.1938, fl., fr., Lutz, B. 1066 (R); Quissamã, estrada para Lagoa Pires, 29.IV.2009, fl., fr., C. P. Bove et al. 1992 (R). Rio de Janeiro, 13.IV.1938, fl., fr., Passarelli, A. 11 (R); São Francisco de Itabapoana, Gargaú, 21.VIII.2003, Fraga, C. N. 1028 (RB); Saquarema, Loteamento Villatur saquarema, APA restinga de Massambaba, Reserva Ecológica Estadual de Jacarepiá, Lagoa de Jacarepiá, 22°55'14,2"S; 42°25'28,3"W, 28.IX.2008, fl., fr., Barros, A. A. M. & Jascone, C. E. 3357 (RFFP); Silva Jardim, Reserva Biológica de Poço das Antas, próximo à represa Juturnaíba, 5.XI.1982, fl., Martinelli, G. 8819 (RB).

U. olivacea: BRASIL, **Goiás**: Alto Paraíso de Goiás, Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros, C. P. Bove, A. Oliveira, P. C. Baleeiro-Souza R. Couto 2028 (R), 3/VI/2009 (R); Cristalina, nascente brejosa com buritis, fazenda Mont' Serrat, ca. 15 km ao sul de Cristalina, F. Rivadavia & V. Batista 2658, 30/VI/2007 (SPF); Santa Cruz de Goiás, nascente brejosa

com buritis a esquerda da GO 139 em direção a Caldas Novas, 17 km antes do entroncamento com a GO 413, *F. Rivadavia & R. K. Sato 987*, 30/IV/1999 (SPF). **Rio de Janeiro:** Carapebus, Lagoa Comprida, 12.IX.2005, fl., *Bove, C. P. et al. 1592* (R). Macaé, Lagoa Comprida, 24.VIII.1982, fl., *Araujo, D. et al. 5182* (GUA). Rio de Janeiro, Baixada de Jacarepaguá, FEEMA, 17.VII.1984, *Bianchi s.n. est.* (GUA 27237).

U. seção Vesiculina

U. cucullata: BRASIL, **Goiás**, 23.VI.1966, *D. R. Hunt & J. F. Ramos 6159* (R); estrada Caiapônia-Iporá a 54 km do trevo, 19.XI. 1999, *C. P. Bove, A. Gil & C. B. Moreira 669* (R); Rio Verde, BR-060 a 1 km leste do Rio Doce, 17°50'7,8"; 51°24'13,4", 782 m alt., 16.I. 2004, *C. P. Bove, W. Costa & B.B. Costa 1329, 1330* (R). Estrada Alto Paraíso – São Jorge e 12,2 km de São Jorge, 14°8'11,2"; 47°42'58", 1191m alt., 14.I.2010, *C. P. Bove et al. 2167* (R); **Minas Gerais:** Poços de Caldas, 23.XI.1964, *M. Emmerich 2255* (R); Poços de Caldas, 12.II.1965, *M. Emmerich 2392* (R); **Paraná:** Carambei, Castro, 13.IV.1966, *Hatschbach 14186* (R); Capão Grande, 21.XII.1903, *P. Dusen 2869* (R); **São Paulo**, XII.1932, *A. C. Brade 12273* (R); São Paulo, Santo Amaro, 24.VII.1911, *A. C. Brade 5864* (R); Ypiranga, 31.XII.1911, *Brade 5866* (R); **Tocantins**, Parque Estadual do Jalapão, estrada para Mateiros, ca. 70 km de Ponte Alta, 15.VI. 2010, *C. P. Bove, P. Philbrick, T. Philbrick & B. Ruhjel 2235* (R).

Utricularia myriocista: BRASIL. **Bahia:** Mata de São João, Laguna Grande, 02.V.2004, fl., *E.P. Queiroz & F.A. Queiroz 563* (HBR). **Goiás:** Alto Paraíso de Goiás, Chapada dos Veadeiros, Sete Lagoas, 3.VI.2009, *C. P. Bove, A. Oliveira, P. C. Baleeiro-Souza R. Couto 2028* (R). **Mato Grosso:** Estrada Água-Boa- Cocalinho, km 58, 11.X. 1997, *C. P. Bove, R. M. Lisboa & S. Koehler 254* (R); Vila Bela, 14.VII.1985, *A. S. Oliveira et al. 1343* (R); Vila Bela da Santíssima Trindade, 28.VII.1986, *M. Emmerich et al. 6.060* (R); **Minas Gerais**, Belo Horizonte, Santa Luzia, 5.II.1935, *M. Barreto 6551* (R); **Roraima:** km 3 da estr. entre Boa Vista e Bonfim, 7.IX.2002, *W. Costa s.n.* (R); BRITISH GUIANA, 22.XI.1957, *C. D. Cook 190* (R).

Apêndice 2: Lista de caracteres morfológicos e seus estados utilizados na análise filogenética de *Utricularia* sect. *Aranella*.

1. *Rizoides*: **(0)** ausente; **(1)** presente.
2. *Estolão, quanto ao diâmetro*: **(0)** maior calibre (≥ 0.5 mm); **(1)** menor calibre (< 0.4 mm).
3. *Folhas, quanto à composição do limbo*: **(0)** simples; **(1)** composta
4. *Folhas, forma das pinas nas folhas compostas*: **(0)** lineares; **(1)** capilares
5. *Folhas, disposição das pinas nas folhas compostas*: **(0)** verticiladas; **(1)** dicotômicas; **(2)** alternas
6. *Folhas, filotaxia*: **(0)** em roseta; **(1)** alterna
7. *Folha, disposição das folhas alternas*: **(0)** ao longo do estolão; **(1)** base do pedúnculo.
8. *Folhas, forma do limbo*: **(0)** linear; **(1)** oblongo; **(2)** reniforme; **(3)** elíptica; **(4)** obovado; **(5)** circular; **(6)** flabelado.
9. *Folhas, pecíolo em relação ao limbo*: **(0)** indiferenciado; **(1)** diferenciado.
10. *Folhas, consistência*: **(0)** membranosa; **(1)** coriácea.
11. *Folhas, nervuras, número*: **(0)** uninervada; **(1)** multinervada.
12. *Folha, ápice, forma*: **(0)** agudo; **(1)** arredondado ou obtuso
13. *Folhas, base, forma*: **(0)** cuneada; **(1)** obtusa; **(2)** cordada; **(3)** truncada.
14. *Utrículo, posicionamento (inserção) nos rizoides*: **(0)** ausente; **(1)** presente.
15. *Utrículo, posicionamento (inserção) nos estolões*: **(0)** ausente; **(1)** presente.
16. *Utrículo, posicionamento (inserção) nas folhas*: **(0)** ausente; **(1)** presente.
17. *Utrículo, diâmetro*: **(0)** 0.15-0.5 mm; **(1)** 0.6 - 1.5 mm; **(2)** 1.6-2.5 mm.
18. *Utrículo, posição da abertura (boca) em relação ao pedículo*: **(0)** terminal; **(1)** lateral; **(2)** basal.
19. *Utrículo, forma*: **(0)** globoso; **(1)** ovoide.
20. *Utrículo, inserção em relação à folha*: **(0)** terminal; **(1)** lateral.
21. *Utrículos, glândulas externas, densidade na superfície*: **(0)** esparsas (igual ou menos de 3 glândulas); **(1)** densas (mais de 3 glândulas).
22. *Utrículos, glândulas internas, região da abertura, tipos*: **(0)** monofidas; **(1)** bifidas.
23. *Utrículos, glândulas internas, parede interna, tipos*: **(0)** bifidas; **(1)** quadrifidas; **(2)** trífidas.
24. *Utrículos, apêndice dorsal*: **(0)** ausente; **(1)** presente.
25. *Utrículos, apêndices dorsais, número*: **(0)** um; **(1)** dois; **(2)** três.
26. *Utrículo, apêndice dorsal, forma*: **(0)** subulado; **(1)** capilar; **(2)** laminar; **(3)**

arredondado.

