

111
zej.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIOS ANATOMICOS SOBRE
PACHYTHECA HOOKER EN ESPECIMENES
PROVENIENTES DE SHROPSHIRE, INGLATERRA.

TESIS PROFESIONAL

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

BIOLOGO

PRESENTA:

ELENA MENDEZ-PADILLA MAQUEO

MEXICO, D.F.



FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

1994

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. EN C. VIRGINIA ABRIN BATULE

Jefe de la División de Estudios Profesionales
Facultad de Ciencias
Presente

Los abajo firmantes, comunicamos a Usted, que habiendo revisado el trabajo de Tesis que realiz(ó)ron la pasante(s) Méndez-Padilla Maqueo Elena

con número de cuenta 8622820-6 con el Título: "Estudios anatómicos sobre *Pachythecha* Hooker en especímenes provenientes de Shropshire, Inglaterra".

Otorgamos nuestro **Voto Aprobatorio** y consideramos que a la brevedad deberá presentar su Examen Profesional para obtener el título de Biólogo

GRADO	NOMBRE(S)	APELLIDOS COMPLETOS	FIRMA
	Dra. Dianne Edwards, Investigador de T.C., Univ. de Gales.		<i>Dianne Edwards</i>
Director de Tesis	Dr. Reinhard Weber Göbel, Invest. de T.C., Inst. Geol., UNAM.		<i>Reinhard Göbel</i>
M. en C.	Sara Alicia Quiroz Barroso, Prof. asig., Fac. Ciencias, UNAM		<i>Sara Alicia Quiroz Barroso</i>
Biol.	Francisco Sour Tovar, Tec. Acad. T.C., Fac. Ciencias, UNAM.		<i>Francisco Sour Tovar</i>
Suplente	M. en C. Pedro García Barrera, Prof. asig., Fac. Ciencias, UNAM		<i>Pedro García Barrera</i>
Suplente			

Contenido

Introducción	1
Capítulo 1. Marco geológico	5
Capítulo 2. Material y técnicas	11
2.1 Maceración de las rocas	12
2.2 Microscopio Electrónico de Barrido	13
2.3 Oxidaciones	13
Capítulo 3. Paleontología sistemática	15
Capítulo 4. Discusión	34
4.1 Reconstrucción hipotética de <i>Pachytheca</i> Hooker	34
4.2 Afinidades de <i>Pachytheca</i> Hooker	36
4.3 Ciclo de vida hipotético de <i>Pachytheca</i> Hooker	37

Conclusiones	39
Láminas	42
Bibliografía	53

Introducción

El primer trabajo relacionado con el género *Pachytheca*, elaborado por Murchinson, se publicó en el año de 1839. Este investigador (que casualmente encontró muestras del género en rocas del Devónico, cuando estaba haciendo la primera gran descripción de los sistemas Silúrico y Devónico en la Gran Bretaña) llamó al género con el nombre de *Eufonites* y supuso que se trataba de restos de paladar de peces [20].

Fue Hooker, en el año de 1853, quien por primera vez señaló la naturaleza vegetal de *Pachytheca* [15], y más adelante, Dawson se adhirió a esta hipótesis [10]; sin embargo, cada uno de ellos asignó al género un origen distinto. Hooker, por su parte, sugirió que la estructura esférica representaba esporangios de licopodiales, basándose, para hacer esta afirmación, en la presencia de células dispuestas radialmente en la pared externa. Le dio el nombre de *Pachytheca sphaerica*. Por otra parte, Dawson, asumiendo que la capa externa de *Pachytheca* era una testa, sugirió que en realidad se trataba de una semilla, a la que denominó *Aethotesta devonica*.

No fue sino hasta 1889 cuando Barber llevó a cabo la primera descripción detallada del género [4, 5]. Este estudioso trabajó con especímenes provenientes de rocas del Silúrico, en la localidad de Tymawr, cerca de Newport, al sur de Gales. En su estudio, Barber observa que en los varios especímenes de *Pachytheca* existen tres zonas diferentes: una zona central o médula compuesta

por filamentos organizados de manera desordenada; una zona intermedia de naturaleza incierta a la que denominó "zona de cuerpos ovales", y una zona cortical, en la cual existen filamentos dispuestos radialmente. Fue a partir de esta descripción que tanto Hooker como Barber señalaron la probable naturaleza algal de *Pachytheca*, así como la posibilidad de que su tipo de vida haya sido colonial. Y, una vez reconocida como alga, ambos investigadores hicieron notar su semejanza con la familia de las cladoforáceas [4, 5, 16]. Sin embargo, más adelante, Arnold colocó a *Pachytheca* dentro de las cianofíceas, basándose en las agrupaciones de filamentos delgados contenidas dentro de una matriz mucilaginoso [2].

Después de los trabajos anteriores, no se retoman los estudios sobre *Pachytheca* sino hasta 1924, en que Kidston y Lang llevan a cabo una revisión general de todos los trabajos realizados anteriormente sobre este género [18]. Estos investigadores observan que los filamentos de la zona central se extienden a través de la zona de cuerpos ovales hasta el interior de la zona cortical. Asimismo, hacen notar que la naturaleza de los depósitos en donde se ha encontrado el género es de tipo marino o dulceacuícola, característica que el género comparte con las familias de las cianofíceas y de las cladoforáceas. Kidston y Lang distinguen también por primera vez diferentes especies del género: a los especímenes estudiados por Hooker, provenientes de la arenisca Wenlock, al oeste de Malvern, los llamaron *Pachytheca hookeri* y a las dos especies nuevas del Devónico, identificadas por ellos mismos, provenientes de Balruddery y de Glen Coe, las llamaron *Pachytheca media* y *Pachytheca fasciculata*, respectivamente.

Con respecto a la ecología de *Pachytheca*, se sabe que se encuentra en sedimentos de origen marino y dulceacuícola. En 1881, Hicks hizo notar la

asociación de *Pachytheca*, *Prototaxites* y representantes del género *Psilophyton* en la cantera Pen-y-Glog cerca de Corwen, Gales [14]. En dos horizontes del Devónico temprano de Escocia, Kidston y Lang observaron la asociación de *Pachytheca*, por una parte, con *Parka* y *Zosterophyllum*, en varias localidades de las series de Carmyllie; y, por otra, con *Psilophyton princeps* en el horizonte superior en Murthly [18]. En 1937, Lang reportó una asociación asombrosamente uniforme de *Cooksonia*, *Prototaxites*, *Nematothallus* y *Pachytheca* del Silúrico Superior en Gales e Inglaterra [19]. Croft y Lang observaron también la presencia de *Pachytheca*, *Drepanophycus*, *Psilophyton princeps*, *Dawsonites*, *Nematothallus* y *Prototaxites* del Devónico en Monmouthshire y Breconshire [9]. En 1983, Schweitzer reporta la presencia de *Pachytheca* y *Prototaxites* en un mismo estrato del Devónico Inferior en Rheinland, Alemania [26]. Como se puede observar, la distribución geográfica de *Pachytheca* no es exclusiva de la Gran Bretaña, ya que también se ha encontrado en el Devónico y Silúrico Superior de Alemania [22, 25, 26]; así como en el Devónico Medio de Canadá [10], y en varias localidades del Devónico Inferior de Bélgica [24, 25].

Acerca de la ontogenia de *Pachytheca* en la década de los setentas, Niklas sugiere que *Parka* y *Pachytheca* representan la misma secuencia ontogénica y que *Pachytheca* no es más que un estadio juvenil de *Parka* [21]. Por su parte, Jonker (1979) afirma que *Pachytheca* es la estructura vegetativa (cistocarpo) de *Prototaxites* y que juntas forman un alga laminar gigante [17]. Schweitzer (1983) propone que el tamaño de la médula guarda relación con la edad del espécimen: en el estadio juvenil, la proporción de la médula con la corteza es de alrededor de 1 a 1, mientras que en el adulto es de 1.75 a 1, respectivamente. Schweitzer sugiere también que durante la ontogenia de *Pachytheca* ocurren

numerosos cambios en su interior; uno de ellos sería la expansión de la médula y la aparición de un canal por el cual serían expulsadas las esporas maduras [26]. Por último, Gerrienne (1991) reporta que en Bélgica nunca se ha observado la asociación *Parks-Pachytheca*, y pone en duda cualquier tipo de relación ontogénica entre ellas [13].

A través de esta somera revisión resulta evidente, entonces, que hasta la fecha no existe un acuerdo entre los estudiosos en la materia sobre la ontogenia de *Pachytheca*.

El objetivo de este acercamiento al género *Pachytheca* Hooker es, en principio, intentar determinar su anatomía para, después, basándonos en los resultados obtenidos, establecer su afinidad con algún grupo del reino de las plantas. Para llevarlo a cabo se estudió un conjunto de ejemplares que provienen del Devónico temprano del área Brown Clee Hill, situada al sureste de Monkhopton, en Shropshire, Inglaterra.

CAPITULO 1

Marco geológico

Los ejemplares estudiados en este trabajo provienen de una sección del arroyo Hudwick Dingle, al sureste de Monkhopton, Shropshire. El material fue colectado en su totalidad por la geóloga Lindsey Axe, durante el mes de mayo de 1990, en una zona en la cual las rocas expuestas incluyen marga, limolita, arenisca y conglomerado y pertenecen a la Serie dittoniana en el área de Brown Clee Hill.

La descripción de la geología local del área de Brown Clee Hill no se ha hecho en su totalidad, al grado de que todavía no se elabora una columna estratigráfica en la cual esté incluida la localidad de la cual proviene el material para este trabajo. Sin embargo, se sabe que Hudwick Dingle corresponde al Devónico temprano y pertenece al Grupo Ditton, con base en la evidencia de esporas y peces [3, 23].

La sucesión de la Serie dittoniana empieza con el Grupo Caliza de *Pezomastus* formado por arenisca y limolita, así como también por caliza característica. Este Grupo presenta numerosas repeticiones de una simple unidad sedimentaria (ciclotemas), formada por arenisca, sobre la cual se encuentra limolita un poco más gruesa, con un horizonte calcáreo característico. El grosor de estos ciclotemas va de los 3 a los 20 metros, y cada uno comienza con una secuencia delgada de conglomerados intraformacionales o arenisca

guijarrosa, que descansan sobre una superficie irregular y a menudo erosionada. Este tipo de basamento de los ciclotemas sugiere que hubo inundaciones. Por otra parte, la presencia de capas con lamelibranquios en la parte más baja de las series, y con *Spirobis* en la más alta, indica breves periodos de salinidad, que sugieren condiciones de playa lacustre más que de tipo marino [1, 3, 11].

Las capas más gruesas del Grupo Caliza de *Psammosteus* fueron depositadas por los ríos como progradaciones de sedimento aluvial, que avanzó después hacia áreas de bajo nivel, provenientes de ramificaciones formadas periódicamente en los bancos de los arroyos principales. Los sedimentos finos parecen haber sido depositados en lagos temporales de agua dulce, poco profundos, en planicies lodosas; cuando los lagos se secaron, las calizas se precipitaron químicamente. Las corrientes de sedimento aluvial se mezclaron y dieron lugar a una extensa plataforma de un complejo deltaico [1].

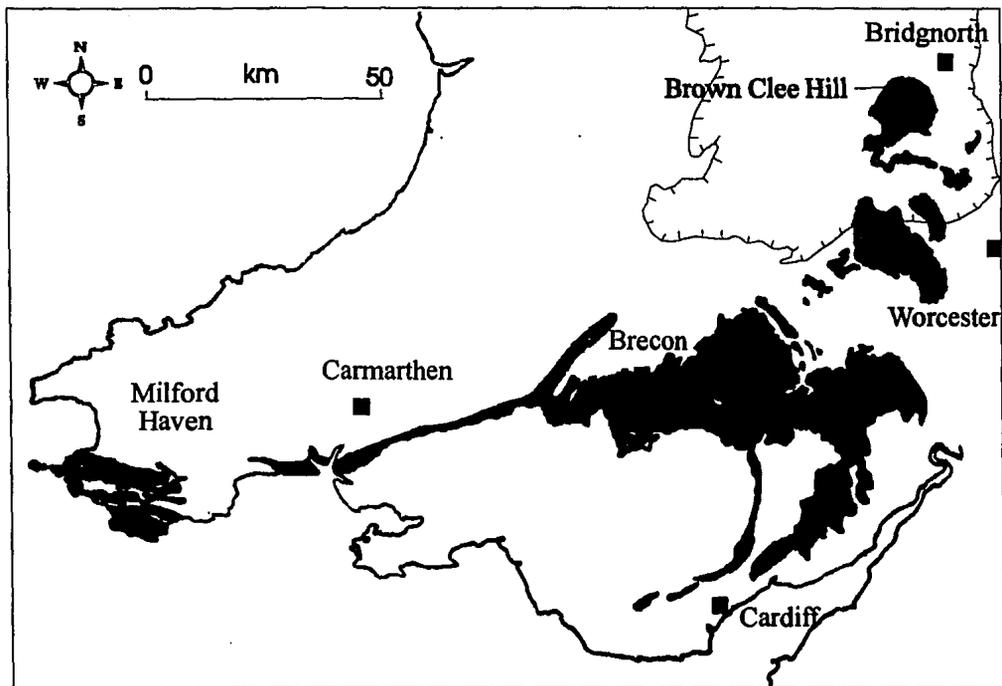
El Grupo Ditton representa la continuación de las condiciones vistas en el Grupo Caliza de *Psammosteus*. Sin embargo, observamos algunas diferencias: las areniscas del Grupo Ditton son menos abundantes, y no existe evidencia de incursiones ocasionales de agua salada en el área; las calizas están representadas por delgadas zonas de concreciones calcáreas. Por otra parte, sabemos que la sedimentación fluvial era dominante en la región fronteriza de Gales; se trataba de una llanura inundada, lejos del mar, formada por sedimentos esparcidos por arroyos que los distribuían hacia áreas ocupadas por lagos o planicies lodosas.

Las Serie Clee, que conforma el Grupo Clee, y está formada principalmente por arenisca y caliza, se encuentra de manera discontinua sobre la Serie dittoniana. La Serie Clee no conforma una área fosilífera; no obstante, se les ha identificado como equivalentes de las capas Senni, de la formación Brecon del

Pragian. Esta Serie constituye el final del registro del Devónico en la zona fronteriza de Gales, así como en Gales mismo. Se ha observado igualmente que rocas del Carbonífero yacen de manera discordante encima de la Serie Clee [3].

En la Figura 1 aparecen representados los afloramientos del Devónico de Gales [12]. La Figura 2 representa la geología del área Brown Clee Hill [3].

Figura 1.

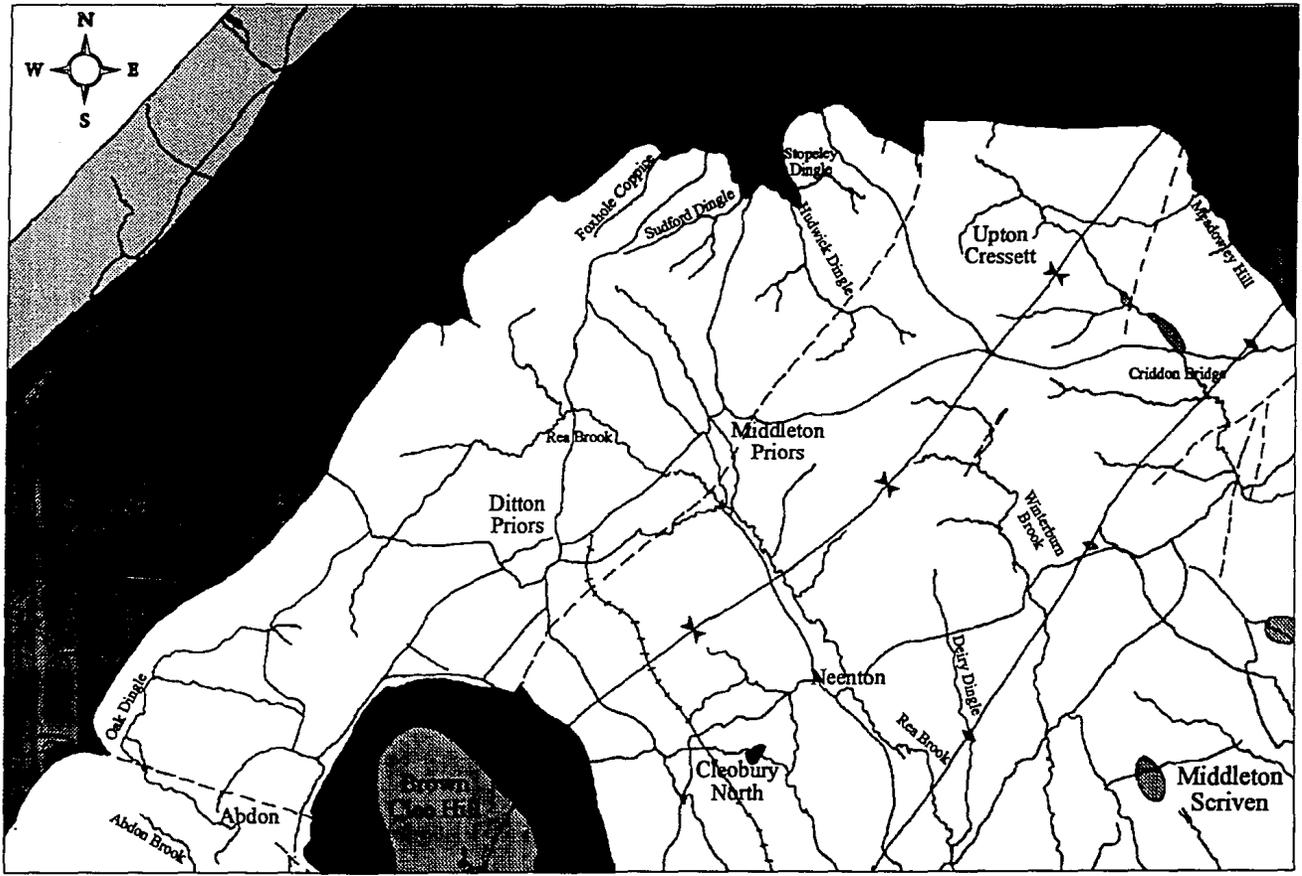


Afloramientos del Devónico en Gales.

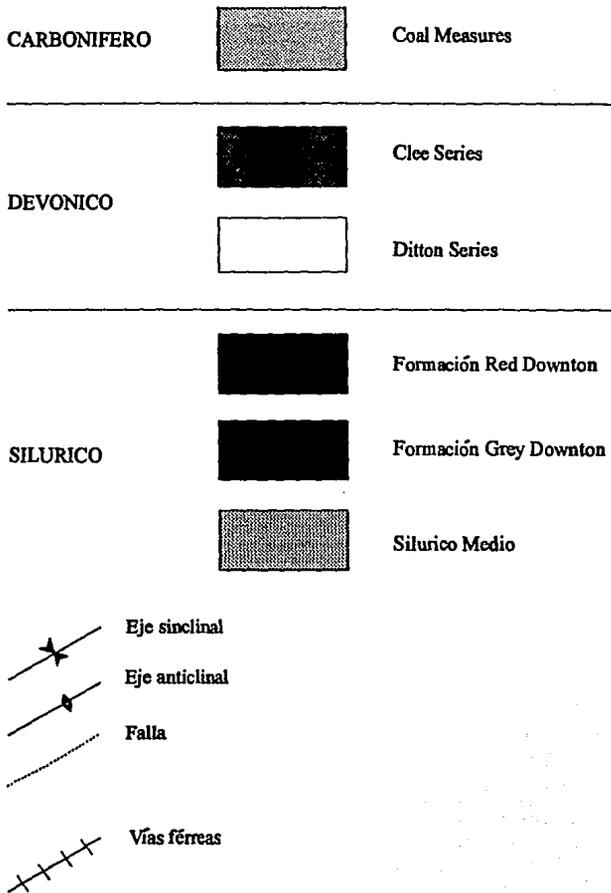


Condado de Shropshire

Figura 2



Clave para la Figura 2.



CAPITULO 2

Material y técnicas

El material utilizado en este trabajo proviene del área de Brown Clee Hill, de una sección del arroyo Hudwick Dingle y fue colectado por la geóloga Lindsey Axe durante el mes de mayo de 1990.

Los ejemplares son propiedad del laboratorio de paleobotánica de la Universidad de Gales, Cardiff, que está bajo la dirección de la doctora Dianne Edwards y aún no pertenecen a una colección, por lo cual no tienen un número de catálogo. Sin embargo, sí cuentan con un número de referencia.

