

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
CURSO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS LICENCIATURA DIURNO

FABRIZZIA BARETTA

**Caracteres anatômicos foliares de espécies de *Scleria* (Cyperaceae): uma abordagem evolutiva**

FLORIANÓPOLIS

2022

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

CURSO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS LICENCIATURA DIURNO

FABRIZZIA BARETTA

**Caracteres anatômicos foliares de espécies de *Scleria* (Cyperaceae): uma abordagem evolutiva**

Trabalho Conclusão do Curso de Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito para a obtenção do título de Licenciado em Ciências Biológicas

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dra. Ana Claudia Rodrigues  
Coorientadora: Prof.<sup>a</sup> Dra. Fernanda M<sup>a</sup> Cordeiro de Oliveira

FLORIANÓPOLIS

2022

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,  
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Baretta, Fabrizzia  
Caracteres anatómicos foliares de espécies de Scleria  
(Cyperaceae) : uma abordagem evolutiva / Fabrizzia Baretta  
; orientadora, Ana Claudia Rodrigues, coorientadora,  
Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira, 2022.  
45 p.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) -  
Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências  
Biológicas, Graduação em Ciências Biológicas, Florianópolis,  
2022.

Inclui referências.

1. Ciências Biológicas. 2. ala. 3. herbácea. 4.  
sistemática vegetal. 5. Poales. I. Rodrigues, Ana Claudia  
. II. Oliveira, Fernanda Maria Cordeiro de. III.  
Universidade Federal de Santa Catarina. Graduação em  
Ciências Biológicas. IV. Título.

**Caracteres anatômicos foliares de espécies de *Scleria* (Cyperaceae): uma abordagem evolutiva**

Este Trabalho de Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do Título de Licenciada em Ciências Biológicas e aprovado em sua forma final pelo Curso de Ciências Biológicas, Licenciatura, Diurno.

Florianópolis, 11 de março de 2022.

---

Profa Dra. Daniela Cristina de Toni  
Coordenadora do Curso

**Banca Examinadora:**

---

Profa. Dra. Ana Claudia Rodrigues  
Orientadora

---

Profa. Dra. Makeli Garibotti Lusa  
Membro titular

---

Dr. Rafael da Silva Cruz  
Membro titular

---

MSc. Luciana Pereira da Silva  
Membro suplente

## RESUMO

O gênero *Scleria* (Cyperaceae) possui cerca de 250 espécies. É o único gênero da tribo Sclerieae, e contém quatro subgêneros bem suportados. Porém, as seções ainda carecem de estudos que possam prover sinapomorfias estruturais anatômicas. O objetivo deste trabalho foi analisar as características anatômicas foliares do gênero, sob um contexto filogenético, a fim de compreender a evolução dos caracteres, elencando possíveis caracteres sinapomórficos para suas seções. Para isso foram reunidos, através de revisão bibliográfica, caracteres anatômicos da lâmina foliar de espécies de *Scleria*, bem como sequências de ITS, ndhF e rps16 obtidas no portal NCBI. Foram selecionadas 37 espécies e gerada uma matriz com 17 características anatômicas. Através de análises de máxima verossimilhança, obtivemos uma hipótese filogenética que resgatou 11 seções monofiléticas pertencentes a dois subgêneros. A partir de tal hipótese, os caracteres anatômicos tiveram sua reconstrução de estado ancestral analisada individualmente. Os resultados indicam que o ancestral comum mais recente de *Scleria* tem lâmina foliar em formato de W invertido, ausência de alas e ausência de cavidades de ar. A seção *Hypoporum* foi a seção que mais apresentou sinapomorfias, dentre elas destacam-se: células epidérmicas da face adaxial maior que as da face abaxial, ausência de hipoderme, feixe vascular da nervura central deslocado. O ancestral comum das seções *Abortivae*, *Ophyroscleria*, *Scleria* e *Schizolepsis* tem grande probabilidade de apresentar alas na lâmina foliar, ausência de hipoderme e esclerênquima abaxial associado ao feixe vascular da nervura central do tipo coluna ascendente crescentiforme. Percebe-se que a anatomia foliar é capaz de fornecer dados adicionais para melhor compreender as relações filogenéticas e a evolução em *Scleria*.

**Palavras-chave:** ala; herbácea; sistemática vegetal; Poales.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Hipótese filogenética .....	21
Figura 2 - Distribuição e evolução do formato da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	22
Figura 3 - Distribuição e evolução das alas na lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	23
Figura 4 - Distribuição e evolução das cavidades de ar da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	24
Figura 5 - Distribuição e evolução do tamanho comparativo das células epidérmicas em secção transversal em ambas as faces da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	25
Figura 6 - Distribuição e evolução das células buliformes da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	26
Figura 7 - Distribuição e evolução da hipoderme da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	27
Figura 8 - Distribuição e evolução do mesofilo da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	28
Figura 9 - Distribuição e evolução das células do mesofilo homogêneo ou parênquima esponjoso da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	29
Figura 10 - Distribuição e evolução do feixe vascular da nervura central deslocado em secção transversal da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	30
Figura 11 - Distribuição e evolução do esclerênquima abaxial associado ao feixe vascular da nervura central em secção transversal da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	31
Figura 12 - Distribuição e evolução do esclerênquima adaxial associado ao feixe vascular da nervura central em secção transversal da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	32
Figura 13 - Distribuição e evolução do esclerênquima abaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre em secção transversal da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	33
Figura 14 - Distribuição e evolução do esclerênquima adaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre em secção transversal da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	34
Figura 15 - Distribuição e evolução do esclerênquima no bordo foliar da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	35
Figura 16 - Distribuição e evolução do formato do bordo foliar da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	36
Figura 17 - Distribuição e evolução dos estômatos da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	37
Figura 18 - Distribuição e evolução dos idioblastos secretores no mesofilo da lâmina foliar em <i>Scleria</i> .....	38
Figura 19 - Secções transversais da lâmina foliar de espécies de <i>Scleria</i> .....	39

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO .....</b>	<b>7</b>
<b>2. OBJETIVOS .....</b>	<b>9</b>
2.1 OBJETIVO GERAL .....	9
2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	9
<b>3. MATERIAIS E MÉTODOS .....</b>	<b>9</b>
3.1 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA .....	9
3.2 OBTENÇÃO DAS SEQUÊNCIAS, ANÁLISES FILOGENÉTICAS E RECONSTRUÇÃO ANCESTRAL DOS CARACTERES .....	10
<b>4. RESULTADOS E DISCUSSÃO .....</b>	<b>11</b>
<b>5. REFERÊNCIAS .....</b>	<b>40</b>
<b>ANEXO.....</b>	<b>44</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Cyperaceae compreende 95 gêneros e 5.687 espécies (Larridon *et al.* 2021). Possui distribuição cosmopolita, apresentando uma maior diversidade de espécies nos trópicos úmidos e semiúmidos, também podendo ser dominantes nas regiões temperadas (Bruhl 1995, Goetghebeur 1998, Simpson & Inglis 2001). Apresenta cerca de 30 gêneros no Brasil, nenhum destes endêmicos, e 674 espécies, destas, 207 endêmicas (Schneider *et al.* 2021a). Está presente em todos os domínios fitogeográficos brasileiros, sendo a Mata Atlântica o que apresenta maior diversidade de espécies, com 359 representantes. Minas Gerais é o estado que apresenta maior diversidade de espécies, contando com 288 representantes (Schneider *et al.* 2021a). Suas espécies são geralmente herbáceas e perenes, ocupando ambientes abertos, bem como ambientes florestais ou de transição campo-mata, sendo encontradas principalmente associadas às formações vegetais mal drenadas, como brejos, pântanos, charcos, margens de rios e corpos de água (Goetghebeur 1998).

O gênero *Scleria* P. J. Bergius compõe a tribo monotípica Sclerieae, é um dos maiores gêneros de Cyperaceae, com aproximadamente 250 espécies (Bauters *et al.* 2016). Possui distribuição principalmente pantropical, podendo se estender localmente para regiões temperadas quentes (Bauters *et al.* 2016). No Brasil, é o terceiro gênero de maior diversidade da família, com 73 espécies (Schneider *et al.* 2021b). Seus representantes ocorrem em todos os domínios fitogeográficos brasileiros, sendo a Mata Atlântica o que apresenta maior diversidade de espécies, contando com 39 representantes, seguido pelo Cerrado, que apresenta diversidade de 38 espécies (Affonso *et al.* 2015, Flora do Brasil 2020) ocorrendo em bancos de areia, em campos costeiros, planaltos, em diferentes ambientes na Mata Atlântica, principalmente nas bordas da floresta, na vegetação de transição entre floresta e pradaria, pradarias úmidas e áreas alagadas ou inundáveis (Affonso *et al.* 2015). Sua importância econômica se dá por meio das diversas funções apresentadas por diferentes espécies, como fim medicinal no tratamento de infecções, inflamações, distúrbios no sistema urogenital e circulatório, dor; também utilizadas na alimentação humana e animal; na fabricação de materiais derivados das fibras como tapetes, papel fino; e em usos sociais como religiosos e afrodisíacos (Simpson & Inglis 2001).

Bauters *et al.* (2016) através de estudo molecular de 101 espécies de *Scleria*, baseada em sequências gênicas das regiões ITS, ndhF e rps16, mostraram que *Scleria* é um gênero monofilético, com quatro subgêneros também monofiléticos, tendo resgatado em *S.* subg. *Scleria* (e.g., Camelbeke 2001, Ahumada & Vegetti 2009 apud Bauters *et al.* 2016) 12 seções,



em *S.* subg. *Hypoporum* (Nees) C.B.Clarke, 1 sect., em *S.* subg. *Browniae* (C.B.Clarke) 1 sect. e em *S.* subg. *Trachylomia* (Nees) Batters 1 sect., sendo esta a hipótese filogenética mais compreensiva até a presente data. O mesmo estudo realizou a reconstrução de caracteres ancestrais macroscópicos das espécies selecionadas, e concluiu que espiguetas andróginas, hipogíneo zoniforme, inflorescência paniculada com estaminada e subandrógina espiguetas e folhas lineares normais são características ancestrais em *Scleria*.

A anatomia dos órgãos vegetativos de espécies de Cyperaceae, incluindo espécies de *Scleria* foram sumarizados na obra de Metcalfe (1971). Estudos como Sharma & Mehra (1972), Starr & Ford (2001), Hefler & Longhi-Wagner (2010), Silva *et al.* (2014), López & Gonzalez (2017), Verloove & Tucker (2017), têm utilizado os resultados de análises anatômicas de diferentes gêneros de Cyperaceae na identificação e delimitação de gêneros e espécies. Porém, existem poucos trabalhos dessa natureza baseados na estrutura da lâmina foliar de espécies de *Scleria*, tendo o trabalho de Hoss (2013) como exemplo de trabalho sobre a anatomia foliar de espécies de *Scleria* com subsídios para estudos taxonômicos. Outros trabalhos apresentam a anatomia foliar de espécies de *Scleria*, como Holm (1899), o qual além da anatomia foliar, também apresenta a descrição anatômica de outros órgãos, como a raiz, porém não utiliza os caracteres a fim de distinção de espécies; Govindarajalu (1975) apresenta a anatomia sistemática de espécies de *Scleria* do sul da Índia; e Franklin (1983) que através de uma revisão do gênero *Scleria* no sul da África, traz a descrição anatômica da lâmina foliar de espécies de *Scleria*.

Metcalfe (1969) aponta alguns caracteres anatômicos foliares de valor diagnóstico em Cyperaceae como estrutura dos tricomas, organização dos estômatos e, suas células subsidiárias, sendo os estômatos da família quase sempre paracíticos, raramente tetracíticos, e presença de corpos silicosos, tamanho relativo das células epidérmicas em diferentes porções da folha, a presença ou ausência de células buliformes, diferenças no padrão de distribuição de esclerênquima no mesofilo e a sua relação com os feixes vasculares. Para espécies de *Scleria*, o autor ressalta ainda a ocorrência de corpos silicosos grosseiramente verrucosos a equinulados, presentes nas células epidérmicas, bem como partículas de sílica nas sinuosidades das paredes anticlinais das células epidérmicas. No mesofilo, o clorênquima se apresenta não radiado, a bainha do feixe é usualmente dupla, sendo a parte interna fibrosa e a externa parenquimática.

De acordo com Naczi (2009) estudos dessa natureza ainda são escassos em Cyperaceae, devido, principalmente, à dificuldade de identificar o número adequado de caracteres de valor filogenético, assim, a maioria dos estudos evolutivos prévios foram baseados apenas em caracteres macromorfológicos, tendo como consequência árvores com menos suporte. Porém a inclusão de caracteres micromorfológicos e anatômicos melhorou substancialmente a resolução das análises e aumentando o suporte para alguns clados de *Carex* L. (Naczi 2009).

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. OBJETIVO GERAL**

O objetivo deste trabalho é compreender a evolução de alguns caracteres anatômicos foliares no gênero *Scleria*, procurando identificar caracteres sinapomórficos para suas seções, bem como contribuir com futuros trabalhos de filogenia da família.

### **2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- Selecionar, através de revisão bibliográfica, espécies que apresentem descrição anatômica da lâmina foliar e sequências gênicas do portal NCBI;
- Construir uma matriz de caracteres anatômicos da lâmina foliar das espécies selecionadas a partir de dados obtidos na revisão bibliográfica;
- Gerar uma hipótese filogenética de *Scleria* baseada em dados moleculares;
- Realizar a reconstrução do estado ancestral de caracteres de anatomia foliar das espécies estudadas de *Scleria* através de programas específicos.
- Elencar os possíveis caracteres sinapomórficos anatômicos foliares para as seções de *Scleria*.

## **3.MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

A revisão bibliográfica foi realizada através das bases de buscas: Portal de Periódicos Capes, Google Acadêmico, e Web of Science, utilizando os termos “Anatomy” + “*Scleria*” + “Leaf”. A partir dos documentos levantados, realizamos a identificação dos trabalhos que

apresentam a descrição anatômica da lâmina foliar de diferentes espécies de *Scleria*. Tais descrições foram obtidas nos trabalhos de Holm (1898), Metcalfe (1971), Govindarajalu (1975), Franklin (1983) e Hoss (2013).

Após selecionar as espécies que apresentavam descrições anatômicas da lâmina foliar, verificamos e selecionamos apenas as espécies que apresentavam também as sequências das regiões ITS, ndhF e rps16 no portal NCBI (Anexo A). Obtivemos, então, 37 espécies de *Scleria*, mais duas espécies do grupo externo de outros gêneros, *Becquerelia cymosa* (Brongn.) e *Calyptrocarya glomerulata* (Brongn.). As descrições foram utilizadas para montar a matriz de caracteres anatômicos/espécies, que apresentou 17 caracteres anatômicos foliares e seus estados de caráter (Tabela 1).

### **3.2 OBTENÇÃO DAS SEQUÊNCIAS, ANÁLISES FILOGENÉTICAS E RECONSTRUÇÃO ANCESTRAL DOS CARACTERES**

As sequências das regiões ITS, ndhF e rps16 dos táxons de *Scleria* e do grupo externo foram adquiridas no portal NCBI através dos acessos fornecidos por Bauters *et al.* (2016). Também foram utilizadas sequências de espécies que não constavam nas análises de tais autores, através da pesquisa pelo nome da espécie no portal NCBI. As sequências foram alinhadas individualmente pelo programa Muscle (Edgar 2004) e conferidos manualmente através do programa MEGA 11 (Tamura *et al.*, 2021) e trimadas com base na menor sequência disponível em cada alinhamento. Após alinhadas, as sequências foram concatenadas em uma única matriz. O alinhamento final, com as sequências concatenadas, tem 3.049 pb.

A matriz concatenada foi então submetida à análise no PartitionFinder 2 (Lanfear *et al.*, 2017) para determinar o número de partições apropriadas para a análise, bem como o melhor modelo evolutivo através do critério de AIC (Akaike Information Criterion) (Akaike 1998). O número de partições adequado para as análises revelado foi 3 e o melhor modelo GTR+G para ITS e ndhF e GTR+G para RPS.

Para a construção da hipótese filogenética foi utilizada a análise de Máxima Verossimilhança (ML), utilizando o programa raxMLGUI (Klein *et al.* 2019). O enraizamento foi realizado no grupo externo: *Becquerelia cymosa* (Brongn.) e *Calyptrocarya glomerulata* (Brongn.). De posse da hipótese gerada, comparamos topologia com a hipótese publicada por Bauters *et al.* (2016), que apresentou mesmas relações entre as diferentes seções de *Scleria*,

sendo a hipótese gerada considerada apta para a realização da reconstrução ancestral dos caracteres (Figura 1).

Através da matriz de caracteres anatômicos construída, com base nas descrições anatômicas das folhas das espécies de *Scleria*, foram feitas as reconstruções do estado ancestral dos caracteres utilizando a análise de Máxima Verossimilhança (ML), com o modelo Markov k-state 1 parameter (Mk1 model) através do programa Mesquite (Maddison & Maddison 2018).

#### 4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na hipótese filogenética gerada foram resgatadas 11 seções monofiléticas em *Scleria* pertencentes à dois subgêneros, sendo: subg. *Hypoporum* sect. *Hypoporum* (100) e do subg. *Scleria* sect. *Corimbosae* (100), sect. *Acriulus* (92), sect. *Margaleia* (100), sect. *Hymenolytrum* (62), sect. *Foveolidia* (100), sect. *Abortivae* (87), sect. *Ophryoscleria* (100), sect. *Scleria* (95), sect. *Schizolepsis* (100) e sect. *Elatae* (99). Os subgêneros aqui resgatados corroboram com os obtidos por Bauters *et al.* (2016) os quais são monofiléticos e com alto valor de sustentação.

Bauters *et al.* (2016) apresentam a hipótese filogenética mais compreensiva de *Scleria* até a sua data de publicação. Nesta, pode-se observar uma hipótese filogenética bem resolvida para a sect. *Hypoporum*, mas foram observadas algumas incongruências dentre os clados desta seção, sendo evidente que os marcadores moleculares utilizados neste estudo não continham variação suficiente dentro do subgênero. Bauters *et al.* (2018) apontam que *Scleria* sect. *Hypoporum* contém de três a cinco clados dependendo do tipo de sequência utilizada, porém citam que as relações filogenéticas neste grupo são mal resolvidas, além de que em todas as suas análises, a filogenia do grupo apresentou grande politomia. Nas nossas análises, a sect. *Hypoporum* apresentou alto valor de sustentação e não apresentou politomia, porém, algumas relações entre as espécies do grupo não apresentaram um valor de sustentação elevado.

Bauters *et al.* (2016) também apresentam que as relações filogenéticas dentro de *Scleria* subg. *Scleria* foram recuperadas com altos valores de suporte, porém, as relações entre *Scleria* sect. *Abortivae*, sect. *Ophryoscleria*, sect. *Schizolepsis* e sect. *Scleria* não foram resolvidas nas hipóteses filogenéticas baseadas em várias das análises de marcador único. No entanto, os resultados das análises por máxima verossimilhança e inferência bayesiana eram congruentes, e o suporte das relações entre essas quatro seções era alto. Apenas *Scleria* sect. *Ophryoscleria* nem sempre foi resolvido como um clado monofilético; entretanto, baseado nos

resultados das análises ITS e das análises concatenadas, a monofilia da seção foi confirmada. As relações filogenéticas entre as seções do subg. *Scleria* aqui analisadas apresentaram-se monofiléticas, as relações entre *Scleria* sect. *Abortivae*, sect. *Ophryoscleria*, sect. *Schizolepsis* e sect. *Scleria* apresentaram alto valor de sustentação, assim como as outras seções deste subgênero, apenas algumas relações entre as espécies da sect. *Elatae* apresentaram baixo valor de sustentação.

A partir da hipótese filogenética e da matriz de caracteres anatômicos, realizamos a análise de reconstrução do estado ancestral dos 17 caracteres. Desta análise foram geradas 17 árvores. As reconstruções estão apresentadas nas Figuras 2 a 18.

<b>Espécies/caracteres</b>	<b>Referência</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	<b>8</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>12</b>	<b>13</b>	<b>14</b>	<b>15</b>	<b>16</b>	<b>17</b>
<i>Scleria distans</i> Poir	Hoss (2013)	0	1	1	0	0	0	3	1	0	1	0	5	0	0	2	1	0
<i>S. gaertneri</i> Raddi	Hoss (2013)	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	3	0	0	0	0	0
<i>S. latifolia</i> Sw	Hoss (2013)	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	1	3	1	1	0	0	0
<i>S. leptostachya</i> Kunth	Hoss (2013)	0	1	1	0	0	1	1	1	2	1	1	3	0	0	0	0	0
<i>S. panicoides</i> Kunth	Hoss (2013)	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	2	3	1	1	0	1	0
<i>S. plusiophylla</i> Steud	Hoss (2013)	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	3	1	1	0	0	0
<i>S. secans</i> (L.)	Hoss (2013)	0	1	0	0	0	1	0	0	1	2	3	3	1	0	0	0	0
<i>S. woodii</i> Clarke	Franklin (1983)	1	1	0	0	0	1	0	1	3	3	4	3	1	0	2	1	0
<i>S. welwitschii</i> Clarke	Franklin (1983) e Metcalf (1971)	1	0	0	0	0	0	0	1	0	4	2	4	0	0	2	1	0
<i>S. rehmannii</i> Clarke	Franklin (1983)	1	1	1	0	0	1	1	1	0	3	6	1	0	1	2	1	0
<i>S. longispiculata</i> Nelmes	Franklin (1983)	0	1	1	0	0	1	0	0	0	4	4	2	0	2	2	1	0
<i>S. bulbifera</i> Richard	Franklin (1983)	0	1	1	0	0	1	0	1	4	4	4	1	0	0	2	1	0
<i>S. veseyfitzgeraldii</i> Robinson	Franklin (1983)	0	1	1	0	0	1	1	0	0	2	4	3	0	2	2	1	0
<i>S. dregeana</i> Kunth	Franklin (1983)	0	1	1	0	0	0	0	0	0	-	4	1	0	0	2	1	0
<i>S. sobolifer</i> Franklin	Franklin (1983)	0	1	1	0	0	1	0	0	4	4	4	3	1	0	2	1	0
<i>S. pergracilis</i> var. <i>brachystachys</i> Kunth	Franklin (1983)	1	1	1	0	0	0	0	0	0	-	4	3	1	1	2	1	0
<i>S. aterrima</i> Ridley	Franklin (1983)	1	1	1	0	2	1	0	0	3	2	9	6	1	0	2	1	0
<i>S. lacustris</i> Wright	Franklin (1983)	0	0	1	0	2	0	2	0	0	2	4	3	0	0	2	1	1
<i>S. transvaalensis</i> Franklin	Franklin (1983)	0	1	1	0	1	1	1	0	0	2	5	3	0	1	0	1	0

Espécies/caracteres	Referência	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>S. foliosa</i> Richard	Franklin (1983) Metcalfe (1971)	e 1	1	1	0	0	0	2	0	4	2	4	3	0	0	2	1	1
<i>S. unguiculata</i> Robinson	Franklin (1983) Metcalfe (1971)	e 0	1	1	0	0	1	1	1	3	5	6	3	0	1	0	1	0
<i>S. lagoensis</i> Boeckeler	Franklin (1983)	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	5	3	0	0	0	1	0
<i>S. poaeformis</i> Retzius	Franklin (1983)	1	0	0	0	1	1	2	0	7	2	8	3	0	1	2	1	0
<i>S. greiigifolia</i> Ridley	Franklin (1983)	1	0	0	0	1	1	2	0	4	4	4	5	0	0	2	1	0
<i>S. angusta</i> Nees	Franklin (1983)	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	4	3	1	2	0	1	0
<i>S. angustifolia</i> Robinson	Metcalfe (1971)	3	1	1	0	1	2	-	1	5	6	6	-	0	0	0	0	0
<i>S. bambariensis</i> Cherm.	Metcalfe (1971)	4	1	1	0	0	2	-	0	6	-	4	2	0	2	-	0	0
<i>S. bequaertii</i> Wild.	Metcalfe (1971)	2	1	1	0	0	2	0	1	0	-	4	4	0	0	2	0	0
<i>S. ciliaris</i> Nees	Metcalfe (1971)	0	1	1	0	1	1	0	0	2	2	5	3	1	0	-	1	1
<i>S. purpurascens</i> Steud	Metcalfe (1971)	0	1	1	0	0	1	0	0	1	2	9	3	0	2	0	1	0
<i>S. racemosa</i> Poir.	Metcalfe (1971)	0	1	1	1	0	1	0	0	1	2	1	3	1	2	0	1	0
<i>S. sumatrensis</i> Retz.	Metcalfe (1971)	0	1	1	0	1	0	1	0	1	2	7	3	0	1	0	1	0
<i>S. verrucosa</i> Willd.	Metcalfe (1971)	0	1	1	1	1	1	0	0	8	2	6	3	0	1	0	1	1
<i>S. corymbosa</i> Roxb.	Govindarajalu (1975)	0	0	0	0	0	1	0	0	4	6	4	-	0	1	0	1	0
<i>S. levis</i> Retz.	Govindarajalu (1975)	0	0	0	0	0	1	0	0	4	4	4	4	0	1	0	1	0
<i>S. terrestris</i> (L.)	Govindarajalu (1975)	0	1	0	0	0	1	0	0	3	6	5	3	0	1	0	0	1
<i>S. tessellata</i> Willd.	Govindarajalu (1975)	0	0	0	0	0	1	0	0	3	6	5	3	0	1	2	0	0
<i>B. cymosa</i> Brongn.	Metcalfe (1971)	0	1	0	0	0	1	1	0	3	2	2	3	0	1	0	0	1
<i>C. glomerulata</i> Brongn.	Metcalfe (1971)	1	1	1	0	0	1	1	0	3	2	1	7	0	0	0	1	1

**Tabela 1:** Matriz de caracteres com a distribuição dos estados de caráter analisados na lâmina foliar de espécies de *Scleria*. 1 Formato da lâmina foliar: (0) em W invertido; (1) em V; (2) flangeado em forma de V; (3) obtusamente triangular; (4) em V-espessado. 2 Células epidérmicas: (0) tamanho igual em ambas as faces; (1) tamanho maior na face adaxial. 3 Células buliformes: (0) só na face adaxial na nervura mediana; (1) na face adaxial na nervura mediana e ao longo da lâmina de forma não contínua. 4. Alas: (0) ausente; (1) presente. 5. Células translúcidas (hipoderme): (0) ausente; (1) somente na nervura mediana face adaxial; (2) na nervura mediana e ao longo da lâmina. 6. Mesofilo: (0) homogêneo; (1) heterogêneo (dorsiventral); (2) isobilateral. 7. Células do mesofilo homogêneo ou parênquima esponjoso: (0) levemente lobado; (1) fortemente lobado; (2) células estreladas; (3) radiado. 8. Feixe vascular da nervura central deslocado: (0) ausente; (1) presente. 9. Esclerênquima abaxial associado ao feixe vascular da nervura central: (0) coluna descendente-crescentiforme; (1) coluna ascendente-crescentiforme; (2) coluna horizontal-crescentiforme; (3) coluna crescentiforme; (4) coluna pulviniforme; (5) coluna securiforme; (6) coluna subretangular; (7) cordão ascendente-crescentiforme; (8) cordão crescentiforme. 10. Esclerênquima adaxial associado ao feixe vascular da nervura central: (0) ausente; (1) coluna bulbiforme; (2) capa; (3) coluna retangular; (4) coluna pulviniforme; (5) coluna securiforme; (6) cordão. 11. Esclerênquima abaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre: (0) coluna descendente-crescentiforme; (1) coluna securiforme; (2) cordão; (3) coluna turbiniforme; (4) coluna pulviniforme; (5) coluna crescentiforme; (6) coluna retangular; (7) coluna securiforme; (8) capa crescentiforme; (9) colunas de várias formas. 12. Esclerênquima adaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre: (0) ausente; (1) coluna securiforme; (2) coluna subtriangular; (3) cordão; (4) coluna pulviniforme; (5) coluna triangular; (6) colunas de várias formas; (7) coluna baculiforme. 13. Esclerênquima no bordo foliar: (0) ausente; (1) presente. 14. Bordo foliar, formato: (0) arredondado; (1) agudo; (2) arredondado para agudo. 15. Presença de estômatos: (0) apenas na face abaxial, (1) apenas na face adaxial; (2) em ambas as faces. 16. Idioblastos secretores no mesofilo: (0) ausente; (1) presente. 17. Cavidades de ar: (0) ausente; (1) presente.



Nossos resultados mostram que o ancestral comum mais recente de *Scleria* provavelmente apresentava os seguintes caracteres anatômicos: formato de W invertido da lâmina foliar, ausência de alas e ausência de cavidades de ar (Fig. 2-4; 19A-C). A forma de W invertido da lâmina foliar em espécies de *Scleria* é citado por diversos autores como Holm (1898), Plowman (1906), Koyama (1967) e Hoss (2013). As espécies podem apresentar 3 a 5 costelas. Nas espécies com 5 costelas, o último par, o mais externo, representa a região de união da ala da bainha à lâmina foliar (Chermezon 1926 apud Koyama 1967), conforme demonstrado ontogeneticamente em *Scleria plusiophylla* por Hoss *et al.* (2015). Os resultados do presente estudo mostram que a ocorrência de alas na lâmina foliar foi resgatada como sendo uma provável sinapomorfia para o clado que inclui sect. *Abortivae*, sect. *Ophryoscleria*, sect. *Scleria* e sect. *Schizolepsis* (Fig. 3).

Com relação às cavidades de ar, Metcalfe (1969, 1971), cita a presença ou ausência, bem como o grau de desenvolvimento dessas cavidades como característica útil na distinção de espécie de *Scleria*. Entretanto, sabe-se que a ocorrência de lacunas de ar ou aerênquima em órgãos vegetais tem forte relação com o ambiente onde a planta ocorre, sendo ambientes sombreados e alagadiços locais propícios para o desenvolvimento deste tecido (Evans 2003). Apesar do ancestral comum mais recente de *Scleria* provavelmente não apresentar cavidades de ar, observa-se que este caráter surgiu nos terminais de alguns cladogramas, em diferentes seções (Fig. 4), o que faz com que o caractere não apresente muito valor taxonômico a nível de seção, e ainda como discutido acima, pode estar fortemente relacionada ao ambiente em que a planta está ocorrendo. Como espécies de *Scleria* tem ampla distribuição, ocorrendo em diversos ambientes, torna-se necessário tratar com atenção este caráter.

Em relação à epiderme (Fig. 5), o ancestral comum mais recente da seção *Hypoporum*, da seção *Foveolidia*, e das seções *Abortivae*, *Ophryoscleria*, *Scleria*, *Schizolepsis* e *Elatae* provavelmente apresentavam células epidérmicas de tamanho maior na face adaxial em comparação à face abaxial. Este estado de caráter foi considerado o mais comum entre as espécies aqui abordadas, indo ao encontro do que Hoss (2013) publicou sobre a anatomia foliar das espécies de *Scleria* estudadas, demonstrando-o como um caractere útil para a delimitação do gênero, e também Metcalfe (1971), o qual descreveu este estado em espécies de *Scleria*, podendo então o considerar um estado de caráter de ampla ocorrência no gênero.

Também em relação à epiderme (Fig. 6), a ocorrência de células buliformes na face adaxial da nervura mediana e ao longo do resto da lâmina foliar, de forma não contínua, apresenta grande probabilidade de ser característica ancestral comum para a seção *Hypoporum* e para a seção *Ophryoscleria*. Já a ocorrência de células buliformes apenas na face adaxial da nervura mediana apresenta grande probabilidade de ser uma característica ancestral comum para a seção *Elatae* e para as seções *Scleria* e *Schizolepsis*. Células buliformes são comuns em espécies de monocotiledôneas, podem ocorrer na face superior da lâmina foliar por completo ou apenas nas reentrâncias entre as nervuras longitudinais (Evert & Esau 2013). Tais células armazenam água e são incolores, podendo ser chamadas de células de expansão, por presumir-se que promovem o desdobramento das folhas quando estas células expandem, ou então, podem também ser chamadas de células motoras, que, por mudanças de turgor, presume-se que apresentam um papel nos movimentos de abertura e fechamento higroscópico de folhas maduras (Evert & Esau 2013). A localização das células buliformes na lâmina foliar é considerado caractere importante na delimitação de gênero e espécie (Holm 1898, Metcalfe 1971).

É provável que os ancestrais comuns mais recentes da seção *Hypoporum*, da seção *Foveolidia* e do clado formado pelas seções *Elatae*, *Abortivae*, *Ophryoscleria*, *Scleria* e *Schizolepsis* não apresentassem hipoderme, também denominadas de células translúcidas (Fig 7). Destas seções citadas, as seções *Elatae* e *Hypoporum* apresentaram probabilidade significativa de seu ancestral comum não apresentar hipoderme. Já a seção *Schizolepsis* apresenta grande probabilidade de que seu ancestral comum possuísse hipoderme apenas na face adaxial da nervura mediana. Segundo Metcalfe (1971), a presença ou ausência de células translúcidas pode ser um caractere útil ao nível de espécies. Em nossas análises, apenas duas espécies de seções diferentes apresentaram hipoderme na nervura mediana e ao longo da lâmina na face adaxial, sendo o estado de caráter mais comum a ausência de hipoderme. Segundo Leite *et al.* (2009) apud Koyama (1965), a hipoderme em Cyperaceae pode estar relacionada ao acúmulo de água, auxiliando, portanto, na manutenção das espécies em períodos de seca.

Em relação ao tipo de mesofilo (Fig. 8), os caracteres se mostraram muito variáveis nas espécies estudadas (Tabela 1). Assim, a reconstrução do estado ancestral deste caráter não se mostrou útil para estabelecer sinapomorfias nas seções avaliadas. As células do mesofilo homogêneo ou do parênquima esponjoso levemente lobadas aparentam ser uma característica

dos ancestrais comuns mais recentes da seção *Hypoporum*, e do clado formado pelas seções *Foveolidia*, *Abortivae*, *Ophryoscleria*, *Scleria*, *Schizolepsis* e *Elatae*.

Já o ancestral comum mais recente de *Scleria* e *Schizolepsis* provavelmente apresentava células do mesofilo homogêneo ou parênquima esponjoso fortemente lobadas (Fig. 9). Metcalfe (1971) aponta que frequentemente o clorênquima das Cyperaceae apresentam células levemente ou fortemente lobadas, e que por esse tipo de arranjo formam-se as cavidades de ar, cujos espaços intercelulares são maiores quando o mesofilo apresenta células fortemente lobadas, e menores quando estas células são levemente lobadas. Porém, nas espécies aqui abordadas, todas as espécies que apresentaram cavidades de ar apresentavam células do mesofilo levemente lobadas ou com células estreladas, e nenhuma espécie com células do mesofilo fortemente lobadas apresentou cavidades de ar, o que nos leva à fragilidade do referido caractere. Em relação ao feixe vascular da nervura central (Fig. 10), é possível perceber que o ancestral comum mais recente da seção de *Hypoporum* provavelmente apresentava o feixe vascular da nervura central deslocado, enquanto que o clado formado pelas demais seções, excluindo a sect. *Corymbosae*, possui ancestral comum mais recente com o feixe vascular da nervura central não deslocado. Hoss (2013) relata que este caractere contribuiu para a separação de grande parte dos táxons analisados em nível de espécie, apresentando então relevância taxonômica, em que a ocorrência de feixes deslocados na nervura central reforçou a separação de *S. distans* e *S. leptostachya* das demais espécies analisadas.

Segundo Metcalfe (1971), nas Cyperaceae, a maior parte do esclerênquima presente nas folhas está associado aos feixes vasculares, com função de sustentação da lâmina foliar (Nunes *et al.* 2012). A presença do esclerênquima abaxial da nervura mediana (Fig. 11). tipo coluna descendente-crescentiforme mostra grande probabilidade de ser uma característica ancestral comum para a seção *Hypoporum*. Assim como o esclerênquima coluna ascendente-crescentiforme possivelmente é o tipo ancestral comum do clado formado pelas seções *Abortivae*, *Ophryoscleria*, *Scleria* e *Schizolepsis* (Fig. 11). Em relação ao esclerênquima abaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre (Fig. 13), o ancestral comum mais recente da seção *Hypoporum* provavelmente apresentava do tipo coluna pulviniforme. Já o ancestral comum mais recente do clado formado pelas seções *Ophryoscleria*, *Scleria* e *Schizolepsis* provavelmente apresentava esclerênquima abaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre do tipo coluna securiforme.

Metcalf (1971) cita que a porção abaxial da nervura mediana da folha foi vista acompanhada por esclerênquima do tipo coluna crescentiforme em *Acriulus*, porém, há uma variação considerável no formato preciso da coluna no gênero como um todo. As espécies da seção *Acriulus* incluídas neste trabalho têm seus esclerênquimas associados à porção abaxial da nervura mediana classificadas como coluna pulviniforme (*S. griegifolia*) e coluna descendente-crescentiforme (*S. transvaalensis*). Essa dificuldade de classificar de forma precisa o formato do esclerênquima associado à nervura central ou nervuras das costelas pode fazer com que o caractere não apresente uma reconstrução tão precisa, tornando seu valor taxonômico baixo.

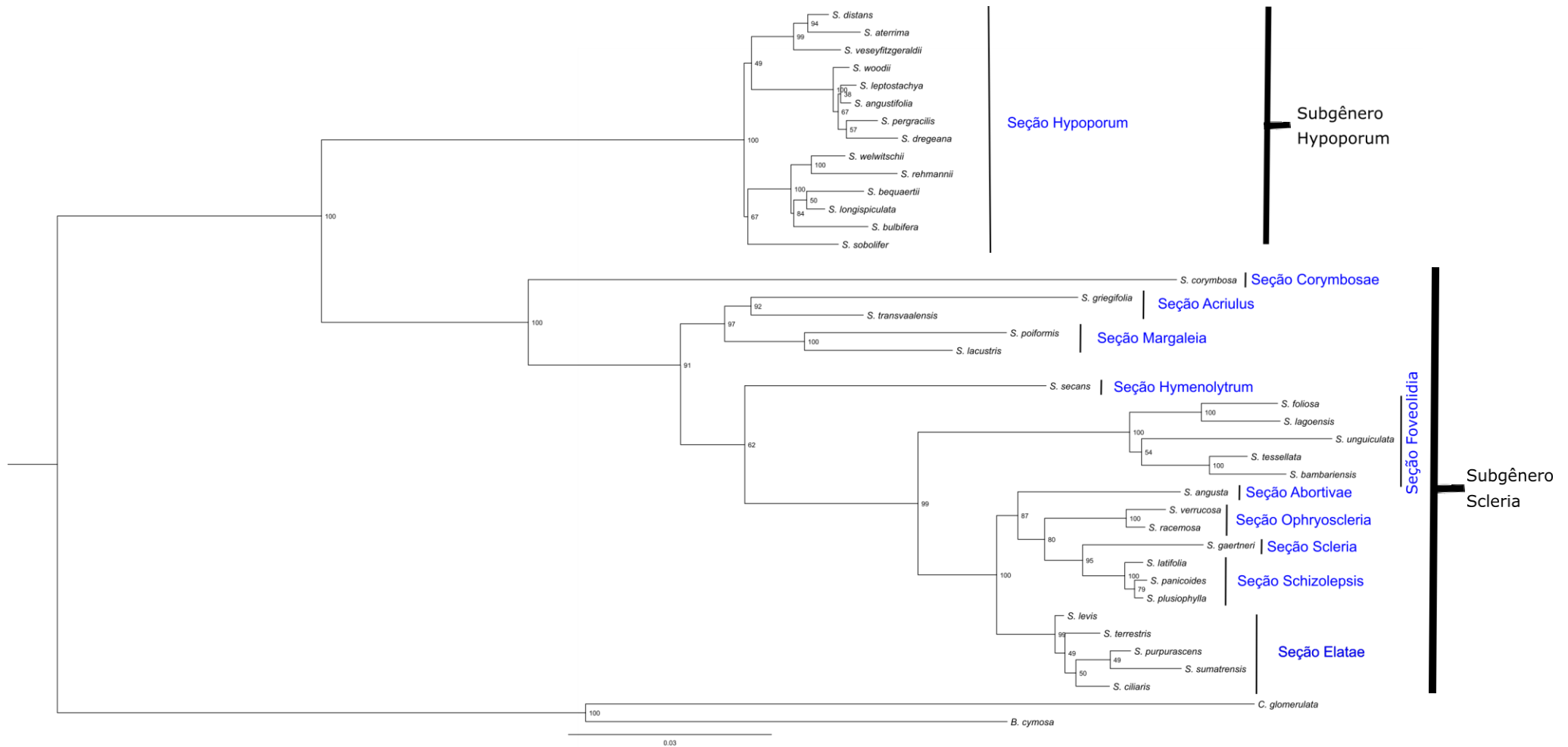
A presença de idioblastos secretores no mesofilo (Fig. 18) tem probabilidade de ser uma característica ancestral comum para a seção *Hypoporum*. Sendo a ausência destes o estado ancestral no clado formado pelas seções *Scleria* e *Schizolepsis*. Metcalf (1971) descreveu como células secretoras as células translúcidas encontradas no mesofilo da lâmina foliar das espécies estudadas, as quais usualmente apresentam reação positiva para taninos em seu interior; porém, o autor cita que a natureza química da secreção necessita de uma investigação mais detalhada, e que estas células translúcidas apresentam frequência variada, o que faz com que não seja um caráter muito confiável para fins diagnósticos.

Nossos resultados nos levam a concluir que provavelmente o ancestral comum de *Scleria* apresenta formato da lâmina foliar em W invertido em seções transversais, ausência de alas e ausência de cavidades de ar no mesofilo. Que a seção *Hypoporum* apresenta diversas sinapomorfias com mais de 90% de suporte nas análises, sendo elas: células epidérmicas da face adaxial maiores do as células da face abaxial; presença de células buliformes na nervura mediana e ao longo da lâmina foliar de forma não contínua; ausência de hipoderme, feixe vascular da nervura central deslocado; esclerênquima abaxial associado a feixe vascular da nervura central do tipo coluna descendente crescentiforme e esclerênquima abaxial do tipo coluna pulviniforme associado ao feixe vascular das costelas e presença de idioblastos no mesofilo. Já o ancestral comum mais recente das seções *Abortivae*, *Ophyroscleria*, *Scleria* e *Schizolepsis* tem grande probabilidade de apresentar alas na lâmina folia, ausência de hipoderme e esclerênquima abaxial associado ao feixe vascular da nervura central do tipo coluna ascendente crescentiforme.

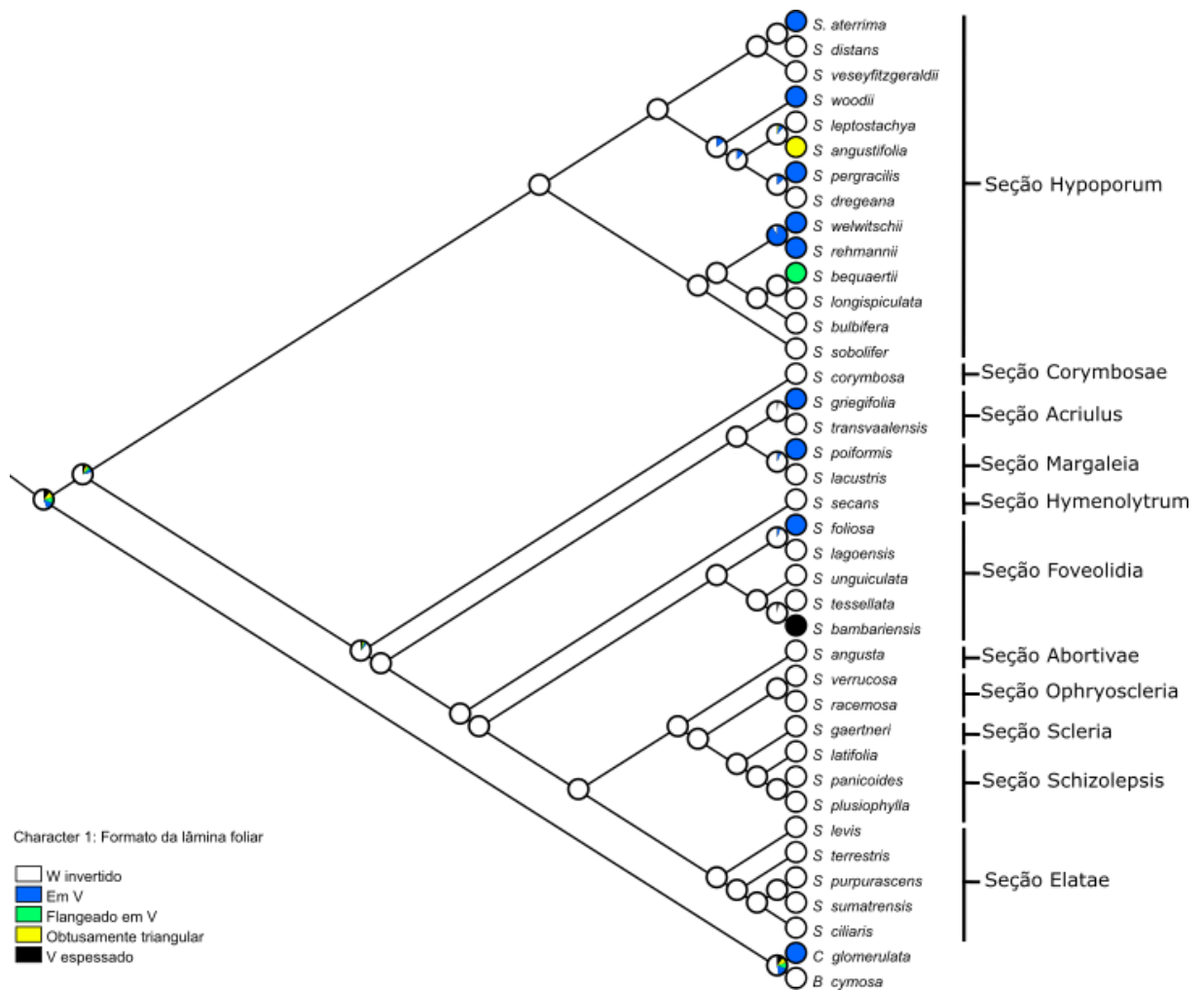
Alguns caracteres, como o tipo de mesofilo (Fig. 8), o tipo de células presentes no mesofilo (Fig. 9), o tipo de esclerênquima adaxial associado ao feixe vascular da nervura central

(Fig. 12), o tipo de esclerênquima adaxial associado ao feixe vascular das costelas (Fig. 14), o tipo de forma do bordo (Fig. 16) e se tem esclerênquima ou não (Fig. 15), bem como ocorrência de estômatos (Fig. 17), não apresentaram resultados informativos, visto que principalmente com relação ao tipo de esclerênquima não há padronização na análise destes formatos para que a descrição possa ser feita de forma mais precisa. Metcalfe (1971) propôs uma terminologia para os diferentes arranjos do tecido esclerenquimático associado aos feixes vasculares, a qual utilizamos em imagens de algumas espécies (dos artigos pesquisados) que não apresentavam esse estado de caráter descrito nos trabalhos analisados. Porém, é percebido que mesmo com o auxílio de um desenho esquemático, a delimitação do formato do esclerênquima é subjetiva, visto a complexidade dos tecidos vegetais. Os caracteres relacionados ao formato do bordo foliar e à presença ou ausência de esclerênquima no bordo foliar também não se mostraram informativos, poucas seções apresentaram maior probabilidade de identificar um estado de caráter no seu ancestral comum. A ausência de informação encontrada relacionada aos caracteres de algumas espécies fez com que as árvores não apresentassem informações completas, assim como ocorreu nas reconstruções relacionadas aos caracteres: células do mesófilo homogêneo ou parênquima esponjoso (Fig. 9), esclerênquima adaxial associado ao feixe vascular da nervura central (Fig. 12), esclerênquima adaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre (Fig. 14) e estômatos (Fig. 17).

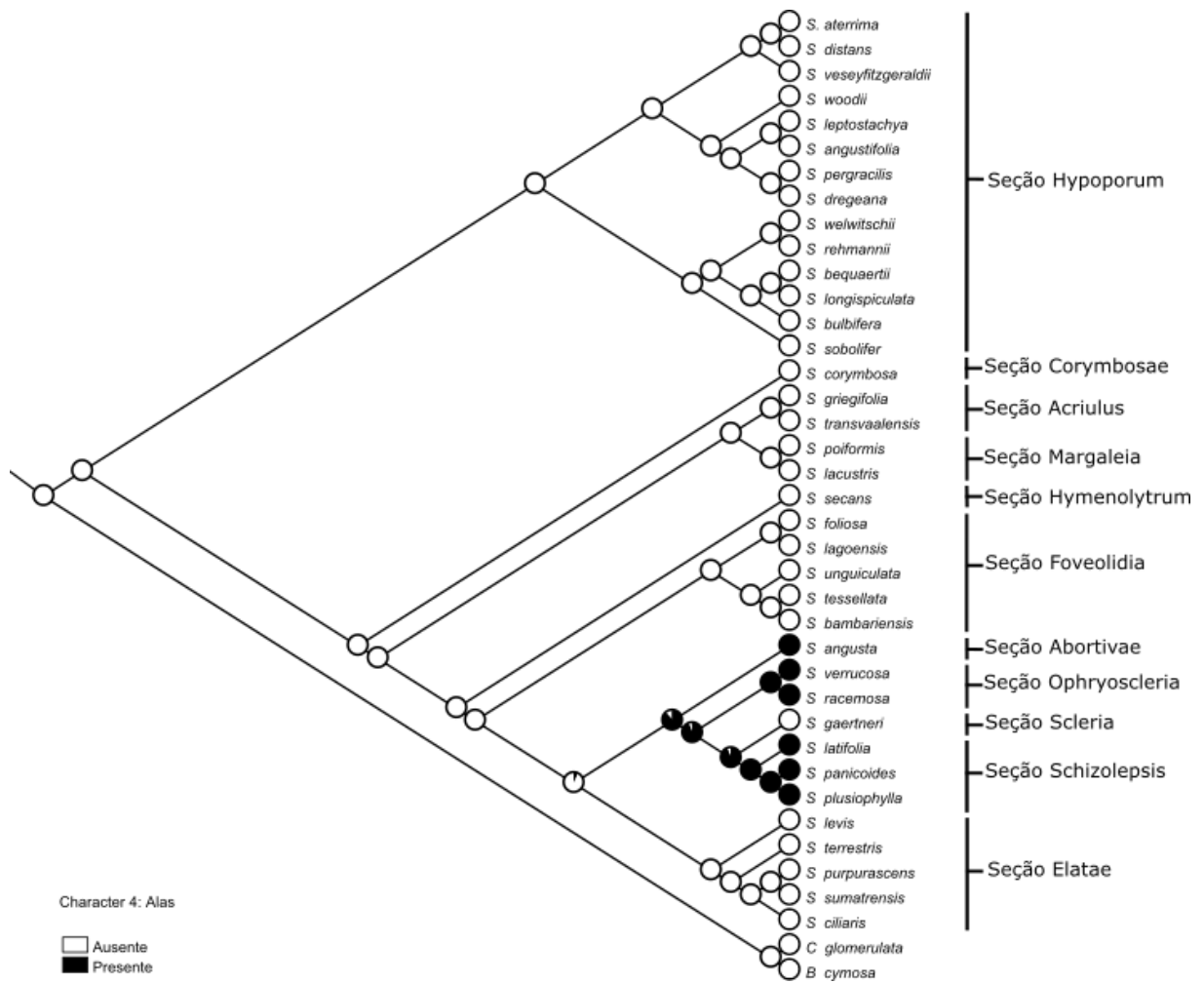
Através deste estudo pode-se perceber que a anatomia foliar é capaz de fornecer dados adicionais para melhor compreender as relações filogenéticas e a evolução em *Scleria*. É de se salientar a necessidade de estudos com maior número de espécies e com descrições anatômicas atualizadas, mais completas e ilustradas em Cyperaceae, sobretudo em *Scleria*, representando assim a diversidade do grupo em futuras análises dessa natureza.



**Figura 1:** Hipótese filogenética gerada através da análise de máxima verossimilhança com os acessos das regiões ITS, ndhF e rps16 no portal NCBI das espécies de *Scleria* e grupo externo selecionados. Os números dos ramos indicam os valores de bootstrap.

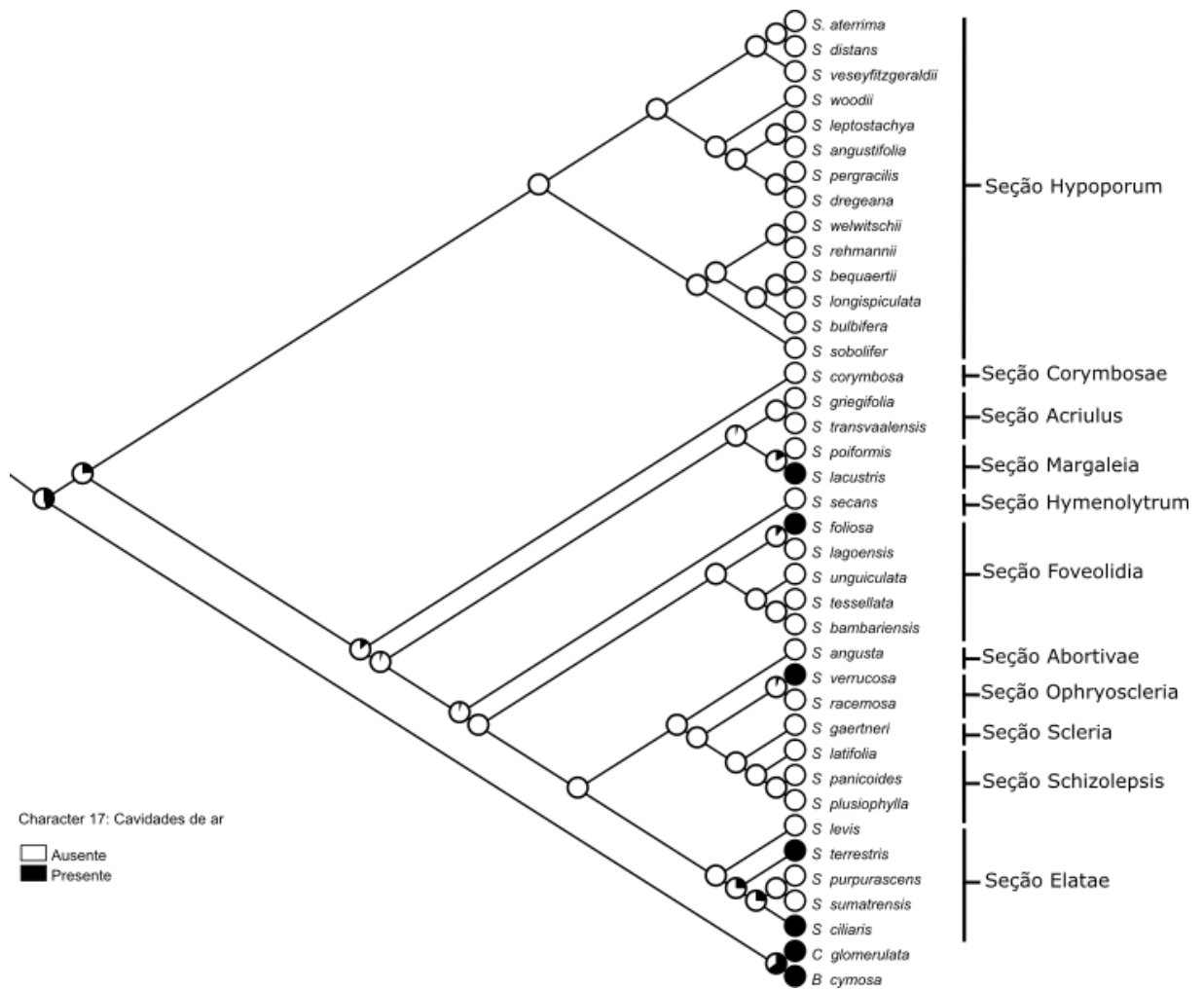


**Figura 2:** Distribuição e evolução do formato da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.

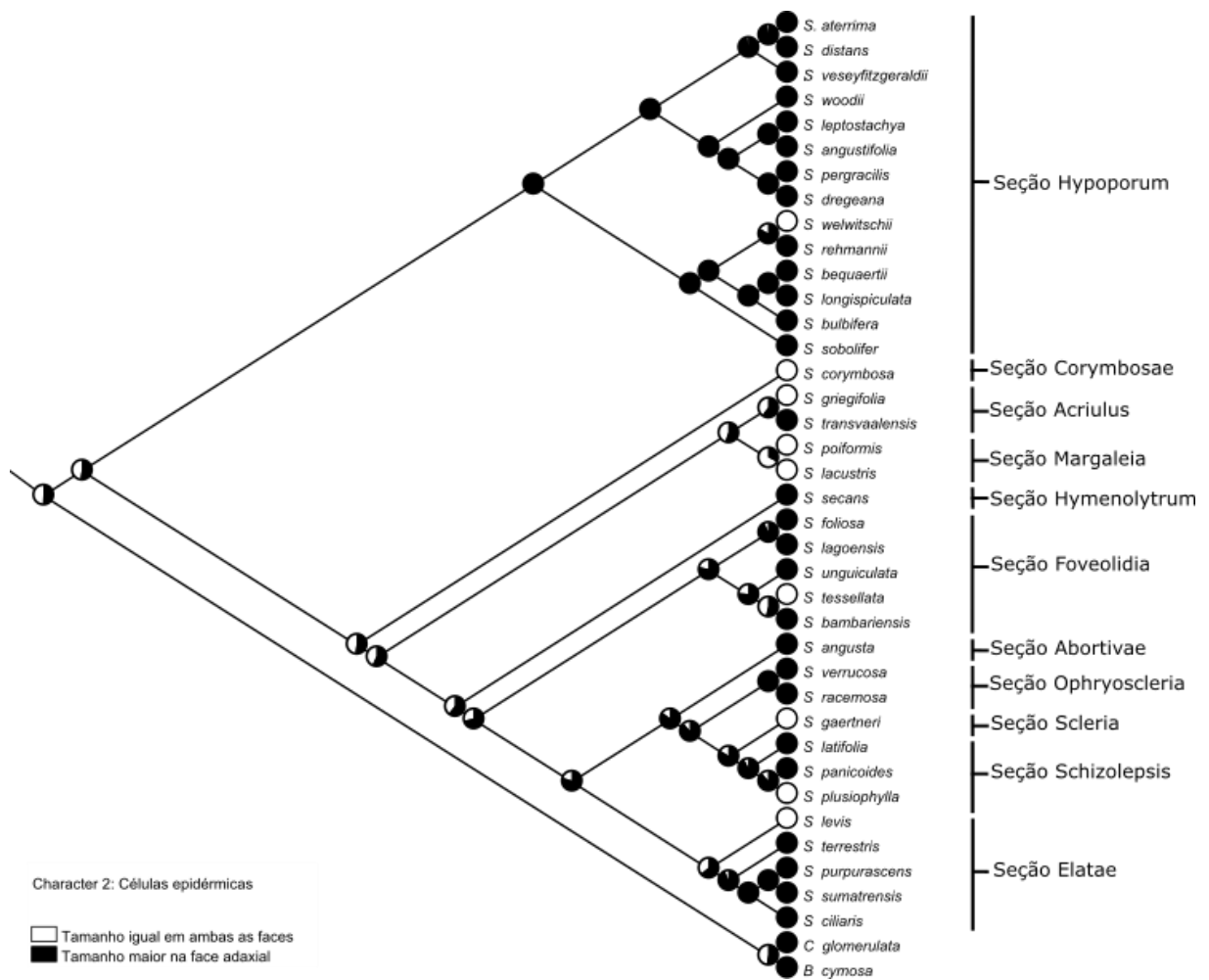


**Figura 3:** Distribuição e evolução das alas na lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.

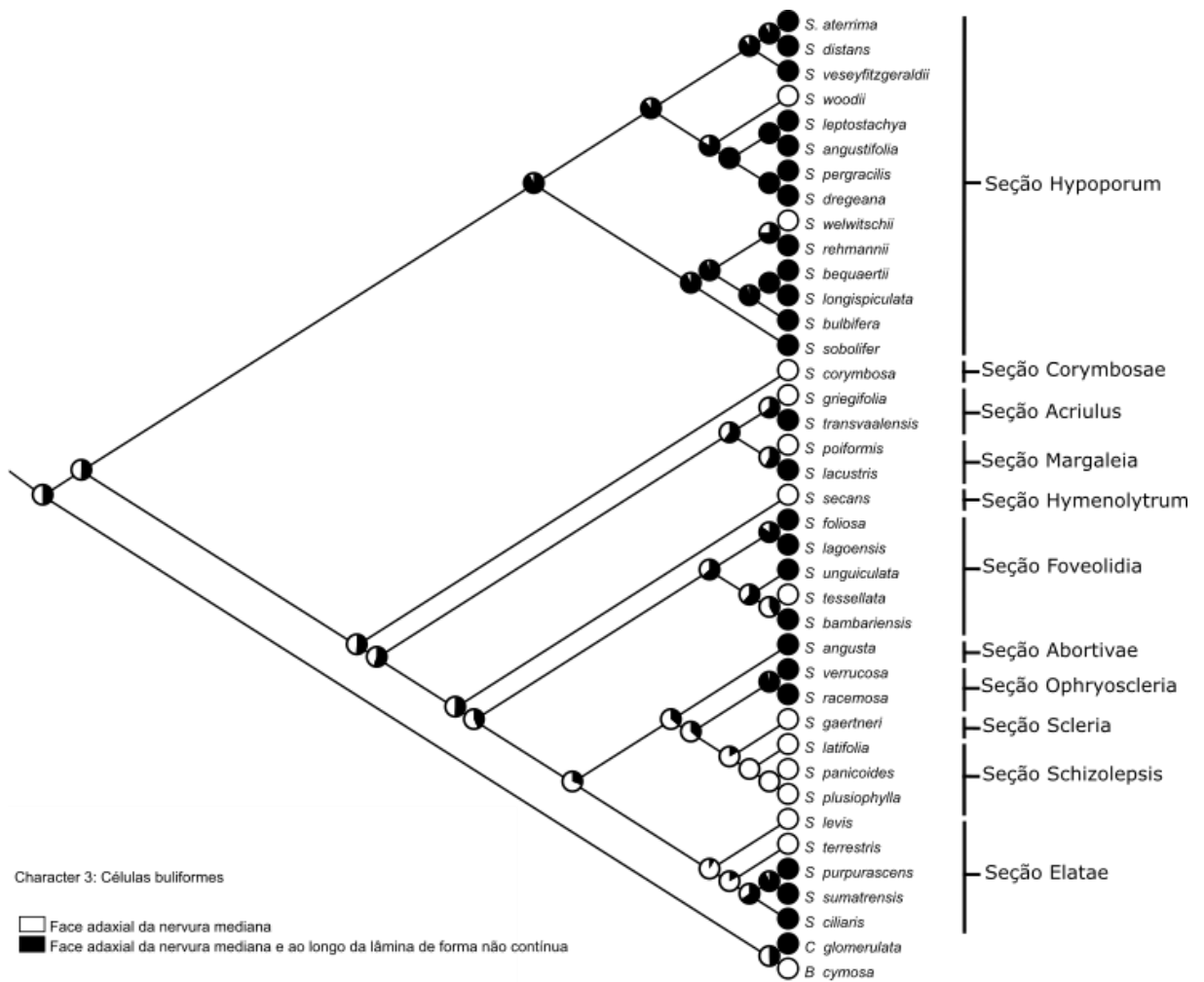




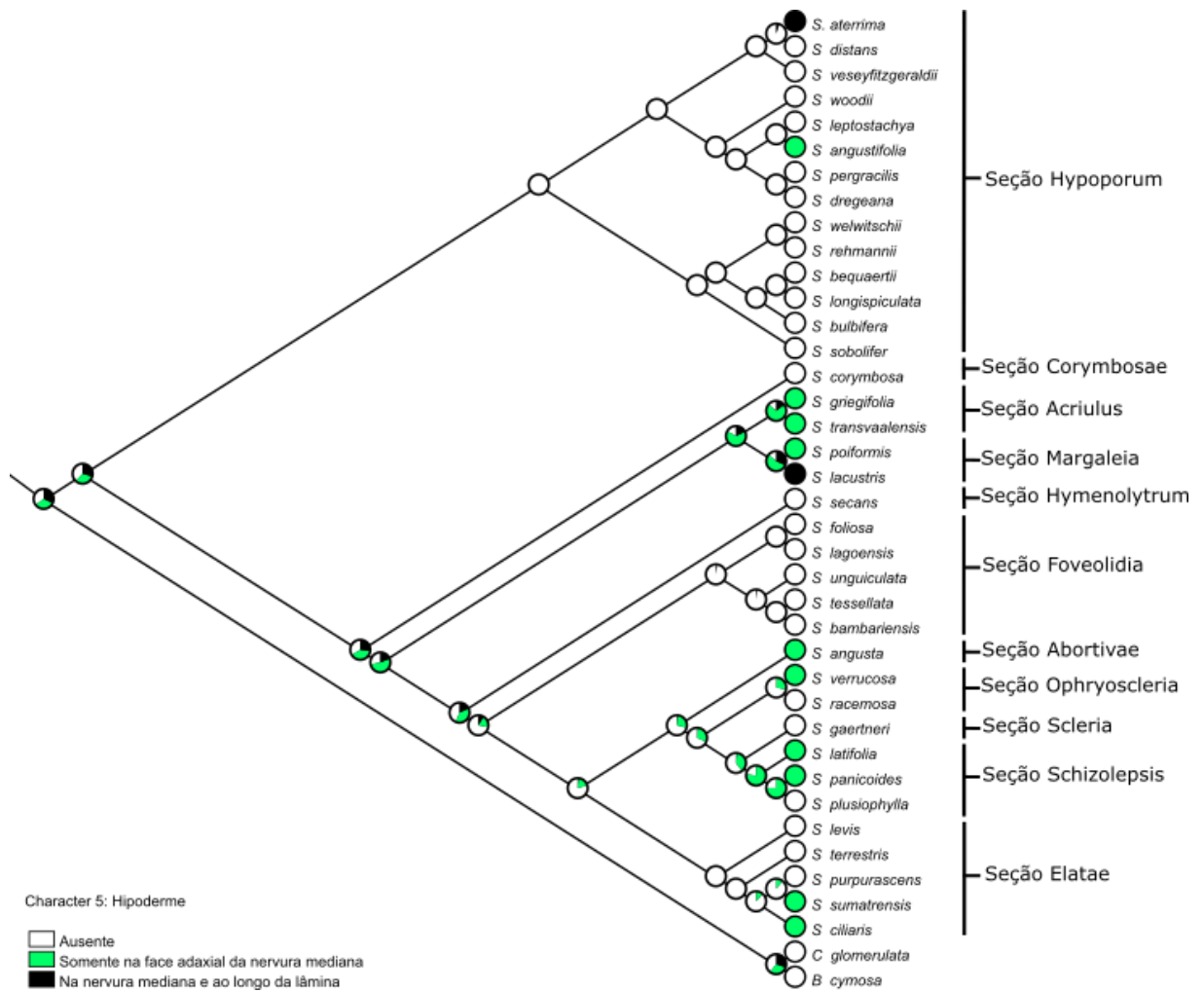
**Figura 4:** Distribuição e evolução das cavidades de ar da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



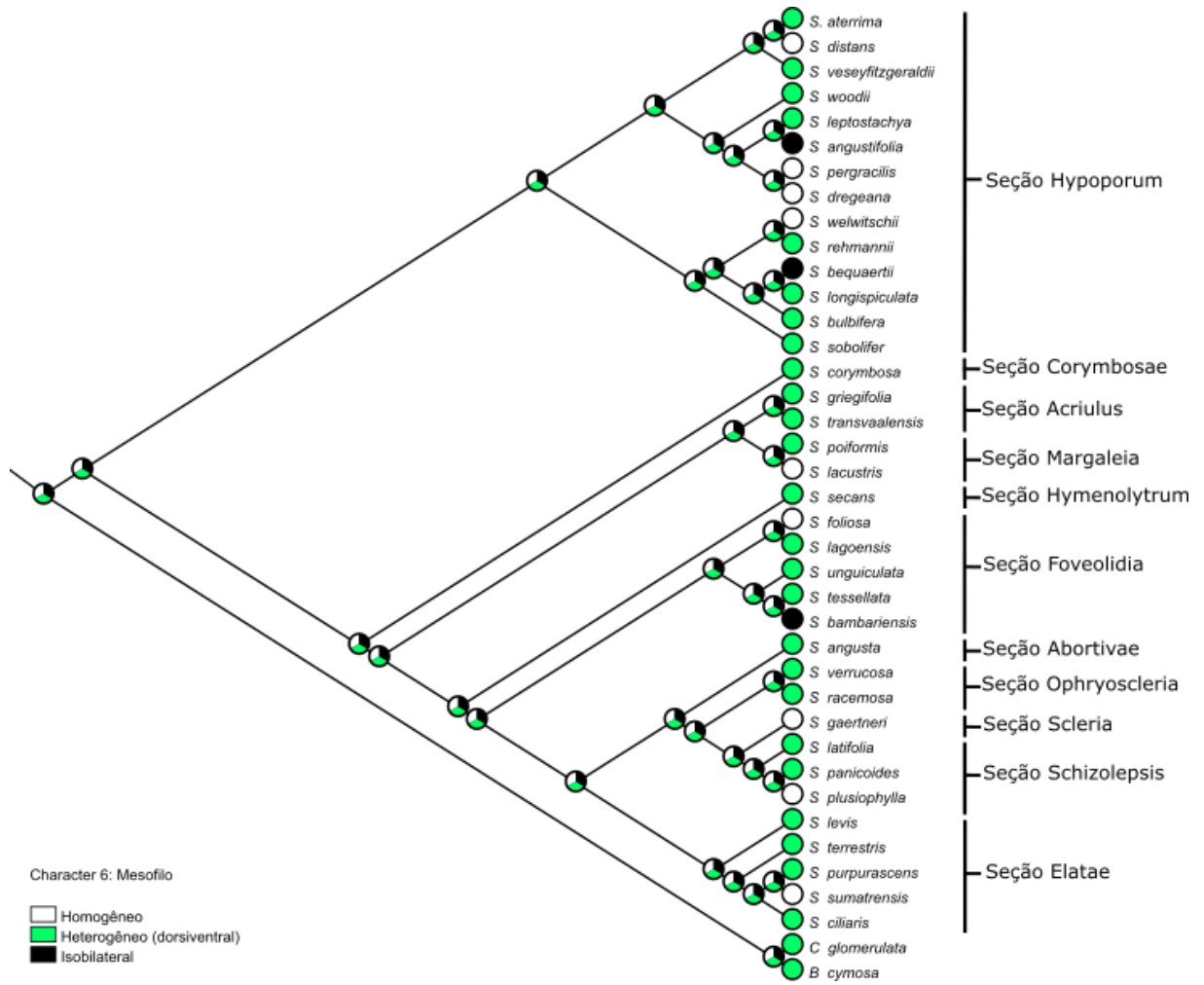
**Figura 5:** Distribuição e evolução do tamanho comparativo das células epidérmicas em secção transversal em ambas as faces da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



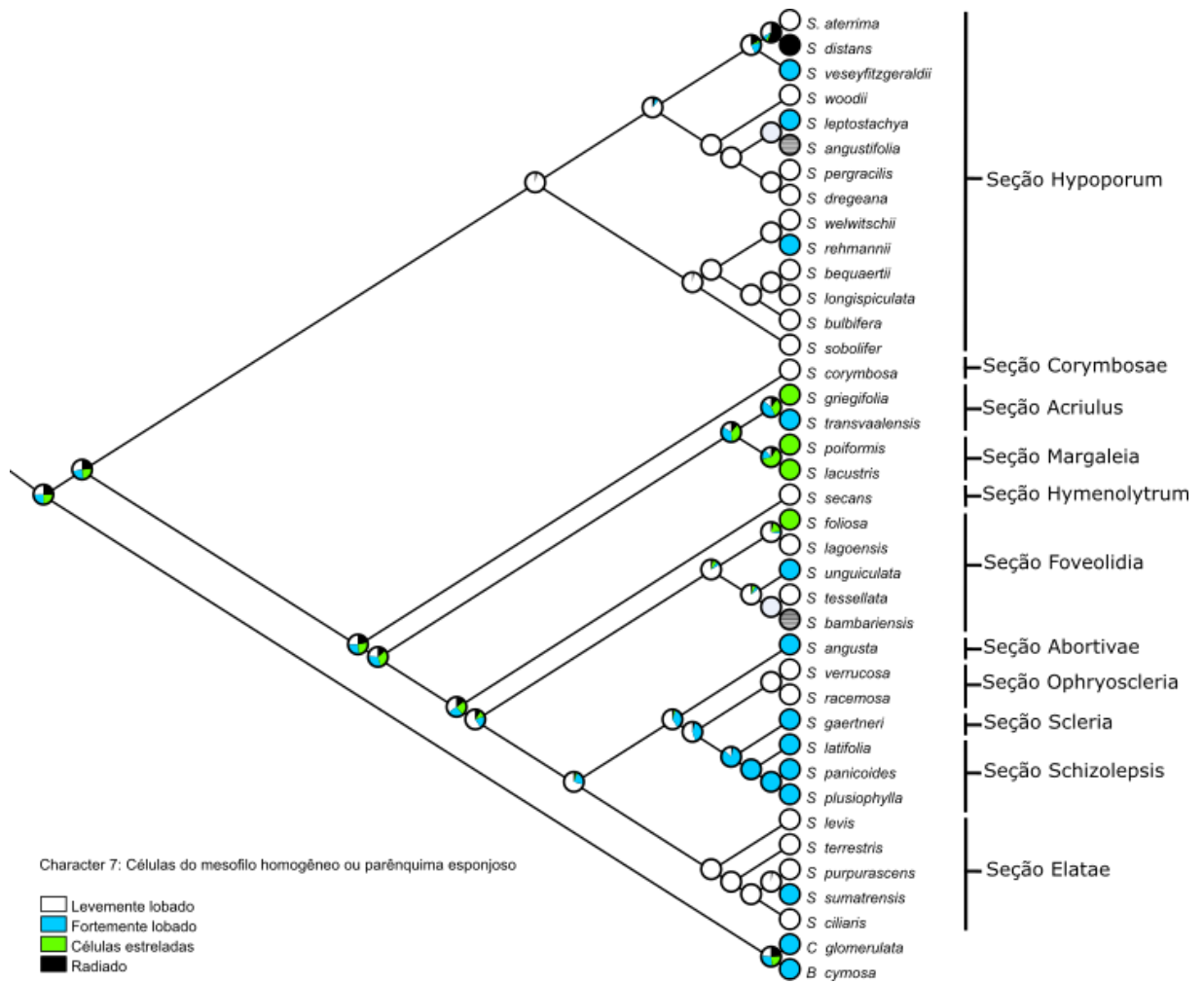
**Figura 6:** Distribuição e evolução das células buliformes da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



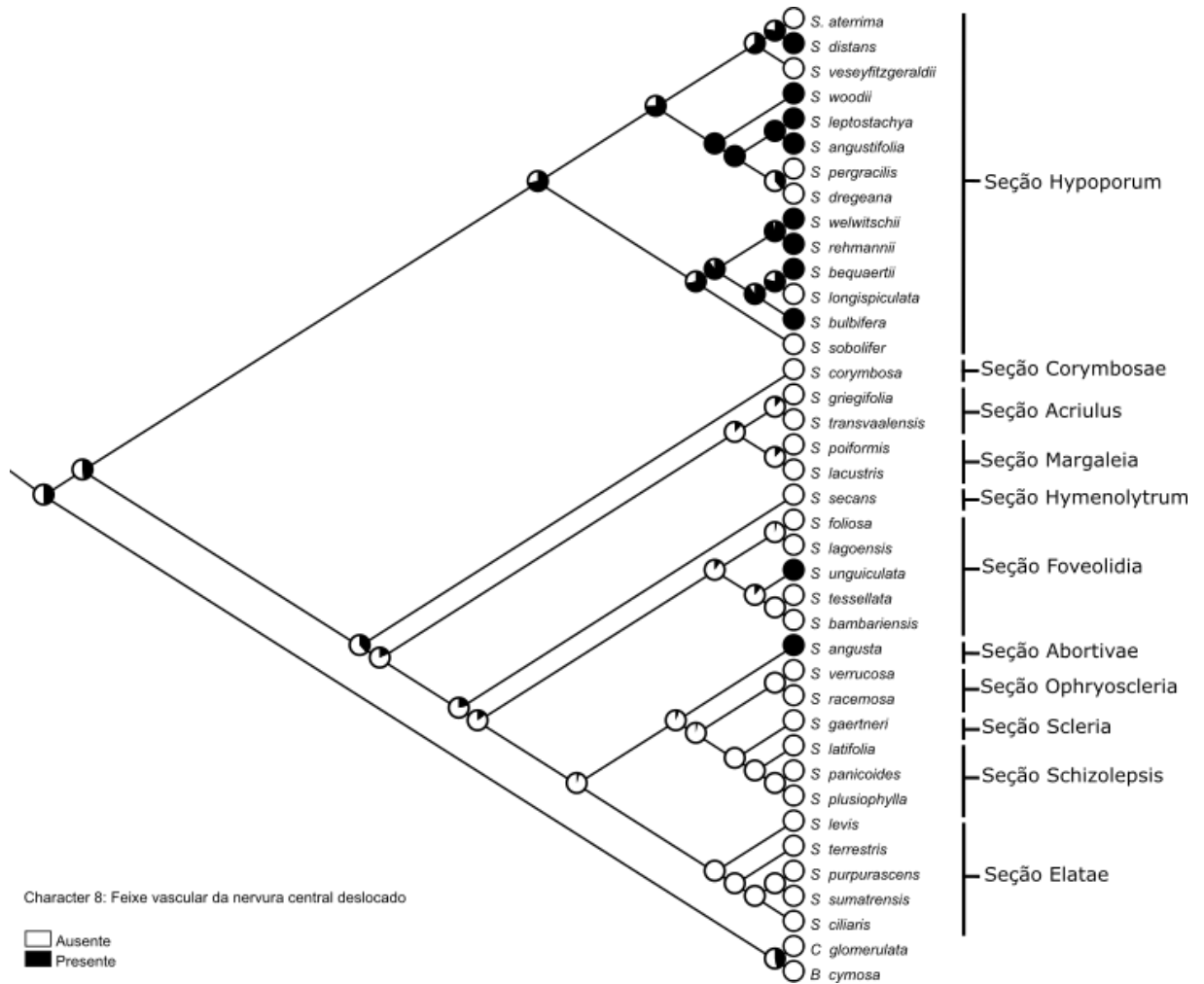
**Figura 7:** Distribuição e evolução da hipoderme da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



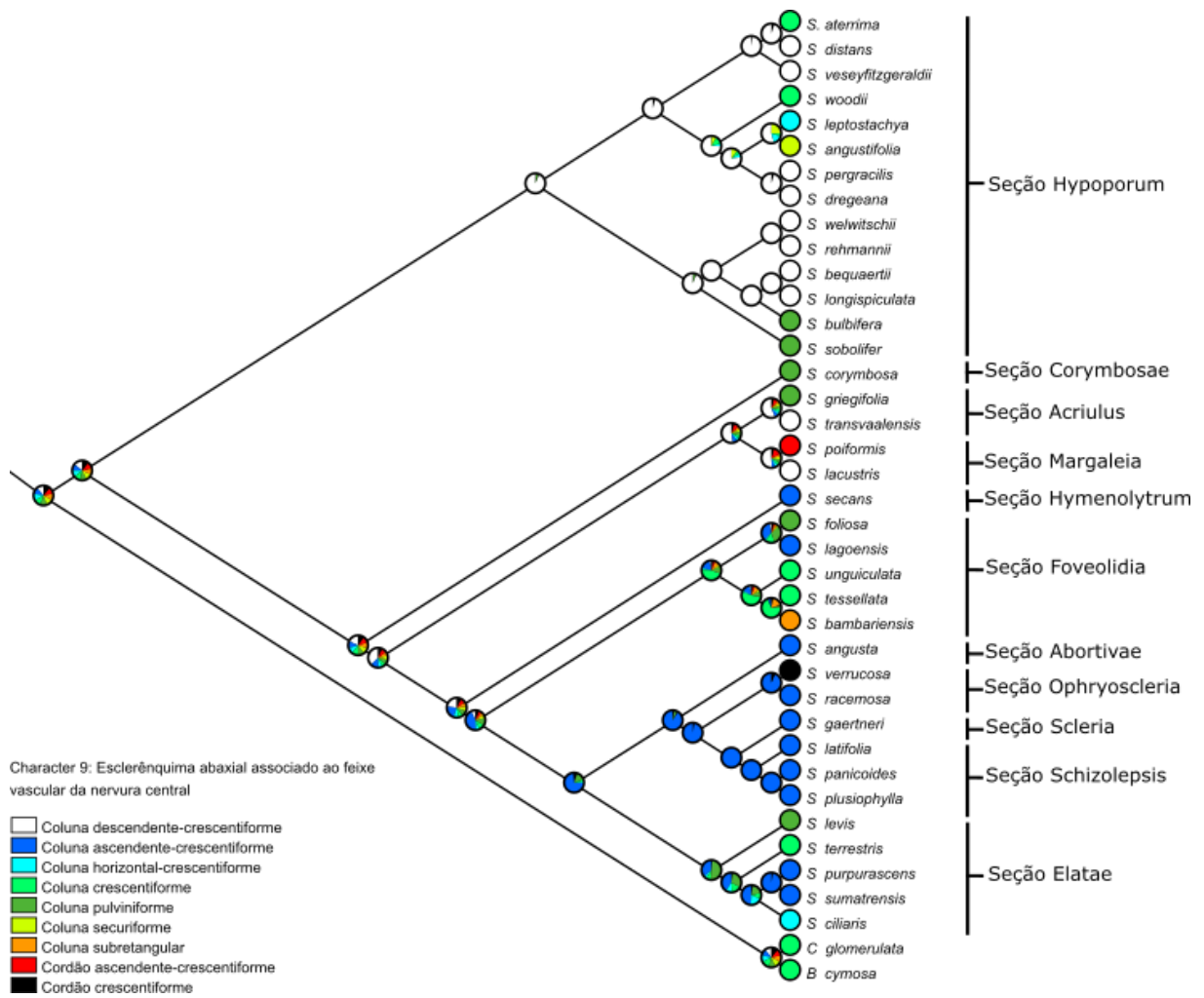
**Figura 8:** Distribuição e evolução do mesofilo da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



**Figura 9:** Distribuição e evolução das células do mesofilo homogêneo ou parênquima esponjoso da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.

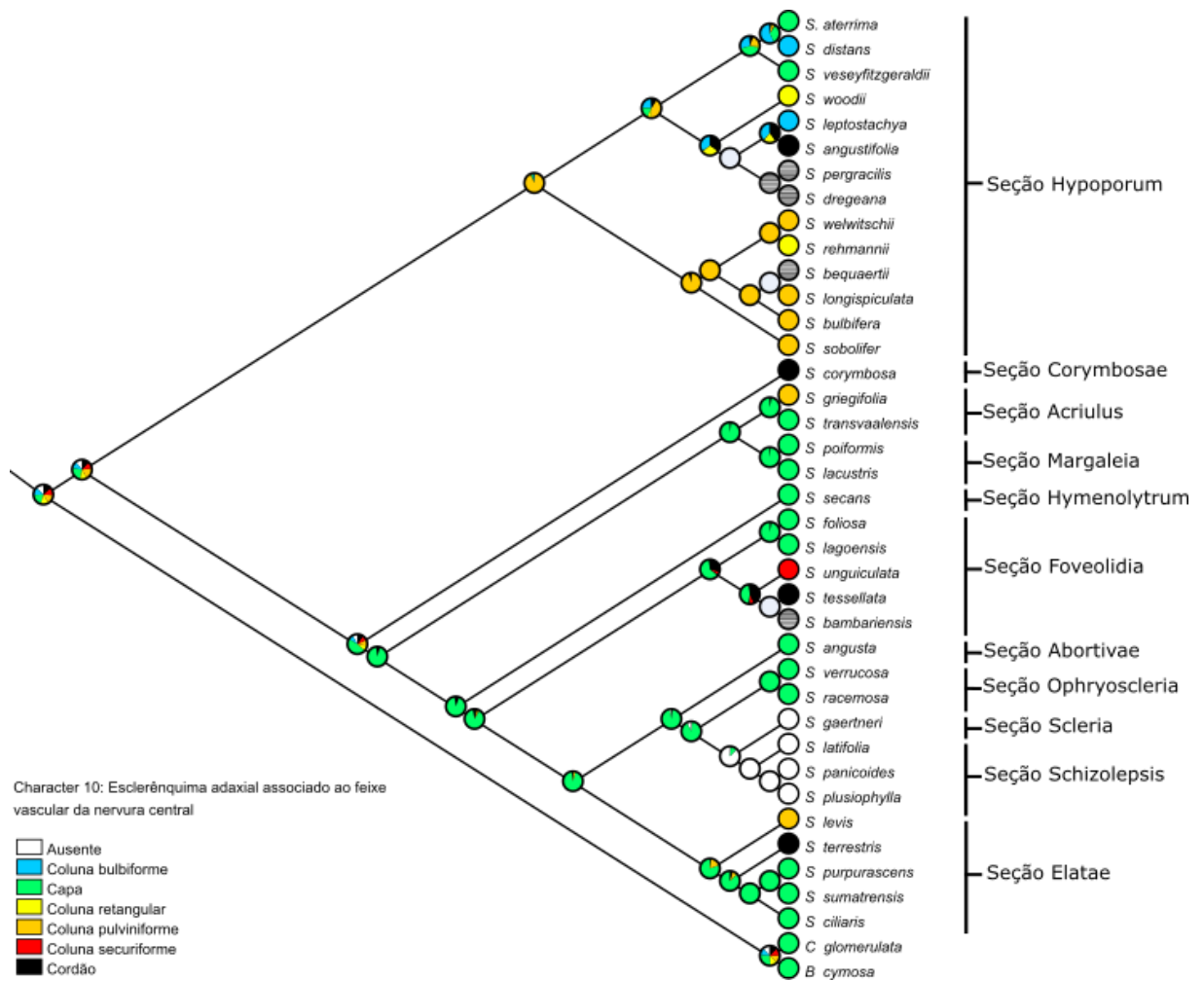


**Figura 10:** Distribuição e evolução do feixe vascular da nervura central deslocado em secção transversal da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.

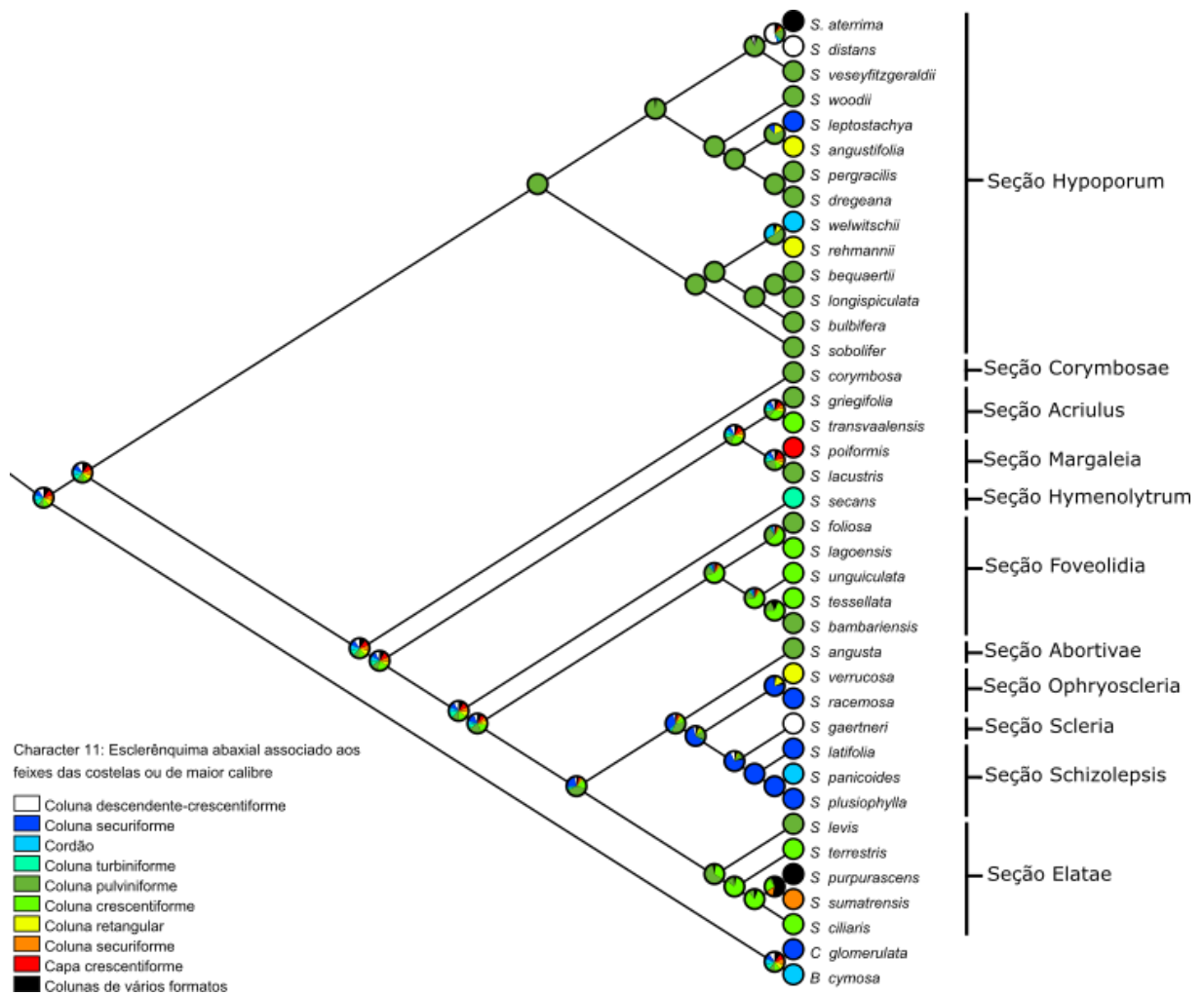


**Figura 11:** Distribuição e evolução do esclerênquima abaxial associado ao feixe vascular da nervura central em secção transversal da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.

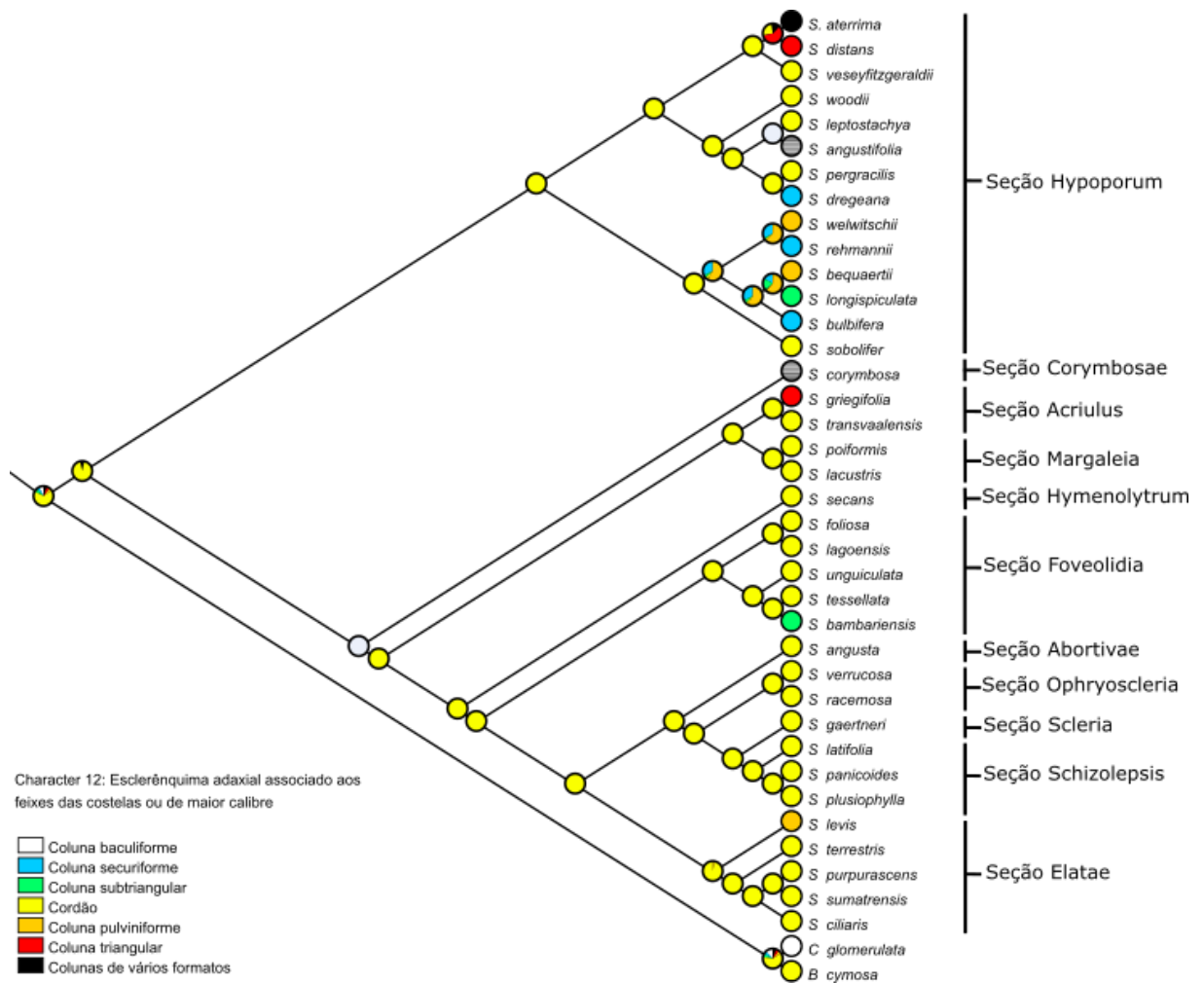




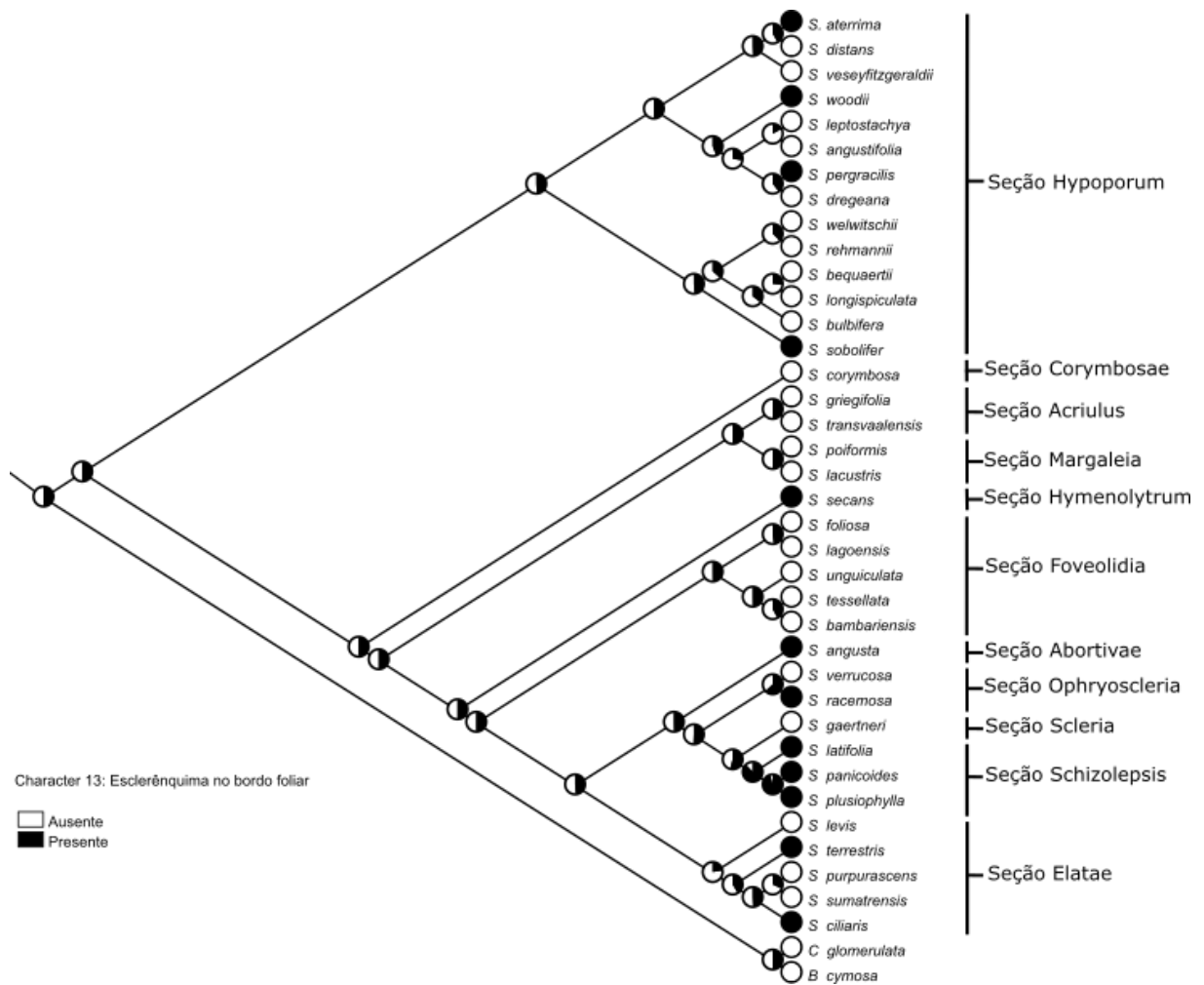
**Figura 12:** Distribuição e evolução do esclerênquima adaxial associado ao feixe vascular da nervura central em secção transversal da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a proporção probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



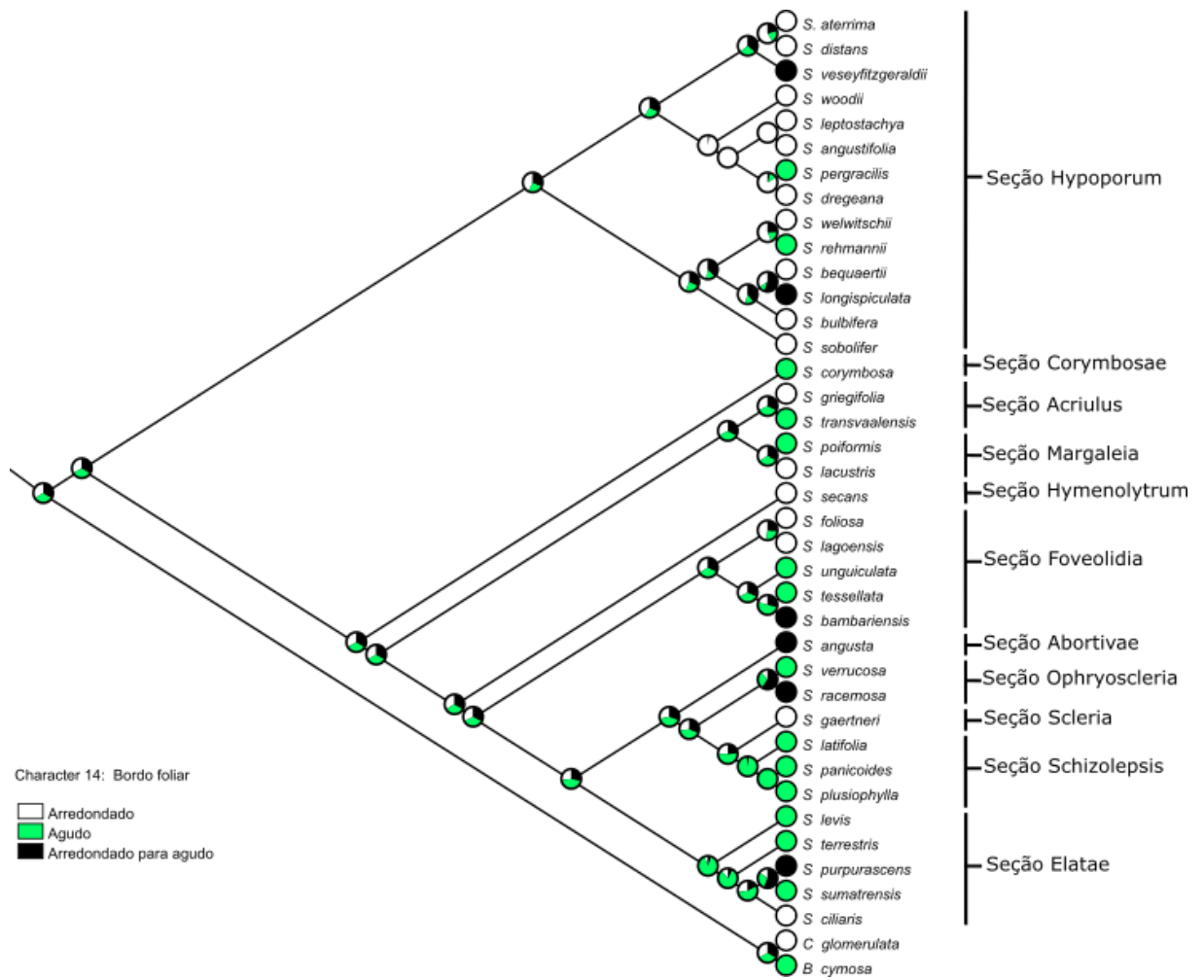
**Figura 13:** Distribuição e evolução do esclerênquima abaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre em secção transversal da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



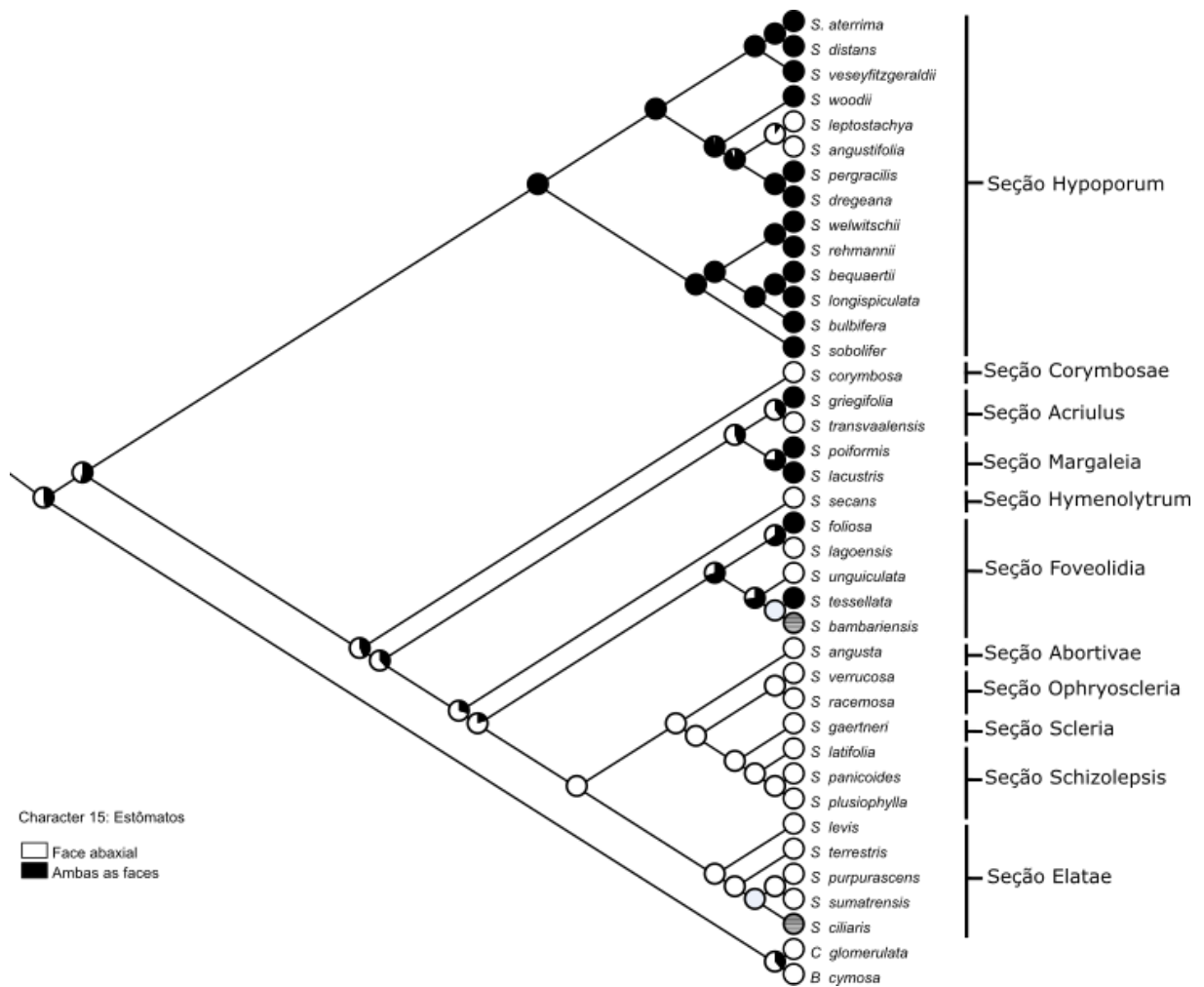
**Figura 14:** Distribuição e evolução do esclerênquima adaxial associado aos feixes das costelas ou de maior calibre em secção transversal da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



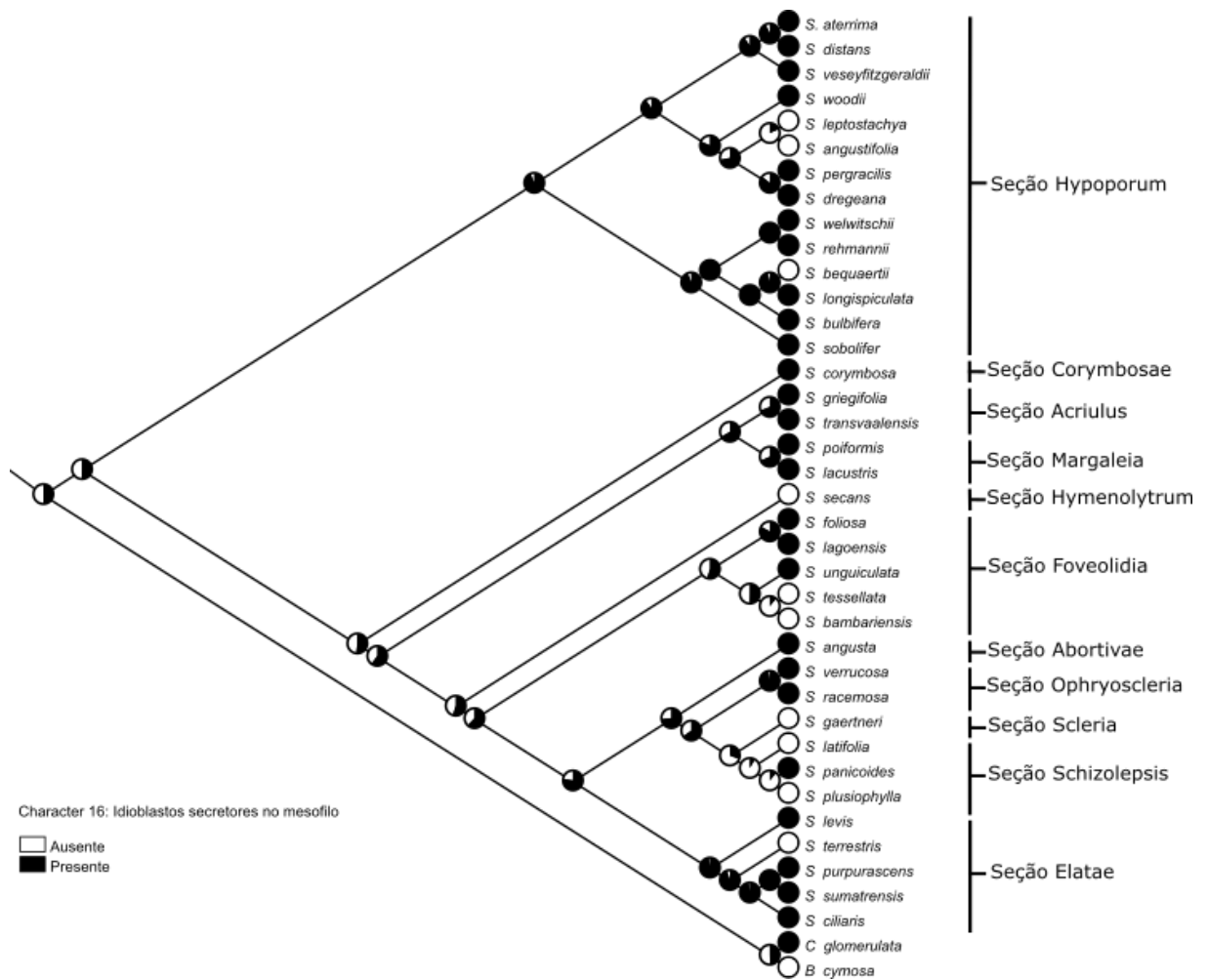
**Figura 15:** Distribuição e evolução do esclerênquima no bordo foliar da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos representam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



**Figura 16:** Distribuição e evolução do formato do bordo foliar da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.

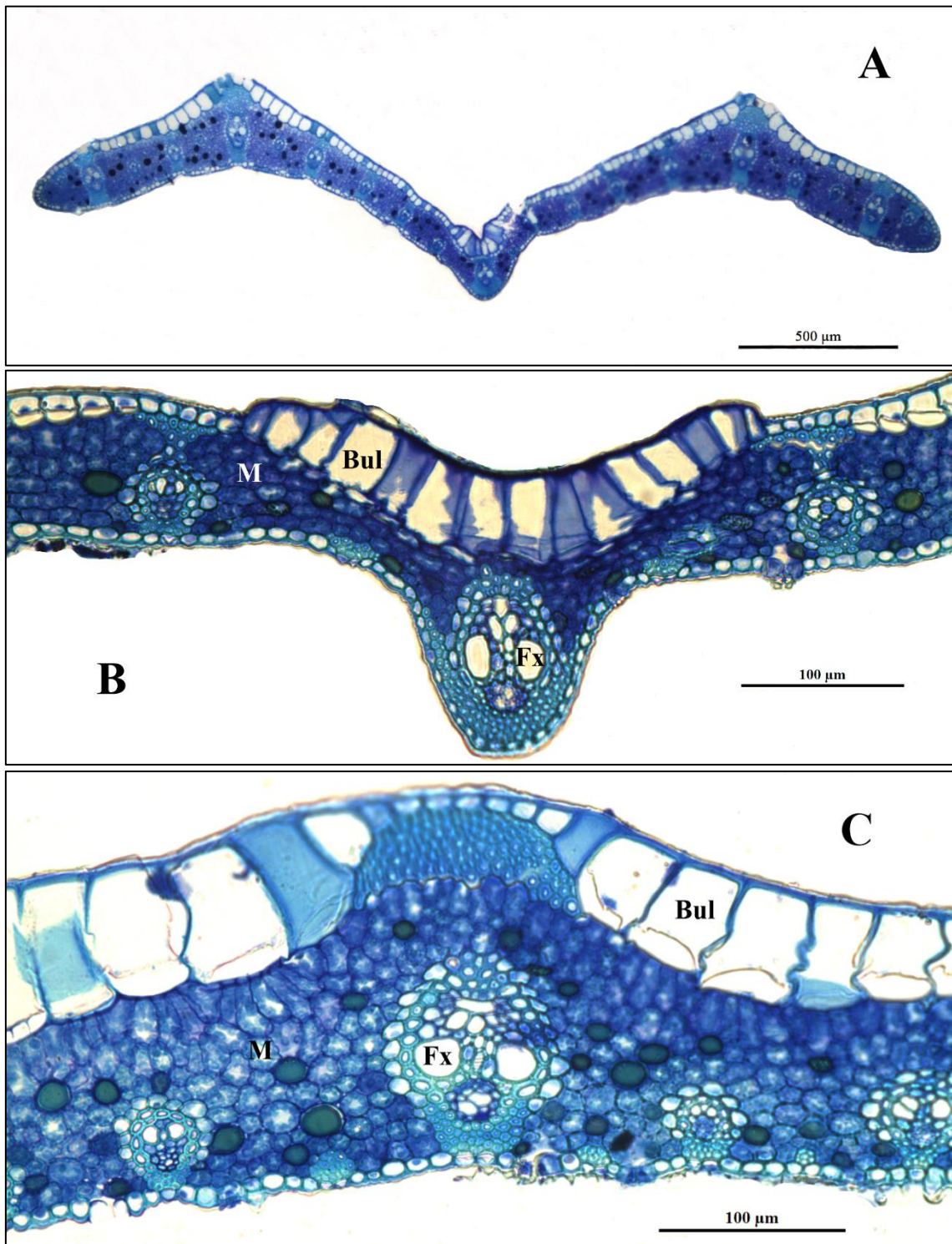


**Figura 17:** Distribuição e evolução dos estômatos da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.



**Figura 18:** Distribuição e evolução dos idioblastos secretores no mesofilo da lâmina foliar em *Scleria*. Os círculos apresentam a probabilidade dos estados de caráter de acordo com as cores da legenda.





**Figura 19.** Secções transversais da lâmina foliar de espécies de *Scleria*, representando prováveis caracteres do ancestral mais recente do gênero. Em **A** observa-se *S. sellowiana* com formato de W invertido da lâmina foliar e ausência de alas. **B-C** *S. variegata*, em **B** evidencia-se a nervura central e **C** evidencia-se a costela lateral, observam-se a ausência de cavidades de ar no mesofilo. Legenda: **Bul** = células buliformes; **Fx** = feixe vascular; **M** = mesofilo.



## 5. REFERÊNCIAS

- Affonso, R., Zanin, A., and Brummitt, N. A. 2015. Diversity of *Scleria* (Cyperaceae) in Santa Catarina, Brazil. **Rodriguesia** 66: 353-367. DOI: 10.1590/2175-7860201566206.
- Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Springer, Nova York, NY, 2 nd, p. 267-281.1973. DOI: 10.1007/978-1-4612-1694-0\_15.
- Bauters, K., Asselman, P., Simpson, D. A., Muasya, A. M., Goetghebeur, P. and Larridon, I. 2016. Phylogenetics, ancestral state reconstruction, and a new infrageneric classification of *Scleria* (Cyperaceae) based on three DNA markers. **Taxon** 65: 444-466. DOI: 10.12705/653.2.
- Bauters, K., Goetghebeur, P., Asselman, P., Meganck, K., Larridon, I. 2018. Molecular phylogenetic study of *Scleria* subgenus *Hypoporum* (Sclerieae, Cyperoideae, Cyperaceae) reveals several species new to science. **Plos One** 13: 1-34. DOI: 10.1371/journal.pone.0203478.
- Bruhl, J. J. 1995. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. **Australian Systematic Botany** 8: 125-305. DOI: 10.1071/sb9950125.
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. **Nucleic acids research** 32: 1792-1797.
- Evert, R. F., Esau, K. 2013. **Anatomia das plantas de Esau, meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento**. São Paulo: Blucher. 728 p.
- Evans, D. E. 2004. Aerenchyma formation. **New phytologist** 161: 35-49. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2003.00907.x>
- Feder, N., O'Brien, T. P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany** 55: 123-142.
- Franklin, E. F. 1983 A revision of the genus *Scleria* Bergius (Cyperaceae) in southern Africa. 623 p. Tese (Doutorado) - Curso de Science, University Of Natal, Pietermaritzburg.
- Goetghebeur, P. 1998. Cyperaceae. **Flowering Plants Monocotyledons** p. 141-190. DOI: 10.1007/978-3-662-03531-3\_15
- Govindarajalu, E. 1975. The systematic anatomy of South India Cyperaceae: *Eleocharis* R. Br., *Rhynchospora* Vahl and *Scleria* Berguius. *Adansonia*, 14: 581-632.
- Hefler, S. M., Longhi-Wagner, H. M. 2010. A contribuição da anatomia foliar para a taxonomia das espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus* (Cyperaceae) ocorrentes no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasílica** 24: 708-717. DOI: 10.1590/s0102-33062010000300014.
- Heywood, V. H., Brummitt, R. K., Culham, A., Seberg, O. 2007. **Flowering Plant Families of the World**. Kew Royal Botanic Gardens, Surrey. 424p.

- Hoss, K. A. 2013. Anatomia foliar de espécies do gênero *Scleria* (Cyperaceae). 74p. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.
- Holm T. 1899. Studies in the Cyperaceae VIII. On the anatomy of some North American species of *Scleria*. **American Journal of Science** 4, 7: 5-12.
- Jensen, W. A. 1962. **Botanical histochemistry**. New York: H.H. Freeman and Co.
- Johansen, D. A. 1940. **Plant microtechnique**. New York: McGrawWill.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F. and Donoghue, M. J. 2009. **Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético**. 3 ed. São Paulo: Artmed. 605 p.
- Klein et al., 2019. <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/800912v1>.
- Koyama, T. 1967. The systematic significance the leaf structure in the Tribe Scleriae (Cyperaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 16: 46-70.
- Kraus, J. E., Arduim, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica: Ed. Universidade Rural. Rio de Janeiro.
- Lanfear, R., Frandsen, P.B., Wright, A.M., Senfeld, T., Balcott, B. 2017. PartitionFinder 2: New Methods for Selecting Partitioned Models of Evolution for Molecular and Morphological Phylogenetic Analyses. **Molecular Biology and Evolution** 34(3):772-773. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msw260>
- Larridon, I. *et al.* 2021. A new classification of Cyperaceae (Poales) supported by phylogenomic data. **Journal Of Systematics And Evolution** 59: 852-895 DOI: 10.1111/jse.12757.
- Leite, K. R. B., França, F., Scatena, V. L. 2009. Anatomia de espécies anfíbias de Cyperaceae de lagoas do semi-árido, BA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 23: 786-796.
- López, M. G., Gonzalez, A. M. 2017. Micromorfología y estructura de los frutos en *Bulbostylis* (Cyperaceae) y su valor sistemático en las especies de América austral. **Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica** 52: 69-87. DOI: 10.31055/1851.2372.v52.n1.16909.
- Maddison, D. R., Maddison, W. P. 2018. Mesquite: Um sistema modular para análise evolutiva. Versão de lançamento atual: 3.61. Disponível em: <https://www.mesquiteproject.org/>. Acesso em: 11 de setembro de 2020.
- Metcalf, C. R. 1969. Anatomy is an aid to classifying the Cyperaceae. **American Journal of Botany** 56: 782-790.
- Metcalf, C. R. 1971. **Anatomy of the monocotyledons: Cyperaceae**. V.5. Oxford, Claredon Press.

- Miller, M. A., Pfeiffer, W., Schwartz, T. 2011. The CIPRES Science gateway: a community resource for phylogenetic analyses. In: Proceedings of the 2011 TeraGrid Conference: extreme digital Discovery, p. 1-8.
- Naczi, R. F. C. 2009. Insights on Using Morphologic Data for Phylogenetic Analysis in Sedges (Cyperaceae). **The Botanical Review** 75: 67-95. DOI: 10.1007/s12229-008-9017-5.
- Nunes, A. S., Brasileiro, J. C. B., Baena, M. S., Cruz, R. 2012. Folha: Desenvolvimento e Estrutura. **Botânica no Inverno 2013** 1: 23-33. São Paulo: Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Plowman, A. B. 1906. The comparative na Phylogeny of the Cyperaceae. *Annals of Botany*, Oxford 20: 1-33.
- Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P. D., Ayres, D. L., Darling, A., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M. A., Huelsenbeck, J. P. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian Phylogenetic Inference and Model Choice Across a Large Model Space. **Systematic Biology** 61: 539-542 DOI: 10.1093/sysbio/sys029.
- Rozema, J. 1991. Growth, water and ion relationships of halophytic monocotyledonae and dicotyledonae; a unified concept. **Aquatic Botany** 39: 17-33.
- Schneider, L. J. C., Gil, A. S. B. 2021b. *Scleria* in **Flora do Brasil 2020 em construção**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB7290>>. Acesso em: 12 dez. 2020
- Schneider, L. J. C.; Pereira-Silva, L.; Thomas, W. W.; Matzenauer, W.; Hefler, S. M.; Nunes, C. S.; Maciel-Silva, J. F.; Prata, A. P. N.; Jiménez-Mejías, P.; Weber, P.; Silva Filho, P. J. S.; Costa, S. M.; Soares Neto, R. L.; Alves, K. N. L.; Gil, A. S. B.; Trevisan, R.; López, M. G.; Hall, C. F.; Fernandes-Júnior, A. J.; Vitta, F. A.; Orsolano, G. N.; Wanderley, M. G. L. 2021a. Cyperaceae in **Flora do Brasil 2020 em construção**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB100>>. Acesso em: 14 jan. 2021.
- Sharma, O. P., Mehra, P. N. 1972. Systematic Anatomy of *Fimbristylis* Vahl (Cyperaceae). **Botanical Gazette** 133: 87-95. DOI: 10.1086/336620.
- Silva, A. L., Alves, M. V. S., Coan, A. I. 2014. Importance of anatomical leaf features for characterization of three species of *Mapania* (Mapanioideae, Cyperaceae) from the Amazon Forest, Brazil. **Acta Amazonica** 44: 447-456. DOI: 10.1590/1809-4392201305953.
- Simpson, D. A., Inglis, C. A. 2001. Cyperaceae of Economic, Ethnobotanical and Horticultural Importance: a checklist. **Kew Bulletin** 56: 257-360. DOI: 10.2307/4110962.
- Starr, J. R., Ford, A. B. 2001. The taxonomic and phylogenetic utility of vegetative anatomy and fruit epidermal silica bodies in *Carex* section *Phyllostachys* (Cyperaceae). **Canadian Journal of Botany** 79: 362-379 DOI: 10.1139/b01-004.

Tamura, K., Stecher, G., Kumar, S. 2021. MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. **Molecular Biology and Evolution** 38(7): 3022-3027. DOI: <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>

Verloove, F., Tucker, G. 2017. A new species of *Cyperus* (Cyperaceae) from Brazil. **Phytotaxa** 323: 275-281 DOI: 10.11646/phytotaxa.323.3.6.

Yu, Y., Harris, A. J., He, X. J. 2012. RASP (reconstruct ancestral state in phylogenies), v. 2.1b. Disponible: <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP>.

## ANEXO A – Tabela dos acessos das espécies no portal NCBI

<b>Espécie</b>	<b>GenBank number ITS</b>	<b>Genbank number ndhF</b>	<b>Genbank number RPS16</b>	<b>Anatomia (autores)</b>	<b>Bauters (Presença ou Ausência)</b>
<i>Scleria angusta</i>	LN886828	LN886939	LN887056	Franklin (1983)	P
<i>Scleria angustifolia</i>	LN886807	LN886918	LN887036	Metcalfe (1971)	P
<i>Scleria aterrma</i>	LN886880.1			Franklin (1983)	A
<i>Scleria bambariensis</i>	LN886882	LN886998	LN887112	Metcalfe (1971)	P
<i>Scleria bequaertii</i>	LN886885	LN887001	LN887114	Metcalfe (1971)	P
<i>Scleria bulbifera</i>	LN886904	LN887022	LN887134	Franklin (1983)	P
<i>Scleria ciliaris</i>	LN886824	LN886935	LN887053	Metcalfe (1971)	P
<i>Scleria corymbosa</i>	LN886836.1	LN886947.1	LN887064.1	Adansonia (1974)	P
<i>Scleria distans</i>	LN886877	LN886989	LN887104	Hoss (2013)	P
<i>Scleria dregeana</i>	MG708601.1*	MG708732.1	MG708839.1	Franklin (1983)	A
<i>Scleria foliosa</i>	LN886855	LN886967	LN887082	Franklin (1983)	P
<i>Scleria gaertneri</i>	LN886858	LN886970	LN887085	Hoss (2013)	A
<i>Scleria greigiifolia</i>	LN886829	LN886940	LN887057	Franklin (1983)	P
<i>Scleria lacustris</i>	LN886806	LN886917	LN887035	Franklin (1983)	P
<i>Scleria lagoensis</i>	LN886890	LN887006	LN887119	Franklin (1983)	P
<i>Scleria latifolia</i>	LN886861	LN886973	LN887088	Hoss (2013)	P
<i>Scleria leptostachya</i>	MG708799.1*	MG708688.1	MG708799.1	Hoss (2013)	A
<i>Scleria levis</i>	LS999558.1			Adansonia (1974)	A
<i>Scleria longispiculata</i>	MG708539.1*	MG708702.1	MG708813.1	Franklin (1983)	A
<b>Espécie</b>	<b>GenBank number ITS</b>	<b>Genbank number ndhF</b>	<b>Genbank number RPS16</b>	<b>Anatomia (autores)</b>	<b>Bauters (Presença ou Ausência)</b>

<i>Scleria panicoides</i>	LN886868	LN886980	LN887095	Hoss (2013)	P
<i>Scleria pergracilis</i> var. <i>brachystachys</i>	LN886876	LN886988	LN887103	Franklin (1983)	P
<i>Scleria plusiophylla</i>	LN886894	LN887011	LN887123	Hoss (2013)	P
<i>Scleria poaeformis</i>	LN886914	LN887032	LN887143	Franklin (1983)	A
<i>Scleria purpurascens</i>				Metcalf (1971)	P
<i>Scleria racemosa</i>	LN886846	LN886957	LN887073	Metcalf (1971)	P
<i>Scleria rehmannii</i>	LN886808	LN886919	LN887037	Franklin (1983)	P
<i>Scleria secans</i>	LN886842	LN886953	LN887069	Hoss (2013)	P
<i>Scleria sobolifer</i>				Franklin (1983)	P
<i>Scleria sumatrensis</i>	LN886837.1			Metcalf (1971)	P
<i>Scleria terrestris</i>	LN886822.1	LN886933.1	LN887051.1	Adanson (1974)	
<i>Scleria tessellata</i>	LN886872.1	LN886984.1	LN887099.1	Adanson (1974)	
<i>Scleria transvaalensis</i>	LN886874	LN886986	LN887101	Franklin (1983)	P
<i>Scleria unguiculata</i>	LN886900	LN887017	LN887129	Franklin (1983)	P
<i>Scleria verrucosa</i>	LN886875	LN886987	LN887102	Metcalf (1971)	P
<i>Scleria veseifitzgeraldii</i>		MG708736.1		Franklin (1983)	A
<i>Scleria welwitschii</i>	MG708744.1*	MG708744.1	MG708853.1	Franklin (1983)	A
<i>Scleria woodii</i>	LN886816	LN886927	LN887045	Franklin (1983)	P