27. *Utrículo, apêndice dorsal, integridade*: (0) inteiro; (1) ramificado; (2) bífido.
28. *Utrículo, apêndice dorsal, glândulas estipitadas*: (0) ausente; (1) presente.
29. *Utrículos, apêndice, ventral*: (0) ausente; (1) presente.
30. *Utrículos, apêndices ventrais, número*: (0) um; (1) dois.
31. *Utrículo, apêndice ventral, forma*: (0) subulado; (1) capilar; (2) laminar; (3) arredondado; (4) linear.
32. *Utrículo, apêndice ventral, integridade*: (0) inteiro; (1) bífido.
33. *Utrículo, apêndice dorsal, glândulas estipitadas*: (0) ausente; (1) presente.
34. *Escapo, tricomas glandulares*: (0) ausente; (1) presente.
35. *Escapo, base, papilas*: (0) ausente; (1) presente.
36. *Escamas*: (0) ausente; (1) presente.
37. *Escamas, tipos*: (0) peltadas; (1) basifixas.
38. *Escamas, base*: (0) auriculada; (1) não auriculada.
39. *Escamas da porção inferior, margem*: (0) inteira; (1) denteada; (2) fimbriada; (3) crenada (4) ciliada.
40. *Escamas da porção superior, margem*: (0) inteira; (1) denteada; (2) fimbriada; (3) crenada.
41. *Brácteas, tipos*: (0) peltadas; (1) basifixas.
42. *Brácteas, margem*: (0) inteira; (1) denteada; (2) fimbriada; (3) crenada.
43. *Brácteas, base*: (0) auriculada; (1) não auriculada.
44. *Bractéolas*: (0) ausente; (1) presente.
45. *Bractéolas, forma*: (0) ovada; (1) linear; (2) elíptica; (3) circular.
46. *Bractéolas, concrecência em relação às brácteas*: (0) conadas na base; (1) livres.
47. *Bractéolas, posição em relação ao pedicelo*: (0) distal; (1) proximal.
48. *Cálice, lobo superior, tamanho em relação ao lobo inferior*: (0) igual ou subigual; (1) desigual.
49. *Cálice, margem*: (0) inteira; (1) denteada; (2) fimbriada; (3) denticulada.
50. *Cálice, lobo superior, forma*: (0) oval; (1) oblongo; (2) circular; (3) deltoide; (4) obovado.
51. *Cálice, lobo superior, ápice*: (0) arredondado; (1) emarginado (2) agudo; (3) acuminado; (4) eroso.
52. *Cálice, lobo superior, nervuras*: (0) conspícuas; (1) inconspícuas.
53. *Cálice, lobo inferior, forma*: (0) oval; (1) oblongo; (2) circular; (3) deltoide; (4)

transversalmente elíptico

54. *Cálice, lobo inferior, ápice*: (0) arredondado; (1) emarginado.
55. *Cálice, lobo inferior, nervuras*: (0) conspícuas; (1) inconspícuas.
56. *Corola, tamanho (cm)*: (0) 0,2- 1; (1) 1,1-2; (2) 2,1-3.
57. *Corola, cor*: (0) amarela; (1) branca; (2) roxa, lilás, violeta e variações.
58. *Corola, lábio superior, forma*: (0) obovado; (1) quadrangular; (2) transversalmente elíptico; (3) ovado; (4) oblongo; (5) circular.
59. *Corola, lábio superior, ápice*: (0) arredondado; (1) bilobado; (2) emarginado; (3) truncado.
60. *Corola, lábio superior, saco basal*: (0) definido; (1) indefinido.
61. *Corola, lábio inferior, forma*: (0) obovado; (1) ovado; (2) transversalmente elíptico; (3) rômboico; (4) circular.
62. *Corola, lábio inferior, ápice*: (0) inteiro; (1) bilobado; (2) trilobado; (3) emarginado; (4) tetralobado; (5) pentalobado.
63. *Corola, lábio inferior, lobos, ápice trilobado, tamanho do lobo mediano em relação aos lobos laterais*: (0) subiguais; (1) menor ou reduzido; (2) maior.
64. *Corola, lábio inferior, curvatura*: (0) galeado; (1) não galeado.
65. *Corola, calcar, tamanho em relação ao lábio inferior*: (0) igual/subigual; (1) menor (2/3 até subigual); (2) dobro; (3) maior (até 1,5x); (4) reduzido (menor que 2/3).
66. *Corola, calcar, angulação em relação ao lábio inferior*: (0) agudo; (1) obtuso.
67. *Corola, calcar, ápice*: (0) obtuso ou arredondado; (1) agudo ou subagudo; (2) truncado.
68. *Fruto, forma*: (0) globoso; (1) elipsoide; (2) ovoide.
69. *Fruto, pedicelo, posição em relação ao eixo da infrutescência*: (0) reflexo; (1) ereta.
70. *Sementes, forma*: (0) globosa; (1) elipsoide; (2) lenticular; (3) piramidal; (4) cilíndrica; (5) ovoide; (6) obovoide; (7) oblonga; (8) fusiforme.
71. *Sementes, superfície*: (0) microverrugosa; (1) verrugosa; (2) rugosa; (3) lisa; (4) estriada; (5) granulosa; (6) microrugulosa.
72. *Sementes, testa, paredes periclinais*: (0) convexa; (1) côncava; (2) plana.
73. *Pólen, colporos, número*: (0) 3; (1) 4; (2) 5; (3) 6; (4) 7; (5) 8; (6) 9; (7) 10; (8) 11; (9) 12; (10) 13; (11) 15-17.
74. *Hábito*: (0) terrestre; (1) aquático; (2) epífita; (3) reófito; (4) litófito.

Apêndice 3: Matriz de caracteres morfológicos. Caracteres polimórficos: A=(0,1), B=(0,2), C=(0,3), D=(0,4), E=(1,2),F(1,4). G=(2,3), H=(2,4), I=(2,5), J=(3,4), K=(4,5), L=(5,6), M=(6,7), N=(8,9), O=(0,1,2), P=(0,2,3), Q=(0,4,6), R=(1,2,3), S=(3,4,5), T=(4,5,6), U=(5,6,7), V=(7,8,9), W=(2,3,4,5), X(6,7,8,9), Z=(5,6,7,8,9).

Táxons/caracteres	1										2										3										4									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>U. blanchetii</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1
<i>U. costata</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. fimbriata</i>	1	1	0	-	-	A	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2
<i>U. laciniata</i>	1	1	0	-	-	1	A	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	A
<i>U. longeciliata</i>	1	1	0	-	-	0	-	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	2	2
<i>U. parthenopipes</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	A	A
<i>U. purpureocaerulea</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. rostrata</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	-	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. sandwithii</i>	1	1	0	-	-	0	-	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	-	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	A	1	2	2
<i>U. simulans</i>	1	1	0	-	-	A	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	2	2
<i>U. delicatula</i>	?	?	A	-	-	1	0	D	1	0	0	1	0	?	?	1	1	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	1	-	-	-	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. lateriflora</i>	1	1	A	-	-	1	0	4	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	3	1	0	0	0	0	0	-	-	-	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. neottioides</i>	1	1	1	1	1	1	A	-	-	-	-	-	-	1	1	1	1	0	1	1	1	1	3	1	2	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>U. rigida</i>	1	1	1	1	1	1	A	-	-	-	-	-	-	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. nana</i>	1	1	0	-	-	1	0	D	1	0	0	A	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	-	-	-	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. livida</i>	1	1	0	-	-	1	0	Q	1	0	A	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	3	1	0	3	0	1	1	0	3	0	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. sandersonii</i>	1	1	0	-	-	1	A	Q	1	0	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	3	1	0	3	0	1	1	0	3	0	1	0	0	A	1	1	0	0
<i>U. chrysantha</i>	1	1	0	-	-	1	0	A	1	0	0	E	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	0	2	0	1	0	-	-	-	1	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. tricolor</i>	1	1	0	-	-	1	1	K	1	1	1	1	1	1	1	0	2	2	1	-	1	1	3	1	1	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. nephrophylla</i>	1	1	0	-	-	1	A	1	1	1	1	1	G	1	1	0	1	2	0	-	-	1	1	1	1	1	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. reniformis</i>	0	A	0	-	-	1	A	2	1	1	1	1	2	-	1	0	1	2	0	-	1	1	3	1	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. pubescens</i>	1	1	0	-	-	1	A	5	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	R	1	0	3	0	1	1	0	3	0	1	A	0	1	0	1	0	0
<i>U. tenuissima</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	G	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. simmonsii</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	A	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	-	-	-	0	-	-	-	-	0	0	0	-	-	-	-	
<i>U. caerulea</i>	1	1	0	-	-	1	A	4	1	0	0	1	0	1	1	1	A	?	1	1	0	1	3	1	0	2	0	1	0	-	-	-	1	0	0	1	0	1	0	0
<i>U. adpressa</i>	1	1	0	-	-	1	A	0	0	0	0	A	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. erectiflora</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	1	1	1	0	0

Táxons/caracteres	1										2										3										4									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0
<i>U. alpina</i>	0	0	0	-	-	1	1	3	1	1	1	1	0	0	1	0	1	2	0	-	1	1	3	1	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. striatula</i>	1	1	0	-	-	1	A	K	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	-	0	A	3	1	0	0	2	1	0	-	-	-	0	0	0	A	0	1	3	3
<i>U. dichotoma</i>	1	A	0	-	-	A	0	4	1	0	0	1	0	0	1	0	2	1	0	-	1	1	3	1	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>U. multifida</i>	1	-	0	-	-	0	-	4	1	0	0	1	0	1	-	0	2	2	1	-	1	1	3	1	0	2	2	0	0	-	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>U. longifolia</i>	1	0	0	-	-	1	A	J	1	1	1	A	0	1	1	0	1	2	0	-	1	1	3	1	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	0
<i>U. praelonga</i>	1	0	0	-	-	1	A	D	A	A	A	A	0	0	1	0	1	2	0	-	1	1	3	1	1	0	0	0	0	-	-	-	0	0	0	1	1	1	0	1
<i>U. flaccida</i>	1	1	A	0	2	1	A	D	1	0	0	1	0	1	1	1	A	1	1	1	1	1	3	1	1	0	1	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	0	0
<i>U. subulata</i>	1	1	A	0	2	1	0	D	0	0	0	A	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	3	1	1	0	1	0	0	-	-	-	0	0	1	1	1	1	4	0
<i>U. cornuta</i>	1	1	0	-	-	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	A	1	1	1	?	0	1	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	1	0	1	1	1	0	0
<i>U. juncea</i>	1	1	0	-	-	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	0	-	-	-	0	0	-	-	-	0	1	0	1	1	1	0	0
<i>U. foliosa</i>	0	0	1	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	0	1	A	1	A	1	1	1	3	1	1	0	1	0	0	-	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>U. olivacea</i>	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	A	1	1	-	1	1	3	1	1	1	1	0	0	-	-	-	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>U. cucullata</i>	0	0	1	1	0	1	1	-	-	-	-	-	-	-	0	1	E	0	1	0	1	1	3	0	-	-	-	0	1	0	4	0	0	1	0	0	-	-	-	-
<i>U. myriocista</i>	0	0	1	1	0	1	1	-	-	-	-	-	-	-	0	1	E	0	1	0	1	1	3	0	-	-	-	0	0	-	-	-	0	1	0	0	-	-	-	-

Apêndice 3 (continuação): Matriz de caracteres morfológicos. Caracteres polimórficos: A=(0,1), B=(0,2), C=(0,3), D=(0,4), E=(1,2), F(1,4). G=(2,3), H=(2,4), I=(2,5), J=(3,4), K=(4,5), L=(5,6), M=(6,7), N=(8,9), O=(0,1,2), P=(0,2,3), Q=(0,4,6), R=(1,2,3), S=(3,4,5), T=(4,5,6), U=(5,6,7), V=(7,8,9), W=(2,3,4,5), X(6,7,8,9), Z=(5,6,7,8,9).

Táxons/caracteres	5										6										7													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<i>U. blanchetii</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	1	1	1	2	2	2	0	2	0	-	1	0	0	1	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. costata</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	4	0	0	1	0	0	2	3	0	0	2	0	-	1	2	0	0	0	1	5	F	0	0	0
<i>U. fimbriata</i>	1	2	0	1	0	1	0	0	2	2	0	1	2	1	1	0	0	3	0	0	4	0	-	1	0	0	0	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. laciniata</i>	1	A	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	0	2	2	E	0	2	F	-	1	0	0	1	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. longeciliata</i>	1	2	1	1	3	1	0	0	2	2	0	1	2	1	1	0	0	5	A	0	4	0	-	1	1	0	0	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. parthenopipes</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	E	0	3	0	0	0	-	1	1	0	1	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. purpureocaerulea</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	4	0	0	1	0	0	2	2	0	0	2	0	-	1	0	0	0	0	1	5	0	0	1	0
<i>U. rostrata</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	4	2	1	1	A	1	0	E	1	3	0	2	0	-	1	0	0	0	0	1	6	2	1	2	0
<i>U. sandwithii</i>	0	2	1	1	2	1	1	0	2	0	0	1	0	1	1	0	0	5	0	0	4	0	-	1	0	0	1	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. simulans</i>	1	2	0	1	3	1	0	0	2	2	0	1	2	1	1	0	0	3	0	0	4	0	-	1	0	0	0	0	1	5	0	0	E	0
<i>U. delicatula</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	2	0	2	1	4	0	-	1	1	0	0	0	1	0	6	1	3	0
<i>U. lateriflora</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	A	1	0	2	4	G	1	4	0	-	1	0	0	0	0	1	0	6	1	3	0
<i>U. neottioides</i>	0	0	1	0	-	-	-	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	5	2	1	2	2	0	1	1	0	0	1	1	7	2	1	Z	3
<i>U. rigida</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	2	3	-	1	1	0	2	0	1	7	3	1	G	3
<i>U. nana</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	B	0	0	0	1	0	0	4	C	1	2	C	-	1	3	1	1	A	0	0	1	0	W	0
<i>U. livida</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	A	2	0	0	1	4	0	-	1	0	0	1	0	1	6	?	1	S	0
<i>U. sandersonii</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	0	2	0	1	1	4	0	-	1	2	0	1	0	1	1	0	1	S	4
<i>U. chrysantha</i>	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0	0	1	1	1	0	F	G	1	4	4	-	1	0	1	1	0	1	6	1	0	E	0
<i>U. tricolor</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	0	1	4	1	1	E	2	3	0	1	2	0	-	1	0	0	1	0	1	8	1	0	X	0
<i>U. nephrophylla</i>	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	E	3	G	1	2	2	1	1	1	0	0	0	1	0	3	2	G	4
<i>U. reniformis</i>	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	2	1	0	1	1	2	2	3	0	1	2	2	1	1	3	0	1	0	1	4	3	2	T	B
<i>U. pubescens</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	P	0	0	1	0	0	2	4	C	1	4	0	-	1	2	0	1	0	1	6	0	0	K	0
<i>U. tenuissima</i>	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	2	1	1	1	1	0	E	3	2	0	4	0	-	1	0	0	0	1	1	5	2	1	G	0
<i>U. simmonsii</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	E	B	?	1	A	?	A	3	J	0	1	2	0	-	1	4	-	-	2	1	6	?	1	G	0
<i>U. caerulea</i>	0	0	1	1	2	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	0	E	4	2	1	1	C	-	1	0	0	0	A	0	6	6	1	A	0

Táxons/caracteres	5										6										7													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4
<i>U. adpressa</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	1	0	1	1	A	0	5	0	1	2	0	-	0	2	1	1	2	1	0	2	0	1	0
<i>U. erectiflora</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	G	1	0	1	1	0	0	0	C	1	4	3	-	0	2	1	1	2	1	5	1	0	G	0
<i>U. alpina</i>	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	2	1	2	0	1	2	0	-	1	1	0	1	2	1	8	3	0	T	2
<i>U. striatula</i>	0	3	1	1	?	1	1	1	0	2	A	1	1	A	1	0	1	3	1	1	2	5	-	1	0	0	1	0	0	6	?	1	0	H
<i>U. dichotoma</i>	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	0	B	1	2	0	-	1	1	0	0	0	1	6	0	0	A	0
<i>U. multifida</i>	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	1	2	1	1	1	2	3	1	1	2	2	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>U. longifolia</i>	1	0	1	1	1	0	1	1	3	0	G	1	0	1	1	2	2	3	0	1	2	0	-	1	0	0	1	0	1	5	1	0	U	D
<i>U. praelonga</i>	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	2	1	0	1	1	1	0	3	0	1	2	0	-	1	0	0	1	0	1	5	0	0	X	0
<i>U. flaccida</i>	0	0	1	0	-	-	-	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	J	G	1	2	2	0	1	1	0	2	0	1	1	5	0	B	0
<i>U. subulata</i>	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	3	0	1	2	2	0	1	0	0	1	0	1	7	5	1	L	0
<i>U. cornuta</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	3	1	1	1	0	?	2	1	4	0	-	0	0	1	1	2	1	5	1	0	1	0
<i>U. juncea</i>	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	3	1	1	1	0	0	0	1	4	0	-	0	0	1	1	0	1	5	1	0	O	0
<i>U. foliosa</i>	1	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2	0	1	2	0	-	1	1	0	0	0	0	2	1	0	B	1
<i>U. olivacea</i>	1	0	1	0	-	-	-	0	0	2	0	1	2	0	1	0	1	2	G	1	0	1	-	1	1	0	0	1	1	5	3	-	M	1
<i>U. cucullata</i>	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0	A	1	A	2	3	P	1	1	2	2	1	3	0	1	0	1	0	3	0	N	1
<i>U. myriocista</i>	0	0	1	0	-	-	-	0	0	0	0	1	0	0	1	E	2	5	0	1	1	2	2	1	0	0	1	0	1	0	3	0	V	1

1

2

DONZA AND BOVE: A NEW UTRICULARIA SPECIES

3

4

Taxonomic Novelties in *Utricularia* sect. *Aranella* (Lentibulariaceae)

5

6

Andreia Donza Rezende Moreira¹ and Claudia Petean Bove^{1,2}

7

¹Laboratório de Plantas Aquáticas, Departamento de Botânica, Museu Nacional,

8

Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista,

9

Rio de Janeiro, 20940-040, Brazil

10

²Author for correspondence (cpbove@hotmail.com)

11

12

13

14

15

16

17

18 **Abstract** — *Utricularia pseudofimbriata*, a new species of *Utricularia* sect. *Aranella*
19 from Venezuela, is described and illustrated. It is morphologically similar to *U.*
20 *fimbriata*. Notes on distribution, habitat and a comparative morphological analysis
21 between the new taxon and the other species of *Aranella* section are given. Furthermore,
22 *U. catolesensis* is corroborated as a synonym of *U. rostrata* and a re-evaluation of the
23 geographic distribution of *U. fimbriata* is presented. A dichotomous key is provided for
24 species in section *Aranella*.

25

26

27 **Keywords**— aquatic plants, carnivorous plants, new species, taxonomy.

28

29 **Resumo**— Uma nova espécie para a seção *Aranella*, *Utricularia pseudofimbriata*, da
30 Venezuela, é descrita e ilustrada. Esta é considerada morfologicamente similar a *U.*
31 *fimbriata*. São fornecidas notas sobre distribuição, habitat e uma análise da morfologia
32 comparada entre a nova espécie e os demais táxons da seção *Aranella*. É corroborada a
33 sinonimização de *U. catolesensis* em *U. rostrata*. É reavaliada a distribuição geográfica
34 de *U. fimbriata*. É apresentada uma chave dicotômica para a identificação das espécies
35 da seção *Aranella*.

36

37 *Utricularia* L. comprises about 220 species and is the largest genus of
38 Lentibulariaceae. This genus is distributed worldwide and South America is considered
39 to be its geographic origin (Müller et al. 2006). Taylor (1989) recognized two
40 subgenera: *Polypompholyx* (Lehm.) P. Taylor with two sections and *Utricularia* P.
41 Taylor with 33 sections. Jobson et al. (2003) identified three major clades within
42 *Utricularia*. These authors considered subgenus *Utricularia* as paraphyletic, with *U.*
43 sect. *Pleiochasia* Kamiński (treated by Taylor (1989) as part of the subgenus
44 *Utricularia*) within *U.* subg. *Polypompholyx*. Moreover the latter was resolved as sister
45 to subgenera *Utricularia* + clade U5-8 (latter formalized as sect. *Bivalvaria* S. Kurz).
46 Müller & Borch (2005), in order to reconcile their phylogenetic relationships hypothesis
47 of the genera to the classification, reestablished the subgenus *Bivalvaria* and a new
48 circumscription of the subgenera *Polypompholyx* and *Utricularia* (see Müller & Borch
49 2005 for details). Reut & Jobson (2010) also identified three clades within *Utricularia*
50 and adopted the classification of Müller & Borch (2005).

51 *Utricularia* sect. *Aranella* (Bainhart) P. Taylor is composed of terrestrial herbs.
52 Most species in this section occur from sea level to mid-high elevation (up to 1750 m)
53 as part of “campos rupestres” and savanna vegetation in South America (especially
54 Brazil). *Utricularia simulans* is an exception, as it occurs throughout much of the
55 Americas as well as in Africa.

56 Section *Aranella* is diagnosed by traps with a single, subulate, dorsal appendage;
57 a deeply bifid, ventral appendage, and a corolla upper lip with a well defined basal sac.
58 Such features as dentate or fimbriate scales, bracts, bracteoles, and calyx lobes are used
59 to distinguish species in this section (Taylor 1989).

60 Both monophyly and placement of the section *Aranella* in the subgenus
61 *Bivalvaria* is unresolved. The phylogenetic analyses of Jobson et al. (2003) and Müller

62 & Borsch (2005) used mutually exclusive species and distinct chloroplast DNA
63 sequences. Although both studies grouped species of the section together, corroborating
64 monophyly of this section, the topology in the respective cladograms were incongruent,
65 as well that one illustrated in the supertree generated by the matrix representation
66 approach showed in Müller et al. (2006), suggesting that *Aranella* section is
67 polyphyletic.

68 Taylor (1989) accepted nine species for section *Aranella*: *Utricularia blanchetii*
69 A. DC., *U. costata* P. Taylor, *U. fimbriata* Kunth, *U. laciniata* A. St.-Hil. & Girard, *U.*
70 *longeciliata* A. DC., *U. parthenopipes* P. Taylor, *U. purpureocaerulea* A. St.-Hil. &
71 Girard, *U. sandwithii* P. Taylor, and *U. simulans* Pilg. Recently two new species were
72 proposed: *U. rostrata* A. Fleischmann & Rivadavia (Fleischmann & Rivadavia 2009)
73 and *U. catolesensis* G. L. Campos, M. Cheek & Giul. (Campos et al. 2010).