Siempre que se mencionen los ejemplares nos referiremos a ellos con la clave: Stub HD (Hudwick Dingle), acompañada de un número que corresponde a la placa; en el caso de que en cada placa haya más de un ejemplar, éste se señalará con un número decimal, por ejemplo: 804.1.

Los ejemplares estudiados para este trabajo fueron 64, aunque no todos se incluyen en este informe.

2.1. Maceración de las rocas

El primer paso, en esta etapa, consistió en cepillar bajo el agua pequeños fragmentos de sedimento, de aproximadamente 2 a 3 cm de longitud, con el objeto de remover el lodo y cualquier otro contaminante moderno adheridos a ellos. Una vez completamente secos los fragmentos, se depositaron en vasos de precipitado de plástico y se cubrieron con ácido clorhídrico para remover los carbonatos. Después de 24 horas, se reemplazó el ácido por agua destilada, misma que se retiró cuando el sedimento se había asentado en el fondo.

A continuación se agregó a las muestras ácido fluorhídrico al 40% y se dejó reposar durante varios días con la finalidad de remover los silicatos solubles. Una vez desintegrado el sedimento, se desechó el ácido fluorhídrico y se agregó agua destilada en repetidas ocasiones, hasta que la muestra alcanzó un pH neutral.

Posteriormente se hizo pasar el sedimento por una coladera de plástico, con una malla de poco menos de 1 mm, para recoger los fragmentos orgánicos de mayor tamaño. El sedimento que pasó a través de la malla fue después centrifugado a 1000 rpm durante 10 minutos con el fin de eliminar toda el agua. Después de esto se empleó una técnica de separación de minerales pesados para apartar la materia orgánica de los minerales que pudieran hallarse todavía presentes. Para llevar a cabo lo anterior se empleó politungsteno de sodio a una gravedad específica de 2 en el agua, y la mezcla fue centrifugada a 1000 rpm durante 30 minutos.

Finalmente, se removió la materia orgánica con una pipeta y se filtró utilizando una malla de poliéster de 10 μ . A continuación se lavaron los residuos con agua destilada y se envasaron en frascos de vidrio, empleando una pipeta.

Tanto los residuos grandes como los pequeños se colocaron en cajas de Petri y se examinaron bajo un microscopio de disección. Se removieron de las cajas de Petri los posibles especímenes de *Fachytheba*, utilizando para hacerlo una pipeta o un pincel fino, y se dejaron secar para después montarlos, empleando pegamento soluble en agua, en portaobjetos metálicos para microscopio electrónico de barrido.

2.2 Microscopio electrónico de barrido

Las muestras se cubrieron con una aleación oro-paladio utilizando un "sputter coater", marca Bio-Rad SC500. Posteriormente fueron observadas y fotografiadas bajo un microscopio electrónico de barrido, modelo Cambridge Instruments Stereoscan 360. Para todas las fotografías se empleó película fotográfica Ilford FP4.

2.3 Oxidación de los filamentos

En un intento por profundizar en el estudio de las características de los filamentos, se decidió oxidarlos primero para poder observarlos bajo el microscopio óptico.

Se utilizó un par de ejemplares de *Pachytheca* para aislar los filamentos. Para ello se rompieron las muestras y se intentó su oxidación, primero, sumergiéndolas en ácido nítrico concentrado. Se dejaron las muestras durante varias horas, renovando constantemente el ácido, pero en vista de que no se obtuvieron resultados, dado que las muestras no sufrieron ningún cambio, se procedió a intentar otra técnica. Se dejaron las muestras durante varios días en solución Schulze, un tanto de cloruro de potasio y tres de ácido nítrico concentrado, y se renovó la solución de manera constante. Tampoco se observó cambio alguno.

Puesto que ninguna de las dos técnicas descritas arriba dio resultados positivos, no fue posible realizar observaciones bajo microscopio óptico.

CAPITULO 3

Paleontología sistemática

Hasta el momento, la taxonomía de los ejemplares fósiles de *Pachytheca*, se ha situado en las siguientes categorías:

División: *Incertae sedis*

Clase: *Incertae sedis*

Orden: *Incertae sedis*

Familia: *Incertae sedis*

Género: *Pachytheca* Hooker.

Sinonimia.

1839. *Bufoites* Murchinson, R. *The Silurian System*, Murray, Londres, 1839.

1853. *Pachytheca* Hooker, J. D. QJGSL, vol. 9, p. 12.

1881. *Aethotesta* Dawson, J. W. QJGSL, vol. 37, . 306.

Los miembros del género *Pachytheca* se distinguen por tener una forma más o menos esférica de unos pocos milímetros de diámetro. Su característica más distintiva es la presencia de dos zonas claramente diferenciadas: una zona cortical formada por filamentos dispuestos de manera radial, y una zona central o médula, constituida por filamentos dispuestos en forma desordenada. Aunque Barber considera como una característica del género la presencia de una zona intermedia, llamada "zona de cuerpos ovales" [4,5] no en todos los ejemplares de este trabajo es evidente. Además de estas características los miembros de este género presentan una capa externa que los envuelve en su totalidad.

Resulta incierta la afinidad del género *Pachytheca* al reino de las plantas, no obstante haber sido considerada como miembro del grupo de las algas por diversos autores [2, 4, 16]. Estos organismos se hallan ampliamente distribuidos en rocas del Devónico y hasta la fecha han sido descritas varias especies [4, 8, 18]. En la Tabla 1 podemos ver un resumen de las principales características de algunas de estas especies.

En las siguientes secciones, se tratará de describir las características de los ejemplares estudiados, en un intento por encontrar una relación entre ellos y las especies ya descritas. Para describir los detalles de los ejemplares se utilizó un microscopio electrónico de barrido.

especie	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro tubos	Comentarios
<i>P. hookeri</i> (Barber, 1889)	-	-	12-20	-	Filamentos ramificados en la zona externa de la corteza
<i>P. media</i> (Kidston y Lang, 1924)	1000	1500	14	-	1 filamento por tubo
<i>P. fasciculata</i> (Kidston y Lang, 1924)	500	-	2-5	20	Más de 5 filamentos por tubo
<i>P. striata</i> (Corsin, 1945)	1000	1000	12.5	25	
<i>P. reticulata</i> (Corsin, 1945)	2000	2000	6-8	15-25	Los tubos se anastomosan a manera de mallas para formar espacios intertubulares

Tabla 1: Características de las diferentes especies de *Pachytheca*. Todas la medidas están dadas en micras (μ).

Pachytheca sp. 1

Lámina 1, figuras a-g

Lámina 2, figuras a-g

Lo primero que se observó bajo el microscopio electrónico de barrido fue que los cuatro ejemplares de esta especie presentan una forma más o menos esférica [lámina 1 (a)-(c)]. A continuación los especímenes fueron fracturados para poder observar su interior.

Los especímenes tienen una capa externa de aproximadamente 15-30 μ de grosor que no muestra ningún tipo de conexión con la zona cortical.

Se observa también la presencia de la zona cortical, con un grosor aproximado de 340-650 μ , que muestra filamentos dispuestos radialmente y contenidos dentro de canales o tubos. Estos filamentos cuentan con una capa que los envuelve de manera independiente [lámina 1 (d)]. Los canales que contienen los filamentos en la zona cortical tienen un diámetro de 7.7-9.2 μ y muestran en la pared interna un patrón corrugado y con ondulaciones [lámina 2 (a), (b)]. Estos canales contienen un solo filamento de aproximadamente 5.5-6.3 μ de diámetro [lámina 2 (c)]. Se observó que los canales pueden proyectarse hacia el exterior de la corteza, en cuyo caso quedan cubiertos por la capa externa [lámina 2 (g)]. Entre la médula y la corteza está la zona de cuerpos ovoides [lámina 1 (e) (en esta figura la médula se encuentra a la derecha y la corteza a la izquierda); lámina 2 (d), (e)]. Finalmente tenemos la médula, que presenta filamentos dispuestos en forma desordenada y que, a diferencia de los filamentos de la zona cortical, no están contenidos dentro de otra estructura [lámina 1 (f), (g)]. Estos filamentos pueden estar ramificados [lámina 2 (f)]. Resultó imposible medir el diámetro de la médula ya que, aunque en algunos

ejemplares dicha estructura se hallaba presente, no se encontraba lo suficientemente bien preservada.

Ejemplar (stub HD n°.)	grosor capa externa	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro canales	diámetro cuerpos ovals
23	20	342	-	6.3	8.7	-
30	15	515	-	5.7	7.1	26.9
808	22	652	-	-	9.2	27.6
804.1	30	441	-	5.5	-	34.2

Tabla 2: Medidas de *Pachytheca* sp. 1 (μ).

ESPECIMEN DE REFERENCIA

Stub HD 30: lámina 1 (a), (g) y lámina 2 (a), (d), (g); sección del arroyo Hudwick Dingle, Grupo Ditton Inferior, Devónico temprano.

COMPARACION

Pachytheca sp. 1 difiere de *Pachytheca hookeri* en el diámetro de los filamentos, ya que los de *Pachytheca* sp. 1 son considerablemente más delgados. Los ejemplares descritos por Barber [5] presentan ramificaciones en la zona exterior de la corteza y los ejemplares estudiados en este trabajo no muestran, en general, ramificación alguna en la zona cortical.

El diámetro de los filamentos en *Pachytheca media* es de aproximadamente 14μ , lo cual equivale a más del doble que el de los ejemplares de *Pachytheca* sp. 1. Las dimensiones generales de los especímenes de *Pachytheca media* reportadas hasta ahora, son hasta dos veces mayores que las de *Pachytheca* sp. 1. Otra diferencia evidente es la ausencia de una papila en *Pachytheca* sp. 1.

Pachytheca fasciculata comparte con *Pachytheca* sp. 1 el grosor de los filamentos y el tamaño general de los especímenes. Sin embargo, Kidston y Lang han reportado la presencia de más de cinco filamentos por tubo en *Pachytheca fasciculata* [18], y en los ejemplares de *Pachytheca* sp. 1 se observa sólo uno.

Los ejemplares de *Pachytheca striata* son de mayor tamaño que los de *Pachytheca* sp. 1; pero ambas especies muestran ramificaciones en los filamentos de la médula.

Los ejemplares de *Pachytheca reticulata* son mucho más grandes que los de *Pachytheca* sp. 1, ya que pueden llegar a medir hasta 5 mm de diámetro. Una característica de *Pachytheca reticulata*, que está ausente en *Pachytheca* sp. 1, es la presencia de tubos que se anastomosan a manera de mallas que forman espacios intertubulares. Ambas especies, sin embargo, presentan filamentos con diámetros muy similares (aproximadamente 6μ).

Pachytheca sp. 2

Lámina 3, figuras a-h

Lámina 4, figuras a-g

Los ejemplares que representan a esta especie son de apariencia perfectamente esférica. Dos de los especímenes muestran una papila y una depresión central [lámina 3 (a), (b)], cuya presencia ya ha sido reportada anteriormente por otros investigadores [18, 26]. Todos los especímenes presentan una capa externa sin mayor ornamentación [lámina 3 (c), (d)], con un grosor aproximado de 12 μ . La corteza es perfectamente identificable, y posee un grosor aproximado de 150-390 μ . Los filamentos en la corteza de estos ejemplares están organizados de manera radial y perfectamente ordenados [lámina 3 (e), (f)]. Una vez más los filamentos están contenidos dentro de tubos o canales [lámina 4 (c)]. Estos canales presentan septos o estructuras a manera de anillos, y aparentemente no presentan ornamentación en las paredes [lámina 3 (g), (h)].

Este grupo de especímenes no muestra una zona de cuerpos ovales claramente identificable, pero en cambio muestra una "capa intermedia" entre la zona cortical y la médula con un grosor aproximado de 13.3 μ [lámina 4 (d), (f)]. Parece ser que esta capa intermedia está protegiendo el contenido de la médula, y permite el paso de los filamentos a través de canales hacia la corteza. Estos canales presentan una distribución y un diámetro muy regulares y al final presentan una especie de borde [lámina 4 (a)-(c)].

La médula sólo se conserva en uno de los ejemplares de esta especie, pero reemplazada por minerales (Si, Al), lo cual impide distinguir los filamentos con claridad [lámina 4 (g)].

Ejemplar (stub HD nº.)	grosor capa externa	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro canales	diámetro cuerpos ovales
27	12.2	150	-	-	5.7	-
31.2	11.9	143.3	-	-	4.4	-
38.2	10	346.2	-	-	4.5	-
797.5	-	391.7	-	-	5.8	-

Tabla 3: Medidas de *Pachytheca* sp. 2 (μ).

ESPECIMEN DE REFERENCIA

Stub HD 31.2; lámina 3 (b), (c), (f); lámina 4 (a), (e); sección del Arroyo Hudwick Dingle, Grupo Ditton Inferior, Devónico temprano.

COMPARACION

Pachytheca sp. 2 difiere de *Pachytheca hookeri* en el diámetro de los filamentos; en que carece de una zona de cuerpos ovales perfectamente definida, y en que presenta una capa intermedia entre la zona cortical y la médula.

Por su parte, los ejemplares de *Pachytheca media* son por lo general de mayor tamaño que los de *Pachytheca* sp. 2. Ambas especies presentan una papila.

Los ejemplares de *Pachytheca fasciculata* no son mucho más grandes que los de *Pachytheca* sp. 2, y el diámetro de los filamentos es prácticamente el mismo. En cambio, *Pachytheca fasciculata* presenta más de cinco filamentos

por tubo o canal, mientras que *Pachytheca* sp. 2 sólo presenta uno. Por otra parte, *Pachytheca fasciculata* no tiene papila alguna.

Pachytheca striata es también una especie de mayores dimensiones que *Pachytheca* sp. 2. Además, presenta ramificaciones en la zona cortical, cosa que no sucede en *Pachytheca* sp. 2, y no presenta septos que esta última sí presenta.

Pachytheca reticulata y *Pachytheca* sp. 2 no comparten prácticamente ninguna de sus características. *Pachytheca reticulata* es de talla mayor y los tubos se anastomosan para formar espacios intertubulares, característica que no se halla presente en *Pachytheca* sp. 2. Por su parte, *Pachytheca reticulata* carece de papila y septos, características presentes en *Pachytheca* sp. 2.

Pachytheca sp. 3

Lámina 5, figuras a-g

Dos de los especímenes correspondientes a este grupo presentan una capa externa sin ningún tipo de ornamentación, con un grosor de 21-26 μ . La zona cortical está claramente diferenciada y tiene un grosor de 330-430 μ . Los canales de la zona cortical no muestran ornamentación aparente en las paredes, y sin embargo, sí presentan ondulaciones muy notorias [lámina 5 (g)]. La corteza, además de presentar filamentos situados radialmente en su zona central, muestra cavidades dispuestas radialmente en hileras, en la zona más externa [lámina 5 (a), (b)]. Estas cavidades tienen un diámetro aproximado de 11-28 μ .

La zona de cuerpos ovales está claramente diferenciada en los ejemplares de *Pachytheca* sp. 3; sin embargo, en uno de ellos se observó, además de la zona de cuerpos ovales, una capa intermedia análoga a la de los especímenes de *Pachytheca* sp. 2, aunque esta última capa no presenta canales (lámina 5 (a)). El diámetro aproximado de los cuerpos ovales es de 11-15 μ . Es importante notar, además, que a diferencia de los cuerpos ovales observados en los ejemplares de *Pachytheca* sp. 1 que presentan una forma cilíndrica, los cuerpos ovales que se observan en *Pachytheca* sp. 3 tienen forma de disco ovalado.

La médula sólo se conserva en uno de los especímenes, pero reemplazada por material mineral, lo cual impide que los filamentos puedan ser observados. El diámetro aproximado del espacio correspondiente a la médula es de 760-1162 μ (lámina 5 (b), (e)).

Ejemplar (stub HD n.º)	grosor capa externa	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro canales	diámetro cuerpos ovales
786	26.7	342.8	-	-	-	15
34.1	21.7	431.8	760.8	-	-	-
802.2	-	329.0	1162.1	-	-	11.3

Tabla 4: Medidas de *Pachytheca* sp. 3 (μ).

ESPECIMEN DE REFERENCIA

Stub HD 786; lámina 5 (a), (c), (f); sección del Arroyo Hudwick Dingle, Grupo Ditton Inferior, Devónico temprano.

COMPARACION

A diferencia de los ejemplares de *Pachytheca hookeri*, en los especímenes de *Pachytheca* sp. 3 se observa la ausencia de ramificaciones en la zona externa de la corteza. Por otra parte, los ejemplares de *Pachytheca* sp. 3 presentan cavidades dispuestas radialmente en hileras, en la zona externa de la corteza, seguidas por filamentos, característica que no comparten con ninguna de las especies descritas por estudiosos anteriores. Debido a que no se pudieron medir los filamentos en los ejemplares empleados en este trabajo, no fue posible establecer ninguna comparación con respecto a los de *Pachytheca hookeri*, como tampoco a los de otras especies ya descritas.

Pachytheca fasciculata muestra más de cinco filamentos por tubo o canal, mientras que *Pachytheca* sp. 3, aparentemente, presenta sólo uno.

El grosor de la zona cortical de *Pachytheca media* y de *Pachytheca* sp. 3 es más o menos el mismo.

En *Pachytheca reticulata* los tubos se anastomosan para formar mallas que dan lugar a espacios intertubulares, cosa que no ocurre en *Pachytheca* sp. 3.

Pachytheca sp. 4

Lámina 6, figuras a-f

Lámina 7, figuras a-f

Los especímenes encontrados son de forma esférica, aunque no todos son perfectamente circulares [lámina 6 (a), (b) y lámina 7 (e)]. Se observa en ellos la presencia de una capa externa sobre la corteza, que no tiene ningún tipo de comunicación con el exterior, y con un grosor de unas 6-10 μ . En seguida de esta capa viene la corteza, con un grosor aproximado de 310-520 μ . Los canales en la corteza están dispuestos en forma radial, y se ha tomado como una característica distintiva de esta especie el que estos canales se unen por medio de estructuras laminares que tienen un grosor de unas 3 μ [lámina 6 (c)-(e)].

Es en esta especie en la que por primera vez se observan los canales que contienen los filamentos de manera individual [lámina 6 (f)]. Los canales, con un diámetro total de 10-16 μ , y un diámetro interior de 3.2-9.6 μ , presentan un patrón rugoso en las paredes internas [lámina 7 (c), (f)], y desembocan en la zona de cuerpos ovales, los cuales se hallan dispuestos entre la corteza y la médula, y tienen un diámetro de 13-16 μ [lámina 7 (a)]. La médula no se preservó en algunos de los ejemplares. Sin embargo, en los casos en los que está presente se observa que los filamentos se encuentran libres; es decir, no se hallan contenidos dentro de los canales [lámina 6 (a) y lámina 7 (e)]. Estos filamentos presentan una forma más bien aplanada y se alcanza a observar ramificaciones [lámina 7 (b)].

Uno de los especímenes observados de *Pachytheca* sp. 4 presenta todas las características anteriores, pero además muestra una disposición diferente del contenido medular. Los filamentos, en su mayoría, están dispuestos en el centro,

aunque hay algunos enfilados hacia el exterior, que se abren paso a través de la corteza [lámina 7 (d), (e)].

Ejemplar (stub HD nº.)	grosor capa externa	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro canales
24	6.06	529.4	294.2	3.84	10.4
36.1	28.57	314.28	-	-	6.7
1.2	16.67	182.61	-	5.00	7.1
812.2	-	383.30	625.0	3.49	6.7
842	10.00	366.67	-	5.71	9.7

Ejemplar (stub HD nº.)	diámetro total canales	grosor láminas	diámetro cuerpos ovales
24	10.4	2.08	-
36.1	12.9	3.23	-
1.2	-	2.08	-
812.2	11.43	3.48	13.79
842	16.13	3.13	16.00

Tabla 5: Medidas de *Fachythea* sp. 4 (μ).

ESPECIMEN DE REFERENCIA

STUB HD 812.2; lámina 6 (e) y lámina 7 (e), (d), (f); sección del Arroyo Hudwick Dingle, Grupo Ditton Inferior, Devónico temprano.

COMPARACION

Los especímenes de *Pachytheca* sp. 4 difieren de los ejemplares de *Pachytheca hookeri* no sólo por el hecho de ser más pequeños, sino también por carecer de ramificaciones de los filamentos en la zona externa de la corteza. La presencia de las estructuras laminares en *Pachytheca* sp. 4 es una característica que no comparte con ninguna otra de las especies ya descritas.

Pachytheca sp. 4 presenta en general dimensiones menores que las de *Pachytheca media*.

Algunos de los ejemplares agrupados en *Pachytheca* sp. 4 comparten las dimensiones de los filamentos y el grosor de la corteza con los especímenes de *Pachytheca fasciculata*. Sin embargo, en *Pachytheca* sp. 4 sólo se observa un filamento por tubo o canal a diferencia de *Pachytheca fasciculata* en la cual aparecen 5 o más.

Pachytheca striata es por lo menos del doble del tamaño que *Pachytheca* sp. 4 y no comparte ninguna de las características propias de esta última.

Se comparó uno de los ejemplares de *Pachytheca* sp. 4 (812.2) con un espécimen de *Pachytheca*, fotografiado por Lang; ejemplar que nunca fue descrito, sólo fotografiado, y al cual el investigador no le asignó una especie en particular [19]. Ambos ejemplares presentan idéntica distribución de los filamentos medulares, y en los dos casos, esos filamentos se están abriendo paso hacia el exterior a través de la corteza.

Pachytheca sp. 5

Lámina 8, figuras a-f

Lámina 9, figuras a-f

Los ejemplares que componen este grupo son de forma más o menos esférica. Todos ellos presentan una capa externa con un grosor variable (8.3-30 μ); uno de ellos muestra además una capa amorfa que lo envuelve [lámina 8 (a)]. La totalidad de los especímenes presenta corteza y médula bien definidas, pero no en todos se observa la presencia de una zona de cuerpos ovales. Los canales en la corteza se encuentran distribuidos radialmente, sin embargo, es posible ver espacios o huecos entre los canales, rodeados por filamentos [lámina 8 (c), (d)]. Esta última característica es exclusiva de *Pachytheca* sp. 5, ya que no se ha observado en ningún otro grupo de especímenes.

No obstante que se ha tomado como una característica distintiva de esta especie la presencia de las cavidades mencionadas arriba, podríamos sugerir también que quizá se trate simplemente de un estado ontogénico temprano. La ramificación de los filamentos es clara y está presente en todos los miembros de este grupo [lámina 9 (a), (f)]. Uno de los especímenes no muestra canales en la corteza y los filamentos se ven como embebidos en una sustancia amorfa [lámina 8 (c)]. La médula, como en la mayoría de los casos, no está preservada, pero sí existe el espacio medular.

Ejemplar (stub HD nº.)	grosor capa externa	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro canales	diámetro cuerpos ovales
45.2	31.25	300.00	375.0	5.45	11.11	16.67
26	23.80	454.54	680.0	6.70	10.40	-
797.1	18.60	319.40	-	3.90	4.65	15.90
3.3	8.30	263.16	294.7	5.00	-	-

Tabla 6: Medidas de *Pachytheca* sp. 5 (μ).

ESPECIMEN DE REFERENCIA

STUB HD 797.1; lámina 8 (d), (e) y lámina 9 (e), (f); sección del Arroyo Hudwick Dingle, Grupo Ditton Inferior, Devónico temprano.

COMPARACION

Al examinar la descripción de los ejemplares de *Pachytheca hookeri*, vemos que éstos no comparten la presencia de las cavidades en la corteza, que sí se observan en *Pachytheca* sp. 5. Por otra parte, los especímenes correspondientes a esta última son de menor tamaño que los de *Pachytheca hookeri*. Sin embargo, ambos grupos comparten la presencia de ramificaciones en la zona externa de la corteza.

Pachytheca media, por su parte, no comparte ninguna característica específica con *Pachytheca* sp. 5.

Aunque *Pachytheca fasciculata* no comparte la característica distintiva de *Pachytheca* sp. 5, tiene dimensiones similares a las de ella: el grosor de la corteza y el diámetro de los filamentos son semejantes. Cabe mencionar aquí que, a diferencia de *Pachytheca fasciculata*, *Pachytheca* sp. 5 sólo presenta un filamento por cada tubo o canal.

Pachytheca striata y *Pachytheca reticulata* no comparten ninguna característica específica con *Pachytheca* sp. 5.

Pachytheca sp. 6

Lámina 10, figuras a-g

Se decidió describir por separado este ejemplar (5.2), y asignarle la categoría de especie, debido a que presenta características que no comparte con ninguna de las que nos hemos ocupado antes.

El espécimen tiene una forma casi esférica [lámina 10 (a)]. Está presente la capa externa, algo corrugada, pero sin mayor ornamentación. La corteza presenta estructuras laminares análogas a las de *Pachytheca* sp. 4 [lámina 10 (b)]; sin embargo, existen zonas en la corteza que presentan filamentos dispuestos más o menos en forma radial [lámina 10 (c)]. En la médula parece observarse la presencia de filamentos libres [lámina 10 (e)], así como de filamentos contenidos dentro de los canales [lámina 10 (d)]. No se observa una zona de cuerpos ovales. Otra característica propia de este ejemplar es la presencia de dos filamentos dentro del mismo tubo o canal, lo cual nos hace

suponer que se trata de un organismo en un estado ontogénico temprano asumiendo que la matriz no está totalmente formada.

Ejemplar (stub HD n°.)	grosor capa externa	grosor corteza	diámetro médula	diámetro filamentos	diámetro canales	diámetro cuerpos ovales
5.2	11.36	-	-	3.5	7.1	-

Tabla 3.7: Medidas de *Pachytheca* sp. 6 (μ).

ESPECIMEN DE REFERENCIA

STUB HD 5.2; lámina 10 (a)-(g); sección del Arroyo Hudwick Dingle, Grupo Ditton Inferior, Devónico temprano.

COMPARACION

Pachytheca sp. 6 difiere de *Pachytheca hookeri* por una parte, en que los filamentos de esta última son bastante más gruesos y, por otra, en que no existe un arreglo semejante de los filamentos entre ambas especies. En realidad, el arreglo de los filamentos en *Pachytheca* sp. 6 es distinto al de todas las especies descritas anteriormente. Además, *Pachytheca* sp. 6 no muestra ramificaciones evidentes en la zona externa de la corteza.

Pachytheca sp. 6 no comparte ninguna característica con *Pachytheca media*.

El diámetro de los filamentos de *Pachytheca fasciculata* y de *Pachytheca* sp. 6 es bastante similar, aunque en esta última el número de filamentos por canal se reduce a 2.

Pachytheca striata y *Pachytheca* sp. 6 no comparten ninguna característica específica.

Pachytheca sp. 6 no presenta ninguna muestra de anastomosis de los tubos o canales, característica distintiva de *Pachytheca reticulata*; además de ser, en apariencia, de menor tamaño que esta especie.

CAPITULO 4

Discusión

4.1 Reconstrucción hipotética de *Pachytheca Hooker*

En el esquema 1 se muestra una reconstrucción hipotética de la anatomía del género *Pachytheca*. La zona central probablemente estaba formada por una médula constituida por filamentos, dispuestos de manera desordenada, que no estaban contenidos dentro de un canal o tubo [lámina 1 (f); lámina 2 (f); lámina 7 (e), (f); lámina 9 (f)] [4, 16]. Los filamentos medulares pueden presentar ramificaciones [lámina 9 (f)].

Entre la médula y la corteza existe una zona de cuerpos ovals [4, 16]. La naturaleza de esta zona es incierta hasta el día de hoy, sin embargo Kidston y Lang notaron que los filamentos medulares pasaban y se extendían a través de la zona de cuerpos ovals y llegaban hasta la zona cortical [18]. Se observó, en algunos casos, que de un solo cuerpo oval, surge más de un filamento cortical. Algunos de los ejemplares presentan, en vez de la zona de cuerpos ovals —o además de ella—, lo que hemos denominado "capa intermedia", localizada inmediatamente debajo de la corteza [lámina 4 (a), (c), (d); lámina 5 (a)]. La zona de cuerpos ovals, cuando está presente, se encuentra debajo de esa capa intermedia. Esta capa probablemente cumplía una función protectora del

contenido de la médula. La capa intermedia permite que, a través de ella, pasen los filamentos de la médula hacia la corteza, ya que presenta perforaciones o canales cortos.

La corteza, situada en el exterior de la zona de cuerpos ovals, fue descrita por Barber y Hooker en 1889 [4, 16]. Ellos notaron que los filamentos en esta zona están dispuestos radialmente. Sin embargo, algunos de los ejemplares estudiados en este trabajo, muestran una disposición diferente. En realidad, la disposición de los filamentos en la corteza es una de las características que hemos considerado para separar los ejemplares en distintas especies. En la zona cortical se puede observar que los filamentos están contenidos dentro de tubos o canales y que éstos podrían haber estado unidos mediante alguna sustancia de tipo mucilaginoso secretada por el organismo, generando así una matriz mucilaginosa análoga a la de otros miembros de la familia de las cianofíceas.

Cada filamento parece estar rodeado por una cubierta envolvente [lámina 1 (d)]. En el interior de los filamentos puede observarse la presencia de un ducto central, cuya función probablemente consistía en transportar nutrientes a lo largo del filamento [lámina 10 (g)]. Cabe aclarar que solamente hemos observado estas características de los filamentos en la zona cortical, aunque esto no signifique por necesidad que los filamentos de la zona medular no posean características similares. Además de las tres zonas antes mencionadas existe una capa externa que cubre al organismo en su totalidad; podemos suponer que esta capa externa permitía el intercambio de sustancias y/o gases entre el organismo y su medio ambiente.

4.2 Afinidades de *Pachytheca* Hooker

Considerado como alga, el género *Pachytheca* ha sido comparado con las cianofíceas, debido a la presencia de agrupaciones de filamentos delgados dentro de una matriz [2]. La naturaleza de los depósitos en donde se ha encontrado *Pachytheca* es de tipo marino o dulceacuícola, característica que también comparte con las cianofíceas [19]; así mismo, el tamaño de ambas especies es equiparable. Además, *Pachytheca* comparte con los miembros de la familia de las cianofíceas la presencia de filamentos rodeados de algún tipo de sustancia probablemente mucilaginoso. Sin embargo, *Pachytheca* no comparte con la mayoría de las cianofíceas filamentosas la presencia de heterocistos.

El ducto central presente en los filamentos de *Pachytheca*, podría ser simplemente un poro, análogo a un parentosoma (dolipore), característica de los basidiomicetos. Además, *Pachytheca* presenta filamentos con características comparables con las de los micelios de los basidiomicetos, tales como el diámetro, la presencia de ramificaciones y la existencia de septos.

Si se considerara a *Pachytheca* como la fase vegetativa de algún hongo, hay que tener presente el hecho de que ninguno de los ejemplares estudiados en este trabajo muestra la presencia de esporas, y éstas tampoco han sido reportadas en la literatura anterior. Otro aspecto que nos hace dudar de la afinidad de *Pachytheca* con el reino de los hongos es el tipo de alimentación propio de estos últimos; como se sabe, la alimentación de los hongos es heterótrofa, ya que, a través de los micelios, absorben los nutrientes del sustrato en que se encuentran. Es poco probable que esto pueda ocurrir en *Pachytheca*, debido a la capa que la envuelve en su totalidad, además de que nunca se le ha

visto asociada con materia orgánica que pueda fungir como un sustrato alimenticio.

Por su parte, Jonker, como ya se dijo, sugirió que *Pachytheca* es la estructura vegetativa (cistocarpo) de *Prototaxites* y que juntos forman un alga laminar gigante [17]. No obstante lo anterior, y pese a que la mayoría de los trabajos publicados hasta la fecha señalan que *Pachytheca* guarda afinidades con las algas, no existe aún un consenso sobre el grupo de algas en el que debería ser incluido el género.

Tampoco hay que descartar la posibilidad de que *Pachytheca* no guarde relación alguna con los grupos conocidos —modernos y extintos—, y que no sea más que un experimento evolutivo más en la historia de la vida.

4.3 Ciclo de vida hipotético de *Pachytheca* Hooker

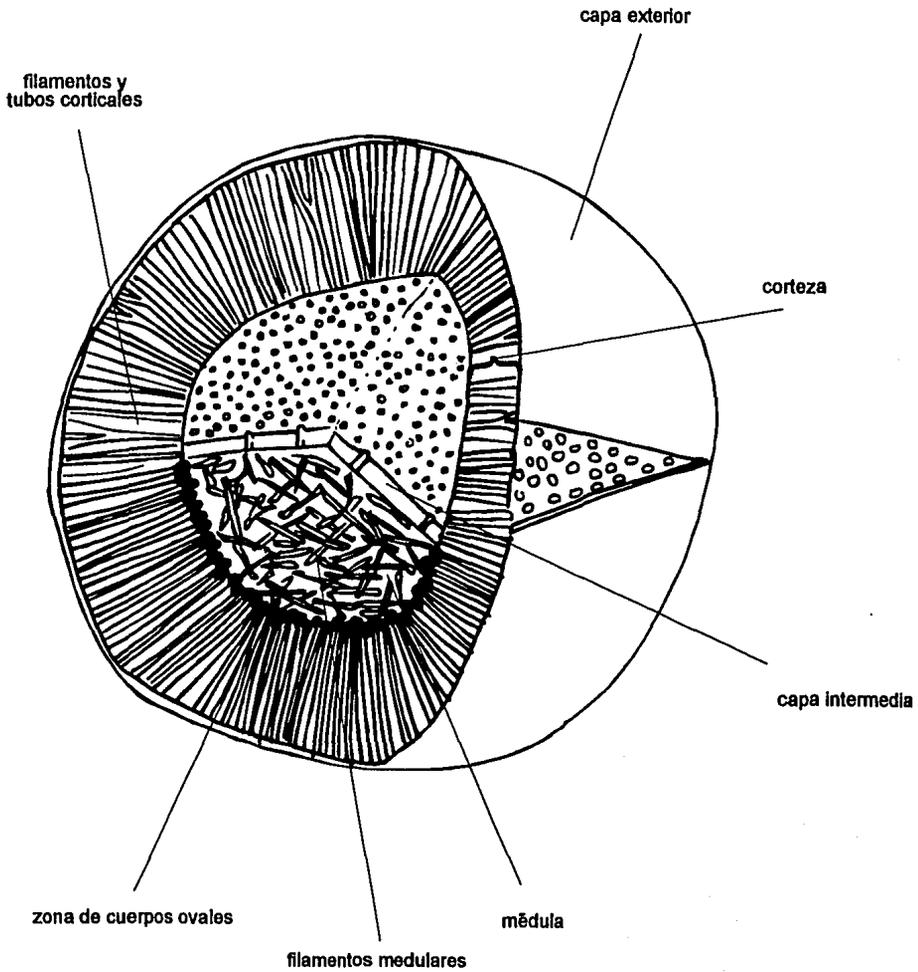
El primer autor que propuso un ciclo de vida para *Pachytheca* fue Schweitzer en 1983 [26]. Este investigador sugiere que a medida que el organismo se desarrolla la médula crece de tal forma que ocupa una mayor proporción del organismo en su totalidad. Una vez alcanzada la madurez, aparece un canal por el cual serán expulsadas esporas que darán origen a nuevos individuos. Sin embargo, nunca se han visto esporas asociadas con estos organismos.

A continuación se propone un ciclo de vida diferete para *Pachytheca* Hooker que se basa en estudios anatómicos realizados en los ejemplares de este trabajo. Para esta propuesta se tomó como modelo el ciclo de vida de las cianofíceas filamentosas, ciclo de tipo asexual y que en la mayoría de los casos se lleva a cabo por fragmentación [6].

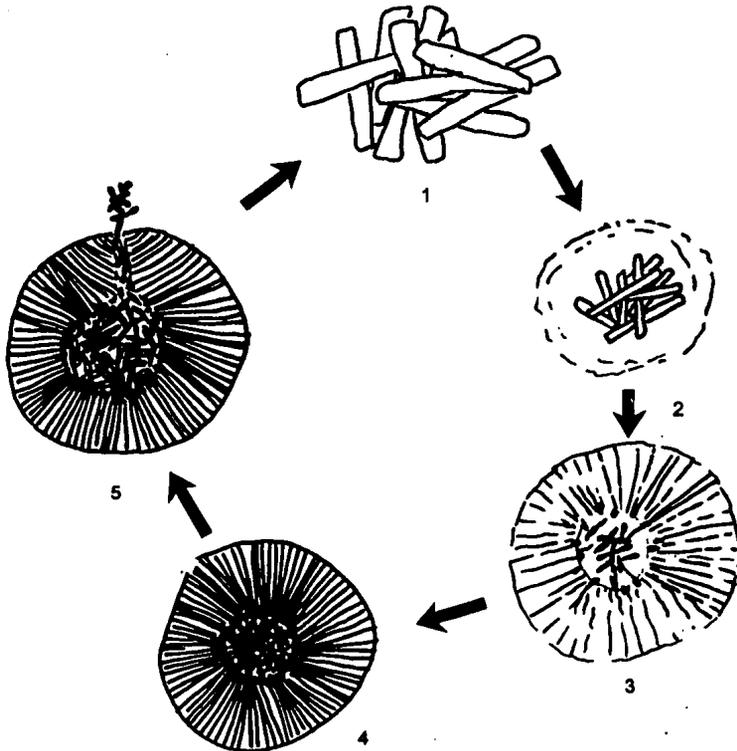
El ciclo de vida del género *Pachytheca* probablemente se inició con filamentos libres. Estos filamentos secretarían una sustancia mucilaginoso que originaría la formación de una matriz, la cual más adelante daría lugar a la corteza, la capa intermedia, la zona de cuerpos ovaes y la médula. Al tiempo que la matriz se terminaba de formar, los filamentos aumentarían en número por fragmentación e invadirían los canales de la zona cortical. Cuando el organismo alcanzaba la madurez, los filamentos de la médula se abrirían paso a través de la corteza para salir al exterior, cerrando con ello el ciclo. Este último paso puede verse claramente representado en la lámina 7 (e), (f).

El esquema 2 es una representación del ciclo de vida hipotético de *Pachytheca*.

Reconstrucción hipotética de *Pachyteca* Hooker
(Basado en Burgess, 1987)



Reconstrucción hipotética del ciclo de vida de *Pachytheca* Hooker.



- 1 Filamentos libres
- 2 Filamentos secretando sustancia mucilaginosa
- 3 Formación de matriz mucilaginosa
- 4 Organismo en estado maduro
- 5 Liberación de filamentos medulares hacia el exterior

Conclusiones

Como parte final de este trabajo me permitiré proponer una clasificación de las distintas especies de *Pachytheca* identificadas en este estudio; que se hará tomando en cuenta las especies previamente descritas. De las seis especies que se describen en el capítulo 3, me ocuparé aquí solamente de cinco, puesto que he preferido no incluir a *Pachytheca* sp. 6 como especie, debido a que se cuenta únicamente con un ejemplar, lo cual resulta insuficiente para clasificarla. De las cinco especies de *Pachytheca*, tres pueden asociarse, en mi opinión, con especies ya conocidas:

- Los especímenes de *Pachytheca* sp. 1 pueden considerarse como miembros de la especie *Pachytheca media*. Pese a que el tamaño de los especímenes agrupados en *Pachytheca* sp. 1 es en general menor que el tamaño reportado por Kidston y Lang para los especímenes de *Pachytheca media* [18], ambos grupos comparten características específicas. Entre estas podemos mencionar el diámetro de los filamentos, así como la presencia de ramificaciones en los filamentos de la médula. Sin embargo, los ejemplares agrupados en *Pachytheca* sp. 1 no presentan papila alguna.

- En el caso de *Pachytheca* sp. 2, he considerado como característica específica la presencia de una capa intermedia. Sin embargo, creo que ésta no es una característica a nivel de especie, sino a nivel de género. El hecho de que esta capa no haya sido vista en especímenes de otros grupos puede deberse a una diferente calidad de preservación. Si esto es cierto, los especímenes de *Pachytheca* sp. 2 pueden considerarse como miembros de *Pachytheca media*, ya que no sólo presentan una papila sino además ramificaciones notorias de los filamentos medulares.

- *Pachytheca* sp. 5 representa, desde mi punto de vista, un estado ontogénico temprano del género. La característica distintiva de este grupo es la presencia de cavidades en la zona cortical, lo cual puede reflejar el hecho de que la corteza aún no está totalmente formada. Si esta suposición resultara cierta, los ejemplares de *Pachytheca* sp. 5 podrían considerarse como miembros de la especie *Pachytheca hookeri*, ya que comparten con ella ramificaciones muy evidentes en los filamentos de la zona cortical.

Finalmente, dos de las especies descritas en el capítulo 3 representan, en mi opinión, nuevas especies:

- *Pachytheca* sp. 3 presenta cavidades dispuestas radialmente en hileras, en la zona externa de la corteza (lámina 5 (a)), característica que no ha sido reportada en ningún otro ejemplar.

- En el caso de *Pachytheca* sp. 4, las estructuras laminares que unen los canales o tubos representan una característica que tampoco ha sido reportada anteriormente.

LAMINAS 1 A 10

LAMINA 1

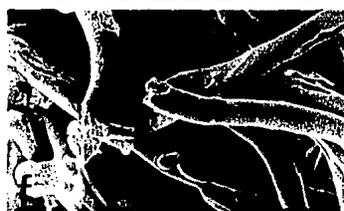
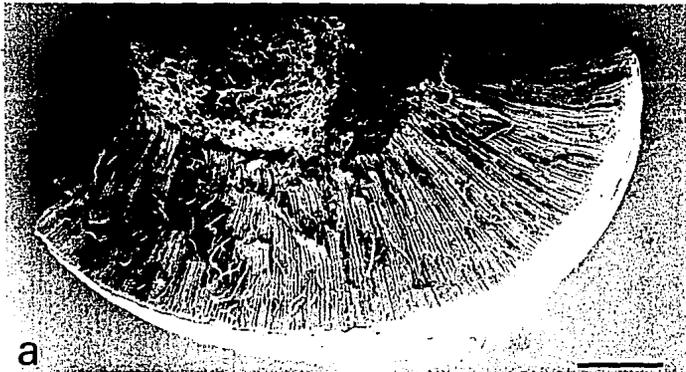
Pachytseca sp. 1

Figuras a-g

Especímenes Stub HD 30, Stub HD 808, Stub HD 23, Stub HD 804.1.

- a. Vista general del espécimen Stub HD 30, con zona cortical, de cuerpos ovales y médula bien definidas. Escala = 50 μ .
- b. Vista general del espécimen Stub HD 804.1, con zona cortical, de cuerpos ovales y médula bien definidas. Escala = 1000 μ .
- c. Vista general del espécimen Stub HD 808, con zona cortical, de cuerpos ovales y médula bien definidas. Escala = 500 μ .
- d. Filamento cubierto por una capa de origen posiblemente mucilaginoso. Especímen Stub HD 23. Escala = 2.5 μ
- e. Acercamiento de cuerpos ovales. Especímen Stub HD 808. Escala = 50 μ
- f. Filamentos de la médula. Especímen Stub HD 804.1. Escala = 10 μ
- g. Vista de la superficie externa del espécimen Stub HD 30. Escala = 250 μ .

LAMINA 1



LAMINA 2

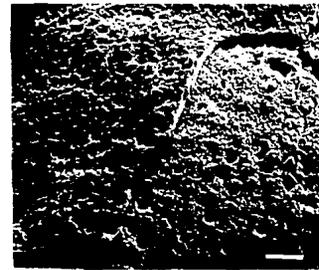
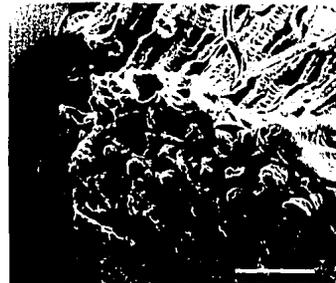
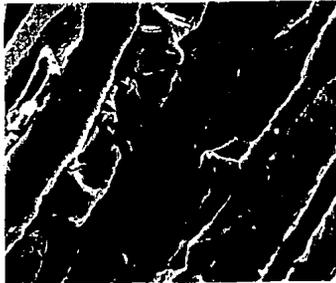
Pachyrbthea sp. 1

Figuras a-g

Especímenes Stub HD 30, Stub HD 808, Stub HD 23, Stub HD 804.1.

- a. Pared interior de un tubo o canal. Espécimen Stub HD 30. Escala = 5 μ
- b. Corte transversal de canales y filamentos. Espécimen Stub HD 23. Escala = 10 μ
- c. Corte longitudinal de canales y filamentos. Espécimen Stub HD 808. Escala = 4 μ
- d. Vista de cuerpos ovales. Espécimen Stub HD 30. Escala = 50 μ
- e. Vista longitudinal de cuerpos ovales y filamentos. Espécimen Stub HD 808. Escala = 50 μ
- f. Filamentos medulares. Espécimen Stub HD 804.1. Escala = 10 μ
- g. Acercamiento de la capa externa y zona exterior de la corteza. Espécimen Stub HD 30. Escala = 25 μ .

LAMINA 2



LAMINA 3

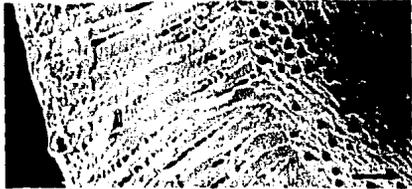
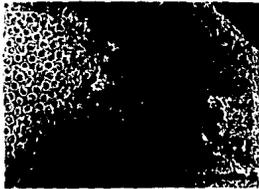
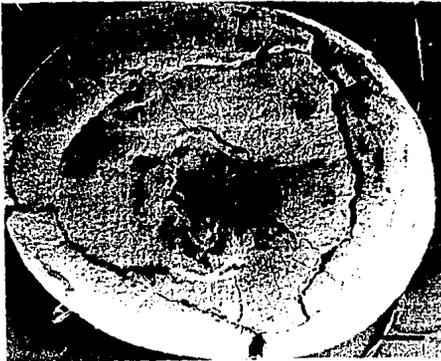
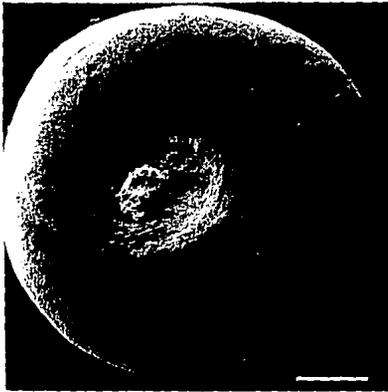
Pachytheca sp. 2

Figuras a-h

Especímenes Stub HD 27, Stub HD 31.2, Stub HD 38.2, Stub HD 797.5.

- a. Vista del ejemplar completo que presenta una papila. Espécimen Stub HD 38.2. Escala = 500 μ .
- b. Vista del ejemplar completo que presenta una papila. Espécimen Stub HD 31.2. Escala = 200 μ .
- c. Corte longitudinal de corteza. Espécimen Stub HD 31.2. Escala = 28 μ .
- d. Corte longitudinal de corteza y vista exterior de la capa intermedia entre la médula y la corteza. Espécimen Stub HD 27. Escala = 100 μ .
- e. Corte longitudinal de corteza. Espécimen Stub HD 797.5. Escala = 25 μ .
- f. Corte longitudinal de corteza. Espécimen Stub HD 38.2. Escala = 25 μ .
- g. Filamento y pared de canal que muestra estructuras a manera de anillos. Espécimen Stub HD 38.2. Escala = 10 μ .
- h. Fragmentos de canal en donde se observan septos en las paredes internas. Espécimen Stub HD 27. Escala = 5 μ .

LAMINA 3



LAMINA 4

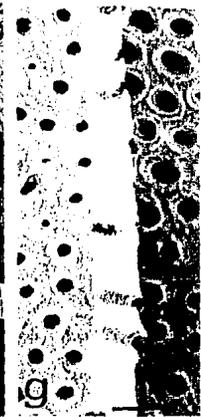
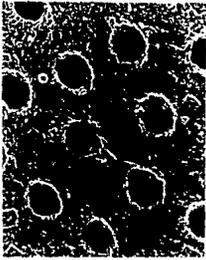
Pachytheca sp. 2

Figuras a-g.

Especímenes Stub HD 27, Stub HD 31.2, Stub HD 38.2, Stub HD 797.5.

- a. Canales de la capa intermedia. Especimen Stub HD 797.5. Escala = 10 μ .
- b. Canales y filamentos de la capa intermedia. Especimen Stub HD 27. Escala = 10 μ .
- c. Ejemplar abierto que presenta corteza, capa intermedia y espacio medular bien definidos. Especimen Stub HD 797.5. Escala = 250 μ .
- d. Ejemplar abierto que presenta corteza, capa intermedia y espacio medular bien definidos. Especimen Stub HD 31.2. Escala = 205 μ .
- e. Acercamiento de médula y capa intermedia. Especimen Stub HD 38.2. Escala = 25 μ .
- f. Acercamiento de médula y corteza. Especimen Stub HD 38.2. Escala = 100 μ .
- g. Vista transversal de capa intermedia que muestra ambas caras. Especimen Stub HD 797.5. Escala = 20 μ .

LAMINA 4



LAMINA 5

Pachytheca sp. 3

Figuras a-g.

Especímenes Stub HD 34.1, Stub HD 786, Stub HD 802.2.

- a. Vista de la corteza y capa intermedia. Especímen Stub HD 786. Escala = 100 μ .
- b. Vista general que muestra la corteza, con cavidades en la zona externa, y la médula bien diferenciadas. Especímen Stub HD 34.1. Escala = 250 μ .
- c. Cuerpos ovales. Especímen Stub HD 786. Escala = 20 μ .
- d. Zona interna de la corteza que muestra cuerpos ovales. Especímen Stub HD 802.2. Escala = 50 μ .
- e. Vista general que muestra corteza y espacio medular. Especímen Stub HD 802.2. Escala = 250 μ .
- f. Cavidades dispuestas radialmente en la zona externa de la corteza. Especímen Stub HD 786. Escala = 40 μ .
- g. Filamentos en la zona interna de la corteza. Especímen Stub HD 802.2. Escala = 20 μ .

LAMINA 5

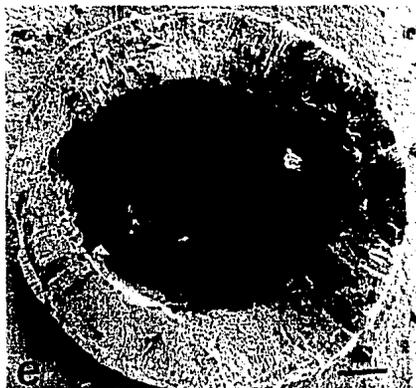


PLATE 100
SAGE OF THE UNIVERSITY

LAMINA 6

Rachytbea sp. 4

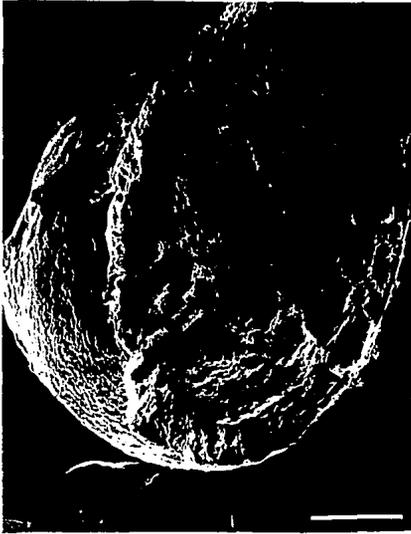
Figuras a-f.

Especímenes Stub HD 1.2, Stub HD 24, Stub HD 36.1, Stub HD 812, Stub HD 842.

a. Vista general con corteza y médula bien definidas. Especímen Stub HD 842.

Escala = 250 μ .b. Vista general. Especímen Stub HD 1.2. Escala = 250 μ .c. Corte transversal de corteza donde se aprecian los canales unidos por estructuras laminares. Especímen Stub HD 36.1. Escala = 5 μ .d. Corte transversal de corteza donde se aprecian los canales unidos por estructuras laminares. Especímen Stub HD 842. Escala = 50 μ .e. Corte transversal de corteza donde se aprecian los canales unidos por estructuras laminares. Especímen Stub HD 812. Escala = 25 μ .f. Canales que contienen filamentos. Especímen Stub HD 24. Escala = 10 μ .

LAMINA 6



LAMINA 7

Pachytheca sp. 4

Figuras a-f.

Especímenes Stub HD 1.2, Stub HD 24, Stub HD 36.1, Stub HD 812, Stub HD 842.

a. Cuerpos ovales y filamentos medulares. Especímen Stub HD 812. Escala = 20 μ .

b. Corte transversal de canales y filamentos. Especímen Stub HD 842. Escala = 25 μ .

c. Pared interna de canales. Especímen Stub HD 842. Escala = 10 μ .

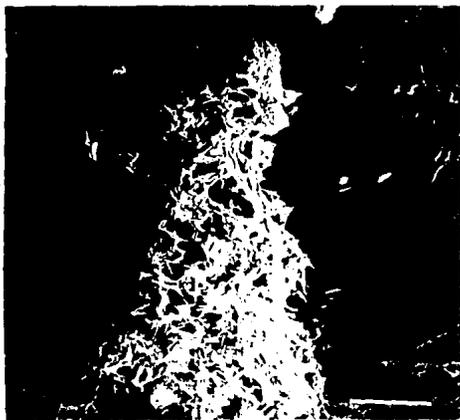
d. Filamentos medulares abriéndose paso hacia el exterior a través de la corteza.

Especímen Stub HD 812. Escala = 50 μ .

e. Vista general con corteza y médula. Especímen Stub HD 812. Escala = 200 μ .

f. Pared interna de canales. Especímen Stub HD 36.1. Escala = 5 μ .

LAMINA 7



LAMINA 8

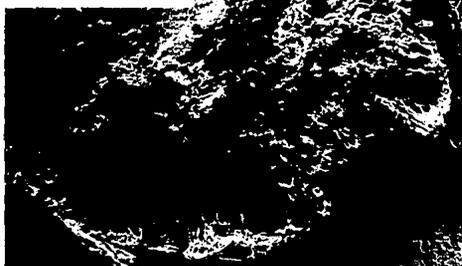
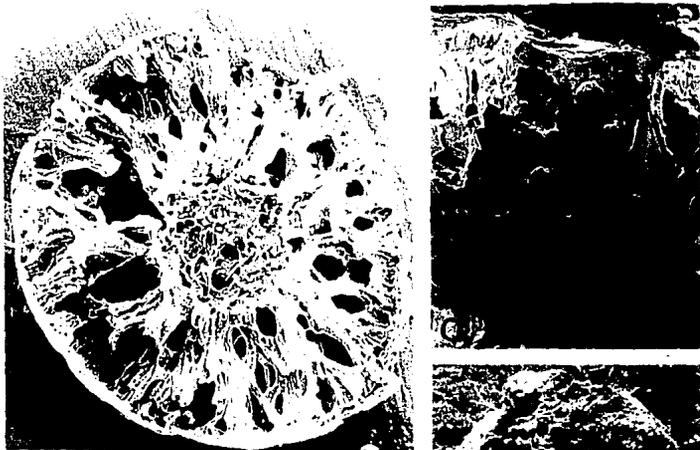
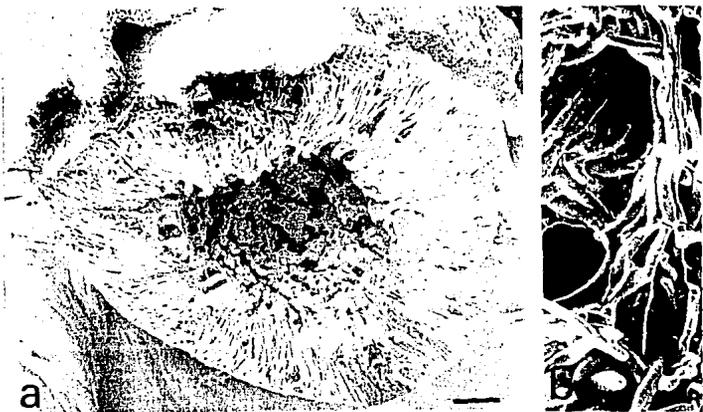
Pachytheca sp. 5

Figuras a-f.

Especímenes Stub HD 3.3, Stub HD 45.2, Stub HD 797.1.

- a. Vista general de corteza y médula bien definidas. Espécimen Stub HD 45.2.
Escala = 125 μ .
- b. Filamentos medulares embebidos en una sustancia amorfa. Espécimen Stub HD 3.3. Escala = 12.5 μ .
- c. filamentos corticales rodeando una cavidad. Espécimen Stub HD 3.3.
Escala = 12.5 μ .
- d. Corte transversal de corteza que muestra vaciades. Espécimen Stub HD 797.1. Escala = 50 μ .
- e. Vista general de corteza y médula bien definidas. Espécimen Stub HD 797.1.
Escala = 125 μ .
- f. Vista general de corteza y médula bien definidas. Espécimen Stub HD 3.3.
Escala = 100 μ .

LAMINA 8



LAMINA 9

Pachyrbeca sp. 5

Figuras a-f.

Especímenes Stub HD 3.3, Stub HD 26, Stub HD 45.2, Stub HD 797.1.

- a. Filamento ramificado. Especímen Stub HD 45.2. Escala = 5 μ .
- b. Canales ramificados en la zona externa de la corteza. Especímen Stub HD 26. Escala = 10 μ .
- c. Filamento ramificado. Especímen Stub HD 26. Escala = 10 μ .
- d. Acercamiento de cuerpos ovales y zona externa de la médula. Especímen Stub HD 797.1. Escala = 25 μ .
- e. Filamento y canal ramificados hacia la zona externa de la corteza. Especímen Stub HD 45.2. Escala = 10 μ .
- f. Filamento medular ramificado. Especímen Stub HD 26. Escala = 10 μ .

LAMINA 9



LAMINA 10

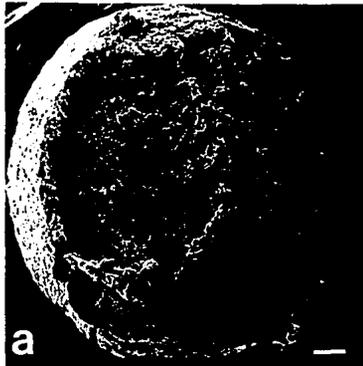
Pachytheca sp. 6

Figuras a-g.

Espécimen Stub HD 5.2.

- a. Vista general. Escala = 100 μ .
- b. Acercamiento de zona cortical. Escala = 25 μ .
- c. Acercamiento de zona cortical. Escala = 10 μ .
- d. Canales y filamentos de zona cortical. Escala = 25 μ .
- e. Filamentos medulares. Escala = 10 μ .
- f. Filamentos corticales donde se observan dos filamentos en un mismo canal.
Escala = 2.5 μ .
- g. Corte transversal de filamento. Escala = 1 μ .

LAMINA 10



BIBLIOGRAFIA

- [1] ALLEN, J. R. L. y TARLO, L. B. 1963. "The Downtonian and Dittonian Facies of the Welsh Borderland". *Geol. Mag.* 100. pp. 129-155.
- [2] ARNOLD, C. A. 1947. *Introduction to paleobotany*. Mc Graw Hill. New York. 433 pp.
- [3] BALL, H. W. y DINELEY, D. L. 1951. "Notes on the Red Sandstone of the Clee Hill". *Proc. Geol. Ass. Lond.* 63. pp. 207-214.
- [4] BARBER, C. A. 1889. "The structure of *Pachytheca* I". *Ann. Bot.* 3. pp. 141-148.
- [5] BARBER, C. A. 1891. "The structure of *Pachytheca* II". *Ann. Bot.* 5. pp. 154-162.
- [6] BOLD, H. et al. 1980. *Morphology of plants and fungi*. Harper International Edition. New York. 815 pp.

- [7] BURGESS, N. D. 1987. "Micro- and megafossils of land plants from the Silurian and Lower Devonian of the Anglo-Welsh Basin". Tesis doctoral de la Universidad de Gales, Cardiff. 383 pp.
- [8] CORSIN, P. 1945. "Les algues de l'Éo-devonien de Vimy". (P. de C.) Mem. Soc. Agric. Ant. Lille. 9. pp. 1-59.
- [9] CROFT, W. N. y LANG W. H. 1942. "The lower Devonian flora of the Senni Beds of Mounmouthshire and Breconshire". Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B 231. pp. 131-164.
- [10] DAWSON, W. 1881. "Notes on new Erian plants". Quart. J. Geol. Soc. Lond. 37. pp. 299-308.
- [11] EARP, J. R. y HAINS, B. A. 1971. *The Welsh Borderland*. Her Majesty's Stationery Office. Londres. 118 pp.
- [12] EDWARDS, Dianne. 1990. "Constraints on Silurian and Early Devonian phytogeographic analysis based on megafossils". Geological Society Memoir Nº 12. 233-242 pp.
- [13] GERRIENNE, Ph. 1991. "Les *Pachytheca* de la Gileppe et de Nonceveux. (Devonien inférieur de Belgique)". AnnSoc. Geol. Bel. 113. pp. 267-285.

- [14] HICKS, J. 1881. "On the discovery of some remains of Plants at the base of the Denbighshire Grits, near Corwen", North Wales, Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. 37. p. 482.
- [15] HOOKER, J. D. 1853. "On the Sphaeroidal Bodies, resembling seeds, from the Ludlow Bone Beds". Quart. Journ. Geol. Soc. Lond. 9. p. 12.
- [16] HOOKER, J. D. 1889. "*Pachytheca*". Ann. