

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta mestrado será disponibilizado somente a partir de 16/06/2022.

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

**ORIGEM E INFLUÊNCIA DE ESPÉCIES REATIVAS DE
OXIGÊNIO EM LINHAGENS DE LENTIBULARIACEAE
(LAMIALES) COM IMPLICAÇÕES EVOLUTIVAS**

Guilherme Camara Seber

Agrônomo

2020

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

**ORIGEM E INFLUÊNCIA DE ESPÉCIES REATIVAS DE
OXIGÊNIO EM LINHAGENS DE LENTIBULARIACEAE
(LAMIALES) COM IMPLICAÇÕES EVOLUTIVAS**

Guilherme Camara Seber

Orientador: Prof. Dr. Vitor Fernandes Oliveira de Miranda

Coorientadora: Prof. Dra. Priscila Lupino Gratão

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

2020

S443o Seber, Guilherme Camara
Origem e influência de espécies reativas de oxigênio em linhagens de Lentibulariaceae (Lamiales) com implicações evolutivas / Guilherme Camara Seber. -- Jaboticabal, 2020
78 p. : tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal
Orientador: Vitor Fernandes Oliveira de Miranda
Coorientadora: Priscila Lupino Gratão

1. Evolução. 2. Filogenia. 3. Genética. 4. Genoma. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal. Dados fornecidos pelo autor(a).



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: EFEITO E ORIGEM DE ESPÉCIES REATIVAS DE OXIGÊNIO EM LINHAGENS DE LENTIBULARIACEAE (LAMIALES), COM IMPLICAÇÕES EVOLUTIVAS

AUTOR: GUILHERME CAMARA SEBER

ORIENTADOR: VITOR FERNANDES OLIVEIRA DE MIRANDA

COORIENTADOR: MARCOS TULIO DE OLIVEIRA

COORIENTADORA: PRISCILA LUPINO GRATÃO

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

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

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

Prof. Dr. ROGÉRIO FALLEIROS CARVALHO (VIDEOCONFERÊNCIA)
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal - UNESP

Profa. Dra. ANA PAULA MORAES (VIDEOCONFERÊNCIA)
Universidade Federal do ABC-Campus São Bernardo do Campo / São Bernardo do Campo/SP

Pesquisador Dr. DOUGLAS SILVA DOMINGUES (VIDEOCONFERÊNCIA)
Departamento de Botânica / IB / UNESP - Rio Claro

Jaboticabal, 16 de junho de 2020

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

Guilherme Camara Seber, nascido em 05/09/1991, possui graduação em Engenharia Agrônômica pela UNESP – Câmpus de Botucatu, onde realizou estágio acadêmico, adquirindo experiência na área de melhoramento genético de grandes culturas. Foi bolsista de iniciação científica (CNPq) junto ao projeto intitulado “Seleção Individual com Teste de Progênes em Crambe”. Realizou estágio curricular no IMA (Instituto Mato-grossense do Algodão), obtendo experiência com melhoramento genético de plantas oleaginosas. É Mestre em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas) pelo Programa de Pós-Graduação homônimo, da UNESP – Câmpus de Jaboticabal. Trabalhou com a filogenia molecular de *Utricularia* sect. *Utricularia*, um grupo de distribuição mundial e classificação taxonômica complexa, obtendo experiência com filogenia e evolução de plantas. Atua nas áreas de biologia molecular e sistemática filogenética.

“A ciência atua na fronteira entre o conhecimento e a ignorância sem medo de admitir que não sabemos. Não há nenhuma vergonha nisso. A única vergonha é fingir que temos todas as respostas.” Neil deGrasse Tyson

Aos meus pais, Amanda Batista Camara Seber e Frederico Seber, pela estrutura básica sem a qual nada mais importa, pelo apoio durante toda a minha trajetória profissional e pelo exemplo de caráter, referência que sempre levarei comigo.

DEDICO

AGRADECIMENTOS

Agradeço a toda a equipe do Laboratório de Sistemática Vegetal (LSV), pelas discussões produtivas que direcionaram esse trabalho. Sou especialmente grato ao meu orientador, Vitor Fernandes Oliveira de Miranda, que ao longo desses anos na Pós-Graduação foi para mim uma fonte de conhecimento preciosa. As experiências que obtive fazendo parte da equipe do LSV são uma base importante da minha formação profissional, tendo sido também marcantes do ponto de vista pessoal.

Agradeço à equipe do Laboratório de Fisiologia Vegetal, especialmente à professora Priscila Lupino Gratão, ao professor Rogério F. Carvalho, à professora Durvalina M. M. dos Santos e à técnica Sônia M. R. Carregari, que deram apoio importante à realização do trabalho, oferecendo a estrutura necessária aos ensaios e assistência técnica fundamental.

À professora Amanda L. P. M. Peticarrari, agradeço a assistência durante a realização das análises estatísticas, o que resultou em uma parceria bastante proveitosa.

Gostaria também de agradecer ao professor Marcos Túlio Oliveira, que foi colaborador do trabalho durante sua fase inicial, e nos trouxe ideias muito interessantes para que conseguíssemos responder as questões que embasaram o projeto.

Agradeço à professora Sandra H. U. Trevisoli, que nos forneceu espaço na casa de vegetação climatizada na qual parte dos ensaios foram realizados. Ao funcionário Osmar L. Trentin, agradeço pela prontidão, me ajudando a ter acesso à casa de vegetação.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

Às agências de fomento, Fapesp (FAPESP: 2013/05144-0) e CNPq, que também auxiliaram a realização do trabalho mediante apoio financeiro.

Sou muito grato à UNESP, como uma instituição que participou da minha construção profissional desde a graduação. Admiro a capilaridade desta em todos cantos do estado de São Paulo, possuindo uma proposta inclusiva, sendo peça fundamental na produção de conhecimento científico no Brasil e na formação de quadros técnicos para a atuação profissional. Defender a universidade pública se faz necessário principalmente na atual conjuntura, em que nos deparamos com o negacionismo da ciência, mesmo ela sendo a chave para a superação das crises de nossos tempos.