74 Based on detailed studies of herbarium specimens of *Utricularia* sect. *Aranella*,
75 a new species of *Utricularia* is described and a synonym already stated by Fleischmann
76 (2012) is detailed. Also the geographic distribution to *U. fimbriata* is revised.

77

78 MATERIALS AND METHODS

79 This study was based on analysis of specimens of *Utricularia* from the following
80 herbaria: F, HRB, HUEFS, IAN, IBGE, INPA, K, MG, R, RB and SPF (acronyms after
81 Thiers, continuously updated). Macroscopic observation and measurements were
82 undertaken with a stereomicroscope. Seeds were sputter coated with gold-palladium
83 (40% - 60%), and then observed using a Jeol JSM 6390 LV Scanning Electron
84 Microscope (SEM), at the Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro,
85 Brazil.

86

87

TAXONOMIC TREATMENT

88 **Utricularia pseudofimbriata** A. Donza & C. P. Bove, sp. nov. – TYPE:

89 VENEZUELA. Estado Bolívar, Cerro San Borja, Río Orinoco, 100-300m alt., 12 Dec
90 1955 (fl., fr.) *J.J. Wurdack & J. V. Monachino 39835* (holotype: K!; isotypes F!, R!).

91 Small to medium size, probably perennial, terrestrial. Rhizoids numerous from a
92 short vertical stem, capillary ca. 0.15 mm wide, with numerous, slender, glandular
93 branches. Stolons few, capillary, 0.1–0.3 mm wide. Leaves few, rosulate from the stem
94 and scattered on the stolons, not obviously petiolate, the lamina narrowly linear, with
95 apex rounded, 3.6–6.10 mm long, ca. 0.3 mm wide, 1–nerved. Traps numerous on the
96 rhizoids, stolons and leaves, ovoid, 0.2–0.3 mm long, short stalked, the mouth lateral
97 with a single, short, subulate, dorsal appendage and a larger, apically bifid, ventral
98 appendage. Inflorescence erect, solitary, simple, 16–25 cm long. Peduncle terete, 0.4–
99 0.6 mm wide, glabrous. Scales few, the uppermost ones similar to the bracts but smaller
100 and narrower, 0.7–1.2 mm long, 0.5–0.8 mm wide, the lowermost ones basifixed,
101 broadly ovate in outline, 0.6–0.7 mm long, 0.25–0.45 mm wide, minutely papillose, the
102 base auriculate, the margin deeply fimbriate. Bracts basisolute, peltate, elliptic to oblong
103 in outline, 1.4–1.5 mm long, 0.9 mm wide, minutely papillose, margin fimbriate-dentate
104 with ca. 18 subulate teeth; bracteoles inserted distally on the pedicel, similar to the calyx
105 lobes but smaller, narrower, ca. 1.6 long, 1.1 mm wide, minutely papillose, basally
106 auriculate. Flowers few (1–2, rarely 3), raceme axis flexuous or flowers many, raceme
107 axis zig-zag; pedicels capillary, ascending. Calyx lobes subequal ca. 25 mm long, 20
108 mm wide, the outer surface minutely papillose; upper lobe circular in outline, apex
109 rounded; lower lobe broader, apex emarginate; the margins of both lobes deeply

110 fimbriate-dentate, the teeth subulate, ca. 1mm long. Corolla ca. 8 mm long, white with a
111 yellow spot at the base of the lower lip; upper lip ovate with apex rounded, the basal sac
112 with a distinct raised papillose marginal rim; lower lip limb approximately circular, the
113 base with a rounded \pm bilobed swelling, the apex rounded; palate papillose, spur
114 conical, with apex bifid, about as long as the lower lip. Filaments curved, ca. 1mm long,
115 the anther thecae distinct. Pollen 5-colporate, psilate, 24x21 μ m. Ovary globose; style
116 distinct; stigma lower lip circular, the upper lip obsolete. Capsule globose, ca. 1.7 mm
117 in diameter. Seeds ovoid, ca. 0.2 mm long, testa cells elongate, the anticlinal walls
118 straight, raised, the periclinal walls concave, microscopically verrucose. Figures 1, 2.

119 **Paratype** — VENEZUELA. Territorio Federal Amazonas, among rock outcrops below
120 mouth of Río Sanariapo, along Orinoco River, alt. 100-300 m, 8 Sep 1944 (fl., fr.) *J. A.*
121 *Steyermark & J. V. Monachino 58434* (F!).

122 **Etymology** —The specific epithet, *pseudofimbriata*, refers to the resemblance with
123 *Utricularia fimbriata*.

124 **Habitat, Distribution and Ecology**—*Utricularia pseudofimbriata* has been found
125 growing among rock outcrops. Sandy soil mixed with the subterraneous parts of the
126 paratype indicates that it also occurs in wet soil. Endemic to Venezuela, only known
127 from two localities in the Orinoco River. The species occurs at elevations from about
128 100 to 300 m. *U. pseudofimbriata* occurs in association with *U. subulata*, as well as
129 species of Eriocaulaceae and Poaceae.

130 **Phenology** — Flowering and fruiting in September and December.

131 **Taxonomic Discussion** — *Utricularia pseudofimbriata* is here considered a member of
132 *Utricularia* sect. *Aranella* due to its traps with a single, subulate, dorsal appendage;
133 bifid, ventral appendage and upper lip with a well-defined basal sac. Additional features

134 include linear leaves and ovoid seeds with testa cells elongate, anticlinal walls straight,
135 raised, periclinal walls concave and microscopically verrucose.

136 There are two morphologically distinct groups in *Utricularia* sect. *Aranella*. The
137 first one is composed by *U. fimbriata*, *U. longeciliata*, *U. pseudofimbriata*, *U.*
138 *sandwithii*, and *U. simulans*. This group is characterized by deeply fimbriate scales,
139 bracts, bracteoles, and calyx lobes; bracteoles inserted distally on the pedicel (except *U.*
140 *sandwithii*) and yellow flowers (Table 1). This group also shares the geographic
141 distribution, occurring in the Guiana Shield in the Amazon domain (except for *U.*
142 *simulans*, which occurs in the tropical Africa and tropical and subtropical America). The
143 second morphological group is composed by *U. blanchetii*, *U. costata*, *U. laciniata*, *U.*
144 *parthenopipes*, *U. purpureocaerulea*, and *U. rostrata*. The group is characterized by
145 dentate or entire scales, bracts, bracteoles, and calyx lobes; bracteoles inserted
146 proximally on the pedicel and white or violet flowers. This group is endemic to
147 “campos rupestres” in the Brazilian cerrado domain (except for *U. costata*, which
148 ranges into the Guiana Shield).

149 *Utricularia pseudofimbriata* is morphologically similar to *U. fimbriata*, due to
150 its elongate raceme, flexuous in few-flowered inflorescence or zig-zag on many-
151 flowered one, deeply fimbriate scales, bracts, bracteoles, and calyx lobes; and auriculate
152 bracteoles. However, *U. pseudofimbriata* differs from *U. fimbriata* in its basisolute
153 upper scales and bracts (versus basifixed scales and bracts) and white corolla (versus
154 yellow corolla). *U. pseudofimbriata* was found in two contiguous regions (Amazonas
155 and Bolívar states of Venezuela) in the Orinoco basin, whereas *U. fimbriata* is widely
156 distributed in Colombia (Vaupes state) and Venezuela (Apures, Amazonas and Bolívar
157 states).

158

159 *Notes on other Utricularia sect. Aranella species* — *U. fimbriata* is cited in the
 160 Brazilian checklist homepage (Miranda & Rivadavia 2013) with location noted for the
 161 states of Amazonas, Pará, and Roraima in the Amazon domain. After a detailed analysis
 162 of the material housed at IAN, INPA, MG (the three richest collections from the
 163 Amazon Forest) R, and RB, we conclude that all Brazilian material is *U. simulans*,
 164 which is similar to *U. fimbriata*. *U. fimbriata* does not occur in Brazil. Rather, *U.*
 165 *fimbriata* is endemic to Colombia and Venezuela as stated by Taylor (1989).

166 *Utricularia catolesensis* G. L. Campos, M. Cheek & Giul. was considered by
 167 Fleischmann (2012) as synonym of *U. rostrata* A. Fleischm. & Rivadavia. After the
 168 analysis herein of the holotype of the former species, and all paratypes of the latter, we
 169 agree with Fleischmann (2012).

170 Monophyly and phylogenetic position of the section *Aranella* is still an open
 171 question. Nowadays studies based on morphology and molecular data are in progress by
 172 us.

173

174

175 KEY TO SPECIES OF *UTRICULARIA* SECT. *ARANELLA* BASED ON TAYLOR

176 (1989: 238) AND FLEISCHMANN & RIVADAVIA (2009:158)

- 177 1. Scales, bracts, bracteoles and calyx lobes uniformly fimbriate or dentate
- 178 2. Bracteoles basifixed, inserted distally on the pedicel, resembling the calyx lobes but
 179 smaller
- 180 3. Pedicel about as long as the calyx lobes; raceme elongate, axis flexuous or markedly
 181 forming a zig-zag pattern.
- 182 4. Uppermost scales and bracts basifixed, corolla yellow *U. fimbriata*
- 183 4. Uppermost scales and bracts basisolute, corolla white *U. pseudofimbriata*

- 184 3. Pedicel less than half as long as the calyx lobes, raceme axis flexuous but never
 185 making a zig-zag pattern
- 186 5. Uppermost scales and bracts deeply fimbriate, auriculate; raceme axis straight or
 187 flexuous, short, usually few flowered *U. simulans*
- 188 5. Uppermost scales and bracts shortly dentate; raceme axis straight elongate, many
 189 flowered *U. longeciliata*
- 190 2. Bracteoles basisolute, inserted proximally on the pedicel, resembling the bract
 191 *U. sandwithii*
- 192 1. Scales, bracts, bracteoles or calyx lobes, fimbriate, dentate or entire, but rarely all of
 193 these different organs fimbriate or dentate together
- 194 6. Calyx lobes shortly fimbriate or dentate throughout; bracts and bracteoles sparsely
 195 dentate; peduncle base papillose
- 196 7. Corolla 1 cm long or longer; upper lip transversely oblong, c. 6 mm wide; spur acute,
 197 somewhat longer than lower lip *U. blanchetii*
- 198 7. Corolla less than 7 mm long; upper lip broadly obovate, less than 4 mm wide; spur
 199 subacute, considerably shorter than the lower lip *U. parthenopipes*
- 200 6. Calyx lobes dentate only in the distal half or not dentate; peduncle base smooth
- 201 8. Lowermost scales deeply fimbriate *U. laciniata*
- 202 8. Lowermost scales entire
- 203 9. Spur of corolla with apex obtuse, 2 – 3 times as long as the lower lip; upper lip
 204 scarcely longer than wide; calyx strongly nerved, the lower lobe longer.....
 205 *U. costata*
- 206 9. Spur of corolla with apex acute or shortly bifid, shorter or scarcely longer than the
 207 lower lip; calyx not strongly nerved, the lobes \pm equal or the upper lobe longer at
 208 anthesis

209 10. Upper lip of corolla not wider than calyx, quadrate to elliptic, scarcely longer than
 210 wide, constricted below the middle; spur curved upwards; calyx upper lobe with apex
 211 acute, enclosing the capsule in fruit; seed truncate-obovoid *U. rostrata*

212 10. Upper lip of corolla wider than calyx, transversely elliptic, much wider than long,
 213 not constricted; spur straight; calyx upper lobe with apex 3-dentate, not enclosing the
 214 capsule in fruit; seed ovoid *U. purpureocaerulea*

215

216 **Additional Specimens examined** – *Utricularia. catolesensis*: BRAZIL. **Bahia**:

217 Abaíra, Distrito de Catolés, Campo do Bicota, 4 May 1999, *Campos & Conceição 50*
 218 (HRB).

219 *U. fimbriata*: VENEZUELA. **Amazonas**: Vicinity of Puerto Ayacucho, 22 Nov 1984,
 220 *Croat 59209* (K, MO); Carretera Pto. Ayacucho hacia Samariapo, 30 Nov 1992, *Groger*
 221 *576* (K); Puerto Ayacucho, 7 Nov 1953, *Maguire et al. 36062A* (K); Dept. Atures,
 222 sabanas ubicadas en la región de colinas y cerros al sur y sureste Del Cerro Camani, a
 223 unos 20-25km al W de San Juan de Manapiare (5°18'N, 66°16'W; 600m alt.) 10 Oct
 224 1979, *Huber 4612* (K); Dept. Atures, Caño Corocoro, al N del bajo Rio Ventuari
 225 (4°20'N, 66°35'W; 110m alt.) 22 Aug 1978, *Huber 2383* (K). Puerto Ayacucho, 13 Jan
 226 1942, *Williams 13804; 13814* (F). **Apure**: Pedro Camejo (2°36'N, 67°16'W; 110m alt.)
 227 23 Feb 1979, *Davidse & Gonzales 15612* (K).

228 *U. simulans*: BRAZIL. **Amazonas**: Humaitá, Tenharins km 132 pela transamazônica
 229 em direção a Pará (7°31'S; 63°10'W), 6 Jun 1980, *Jansen 459* (RB); Novo Aripuanã,
 230 BR 230, 150 km ao L de Humaitá e 30 km para S na Rod. do Estanho (8°20'S;
 231 61°45'W), 16 Apr 1985, *Ferreira 5595* (INPA, RB); Rio Negro, Comunidade
 232 Aparecida, opposite mouth of Igarapé Tuari, near abandoned portion of Perimetral
 233 Norte (0°20'N; 67°18'W), 6. Nov 1987, *Maas et al. 6945* (RB, MG); São Gabriel da

234 Cachoeira, Rio negro, “caatingas” de margem direita, 8 km acima da Ilha do Açaí, 27
 235 Jul 1991, *Martinelli & Ramos 14568* (RB). **Pará**: Maicuru, entre Curral Velho e
 236 Passagem Nova, 16 Aug 1955, *Black 55-18768* (IAN); Estreito-Marabá km 1, 5 Apr
 237 1974, *Pinheiro & Carvalho 109* (IAN); Maracanã, Ilha de Algodal, praia da Princesa,
 238 19-26 Jun 1991, *Bastos et al. 866* (MG); Maracanã, Ilha de Algodal, restinga da praia
 239 da Princesa, 22-25 May 1994, *Bastos et al. 1653* (MG); Maracanã, Ilha de Maiandeuá,
 240 12 Jun 1994, *Bastos et al. 1674* (MG); Marajó, Salvaterra, Joanes, campina a margem
 241 direita do Igarapé do Limão, 25 Apr 1980, *N. A. Rosa 3646* (MBM, MG, INPA);
 242 Marapanim, Vila de Cajutuba, 22 Jul 1994, *Neto & Lobato 1* (MG); Oriximiná, Campo
 243 de Ariramba, campina inundável da margem do Rio Jaramacaru, 8 Jun 1980, *Martinelli*
 244 *et al. 6880, 6897* (RB); Vigia, campina do Palha, 10 Aug 1954, *Black 54-16744* (IAN).
 245 **Roraima**: beira do rio Branco, entre as Fazendas Capela e Bom Intento, 7 Nov 1951,
 246 *Black 51-14062* (IAN); Boa Vista, 1 Nov 1951, *Black 51-13999* (IAN); Boa Vista,
 247 Fazenda União, 01 Feb 1969, *Prance et al. 9573* (INPA, R); Boa Vista, Rio Anoá, 11
 248 Nov 1973, *L. Coelho s.n.* (INPA 42093); Murupu region, along Boa Vista-BV 8 road
 249 (BR174) km 25, alt. 107m, 8 Oct 1977, *Coradin & Cordeiro 534* (IAN); Rio Cantá, 8
 250 Oct 1951, *Black 51-13813; 51-13854* (IAN); Rio Uraricoera near Cruzeiro, 25 Feb
 251 1967, *Prance et al. 4611* (IAN, F, R).
 252 *U. rostrata*: BRAZIL. **Bahia**: Abaíra, Garimpo do Bicota (13°20'N; 41°51'W, 1530 m
 253 alt.), 24 Mar 1992, *Stannard & Silva 5280* (SPF, CEPEC, HUEFS, K); Abaíra, Mata do
 254 Cigano (13°16'N; 41°55'W, 1700-1800m alt.), 28 Feb 1992, *Sano & Laessoe 52382*
 255 (SPF); Abaíra, Serra do Barbado, 14 Jul 2005, *Rivadavia et al. 2011* (SPF), Abaíra,
 256 Serra da Mesa, 15 Jul 2005, *Rivadavia et al. 2029* (SPF); Barra da Estiva, ao sul da
 257 cidade, 22 Jul 2005, *Rivadavia et al. 2093* (SPF); Ibicoara, cach. do Buracão, 12 Jul
 258 2005, *Rivadavia et al. 1990* (SPF), Ituaçu- Barra da Estiva, Morro do Ouro, 19 Jul 1981,

259 *Giuliette et al. 1264* (SPF); Lençóis (12°34'8"S; 41°24'54", 680m alt.), 15 Jun 2005,
260 *Moraes et al. 1* (HUEFS); Lençóis, Cach. do Sossego, 21 Jul 2005, *Rivadavia*
261 *2091*(SPF); Mucugê, estr. p/Andaraí, 22 Jul 2005, *Rivadavia 2092* (SPF); Palmeira,
262 cach. da Fumaça, 20 Jul 2005, *Rivadavia 2084* (SPF); Palmeiras, Cachoeira da Fumaça,
263 27 Jan. 2005, *Donza 27* (R), Palmeiras, Águas Claras, 02 Jul 2005, *Donza 182* (R);
264 Palmeiras, Morro da Mãe Inácio, 25 Jan. 2000, *Conceição 728* (SPF); Piatã, Serra do
265 Santana, 13 Jul 2005, *Rivadavia 1998* (SPF); Rio de Contas, Pico do Itobira, 18 Jul
266 2005, *Rivadavia 2066* (SPF).

267

268

269 ACKNOWLEDGMENTS. We thank the curators of the following herbaria for kindly
270 providing access to their collections: F, HRB, HUEFS, IAN, IBGE, INPA, K, MG, R,
271 RB and SPF. Isabel L.Silva is thanked for the line drawings and Filipe G.C.M. da Costa
272 for his suggestions on an earlier version, and to Dr. Thomas Philbrick for the precious
273 suggestions and English language corrections on the manuscript. Financial support was
274 provided by Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica) – Museu
275 da Universidade Federal do Rio de Janeiro and CAPES/CNPq-PROTAX (grant to A.
276 Donza and C.P.Bove) is greatly appreciated.

277

278

279

280

281

282

283

284

285

LITERATURE CITED

286

287 Campos, G. L., M. Cheek, and A. M. Giuliatti, 2010. Uma nova espécie de *Utricularia*
288 L. (Lentibulariaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Sitientibus Série*
289 *Ciências Biológicas* 10(2-4): 233–235.

290 Fleischmann, A. 2012. The new *Utricularia* species described since Peter Taylor's
291 monograph. *Carnivorous Plant Newsletter* 41: 67–76.

292 Fleischmann, A. and F. Rivadavia. 2009. *Utricularia rostrata* (Lentibulariaceae), a new
293 species from the Chapada Diamantina, Brasil. *Kew Bulletin* 64: 155–159.

294 Jobson, R. W., J. Playford, K. M. Cameron, and V. A. Albert. 2003. Molecular
295 phylogenetics of Lentibulariaceae inferred from plastid rps16 Intron and trnL-F
296 DNA sequences: implications for character evolution and biogeography. *Systematic*
297 *Botany* 28: 157–171.

298 Miranda, V. F. O. and F. Rivadavia. 2013. Lentibulariaceae in Lista de Espécies da
299 Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro.
300 <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB19289> (accessed 12 September
301 2013).

302 Müller, K. F. and T. Borsch. 2005. Phylogenetics of *Utricularia* (Lentibulariaceae) and
303 molecular evolution of the trnK intron in a lineage with high substitutional rates.
304 *Plant Systematic and Evolution* 250: 39–67.

- 305 Müller, K. F.; T. Borsch, L. Legendre, S. Porembski, and W. Barlthlott. 2006. Recent
306 progress in understanding the evolution of carnivorous Lentibulariaceae (Lamiales).
307 Plant Biology 8: 748–757.
- 308 Reut, M. S. and R. W. Jobson, 2010. A phylogenetic study of subgenus *Polypompholyx*:
309 a parallel radiation of *Utricularia* (Lentibulariaceae) throughout Australasia.
310 Australian Systematic Botany 23: 152–161.
- 311 Taylor, P. 1989. The genus *Utricularia*: A taxonomic monograph. Bulletin Additional
312 series XIV. London: Royal Botanic Gardens, Kew.
- 313 Thiers, B. [continuously updated]. Index herbariorum: A global directory of public
314 herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.
315 <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (accessed 21 May 2013).

316 TABLE 1. Comparative morphology of the deeply fimbriate scales-bracts-bracteoles-sepals group in Sect. *Aranella*.

317

Taxon Upper scales: type Character	basifixed <i>U. fimbriata</i>	basifixed <i>U. longeciliata</i>	basisolute <i>U. pseudofimbriata</i>	basisolute <i>U. sandwithii</i>	basifixed <i>U. simulans</i>
Upper scales: base Peduncle axis	auriculate flexuous or zig-zag	not auriculate straight	not auriculate flexuous or zig-zag	not auriculate straight	auriculate straight
Bracts: type Lower scales: type	basifixed basifixed	basifixed basifixed	basisolute basifixed	basisolute basifixed	basifixed basifixed
Bracts: base Lower scales: base	auriculate auriculate	not auriculate not auriculate	not auriculate auriculate	not auriculate auriculate	auriculate auriculate

						318
Bracteoles: type	basifixed	basifixed	basifixed	basifixed	basifixed	319
						320
						321
Bracteoles: type	auriculate	not auriculate	auriculate	not auriculate	not auriculate	322
						323
						324
Corolla: colour	yellow	yellow	white	yellow	yellow	

Upper scales: base Peduncle axis	auriculate flexuous or zig-zag	not auriculate straight	not auriculate flexuous or zig-zag	not auriculate straight	auriculate straight
Bracts: type Lower scales: type	basifixed basifixed	basifixed basifixed	basisolute basifixed	basisolute basifixed	basifixed basifixed
Bracts: base Lower scales: base	auriculate auriculate	not auriculate not auriculate	not auriculate auriculate	not auriculate auriculate	auriculate auriculate
Bracteoles: type Upper scales: type	basifixed basifixed	basifixed basifixed	basifixed basisolute	basisolute basisolute	basifixed basifixed
Bracteoles: type	auriculate	not auriculate	auriculate	not auriculate	not auriculate

325

Corolla: colour

yellow

yellow

white

yellow

yellow 326

327

328

329

330

331

Figure legends

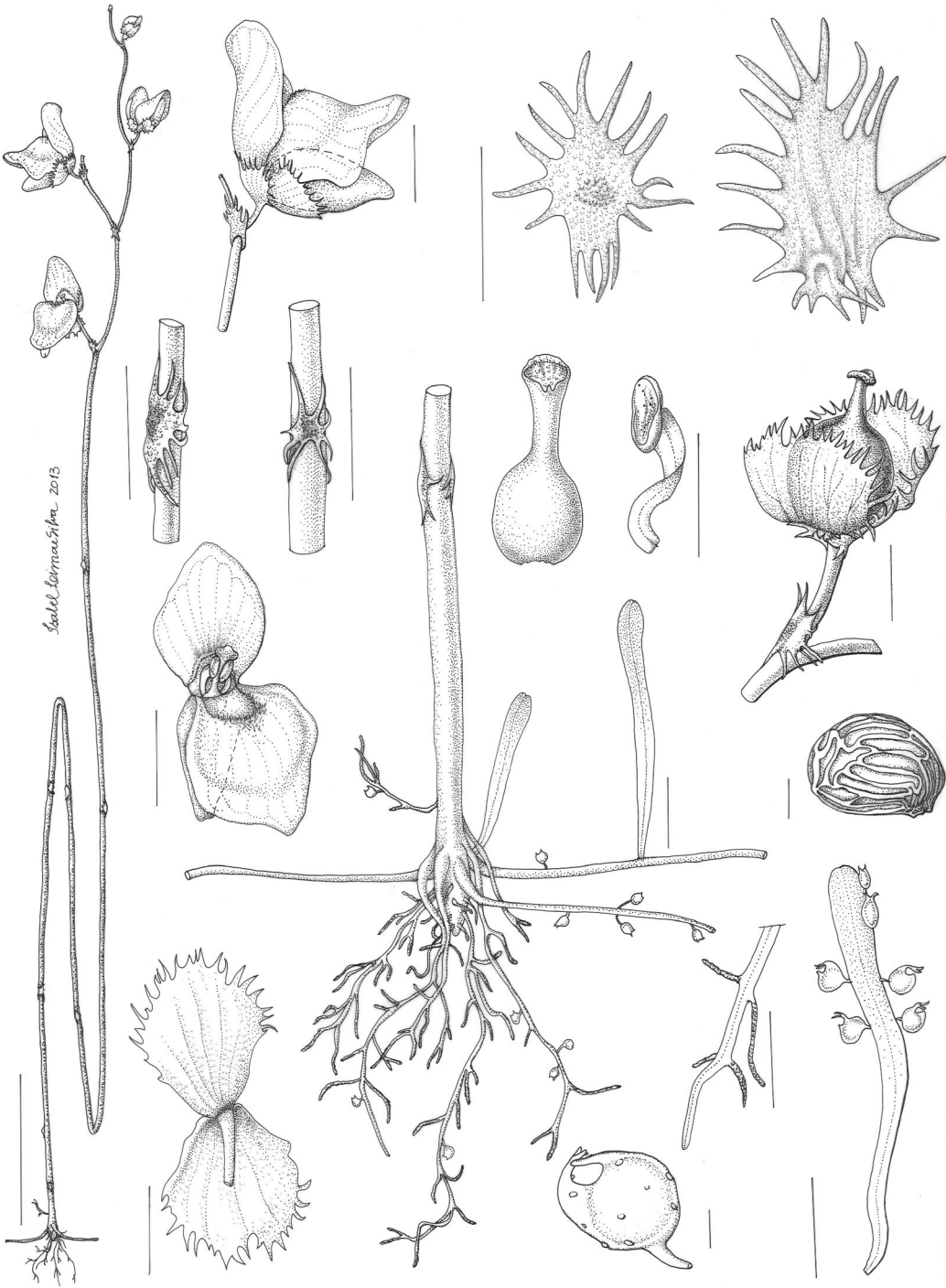


FIG. 1. *Utricularia pseudofimbriata*. A. Habit. B. Base of plant with stolons, rhizoids, traps, and leaves. C. Rhizoid branches. D. Leaf with traps. E. Trap with glands, lateral view. F. Lower scale. G. Upper scale. H. Bract. I. Bracteole. J. Calyx. K. Flower with bracts and bracteoles, lateral view. L. Flower, anterior view. M. Stamen. N. Pistil. O. Fruit with persistent calyx. P. Seed.

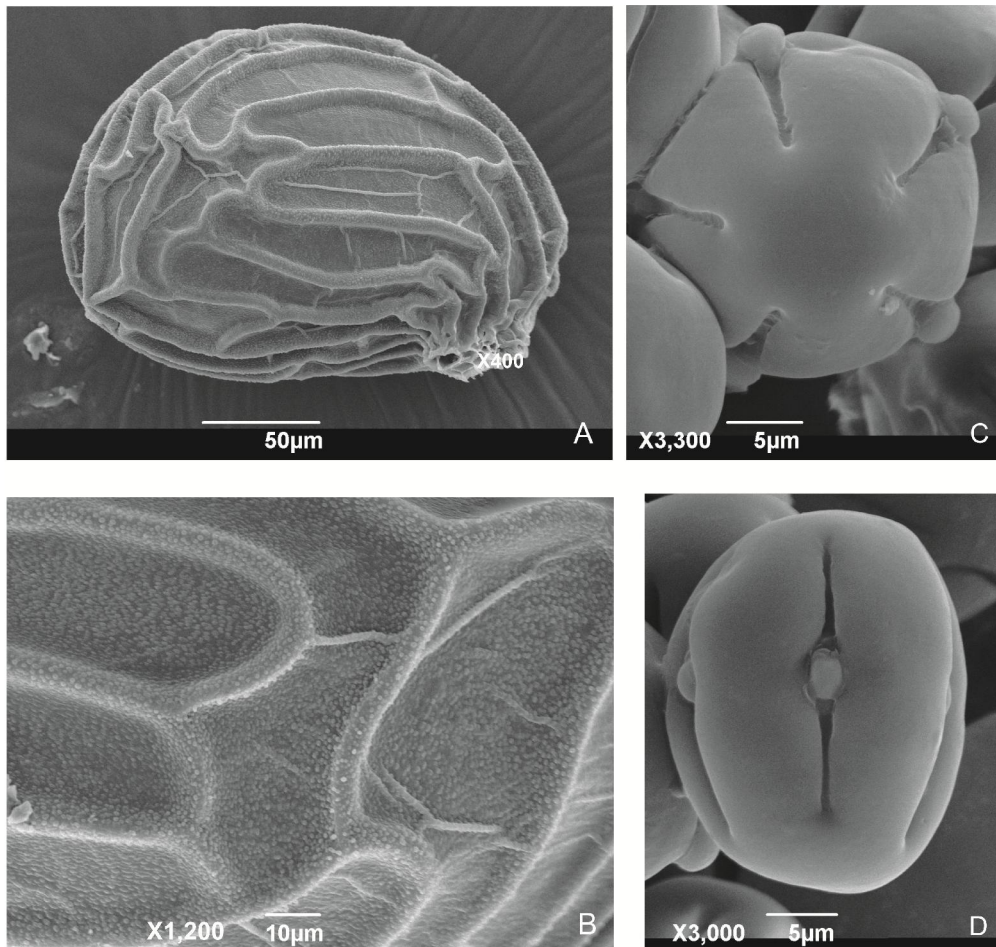


FIG. 2. Scanning electron micrographs of *Utricularia pseudofimbriata*. A. Seed. B. Seed detail showing surface ornamentation. C. Pollen grain in polar view. D. Pollen grain in equatorial view.

