

## UMA INTERPRETAÇÃO FILOGENÉTICA DA LÍGULA A PHYLOGENETIC INTERPRETATION OF THE LIGULA

RALPH J. G. HERTEL \*

Recebido em 12/12/73

Aprovado em 31/12/73

### Introdução

À lígula, tal como hoje a conhecemos, correspondem dois conceitos aparentemente diferentes. Fala-se da "lígula" nas *Cryptogamae* e *Gymnospermae* e, por outra, conhecem-se *Angiospermae* (tanto *Dicotyledoneae* como *Monocotyledoneae*) cujas folhas possuem, igualmente "lígula". Além desses dois conceitos, legítimos e certos, existe mais um terceiro, possivelmente criado por Linnaeus, que corresponde a determinada forma da corola ou apenas à do lacínio: flores "liguladas" das *Compositae*. Este é o mais antigo e foi derivado do latim *lingua*, cujo diminutivo é dado em duas formas: *língula* e *ligula*. É de lamentar que a generalização do uso do termo tenha atingido amplitude com tamanha falta de discernimento. Corrente é o conceito de lígula: qualquer apêndice membranoso lingüiforme, no caule, em folhas estéreis ou férteis, em pétalas ou mesmo na corola gamopétala (fig. 1).

No presente trabalho será focalizada, exclusivamente, a lígula observada em certas *Pteridophyta* e *Gymnospermae*, com o objetivo de fundamentar uma interpretação em base filogenética. Da interpretação desse órgão, há muito conhecido, depende o progresso dos estudos que estou levando a efeito em relação à *Araucaria angustifolia*. No momento está sendo focalizado, em particular, a estrutura anátomo-fisiológica. Por este motivo lanço o presente artigo como correlato à série sobre *Araucaria* de vez que o próximo trabalho da série fará largo uso dessa interpretação.

Porém o problema filogenético representado pela lígula não é solúvel dentro do seu próprio contexto. Para conseguir dominá-lo é

\* Professor Titular de Botânica em RETIDE, Setor de Ciências Biológicas, U.F.P.

necessário abranger parte da problemática foliar e, até certo ponto, o da geração reprodutiva.

Praticamente não é contestada a admissão que pretende ver na lígula um relícto, isto é, uma estrutura de involução. Assim se apresenta de imediato a pergunta até agora sem resposta, sobre qual o órgão primordial. Atribui-se à ela determinadas funções, na pressuposição que estaria em condições de realizá-las. Enquanto uns ne-la pretendem ver órgão eliminador de água para manter os esporângios em condições favoráveis de umidade, outros acreditam ser mais provável de se tratar de órgão mucilagíneo o qual, com seu eliminato revesteria os esporângios com camada protetora, outros já pretendem interpretá-la como órgão de absorção d'água. Ainda outros atribuem-lhe simplesmente a função de desviar a água corrente que desceria pela lâmina foliar.

Em verdade nada existe que poderia convencer ser a estrutura deste órgão atualmente ainda funcional. Bem provável é tratar-se de um órgão em involução, cujas particularidades estruturais nada mais tem a ver com sua função original.

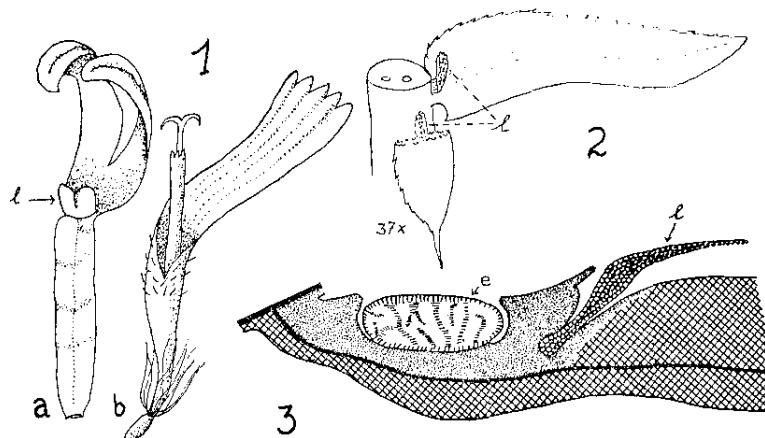


Fig. 1. a — Pétalo de Caryophyllaceae e b — flor de Compositae, exemplificando os conceitos de lígula entre Angiospermae.

Fig. 2. Micrófilo de *Selaginella*, com a terra lígula em posição axilar.

Fig. 3. Base do esporófilo de *Isoetes*, com esporângio (e) e lígula (l).

A idéia de poder se tratar de um órgão em evolução não procede, principalmente face sua elevada idade filogenética. De certo modo a lígula é um elemento característico da flora paleozóica (carbonífera) possuindo, inclusive, ocorrência bastante mais ampla do

que na flora atual. Particularmente impressionante é a monotonia morfológica de que é possuída desde o carbonífero até os nossos dias.