SUMÁRIO

RESUMO

ABSTRACT

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. REVISÃO DE LITERATURA.....	5
2.1. Carnivoria em Lentibulariaceae.....	5
2.2. Evolução e sistemática de Lentibulariaceae.....	7
2.3. Taxas de substituição nucleotídica e contração genômica.....	11
3. OBJETIVOS.....	15
4. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
4.1. Mensuração de H ₂ O ₂ nos órgãos de espécies de Lentibulariaceae.....	15
4.1.1. Material vegetal.....	15
4.1.2. Mensurações de H ₂ O ₂	17
4.1.3. Análises estatísticas.....	17
4.2. Análises filogenéticas.....	20
4.2.1. Análise referente à possível relação entre o conteúdo de H ₂ O ₂ e o comprimento de ramos das linhagens.....	24
4.3. Ensaio relativo à detecção da origem do H ₂ O ₂ nos órgãos de <i>Utricularia foliosa</i>	25
4.3.1. Material vegetal.....	25
4.3.2. Instalação do experimento, coleta de dados e análises estatísticas.....	25

4.4. Ensaio relativo à averiguação da influência do ambiente aquático no conteúdo de H ₂ O ₂ em folhas de <i>Utricularia graminifolia</i>	28
4.4.1. Material vegetal.....	28
4.4.2. Instalação do experimento, coleta de dados e análises estatísticas.....	28
5. RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	30
5.1. Conteúdo de H ₂ O ₂ nos órgãos de espécies de Lentibulariaceae.....	30
5.1.1. <i>Utricularia reniformis</i> e <i>U. foliosa</i>	30
5.1.2. <i>Genlisea violacea</i> e <i>G. repens</i>	32
5.1.3. <i>Pinguicula gigantea</i> e <i>P. agnata</i>	33
5.1.4. Comparação entre as espécies e importância do H ₂ O ₂	33
5.1.5. As folhas fotossintetizantes são os órgãos que mais acumulam H ₂ O ₂	38
5.2. Análises filogenéticas.....	39
5.3. Correlação entre o conteúdo de H ₂ O ₂ nas folhas e o comprimento de ramos.....	51
5.4. Origem do H ₂ O ₂ nos órgãos de <i>Utricularia foliosa</i>	54
5.5. Influência do hábito no acúmulo de H ₂ O ₂ nas folhas.....	57
6. CONCLUSÕES.....	59
7. REFERÊNCIAS.....	60

ORIGEM E INFLUÊNCIA DE ESPÉCIES REATIVAS DE OXIGÊNIO EM LINHAGENS DE LENTIBULARIACEAE (LAMIALES) COM IMPLICAÇÕES EVOLUTIVAS

RESUMO – Lentibulariaceae é uma família de plantas carnívoras composta por três gêneros, *Pinguicula*, *Genlisea* e *Utricularia*. *Pinguicula* é um grupo irmão do clado composto por *Genlisea* e *Utricularia*, possuindo características plesiomórficas como as armadilhas relativamente simples, sendo suas folhas cobertas por uma mucilagem adesiva que captura presas. *Genlisea* possui armadilhas subterrâneas, em formato de forquilha e helicoidais em suas porções terminais, com fendas por onde pequenos organismos do solo se inserem. Já *Utricularia* possui armadilhas em formato de vesícula, denominadas utrículos, funcionais em meio aquoso via sucção. Na literatura, é proposta uma possível relação entre a carnivoría e altas taxas de substituição nucleotídica que ocorrem no clado *Genlisea-Utricularia*, pois o mecanismo ativo de captura de presas encontrado nos utrículos demanda muita energia, fazendo com que esses órgãos tenham altas taxas respiratórias. Um metabolismo respiratório maior pode resultar em uma superprodução de espécies reativas de oxigênio (ERO), moléculas sabidamente mutagênicas que podem estar relacionadas às altas taxas de mutações encontradas nos genomas do clado *Genlisea-Utricularia*. Além disso, esse clado possui as espécies com os menores genomas encontrados em angiospermas, fenômeno que está relacionado à ocorrência de uma acelerada evolução molecular. Foi mensurado o conteúdo de H₂O₂, uma das principais ERO, em vários órgãos de seis espécies de Lentibulariaceae: *Pinguicula gigantea*, *P. agnata*, *Genlisea violacea*, *G. repens*, *Utricularia reniformis* e *U. foliosa*. Foram realizadas análises filogenéticas com oito sequências, oriundas de dois compartimentos genômicos (cloroplasto e núcleo), em 114 espécies de Lentibulariaceae, inclusive as empregadas no estudo em questão. Testou-se a possível correlação entre o conteúdo de H₂O₂ nas folhas e o comprimento de ramos das espécies analisadas, baseando-se nas análises moleculares. Constatou-se a existência de correlação positiva entre o comprimento de ramos nas filogenias e o conteúdo de H₂O₂ nas folhas das espécies. Foi discutida também a origem dessa ERO nos órgãos das espécies de Lentibulariaceae, e *U. foliosa* foi empregada em um ensaio com essa finalidade. A influência do hábito no conteúdo de H₂O₂ dos órgãos também foi analisada, empregando-se *U. graminifolia* como modelo. Nesse caso, evidenciou-se que espécies terrestres tendem a acumular mais H₂O₂ em seus órgãos do que as aquáticas, que podem perder essa substância por difusão no ambiente aquático, havendo possíveis implicações evolutivas nesse fenômeno.

Palavras chave: ERO, *Pinguicula*, *Genlisea*, *Utricularia*, plantas carnívoras, substituição nucleotídica

ORIGIN AND INFLUENCE OF REACTIVE OXYGEN SPECIES IN LINEAGES OF LENTIBULARIACEAE (LAMIALES) WITH EVOLUTIONARY IMPLICATIONS

ABSTRACT – Lentibulariaceae is a family of carnivorous plants composed by three genera, *Pinguicula*, *Genlisea* and *Utricularia*. *Pinguicula* is a sister group of the clade composed by *Genlisea* and *Utricularia*, possessing plesiomorphic characteristics such as the relatively simple traps, being its leaves covered by an adhesive mucilage that capture prey. *Genlisea* has underground, fork-shaped and helical traps, with slits where small soil organisms fit in. *Utricularia*, on the other hand, has vesicle-shaped traps, the utricles, which are functional in aqueous medium by suction. A possible relationship between carnivory and high rates of nucleotide substitution that occur in the *Genlisea-Utricularia* clade is discussed, because the active prey capture mechanism found in the utricles requires high energy, causing high respiratory rates in these organs. A higher respiratory metabolism can result in an overproduction of reactive oxygen species (ROS), molecules that are known to be mutagenic, and could be related with the high mutation rates found in the genomes of *Genlisea-Utricularia* clade. In addition, this clade has the species with the smallest genomes found in angiosperms, a phenomenon that is related with high molecular rates. The content of H₂O₂, one of the main ROS, was measured in several organs of six species of Lentibulariaceae: *Pinguicula gigantea*, *P. agnata*, *Genlisea violacea*, *G. repens*, *Utricularia reniformis* and *U. foliosa*. Phylogenetic analyzes were carried out with eight sequences, from two genomic compartments (chloroplast and nucleus), in 114 species of Lentibulariaceae, including those used in this study. The possible relationship between the content of H₂O₂ in leaves and the branch length of the analyzed species was tested, based on molecular estimates. It was found positive correlation between the trees branch lengths in phylogenies and the content of H₂O₂ in leaves. The origin of this ROS in the organs of Lentibulariaceae species was also discussed, and *U. foliosa* was used in an assay for this purpose. The influence of the habit in the accumulation of H₂O₂ in the organs was also analyzed, using *U. graminifolia* as a model. In this case, we demonstrate that terrestrial species accumulate more H₂O₂ in their organs than the aquatic ones, because they can lose this substance by diffusion in the aquatic environment, with possible evolutionary implications.

Keywords: ROS, *Genlisea*, *Pinguicula*, *Utricularia*, carnivorous plants, nucleotide substitution

1. INTRODUÇÃO

A família Lentibulariaceae Rich. (Lamiales) é composta por aproximadamente 350 espécies de plantas carnívoras distribuídas em três gêneros, sendo eles *Pinguicula* L., *Genlisea* A.St.-Hil. e *Utricularia* L. (MCPHERSON, 2010; ELLISON; ADAMEC, 2018; fig. 1). A família é monofilética, com *Pinguicula* compondo um grupo irmão ao clado composto por *Genlisea* e *Utricularia* (JOBSON et al., 2003; fig. 1). Cada gênero possui mecanismos específicos para capturar, matar e digerir presas, além absorver seus nutrientes (JUNIPER et al., 1989; LLOYD, 1942). A família vem chamando a atenção de vários grupos de pesquisa ao redor do mundo não apenas devido à carnivoría, mas por uma série de peculiaridades dos pontos de vista morfológico (PŁACHNO; ŚWIĄTEK, 2010; RUTISHAUSER, 1993; RUTISHAUSER; ISLER, 2001), fisiológico (ADAMEC, 2006; ADAMEC, 2008; SYDENHAM; FINDLAY, 1973), bioquímico (JOBSON et al., 2004; LAAKKONEN et al., 2006), ecológico (CARAVIERI et al., 2014; PŁACHNO et al., 2008; SIROVÁ et al., 2010), evolutivo (JOBSON et al., 2002; SILVA et al., 2018) e genômico (IBARRA-LACLETTE et al., 2011b; IBARRA-LACLETTE et al., 2013; SILVA et al. 2020). As espécies da família são herbáceas que ocorrem geralmente em solos distróficos e úmidos, apresentando como sinapomorfias a própria carnivoría (MCPHERSON, 2010), a ocorrência de flores zigomorfas, geralmente vistosas, munidas de dois estames e cálcara nectarífero (JUDD et al., 2002; CLIVATI et al., 2014; LUSTOFIN et al., 2020). No entanto, ocorreu uma grande diversificação quanto ao hábito principalmente no gênero *Utricularia*, no qual ocorrem espécies terrestres, que é o estado de caráter ancestral da família (MÜLLER et al., 2006), além de espécies aquáticas, epífitas e rupícolas (TAYLOR, 1989).

Pinguicula possui algumas características plesiomórficas da família, como armadilhas simples quando em relação aos demais gêneros, constituídas pelas próprias folhas que produzem mucilagem adesiva (HESLOP-HARRISON, 2004; LEGENDRE, 2000; fig. 1G), e são munidas de raízes, as quais foram perdidas ao longo da evolução pelo ancestral de *Genlisea* e *Utricularia* (MÜLLER et al.,

2006). Além disso, *Pinguicula* apresenta embriões típicos de uma angiosperma, possuindo radícula, hipocótilo, um ou dois cotilédones e um meristema apical, ao passo que em *Genlisea* e *Utricularia* os embriões são extremamente simplificados, sendo um conjunto de células indiferenciadas em algumas espécies de *Utricularia* (PŁACHNO; ŚWIĄTEK, 2010).

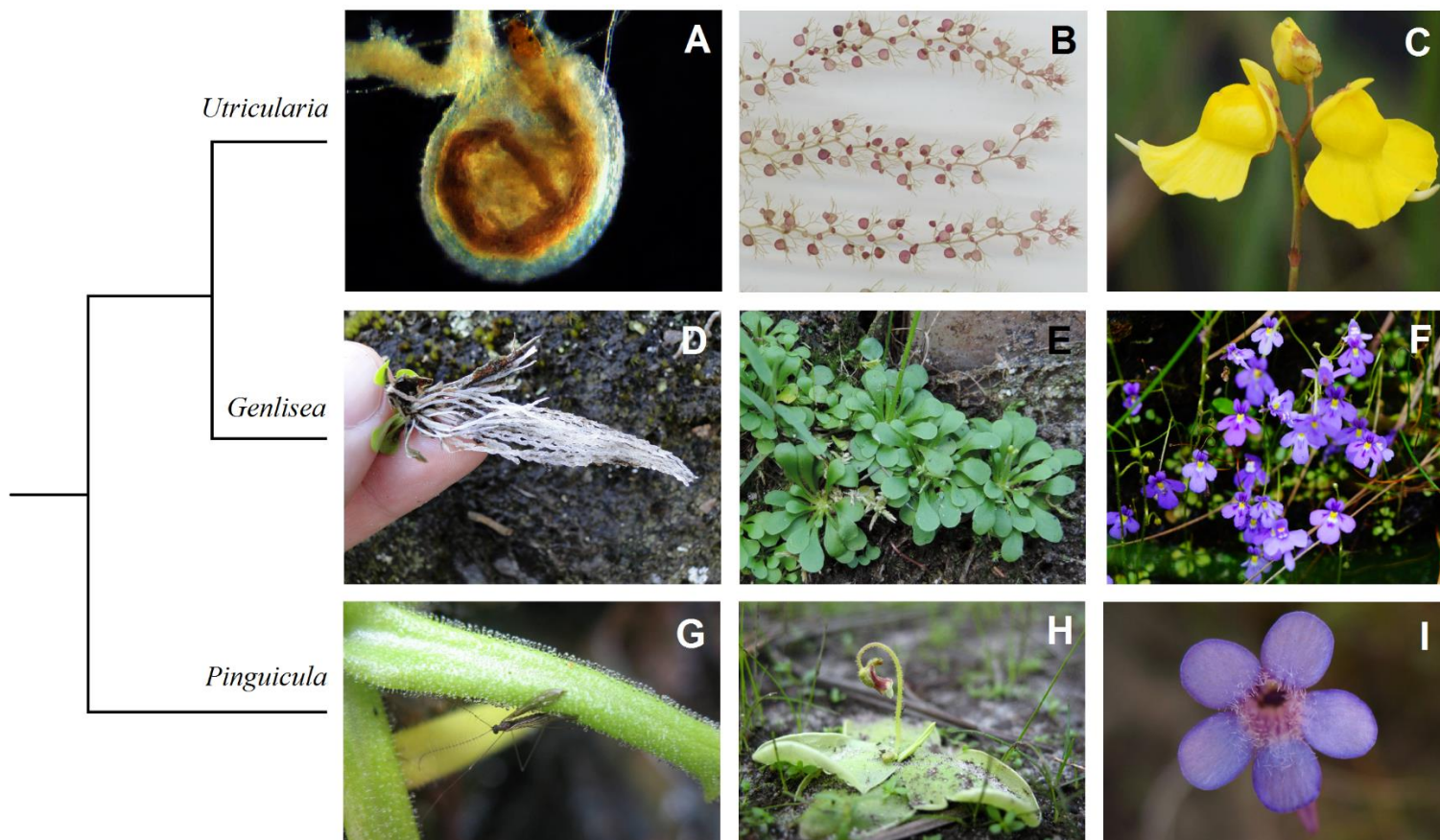


Fig. 1. Distribuição dos gêneros de Lentibulariaceae em uma perspectiva filogenética. **A** – Armadilha, ou utrículo, de *Utricularia reniformis* A.St.-Hil. **B** – Padrão vegetativo de *U. hydrocarpa* Vahl, uma espécie aquática. Créditos: L. Adamec. **C** – Inflorescência de *U. praelonga* A.St.-Hil. & Girard. **D** – Armadilhas de *Genlisea violacea* A.St.-Hil. em evidência, após serem desenterradas. **E** – Rosetas de *G. violacea*. **F** – Flores de *G. violacea*. **G** – Inseto capturado por folha adesiva de *Pinguicula cubensis* Urquiola & Casper. Créditos: Y. Domínguez. **H** – Roseta de *P. albida* C. Wright ex Griseb. entrando em florescimento. Créditos: Y. Domínguez. **I** – Flor de *P. filifolia* C.Wright ex Griseb. Créditos: Y. Domínguez.

Outra característica plesiomórfica da família é o desenvolvimento rosetado associado ao hábito terrestre, que está presente na grande maioria das espécies de *Pinguicula* (LEGENDRE, 2000; fig. 1H). O desenvolvimento estolonífero surgiu em *Genlisea*, no caso de *G. repens* Benj. (FLEISCHMANN, 2012), e em várias

linhagens dentro do gênero *Utricularia*, o que permite uma rápida colonização clonal de alguns ambientes, inclusive nas espécies aquáticas (KAMEYAMA; OHARA, 2006; TAYLOR, 1989; fig. 1B). As armadilhas presentes no clado *Genlisea-Utricularia* são mais complexas do que em relação às de *Pinguicula*, sendo subterrâneas e tubulares no caso de *Genlisea* (FLEISCHMANN, 2012; fig. 1D) e vesículas funcionais por sucção em meio aquoso no caso de *Utricularia* (POPPINGA et al., 2016; fig. 1A). As armadilhas de *Utricularia* são consideradas os órgãos mais complexos do reino vegetal por alguns autores (JUNIPER et al., 1989; LLOYD, 1942).

O clado composto por *Genlisea* e *Utricularia* possui as espécies com os menores genomas conhecidos dentre as angiospermas (FLEISCHMANN et al., 2014; GREILHUBER et al., 2006; IBARRA-LACLETTE et al., 2011b; IBARRA-LACLETTE et al., 2013; LEUSHKIN et al., 2013; SILVA et al., 2020; VELEBA et al., 2014), e suas linhagens possuem taxas de substituição nucleotídica muito elevadas quando em relação a *Pinguicula* ou às demais angiospermas (IBARRA-LACLETTE et al., 2011b; MÜLLER et al., 2004). Isso pode ter relação com a diversificação de linhagens e hábitos que aconteceu principalmente em *Utricularia* (JOBSON et al., 2002). As altas taxas de substituição nucleotídica podem estar associadas à contração genômica que ocorreu durante a evolução de algumas linhagens de Lentibulariaceae (ALBERT et al., 2010), sendo possível que haja uma correlação entre os dois fenômenos (e.g. DUFRESNE et al., 2005).

O aumento nas taxas mutacionais vem sendo associado à carnivoría na linhagem *Genlisea-Utricularia*, pois as taxas respiratórias nas armadilhas de *Utricularia* são muito superiores às que ocorrem nos órgãos fotossintetizantes (ADAMEC, 2006). Discute-se a influência de uma mutação no gene mitocondrial *coxI*, relacionado à cadeia respiratória, com esse fenômeno, pois ocorreu seleção positiva desse polimorfismo na linhagem que originou *Genlisea* e *Utricularia* (JOBSON et al., 2004; LAAKKONEN et al., 2006). O aumento da demanda energética ocasionado pela carnivoría poderia ter causado uma pressão de seleção no sentido de um acréscimo nas taxas respiratórias, fenômeno que pode resultar na superprodução de espécies reativas de oxigênio (ERO), compostos mutagênicos que estariam relacionados às altas taxas de substituição nucleotídicas encontradas no clado *Genlisea-Utricularia* (ALBERT

et al., 2010; JOBSON et al., 2004). Nesse sentido, as modificações genômicas do grupo estariam sendo moduladas por alterações fisiológicas, relacionadas à alta demanda energética da carnivoría, que estariam causando a superprodução de ERO (ALBERT et al., 2010; IBARRA-LACLETTE et al., 2011a; IBARRA-LACLETTE et al., 2011b).

Assim, para testar a hipótese de que as ERO são um agente importante causador de acréscimo nas taxas mutacionais em linhagens de Lentibulariaceae, foi mensurado o conteúdo de peróxido de hidrogênio (H_2O_2), uma das principais ERO (SMIRNOFF et al., 2019), nos órgãos de seis espécies dos três gêneros de Lentibulariaceae (*Utricularia reniformis* A.St-Hil., *U. foliosa* L., *Genlisea violacea* A.St.-Hil., *G. repens*, *Pinguicula gigantea* Luhrs e *P. agnata* Casper), e foram realizadas análises moleculares referentes a oito sequências de DNA nucleares e plastidiais (*rbcL*, *matK*, *rps16*, *rps12-rpl20*, *trnL-F*, ITS, *LEAFY* e *RPB2*) para que fosse testada a possível correlação entre o conteúdo de H_2O_2 em órgãos homólogos e o comprimento de ramos nas árvores filogenéticas, relacionados à ocorrência de mutações nucleotídicas. Foi mensurado o conteúdo de H_2O_2 em diferentes órgãos (folhas fotossintetizantes, estolões e armadilhas em *Utricularia*, folhas fotossintetizantes e armadilhas em *Genlisea* e folhas fotossintetizantes em *Pinguicula* [nesse gênero as folhas fotossintetizantes são as próprias armadilhas]) para que se testar a hipótese de que as armadilhas são as principais fontes de ERO, pois em *Utricularia* esses órgãos apresentam taxas respiratórias muito elevadas quando em relação aos demais (ADAMEC, 2006).

Para testar se a respiração é de fato a principal fonte de ERO em *Utricularia*, a despeito da fotossíntese que é tida como uma fonte importante desses compostos em plantas (ASADA, 2006; DELPRATO et al., 2015), foram realizados ensaios submetendo *Utricularia foliosa* a 12 horas de luz e 12 horas de escuro, tendo o conteúdo de H_2O_2 mensurado nos órgãos ao final de cada um desses tratamentos.

No presente estudo, discutiu-se também a influência do hábito no acúmulo de ERO nos órgãos, pois *Utricularia* comporta espécies terrestres, aquáticas, epífitas e rupícolas (TAYLOR, 1989). Para que fosse testado se essas plantas podem perder esses compostos potencialmente danosos via difusão no ambiente aquático, uma espécie “anfíbia” - terrestre ou subaquática (TAYLOR,

1989) - foi empregada. Indivíduos de *U. graminifolia* Vahl foram cultivados em substrato úmido, como uma planta terrestre, e em submersão, como uma aquática, e o conteúdo de H₂O₂ foliar foi mensurado após ambos os tratamentos.

6. CONCLUSÕES

Existe correlação positiva entre o acúmulo de H_2O_2 nas folhas de espécies de Lentibulariaceae e o comprimento de ramos na filogenia do grupo, que está associado à taxa de substituição nucleotídica. Essa associação provavelmente se relaciona ao efeito mutagênico dessa ERO, portanto a hipótese de que as ERO estariam fazendo com que essas espécies possuam altas taxas de substituição nucleotídica e sofram contração genômica é fortalecida. Contudo, não existe associação entre a produção de ERO e a alta demanda energética ocasionada pela carnivoría. As folhas fotossintetizantes são os órgãos que mais acumulam H_2O_2 em *Genlisea* e em *Utricularia*, e não as armadilhas.

O ambiente aquático diminui o acúmulo de H_2O_2 nos órgãos de plantas, provavelmente devido à difusão. Esse resultado é enfatizado pelo maior acúmulo dessa ERO nas folhas de uma espécie terrestre de *Utricularia* quando comparada a uma espécie aquática. Devido ao efeito mutagênico das ERO, supõe-se que linhagens de plantas terrestres tendem possuir maior variabilidade genética do que grupos filogeneticamente relacionados que se tornaram aquáticos. Portanto, o hábito pode ter grande importância na adaptabilidade e diversificação de plantas.

7. REFERÊNCIAS

ADAMEC, L.; SIROVÁ, D.; VRBA, J.; REJMÁNKOVÁ, E. Enzyme production in the traps of aquatic *Utricularia* species. **Biologia**, v. 65, n. 2, p. 273-278, 2010.

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

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

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

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

AGRAWAL, G. K.; IWAHASHI, H.; RAKWAL, R. Small GTPase 'Rop': molecular switch for plant defense responses. **FEBS letters**, v. 546, n. 2-3, p. 173-180, 2003.

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

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

ALLEN, J. F. Photosynthesis of ATP—electrons, proton pumps, rotors, and poise. **Cell**, v. 110, n. 3, 273-276, 2002.

ALEXIEVA, V.; SERGIEV, I.; MAPELLI, S.; KARANOV, E. The effect of drought and ultraviolet radiation on growth and stress markers in pea and wheat. **Plant, Cell & Environment**, v. 24, n. 12, p. 1337-1344, 2001.

ALKHALAF, I. A.; HÜBENER, T.; POREMBSKI, S. Prey spectra of aquatic Utricularia species (Lentibulariaceae) in northeastern Germany: The role of planktonic algae. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 204, n. 9, p. 700-708, 2009.

ALVES, L. R.; PRADO, E. R.; OLIVEIRA, R.; SANTOS, E. F.; SOUZA, I. L.; REIS, A. R., AZEVEDO, R. A; GRATÃO, P. L. Mechanisms of cadmium-stress avoidance by selenium in tomato plants. **Ecotoxicology**, p. 1-13, 2020a.

ALVES, R. D. C.; NICOLAU, M. C. M.; CHECCHIO, M. V.; SOUSA JUNIOR, G. D. S.; OLIVEIRA, F. D. A. D.; PRADO, R. M.; GRATÃO, P. L. Salt stress alleviation by seed priming with silicon in lettuce seedlings: an approach based on enhancing antioxidant responses. **Bragantia**, v. 79, n. 1, p. 19-29, 2020b.

ASADA, K. Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. **Plant physiology**, v. 141, p. 391-396, 2006.

BALANDRAUD, N.; GOURET, P.; DANCHIN, E. G. J.; BLANC, M.; ZINN, D.; ROUDIER, J.; PONTAROTTI, P. A rigorous method for multigenic families' functional annotation: the peptidyl arginine deiminase (PADs) proteins family example. **BMC genomics**, v. 6, n. 1, p.153, 2005.

BARBOSA M. R.; SILVA M. M. A.; WILLADINO L.; ULISSES C.; CAMARA T. R. Geração e desintoxicação enzimática de espécies reativas de oxigênio em plantas. **Ciência Rural**, v. 44, p. 453-460, 2014.

BARCELÓ, A. R. Hydrogen peroxide production is a general property of the lignifying xylem from vascular plants. **Annals of Botany**, v. 82, n. 1, p. 97-103, 1998.

BARTHET, M. M.; HILU, K. W. Expression of matK: functional and evolutionary implications. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 8, p. 1402-1412, 2007.

BAUWE, H.; HAGEMANN, M.; FERNIE, A. R. Photorespiration: players, partners and origin. **Trends in plant science**, v. 15, p. 330-336, 2010.

BERG, O.; BROWN, M. D.; SCHWANER, M. J.; HALL, M. R.; MÜLLER, U. K. Hydrodynamics of the bladderwort feeding strike. **Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological and Integrative Physiology**, v. 333, n. 1, p. 29-37, 2020.

BOLWELL, G. P.; BINDSCHEDLER, L. V.; BLEE, K. A.; BUTT, V. S.; DAVIES, D. R.; GARDNER, S. L.; GUERRISH, C.; MINIBAYEVA, F. The apoplastic oxidative burst in response to biotic stress in plants: a three-component system. **Journal of experimental botany**, v. 53, n. 372, p. 1367-1376, 2002.

BROMHAM, L.; WOOLFIT, M.; LEE, M. S.; RAMBAUT, A. Testing the relationship between morphological and molecular rates of change along phylogenies. **Evolution**, v. 56, n.10, p. 1921-1930, 2002.

ČÁP, M.; VÁCHOVÁ, L.; PALKOVÁ, Z. Reactive oxygen species in the signaling and adaptation of multicellular microbial communities. **Oxidative medicine and cellular longevity**, 2012.

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

CHEESEMAN, J. M. Hydrogen peroxide concentrations in leaves under natural conditions. **Journal of experimental botany**, 57, p. 2435-2444, 2006.

CHEN, Z.; GALLIE, D. R. The ascorbic acid redox state controls guard cell signaling and stomatal movement. **The Plant Cell**, v. 16, n. 5, p. 1143-1162, 2004.

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

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

COLLÉN, J.; PEDERSÉN M. Production, scavenging and toxicity of hydrogen peroxide in the green seaweed *Ulva rigida*. **European Journal of Phycology**, v. 31, p. 265-271, 1996.

DELPRATO, M. L.; KRAPP A. R.; CARRILLO, N. Green Light to Plant Responses to Pathogens: The Role of Chloroplast Light-Dependent Signaling in Biotic Stress. **Photochemistry and photobiology**, v. 91, p. 1004-1011, 2015.

DESMOND, O. J.; MANNERS, J. M.; STEPHENS, A. E.; MACLEAN, D. J.; SCHENK, P. M.; GARDINER, D. M.; MUNN, A. L.; KAZAN, K. The *Fusarium* mycotoxin deoxynivalenol elicits hydrogen peroxide production, programmed cell death and defence responses in wheat. **Molecular plant pathology**, v. 9, n. 4, p. 435-445, 2008.

DRAKE, J. W. A constant rate of spontaneous mutation in DNA-based microbes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 88, n. 16, p. 7160-7164, 1991.

DRAKE, J. W.; CHARLESWORTH, B.; CHARLESWORTH, D.; CROW, J. F. Rates of spontaneous mutation. **Genetics**, v. 148, n. 4, p. 1667-1686, 1998.

DUFRESNE, A.; GARCZAREK, L.; PARTENSKY, F. Accelerated evolution associated with genome reduction in a free-living prokaryote. **Genome biology**, v. 6, n. 2, p. R14, 2005.

EHLERINGER J. R; CERLING T. E. C3 and C4 photosynthesis. **Encyclopedia of global environmental change**, v. 2, p. 186-190, 2002.

ELLISON, A. M.; ADAMEC, L. **Carnivorous Plants: physiology, ecology, and evolution**. Oxford University Press, 2018.

FAROOQ, M. A.; NIAZI, A. K.; AKHTAR, J.; FAROOQ, M.; SOURI, Z.; KARIMI, N.; RENGEL, Z. Acquiring control: The evolution of ROS-Induced oxidative stress and redox signaling pathways in plant stress responses. **Plant Physiology and Biochemistry**, 2019.

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

FISCHER, E.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Revision of the genus *Genlisea* (Lentibulariaceae) in Africa and Madagascar with notes on ecology and phytogeography. **Nordic Journal of Botany**, v. 20, n. 3, p. 291-318, 2000.

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

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

FLEISCHMANN, A.; ROCCIA, A. Systematics and evolution of Lentibulariaceae: I. Pinguicula. **Carnivorous plants: physiology, ecology, and evolution**, p. 70-80, 2018.

FLEISCHMANN, A.; SCHÄFERHOFF, B.; HEUBL, G.; RIVADAVIA, F.; BARTHLOTT, W.; MÜLLER, K. F. Phylogenetics and character evolution in the carnivorous plant genus *Genlisea* A. St.-Hil. (Lentibulariaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 56, n. 2, p. 768-783, 2010.

FLEISCHMANN, A. Taxonomic *Utricularia* news. **Carnivorous Plant Newsletter**, v. 44, p. 13-16, 2015.

FOYER, C. H.; NOCTOR, G. Redox sensing and signalling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. **Physiologia plantarum**, v. 119, n. 3, p. 355-364, 2003.

FOYER, C. H.; SHIGEOKA, S. Understanding oxidative stress and antioxidant functions to enhance photosynthesis. **Plant physiology**, v. 155, n. 1, p. 93-100, 2011.

FRIDAY, L. E. The size and shape of traps of *Utricularia vulgaris* L. **Functional ecology**, p. 602-607, 1991.

FROMM-TRINTA, E. **Revisão do gênero *Genlisea* St.-Hil. (Lentibulariaceae) no Brasil**. 1981.

GAY, C.; COLLINS, J.; GEBICKI, J. M. Hydroperoxide assay with the ferric-xylenol orange complex. **Analytical biochemistry**, v. 273, n. 2, p. 149-155, 1999.

GARG, N.; MANCHANDA, G. ROS generation in plants: boon or bane?. **Plant Biosystems**, v. 143, n. 1, p. 81-96, 2009.

GEIGER, D. R.; SERVAITES, J. C. Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C3 plants. **Annual review of plant biology**, v. 45, n. 1, 235-256, 1994.

GREILHUBER, J.; BORSCH, T.; MÜLLER, K.; WORBERG, A.; POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. Smallest angiosperm genomes found in Lentibulariaceae, with chromosomes of bacterial size. **Plant Biology**, v. 8, p. 770-777, 2006.

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

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

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

HOFMANN, N. R. The Evolution of Photorespiratory Glycolate Oxidase Activity. **Plant Cell**, p. 1, 2011.

HSU, G. W.; OBER, M.; CARELL, T.; BEESE, L. S. Error-prone replication of oxidatively damaged DNA by a high-fidelity DNA polymerase. **Nature**, v. 431, n. 7005, p. 217-221, 2004.

HUANG, H.; ULLAH, F.; ZHOU, D. X.; YI, M.; ZHAO, Y. Mechanisms of ROS regulation of plant development and stress responses. **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 2019.

IBARRA-LACLETTE, E., ALBERT, V. A., HERRERA-ESTRELLA, A.; HERRERA-ESTRELLA, L. Is GC bias in the nuclear genome of the carnivorous plant *Utricularia* driven by ROS-based mutation and biased gene conversion? **Plant signalling & behavior**, v. 6, n. 11, p. 1631-1634, 2011a.

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

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

JALEEL C. A.; RIADH K.; GOPI R.; MANIVANNAN P.; INES J.; AL-JUBURI H. J.; PANNEERSELVAM R. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abiotic constraints. **Acta Physiologiae Plantarum**, v. 31, p. 427-436, 2009.

JANA, S.; CHOUDHURI, M. A. Glycolate metabolism of three submersed aquatic angiosperms during ageing. **Aquatic Botany**, v. 12, p. 345-354, 1982.

JANSEN, R. K.; CAI, Z.; RAUBESON, L. A.; DANIELL, H.; DEPAMPHILIS, C. W.; LEEBENS-MACK, J.; MUÜLLER, K. F.; GUISSINGER-BELLIAN, M.; HABERLE, R. C.; HANSEN, A. K.; CHUMLEY, T. W.; LEE, S.; PEERY, R.; MCNEAL, J. R.; KUEHL, J. V.; BOORE, J. L. Analysis of 81 genes from 64 plastid genomes resolves relationships in angiosperms and identifies genome-scale evolutionary patterns. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 49, p. 19369-19374, 2007.

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

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

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

JUDD, W. S.; SKEAN JR, J. D.; MCMULLEN, C. K.; GRIFFIN III, D. G.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Plant systematics: a phylogenetic approach**, 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA, 2002.

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

KAMEYAMA, Y.; OHARA, M. Predominance of clonal reproduction, but recombinant origins of new genotypes in the free-floating aquatic bladderwort *Utricularia australis* f. *tenuicaulis* (Lentibulariaceae). **Journal of Plant Research**, v. 119, n. 4, p. 357-362, 2006.

KAPOOR, D.; SINGH, S.; KUMAR, V.; ROMERO, R.; PRASAD, R.; SINGH, J. Antioxidant enzymes regulation in plants in reference to reactive oxygen species (ROS) and reactive nitrogen species (RNS). **Plant Gene**, v. 19, 2019.

KARANJAWALA, Z. E.; MURPHY, N.; HINTON, D. R.; HSIEH, C. L.; LIEBER, M. R. Oxygen metabolism causes chromosome breaks and is associated with the

neuronal apoptosis observed in DNA double-strand break repair mutants. **Current biology**, v. 12, n. 5, p. 397-402, 2002.

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

KELLER, J., ROUSSEAU-GUEUTIN, M.; MARTIN, G. E.; MORICE, J.; BOUTTE, J.; COISSAC, E.; OURARE, M; AÏNOUCHE, M; SALMON, A.; CABELLO-HURTADO, F.; AÏNOUCHE, A. The evolutionary fate of the chloroplast and nuclear rps16 genes as revealed through the sequencing and comparative analyses of four novel legume chloroplast genomes from *Lupinus*. *Dna Research*, v. 24, n. 4, 343-358, 2017.

KHOROBYKH, S., HAVURINNE, V., MATTILA, H., & TYYSTJÄRVI, E. Oxygen and ROS in Photosynthesis. **Plants**, v. 9, n. 1, p. 91, 2020.

KRISTIANSEN, K. A.; JENSEN, P. E.; MØLLER, I. M.; SCHULZ, A. Monitoring reactive oxygen species formation and localisation in living cells by use of the fluorescent probe CM-H₂DCFDA and confocal laser microscopy. **Physiologia plantarum**, v. 136, n. 4, p. 369-383, 2009.

KRÓL, E.; PŁACHNO, B. J.; ADAMEC, L.; STOLARZ, M.; DZIUBIŃSKA, H.; TRĘBACZ, K. Quite a few reasons for calling carnivores 'the most wonderful plants in the world'. **Annals of Botany**, v. 109, n. 1, p. 47-64, 2011.

KUMAR, S.; STECHER, G.; LI, M.; KNYAZ, C.; TAMURA, K. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. **Molecular biology and evolution**, v. 35, n. 6, p. 1547-1549, 2018.

KHURANA, J. S.; WANG, X.; CHEN, X.; PERLMAN, D. H.; LANDWEBER, L. F. Transcription-independent functions of an RNA polymerase II subunit, Rpb2, during genome rearrangement in the ciliate, *Oxytricha trifallax*. **Genetics**, v. 197, n. 3, p. 839-849, 2014.

LAACKONEN, L.; JOBSON, R. W.; ALBERT, V. A. A new model for the evolution of carnivory in the bladderwort plant (*Utricularia*): adaptive changes in cytochrome c oxidase (COX) provide respiratory power. **Plant Biology**, v. 8, n. 6, p. 758-764, 2006.

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

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

LI, L., TAN; Y. H., MENG; H. H.; MA, H.; LI, J. Two new species of *Alseodaphnopsis* (Lauraceae) from southwestern China and northern Myanmar: evidence from morphological and molecular analyses. **PhytoKeys**, v. 138, p. 27, 2020.

LINDAHL, T. Instability and decay of the primary structure of DNA. **Nature**, v. 362, n. 6422, p. 709-715, 1993.

LIU, Y.-H.; OFFLER, C. E.; RUAN, Y.-L. A simple, rapid, and reliable protocol to localize hydrogen peroxide in large plant organs by DAB-mediated tissue printing. **Frontiers in plant science**, v. 5, p. 745, 2014.

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

LUSTOFIN, K.; ŚWIĄTEK, P.; MIRANDA, V. F. O.; PŁACHNO, B. J. Flower nectar trichome structure of carnivorous plants from the genus butterworts *Pinguicula* L. (Lentibulariaceae). **Protoplasma**, v. 257, n. 1, p. 245-259, 2020.

LYNCH, M.; KOSKELLA, B.; SCHAACK, S. Mutation pressure and the evolution of organelle genomic architecture. **Science**, v. 311, n. 5768, p. 1727-1730, 2006

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

MATIOLI, S. R.; FERNANDES, F. M. C. **Biologia molecular e evolução**, 2012.

MCPHERSON, S. **Carnivorous plants and their habitats**. London: Redfern natural history Productions, 2010.

MILLER, G. A. D.; SUZUKI, N.; CIFTCI-YILMAZ, S. U. L. T. A. N.; MITTLER, R. O. N. Reactive oxygen species homeostasis and signalling during drought and salinity stresses. **Plant, cell & environment**, v. 33, n. 4, p. 453-467, 2010.

MITTLER, R.; VANDERAUWERA, S.; SUZUKI, N.; MILLER, G. A. D.; TOGNETTI, V. B.; VANDEPOELE, K.; GOLLERY, M.; SHULAEV, V.; VAN BREUSEGEM, F. ROS signaling: the new wave? **Trends in plant science**, v. 16, n. 6, p. 300-309, 2011.

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

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

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

OMLAND, K. E. Correlated rates of molecular and morphological evolution. **Evolution**, v. 51, n. 5, p. 1381-1393, 1997.

OROZCO-CARDENAS, M.; RYAN, C. A. Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid pathway. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 96, n. 11, p. 6553-6557, 1999.

PEDRENO, M. A.; BARCELO, A. R.; SABATER, F.; MUNOZ, R. Control by pH of cell wall peroxidase activity involved in lignification. *Plant and cell physiology*, v. 30, n. 2, p. 237-241, 1989.

PEREIRA, C. G.; ALMENARA, D. P.; WINTER, C. E.; FRITSCH, P. W.; LAMBERS, H.; OLIVEIRA, R. S. Underground leaves of *Philcoxia* trap and digest nematodes. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 109, n. 4, p. 1154- 1158, 2012.

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

PETROV V.; HILLE J.; MUELLER-ROEBER B.; GECHEV T. S. ROS-mediated abiotic stress-induced programmed cell death in plants. **Frontiers in plant science**, v. 6, p. 69, 2015.

PETROV, V. D.; VAN BREUSEGEM, F. Hydrogen peroxide—a central hub for information flow in plant cells. **AoB plants**, v. 2012, 2012.

PITZSCHKE, A.; FORZANI, C.; HIRT, H. Reactive oxygen species signaling in plants. **Antioxidants & redox signaling**, v. 8, p. 1757-1764, 2006.

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

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

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

PLACHNO, B. J.; WOŁOWSKI, K. Algae commensal community in *Genlisea* traps. **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**, v. 77, n. 1, 2008.

POPPINGA, S.; WEISSKOPF, C.; WESTERMEIER, A. S.; MASSETER, T.; SPECK, T. Fastest predators in the plant kingdom: functional morphology and biomechanics of suction traps found in the largest genus of carnivorous plants. **AoB Plants**, v. 8, p. 140, 2016.

QUEVAL G.; ISSAKIDIS-BOURGUET E.; HOEBERICHTS F. A.; VANDORPE M.; GAKIÈRE B.; VANACKER H.; NOCTOR G. Conditional oxidative stress responses in the *Arabidopsis* photorespiratory mutant *cat2* demonstrate that redox state is a key modulator of daylength-dependent gene expression, and define photoperiod as a crucial factor in the regulation of H₂O₂-induced cell death. **The Plant Journal**, v. 52, p. 640-657, 2007.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>, 2013.

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

RODRIGUES, F. G.; MARULANDA, N. D. F.; SILVA, S. R.; PŁACHNO, B. J.; ADAMEC, L.; MIRANDA, V. F. O. Phylogeny of the 'orchid-like' bladderworts (gen. *Utricularia* sect. *Orchidioides* and *Iperua*: Lentibulariaceae) with remarks on the stolon–tuber system. **Annals of botany**, v. 120, n. 5, p. 709-723, 2017.

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

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

SAKAI, A.; NAKANISHI, M.; YOSHIYAMA, K.; MAKI, H. Impact of reactive oxygen species on spontaneous mutagenesis in *Escherichia coli*. **Genes to Cells**, v. 11, n. 7, p. 767-778, 2006.

SCHRADER, M.; FAHIMI, H. D. Peroxisomes and oxidative stress. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Molecular Cell Research**, v. 1763, p. 1755-1766, 2006.

SHETTY, N. P.; MEHRABI, R.; LÜTKEN, H.; HALDRUP, A., KEMA; G. H., COLLINGE; D. B.; JØRGENSEN, H. J. L. Role of hydrogen peroxide during the interaction between the hemibiotrophic fungal pathogen *Septoria tritici* and wheat. **New Phytologist**, v. 174, n. 3, p. 637-647, 2007.

SHU-HSIEN, H. U. N. G.; CHIH-WEN, Y. U.; LIN, Chin Ho. Hydrogen peroxide functions as a stress signal in plants. **Botanical Bulletin of Academia Sinica**, v. 46, 2005.

SILVA, S. R.; GIBSON, R.; ADAMEC, L.; DOMÍNGUEZ, Y.; MIRANDA, V. F. Molecular phylogeny of bladderworts: a wide approach of *Utricularia*

(Lentibulariaceae) species relationships based on six plastidial and nuclear DNA sequences. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 118, p. 244-264, 2018.

SILVA, S. R.; MORAES, A. P.; PENHA, H. A.; JULIÃO, M. H.; DOMINGUES, D. S.; MICHAEL, T. P.; MIRANDA, V. F. O.; VARANI, A. M. The Terrestrial Carnivorous Plant *Utricularia reniformis* Sheds Light on Environmental and Life-Form Genome Plasticity. **International Journal of Molecular Sciences**, v. 21, n. 1, p. 3, 2020.

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

SIROVÁ, D.; BÁRTA, J.; ŠIMEK, K.; POSCH, T.; PECH, J.; STONE, J.; BOROVEC, J.; ADAMEC, L.; VRBA, J. Hunters or farmers? Microbiome characteristics help elucidate the diet composition in an aquatic carnivorous plant. **Microbiome**, v. 6, n. 1, p. 225, 2018.

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

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

SMIRNOFF, N.; ARNAUD, D. Hydrogen peroxide metabolism and functions in plants. **New Phytologist**, v. 221, p. 1197-1214, 2019.

ŠNYRYCHOVÁ, I.; AYAYDIN, F.; HIDEG, É.. Detecting hydrogen peroxide in leaves in vivo—a comparison of methods. **Physiologia plantarum**, v. 135, n. 1, p. 1-18, 2009.

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

STAVREVA, D. A.; GICHNER, T. DNA damage induced by hydrogen peroxide in cultured tobacco cells is dependent on the cell growth stage. **Mutation Research/Genetic Toxicology and Environmental Mutagenesis**, v. 514, p. 147-152, 2002.

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

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

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

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

THORDAL-CHRISTENSEN, H.; ZHANG, Z.; WEI, Y.; COLLINGE, D. B. Subcellular localization of H₂O₂ in plants. H₂O₂ accumulation in papillae and hypersensitive response during the barley—powdery mildew interaction. **The Plant Journal**, v. 11, n. 6, p. 1187-1194, 1997.

TOLBERT, N. E. Microbodies-peroxisomes and glyoxysomes. **Annual Review of Plant Physiology**, v. 22, p. 45-74, 1971.

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

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

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

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

WEI, H.; ZHANG, X.; WANG, Y.; LEBWOHL, M. Inhibition of ultraviolet light-induced oxidative events in the skin and internal organs of hairless mice by isoflavone genistein. **Cancer Letters**, v. 185, n. 1, p. 21-29, 2002.

WHITEWOODS, C. D.; GONÇALVES, B.; CHENG, J.; CUI, M.; KENNAWAY, R.; LEE, K.; BUSHELL, C.; YU, M.; PIAO, C.; COEN, E. Evolution of carnivorous traps from planar leaves through simple shifts in gene expression. **Science**, v. 367, n. 6473, p. 91-96, 2020.

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

WINTERBOURN, C. C. The challenges of using fluorescent probes to detect and quantify specific reactive oxygen species in living cells. **Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects**, v. 1840, n. 2, p. 730-738, 2014.

WILLEKENS, H.; CHAMNONGPOL, S.; DAVEY, M.; SCHRAUDNER, M.; LANGEBARTELS, C.; VAN MONTAGU M.; INZÉ, D.; VAN CAMP, W. Catalase is a sink for H₂O₂ and is indispensable for stress defence in C3 plants. **The EMBO journal**, v. 16, p. 4806-4816, 1997.

WOLFE, A. D.; PAMPHILIS, C. W. The effect of relaxed functional constraints on the photosynthetic gene *rbcL* in photosynthetic and nonphotosynthetic parasitic plants. **Molecular Biology and Evolution**, v. 15, n. 10, p. 1243-1258, 1998.

YU, M.; RUHLMAN, T. A.; HAJRAH, N. H.; KHIYAMI, M. A.; SABIR, M. J.; ALBLOWI, M. H.; ALHEBSHI, A. M.; AL-MALKI, A. L.; SABIR, J. S. M.; THERIOT, E. C.; JANSEN, R. K. Nucleotide substitution rates of diatom plastid encoded protein genes are correlated with genome architecture. No. e27636v1, **PeerJ Preprints**, 2019.

ZURBRIGGEN, M. D.; CARRILLO, N.; HAJIREZAEI, M. ROS signaling in the hypersensitive response: when, where and what for?. **Plant signaling & behavior**, v. 5, n. 4, p. 393-396, 2010.