Examinando-se as condições sob as quais este órgão ocorre, chega-se a conclusões interessantes. Em primeiro lugar a sua presença está condicionada à uma heterosporia morfológica manifesta. Nos casos de heterosporia fisiológica (*Equisetum*) a lígula não se apresenta. Em segundo lugar este apêndice lingüiforme está condicionado aos esporófilos e dificilmente ocorre sobre trofófilos (*Selaginella*). Quando ocorrer não relacionada com os esporófilos, se encontra quase sempre (e sempre em formas heterospóricas) recolhida ao púlvino foliar. Neste caso certas formas (por exemplo *Sigillaria*) ocupam situação não suficientemente esclarecida.

#### A lígula em plantas atuais

Nas formas de plantas atualmente viventes a lígula apenas ocorre em algumas poucas: nas Selaginellales e nas Isoetales (das Pteridophyta) e, reconhecidamente, no gênero *Cryptomeria* dentre as Gymnospermae).

Descrição sucinta destes poucos casos poderá ser útil à compreensão dos problemas aqui envolvidos.

O caso mais singelo é representado por *Selaginella* nas quais a lígula está localizada sobre os esporófilos, em posição distal relativamente aos esporângios. Permite distinguir duas regiões: o "pé" ou glossopódio e a glossa ou região lingual. O glossopódio é parcialmente imerso nos tecidos do esporófilo. Anatomicamente a região podal pode assim ser descrita: a zona mais superficial é revestida por bainha de células, em geral contínua com as células epidérmicas. Para o interior seguem grandes células prismáticas, cuneiformes e acentuadamente vacuolarizadas. A região lingual é constituída, até antes de se findar sua função, de células poligonais, relativamente pequenas e intensamente coráceas nas preparações. É digno de menção o fato de ser a lígula completamente destituída de epiderme, em ambas as suas partes. Nos trofófilos, medianos e laterais, sempre existe lígula tênué, porém facilmente demonstrável. Sua posição axial, tanto quanto a tendência de a base foliar crescer com o caule, não permite decidir taxativamente se pertence ao caule ou à folha (fig. 2).

A lígula de *Isoetes* mostra, em princípio, a mesma constituição que é típica para *Selaginella*. Diferenças mais importantes tocam apenas a morfologia externa (fig. 3).

Em ambos os gêneros é frequente aparecerem, entre a bainha podal e a nervura microfílica, células traqueiformes (normalmente interpretadas como tecido de transfusão). Especialmente estas células fornecem aos autores as bases para as interpretações funcionais, anteriormente citadas.

A origem ontogenética da lígula, nestas formas viventes, é protodérmica. Enquanto que em **Isoetes**, uma só célula é a inicial, em **Selaginella** são várias, dispostas em fileira transversa à lámina esporofílica. Em ambas o início do desenvolvimento é marcado por divisão pericinal seguida de anticlinais para a formação da estrutura. A parede esporangial é constituída, em média, por três estratos celulares.

No gênero **Cryptomeria**, os conceitos correntes permitem interpretar cada escama frutífera como portadora de quatro macrosporângios e, entre estes e a escama se insere a lígula típica. Tanto esta como os esporângios, recebem a terminação de um feixe vascular não muito avantajado.

A origem ontogenética dessa lígula foi estudada por **Hagerup** (7), quem evidenciou os seguintes traços fundamentais. Cada esporófilo desenvolve, em situação axial, um pequeno galho secundário que representa, exatamente, a porção fértil da escama. Deste eixo secundário axial originam-se os quatro macrosporângios e, algo mais tarde, entre estes e a escama, quatro pequenas emergências que logo concrescem colateralmente. Assim se constitui o que é tido como homólogo à lígula de **Selaginella**.

#### A lígula em formas fósseis

Dentre os gêneros distinguidos pelos paleofitólogos ocorrem relativamente muitos cujas espécies possuem lígula. Bem verdade que, em vista das dificuldades motivadas, frequentemente, pela insuficiência da conservação estrutural, muitas das espécies não permitem decidir se nelas existe ou não a lígula. Em alguns casos mais favoráveis, entretanto, tal dúvida não existe, pois neles fora possível demonstrar indubitavelmente a presença desse órgão.

Assim, **Lepidodendron veltheimi** Sternberg, **Lepidostrobus brownii** Schimper, **Bothrodendron minutifolium** L.N.H., **Lepidophloios loricinus** Sternberg, **Isoetites** (ou **Isoetes** spp.) **Lepidocarpon lomaxi** Scott., **Miadesmia membranacea** Bertrand e **Pleuromeia** são efetivamente, portadores da lígula. Porém, pouco ou quase nada se sabe da sua constituição anatômica.

Como gênero no qual a lígula provavelmente ocorre sem que até agora tenha sido demonstrada, citamos **Nathorstiana**.

**Cyclostigma** e **Sigillaria** são gêneros nos quais a ocorrência da lígula é problemática mas não de todo impossível.

Todas as formas para as quais a lígula foi demonstrada repetem, com impressionante constância, a **posição abaxial da lígula**, com relação ao eixo de origem do esporófilo. Esta mesma situação continua inalterada nas formas viventes. Mas ainda outro fenômeno impressiona fortemente: entre todas as formas liguladas não ocorre sequer uma que não seja heterosporada. Naturalmente se conhece formas heterosporadas, como o morfo-gênero **Calamites** Sukow (em parte), desprovidas de lígula.

Em base destes fatos pode-se estabelecer, como regra empírica condicional que **apenas formas heterosporadas são portadoras de lígula**, a qual sempre possui posição abaxial. É o que se observa também nas formas atuais.

### **Interpretação filogenética**

Os estudos que, há alguns anos, estamos levando a cabo não apenas nos permitiram reconhecer a regra acima anunciada mas, o que julgarmos de maior importância, autorisam a interpretar a lígula como sendo esporângio frustrado representando, portanto, o reícto do sexo suprimido. Assim é que se explica sua ocorrência em formas heterosporadas, exclusivamente. Sob este ponto de vista ousamos dizer superada a expressão de Forster e Gifford (5. pg. 33) que consideram "a origem e homologia da lígula um problema filogeneticamente muito obscuro". Não outro é o objetivo do presente trabalho se não demonstrar uma interpretação, filogeneticamente plausível, deste órgão estruturalmente tão em evidência mas que dificilmente permite reconhecer-se-lhe função clara e indiscutível.

Para que se possa fazer a demonstração no sentido indicado, necessário se torna esclarecer a situação em torno do esporófilo. É o que faremos, resumidamente, a seguir.

### **Micrófilo e esporófilo**

Hirmer (10), sem estar preocupado com o problema ligular, admite no esporófilo uma unidade constituída por duas sub unidades: o esporangióforo (como seção fértil) e sua bráctea (seção estéril). Realmente Hirmer usa esta teoria para, baseado no desdobramento serial, interpretar o esporófilo como também, as oscilações quantita-

tivas a que estão sujeitos os esporângios. Para determinadas situações evoca o desdobramento colateral.

Horizontes diversos são decerrados por Pritzel (18). Tratando das Lycopodiaceae e referindo-se ao fato da ocorrência em certas formas, de esporófilos não reunidos em inflorescências corinomorfas, propõe não se falar de trofófilos e de esporófilos mas, simplesmente, de esporófilos, férteis e estéreis.

O fato da não reunião dos esporófilos é, filogeneticamente muito antigo e parece demonstrar que, em dado momento evolutivo, não existira diferença efetiva entre os primórdios de folhas férteis e estéreis. Isto significaria que qualquer folha podia evoluir em esporófilo ou em trofófilo. A esterilidade seria consequência do desdobramento serial segundo Hirmer.

Claro está que só pode sofrer desdobramento serial o órgão que se tenha originado por concrescência serial. Entretanto assim se admitindo, abala-se um dos postulados da filogenia: o da irreversibilidade dos passos filogenéticos. Porém não há como evitar a invalidação desse postulado, pelo menos em vista de certos problemas.

Em trabalho anterior (Hertel, 8) expressei a idéia de ser desnecessário dispor-se de série completa e contínua de formas para se reconhecer linhas evolutivas. Muito mais deve-se evitar o uso de formas hipotéticas as quais, via de regra, são extremamente duvidosas e dificilmente são encontradas. De importância decisiva são todas as formas materializadas (isto é: reais), mesmo quando não diretamente relacionadas com o problema em foco. Exigência incontornável é a do enquadramento lógico das formas no processo evolutivo e a demonstração clara da possibilidade de realização de determinado passo filogenético.

Não obstante ser este raciocínio necessário ao tratamento de muitas das questões evolutivas, poucas vezes o vemos aplicado. Aqui o aplicamos, com bastante sucesso, de vez que a problemática do assunto muito bem se presta para tal.

Dentre os elementos hoje melhor conhecidos da flora devoniana, as séries de formas das Rhyniales e Psilophytales, revelam de maneira inconteste que o esporângio representa formação mais antiga do que a folha (ou, melhor: o micrófilo).

Oportuno esclarecer, nesta oportunidade, sobre os três tipos de folhas que evidentemente podem ocorrer. Estes tipos são igualmente

filogenéticos, mas apenas dois deles estão relacionados no sentido de um ter-se originado de outro. O mais simples e, ao mesmo tempo o mais primitivo e antigo é o **micrófilo** (representa literalmente apenas uma emergência da cortex caulinar, aumentando a superfície fotossintetizante, pode não receber feixe vascular ou este termina à base do micrófilo ou, então, nele penetra continuando único e uno); o segundo tipo é o **sínfilo** (formado pela concrecção colateral de micrófilos, possui dois ou mais feixes vasculares paralelos que, normalmente, não emitem feixes secundários — mas podem estar unidos por feixes comissurais); finalmente o terceiro tipo, o **megáfilo** ou **macrófilo** (o qual, em tese, envolve um sistema de esgalhamento caulinar, cujas unidades — galhos — são unidos pela planação). Está sendo preparado trabalho especial no qual estes tipos de folha são tratados com minúcias.

Na flora paleozóica somente ocorrem os dois primeiros tipos sendo que no devoniano predomina o tipo microfílico enquanto que no carbonífero a predominância pertence ao tipo sínfilo.

Os elementos taxinômicos atribuídos aos gêneros **Rhynia** e **Horneophyton** são absolutamente áfilos possuindo, porém, esporângios characteristicamente de situação apical ou terminal.

**Psilophyton**, **Asteroxylon** e **Drepanophykos** são gêneros cujos componentes demonstram, paradigmaticamente, a formação e evolução do tipo micrófilo. Que à época já estava em funcionamento outro sistema de ampliação da superfície ativa, demonstra o **Haliserites** com suas alas corticais expandidas a partir do estele cilíndrico.

Do siluriano superior australiano, o gênero **Baragwanathia** descrito por Lang e Cookson revelou-se importantíssimo em relação ao problema focalizado. Os autores expressam a suspeição de não se tratar duma só espécie, pois os esporângios possuem posição ora axilar, ora axial. Justamente as dúvidas dos descobridores da espécie, nos confirmam um ponto de vista que firmamos em relação ao que chamamos de "forma criptica": fósseis conhecidos em poucos exemplares, duma só localidade (ou de localidades próximas), não devem ser tidos como formas isoladas. Tanto mais quando revelam labilidade de caracteres a ponto de fazer suspeitar de diversas espécies. Tornando-se este material como representativo de um gênero cujas espécies mostrem caracteres distanciados ou relativamente diferentes, as vantagens auferidas são maiores do que quando decompostos em diversos gêneros.

Assim vistos os fatos, os caracteres um tanto confusos de **Baragwanathia**, adquirem outro valor: 1. presença de micrófilos até

os ápices teleomáticos; 2. encurtamento acentuado dos galhos férteis e posição axial dos esporângios; 3. esporângios e micrófilos entremeados na porção terminal do teleoma; e 4. disposição dispersa dos micrófilos, com tendência bem expressa para a filotaxia espiralada.

Estes caracteres têm a sua importância sublinhada por meio dum confronto com **Psilophyton** e **Asteroxylon**. Nestes os micrófilos, se é que existem, não atingem as terminações teleomácas férteis, com o que se acentua a rígida diferença entre segmentos estéreis e férteis. A filotaxia, se não irregular dispersa, é longo-espiralada. Os esporângios são formados na sumidade de longos ramos ou galhos.

É perfeitamente claro que a importância dos caracteres acima citados sob número 2. e 3. é bem especial, posto que representam novidades absolutas. Representam a base sobre a qual se firma a admissão da concrescência serial entre uma estrutura fértil e outra estéril para constituir uma folha fértil ou esporófilo. O resultado da concrescência é, portanto, secundário ou mais evoluído. Ponderando-se a situação estratigráfica, pode-se afirmar que **Baragwanathia**, do siluriano superior demonstra o surgimento duma concrescência que se torna característica em **Drepanophycus** (= **Arthrostigma**), do devoniano inferior.

Porém, **Drepanophycus** demonstra ainda outro fato. Evidentemente estavam em franca atividade durante o setor cronológico siluro-devoniano, dois grandes processos filogenéticos. O primeiro representado pela constituição da foliscência micrófilica e sua dispersão sobre todo o teleoma aéreo. O segundo consubstanciado na contração do esporangióforo, trazendo o esporângio para perto do eixo principal, evitando, entretanto, fixação posicional. Tais processos foram, sem dúvida, coetaneos e conduziram à materialização do tipo **Drepanophycos**, já (ou ainda) no devoniano inferior. O referido tipo se caracteriza por possuir foliscência microfilica em toda a extensão do teleoma, sem apresentar segmentos férteis especiais. Esporófilos podiam aparecer ao longo do teleoma, sem que este fenômeno estivesse sujeito a regra reconhecível.

De como se deva imaginar, em particular, o fenômeno da concrescência não há, até o momento, nenhuma indicação. Reconhece-se contudo que a conação entre esporângio e micrófilo na constituição do esporófilo, sob o ponto de vista filogenético não é, absolutamente, estável. Porém, desde que tenha sido atingida a situação de o esporângio estar próximo ao eixo que também dá origem aos micrófilos, e estando ambos entremeados, facilmente se comprehende

que a congação serial pode ter-se processada tanto em sentido acrópeto, como no basípeto. Isto quer dizer que o esporângio se encontrará na face (morfologicamente) superior ou inferior do esporófilo (fig. 4). Aí reside a possibilidade de melhor se compreender os tipos morfológicos representados por *Sphenophyllum* e *Metacalamostachys*. A labilidade residual que se manifesta no comprimento do esporangiíforo é responsável pela situação variável do esporângio (posição mais distal, ou mais basal).

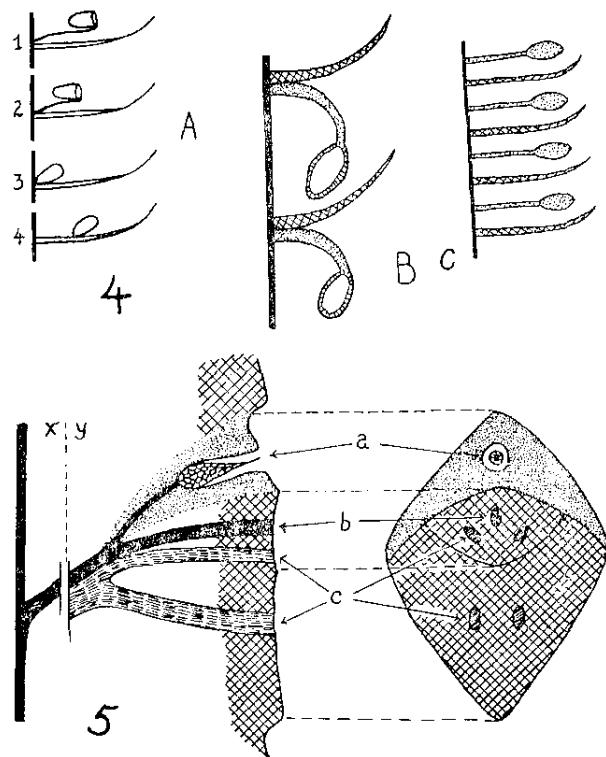


Fig. 4. A — Esporófilos de *Sphenophyllum*. 1 e 2 esporângio com esporangiíforo axilar; 3 e 4 concrecção serial descendente entre esporangiíforo e micrófilo constituindo o esporófilo. B — Esporófilos e *Metacalamostachys*, como exemplo de concrecção serial ascendente (esporângios na face, morfológicamente, inferior do esporófilo). C — Micrófilos e esporângios regularmente entremeados — situação concretizada em *Baragwanathia*.

Fig. 5. Interpretação do púlvino foliar de *Lepidodendron*. xy: redução de nível entre origem e ramificação do feixe vascular foliar; a: lígula e região fértil, supra-cicatricial; b: feixe vascular microfílico emergindo na porção central da cicatriz; c: paricnos cicatricial e infra-cicatricial.

### Evolução ontogenética do micrófilo

Hirmer (10: 474) foi quem, descrevendo a evolução ontogenética da folha de **Equisetum** chamou a atenção para o fato do primórdio foliar, neste material se constituir de dois segmentos ou porções: uma basal encimada por uma apical. Conseguiu Hirmer reconhecer que, em se tratando de esporófilos, ambas as porções do primórdio participam da constituição da folha fértil, sendo consumidas totalmente. Porém: tratando-se de um frotófilo, este é formado apenas pela atividade da porção apical do primórdio. A porção basal não participa diretamente pois, da sua atividade resulta um aumento da espessura da cortex. Em resumo: no caso do frotófilo a porção apical do primórdio vem a constituir este, enquanto a basal é gasta na corticação.

Os aspectos revelados por Hirmer são extraordinariamente significativos, apesar do que entram apenas muito temerariamente nas lides botânicas. Tais aspectos nos mostram haver folhas (no sentido amplo do conceito) originadas das duas porções do primórdio, enquanto que outras se originam de apenas uma que, na realidade pode ser a apical ou a basal.

Quando é apenas uma das porções que vem a constituir a folha, o destino da outra é variável. Pode subsistir sob forma rudimentar; pode não subsistir; pode ser utilizada na corticação. Apesar de poucos pesquisadores usam destes conceitos, quase só os da escola de Troll (22) usando inclusive termos específicos em relação à folha constituída. Em se tratando de termos formados com elementos da língua alemã sem possibilidade de tradução aceitável (Oberblatt e Unterblatt: folha superior e inferior), adotamos expressões usáveis em vernáculo: epítoma e hipótoma. Assim designamos as partes da folha originadas, respectivamente, da porção apical (epi) e basal (hipo) do primórdio. Isto foi necessário face à grande importância destes conceitos no todo da problemática foliar e órgãos derivados. — No caso que nos preocupa diríamos, portanto: enquanto que o esporófilo é constituído pelas porções epítoma e hipótoma, o frotófilo representa apenas o resultado da região epítoma, pois a região hipótoma foi aplicada na corticação. Claro está que a asserção aqui feita se refere ao caso estudado por Hirmer: o gênero **Equisetum**. Evidentemente todos os casos devem merecer o estudo conveniente a fim de permitir conclusão exata no sentido indicado.

Válido concluir: a folha fértil (nos vegetais que aqui nos interessam) é constituída pelas porções epítoma e hipótoma; a vegetativa (ou não fértil) é constituída apenas pela epítoma, enquanto

que a hipótona é aplicada no sentido de aumentar a espessura da "casca" caulinar. Com isto, evidentemente, aparece um novo problema que é a cortex ou "casca".

#### Aspectos relacionados com a corticação

Ressalta de imediato que a cortex caulinar não pode ser idêntica em todos os casos. Situações há em que ela é, por assim dizê-lo, reforçada pela porção hipótona da folha. Isto evidentemente significa que, nestes casos, a "casca" caulinar é, na realidade, constituída por duas porções: uma legitimamente cortical e outra foliar. Uma das consequências mais comuns e óbvia para o fitopaleontólogo, é o expressivo valor da sua espessura. E foram os paleontólogos que criaram o conceito de "vegetais crassicorticados" (Rindenbaume) para deixar claro que se trata de plantas cuja cortex é bastante mais espessa do que na média normal dos outros vegetais. À primeira vista parece lógico o acréscimo da espessura quando na constituição da cortex é gasta uma parte da folha. Por vezes este fato assume, inclusive, expressão morfológica externa, a ponto de se poder distinguir estruturas especiais, nitidamente características para a situação. O gênero **Lepidodendron** (fig. 5) exemplifica belamente estes casos: os seus púlvinos foliares, tão típicos na sua constituição, não são mais do que a porção hipótona das folhas vegetativas normais (nomófilos). No gênero **Sphenophyllum** contudo, a situação é outra se bem que o processo tenha sido o mesmo. Sua cortex perfaz mais da metade radial da secção do caule e este fato evidencia claramente tratar-se de forma crassicorticada. Importante no sentido que nos interessa é o aspecto que a seguir focalizamos.

O estele de **Sphenophyllum** é de secção triangular e os feixes foliares apenas se originam nos vértices do triângulo o que, naturalmente significa: nas arestas estélicas. O percurso que o feixe tem que vencer, desde a sua origem até penetrar na base foliar, é longo e corresponde, evidentemente, à espessura da cortex. Pois bem, neste percurso o feixe sofre repetidas dicotomizações de modo que, ao chegar à superfície da cortex, as terminações livres penetrar nas folhas, sem nelas repetir a ramificação. O aspecto mais notável é que um tal desenvolvimento dos feixes não é peculiar ao **Sphenophyllum**, mas já é notado em plantas do devoniano inferior (**Calamophytón** e **Hyenia**), vindo a culminar em **Asterocalamites**, coetâneo do **Sphenophyllum**. A novidade que este representa é apenas o desenvolvimento do feixe se desenrolar totalmente dentro da espessura da cortex.

A tendência evolutiva representada pela aplicação da porção hipótona da folha à cortex obrigando, assim, o feixe a se desenvolver dentro da cortex espessa e remeter para dentro da folha apenas terminações simples, é mantida até os nossos dias. Sofre, entretanto, algumas variações. Se em *Sphenophyllum* o feixe se desenvolve através da cortex em sentido horizontal, já em *Lepidodendron* nota-se a nítida tendência dum desenvolvimento em sentido inclinado para cima. Em outras palavras isto quer dizer que os feixes de inervação foliar emergem da cortex em plano superior ao da origem do feixe a partir do estele. Concomitantemente constata-se diminuição na espessura total da cortex. Problema à parte é o de se pretender reconhecer vantagens ou desvantagens funcionais (se é que realmente existem!) na cortex mais espessa ou mais delgada. O que, entretanto, continua persistindo como fato é a complexidade morfológica e anatômica da cortex lepidodéndrica. Os paleontólogos bem conhecem os vários aspectos correspondentes ao seu desgaste progressivo! Diversas das nossas "Coníferas" atuais revelam aspectos semelhantes.

#### **A lígula: relictó da parte fértil do esporófilo**

Da constatação fundamental de Hirmer no sentido de ser o esporófilo (portanto: a folha fértil) constituída por ambas as porções: epítona e hipótona — enquanto que o trofófilo (ou nomófilo) se constitui exclusivamente a partir da epítona, sendo a sua porção hipótona aplicada na corticação, obtivemos condições para interpretar a lígula.

Partindo do fato de, em *Selaginella*, praticamente todas as folhas vegetativas portarem, em situação axilar, uma pequena lígula, pode-se admitir procedente a observação de Pritzel de possuirem caráter esporofílico todas as folhas de *Lepidodendron*, por exemplo, posto que entre as puramente vegetativas (teleomáticas; nomófilos) podem ocorrer algumas com vestígios esporangiais, é claro que deva existir mecanismo de controle deste fenômeno. Resta saber qual seria este mecanismo que, obviamente, há de ser diverso do da segregação sexual.

Aqui se trata, claramente, de um dispositivo determinante da geração. Porém determinante de maneira absoluta, no sentido de se realizar ou não a geração. Como demonstrei no trabalho sobre a inflorescência, não o mecanismo, mas as causas determinantes devem ser vistas na perturbação funcional determinada pela necessidade da redução cromossômica. A perturbação prevista determina o aparecimento de estruturas espe-

ciais, justamente para permitir o processo sem interferir no funcionamento normal do restante do vegetal. As estruturas especiais que aqui entram em jogo são, exatamente, os esporângios ou, melhor dito: todas as porções estruturais que fazem com que o trofófilo seja transformado em trofoesporófilo ou em esporófilo. Potencialmente a capacidade para esta transformação está presente em qualquer folha (pelos observações de Hirmer e de Pritzel) porém só é realizada sob condições bem específicas. Para quem gosta da idéia, aí estão os conceitos do fotoperiodismo e do fitocromo — é só descobrir como entram no assunto em foco. Seja como for: quando inibido o mecanismo, são formados apenas trofófilos se inserindo no púlvino característico, que leva na porção superior do losango a lígula. E assim acontece praticamente durante toda a fase vegetativa ou até a primeira "floração". Esta vem a formar conjuntos de esporófilos constituindo estróbilos, como são conhecidos na forma **Lepidostrobus**, em geral bissexuados tendo os macrosporófilos na base enquanto que os microsporófilos se concentram na ponta.

Concordantemente com a não aplicação da porção hipótona na corticação do eixo, os estróbilos mostram o seu eixo central com diâmetro relativamente menor. Este aspecto é a melhor demonstração do acerto na observação de Hirmer, e pode ser verificada muito claramente também em material vivente.

Quanto à constatação de Pritzel, esta parece lógica porquanto todas as espécies de **Lepidodendron** comprovam-na. Os pulvinos foliares (não havendo necessidade de dizer: vegetativos, pois as folhas férteis não possuem púlvino) apresentam a lígula. — Quando a folha em desenvolvimento deverá ser portadora de esporângios, deixa de se apresentar o púlvino (vale a dizer: a porção hipótona, aplicada ao caule). Porém, nesse caso, não desaparece a lígula mas ela apenas muda de posição. De caulinar, sua posição vegetativa, passa a ser foliar em situação sempre distal (ou seja: entre a extremidade livre do esporófilo e os esporângios). Ora, nessa nova situação, toda a porção esporofílica além da lígula (desde o eixo de origem) corresponde a porção epítona, enquanto a porção aquém da mesma lígula (inclusive esta) é a hipótona.

Tenha-se em conta que, nos caso da lígula vegetativa (caulinar) e da esporofílica, este órgão representa exatamente a mesma coisa: o sexo suprimido. Como ela apenas o representa morfologicamente, subsiste no teleoma carbonífero sem prejudicar o funcionamento já que tenha possuído função, esta não era vegetativa. Motivo por que também acabou sendo suprimida quase totalmente na

esfera vegetativa, persistindo apenas em ***Selaginella***. Aqui, entretanto, a situação axilar parece atribui-la à cortex e não à folha.

Porém, na esfera reprodutiva ela conseguiu se manter sem que se lhe possa imputar função certa.

Na flora atual conhecemos pelo menos um gênero que demonstra ter a lígula assumida função morfológica bem definida e característica — cuja apresentação reservamos a um trabalho especial.

Admitimos como fora de dúvida representar a lígula o sexo suprimido. Ainda na flora paleozóica ela ocorre tanto nos macro como nos microsporângios, substituindo respectivamente o sexo masculino ou o feminino, posto que ocorre em ambos os tipos de esporófilos. No correr da evolução a lígula mostra, ao lado duma persistência impressionante também a tendência não só a desaparecer da esfera teleomática, mas igualmente de apenas persistir nos macrosporófilos.

### **Conclusões**

Concluindo do exposto, podemos enumerar:

1. Vários conceitos de lígula estão atualmente em uso na terminologia botânica. Os conceitos que não se referem à lígula das pteridófitas e gnospermas, continuam incertos em relação ao que significam filogeneticamente.
2. A lígula, como a encontramos nas pteridófitas e gnospermas, representa uma estrutura de involução e até o presente não se tinha idéia sobre o órgão cujo reícto ela representa.
3. No presente trabalho pretende-se ter demonstrado que ela representa o sexo, na sua totalidade ou apenas as estruturas daquele sexo que não se manifesta. Isto quer dizer: nas folhas vegetativas ela representa todas as estruturas que dizem respeito à geração gamética; nos esporófilos representa o sexo não desenvolvido: o masculino ou o feminino, respectivamente.
4. Admite-se três tipos de folhas, distinguindo-se: macrófilos, sínilos e megáfilos (discutidos em trabalho a parte).
5. Partindo do fato de podermos aparecer, mesmo em folhas vegetativas, rudimentos esporangiais, admite-se o esporófilo como resultante da concrescência serial entre a folha vegetativa e o conjunto esporangiíforo e esporangio. Filogeneticamente

- esta possibilidade existe, quando entremeados os elementos referidos e inseridos no mesmo eixo de origem. Para isto existem provas paleontológicas.
6. A concrescência serial (isto é: em sentido vertical) pode se dar de dois modos diferentes: ou o esporângio se localiza na face (ou axila) superior da folha, ou na inferior. Para ambos existem formas conhecidas, fósseis e viventes.
  7. A origem ontogenética da folha, particularmente do micrófilo, revela a existência de duas porções meristemáticas: uma superior (ou apical) assentada sobre a inferior (ou basal). Enquanto o esporófilo se constitui, sistematicamente de ambas, o trofófilo microfílico é formado apenas pela superior.
  8. As duas porções meristemáticas do primórdio foliar são denominadas, epítona e hipótona, a superior e a inferior, respectivamente. Tais denominações são aplicadas, igualmente, às estruturas definitivas por elas constituídas (porções epítona e hipótona da folha).
  9. No desenvolvimento dos micrófilos vegetativos somente a porção epítona é que constitui a folha; a porção hipótona é consumida para reforçar a cortex. Este fenômeno pode se traduzir num simples aumento da espessura da cortex (*Sphenophyllum*) ou a cortex é provida de púlvilos foliares, com estrutura relativamente complexa (*Lepidodendron*).
  10. A situação da lígula varia em acordo com o tipo de micrófilo ao qual ela pertence. Nas folhas férteis sempre se encontra sobre a lâmina foliar, na mesma face em que se encontram os esporângios. Se insere entre estes e a porção distal (extremidade livre) da folha. Nas folhas estéreis, via de regra, a lígula é fugaz e de posição axilar (*Selaginella*) ou se encontra recolhida ao púlvino alojando-se em sua porção voltada para o ápice do vegetal (*Lepidodendron*).

#### **Resumo**

Se oferece uma interpretação da lígula das Pteridophyta. Demonstra-se a natureza dupla dos esporófilos, originados por concrescência serial entre esporangiíforo e folha vegetativa. Tem-se a lígula como reícto da supressão do sexo (nas folhas estéreis) e de um dos sexos (nas folhas férteis).

**Palavras chave:** morfologia; lígula.

## Summary

An interpretation of the ligule of Pteridophyta is offered. The double nature of sporophylls, originated by serial concrescence between sporangiophore and vegetative leaf, is demonstrated. The ligule is explained as a relict of sex suppression (in sterile leaves) and of one sex (in fertile leaves).

## Résumé

On présente une interprétation de la ligule des ptéridophytes. On démontre la double nature des sporophylles, originaires de la concréation sériale entre les sporangiophores et les feuilles végétatives. On considère la ligule un reste de la suppression du sexe (dans les feuilles stériles) et d'un des sexes (dans les feuilles fertiles).

Mots-clés: morphologie; ligule.

## BIBLIOGRAFIA

1. ANDREWS Jr., H. N. *Studies in Paleobotany*. N. York; London, John Wiley and Sons, 1961. 487 p.
2. ARNOLD, C.A. *An introduction to Paleobotany*. N. York, London, MacGraw-Hill Book Co., 1947. 433 p.
3. CAMARGO MENDES, J. *Introdução à paleontologia*. São Paulo, Companhia Editora Nacional, 1965. 382 p.
4. EMBERGER, L. *Les plantes fossiles dans leur rapports avec les végétaux vivants*. Paris, Masson et Cie., 1944. 492 p.
5. FORSTER, A.S. & E.M. GIFFORD Jr. *Comparative morphology of vascular plants*. San Francisco, Ca., Freeman & Co. 1959.
6. GOTCHAN, W. & WEYLAND, M. *Lehrbuch der Paleobotanik*. Berlin, Akademie Verlag, 1954. 535 p.
7. HAGERUP, O. *Zur Organogenie und Phylogenie des Koniferenzapfens*. apud: Emberger (4).
8. HERTEL, R.J.G. *Contribuições para a fitologia teórica I. Alguns conceitos na histofilogene* in Humanitas, Curitiba, III (3): 176-201. 1958.
9. HIERONYMUS, G. *Selaginellineae* in *Die nat. Pflanzenfamilien*. Leipzig, Verlag Wilhelm Engelmann, 1902. 621-716 p.
10. HIRMER, M. *Handbuch der Paleobotanik Ed. I*. Muenchen, Berlin, Verlag R. Oldenbourg, 1927. 708 p.
11. KRAEUSEL, R. *Versunkene Flören* Frankfurt a. M., Verlag W. Kramer, 1950. 1950. 152.
12. MAEGDEFRAU, K. *Palaeobiologie der Pflanzen*. Jena, G. Fischer, 1953. 438 p.

13. PHILLIPPS, T.L. A new sphonophylanean shoot system from the Pennsylvanian, in *Ann. Missouri Botanical Garden*: February May, 1-17 p. 1959.
14. PILGER, R.&H. MELCHIOR *Cymnospermae* in *Syllabus der Pflanzenfamilien*. Berlin-Nikolassee, 1954.
15. POTONIÉ, H. *Lepidophytineae* in *Die nat. Pflanzenfamilien*. Leipzig, Verlag Wilhelm Engelmann, 1902. 716-756 p.
16. POTONIÉ, H. *Cycadofilices*. Ibidem: 780-795 p.
17. POTONIÉ, H. *Calamariales*. Ibidem: 551-562 p.
18. PRITZEL, E. *Lycopodiales*. Ibidem: 563-606 p.
19. SADEBECK, R. *Equisetales*. Ibidem: 520-551 p.
20. SCHIMPER, W. *Ph. Traité de paléontologie végétale*. Paris, J.B. Baillière et Fils, 1869. 738 p.
21. SMITH, G.M. *Cryptogamic botany*. Vol. II: Bryophytes and Pteridophytes. N. York, London, MacGraw-Hill Book Co., 1938. 380 p.
22. TROLL, W. *Allgemeine Botanik*. Stuttgart, Ferdinand Enke, 1948. 749 p.
23. WETTSTEN, R. *Tratado de Botânica Sistemática*. Barcelona, B. Aires, 1944.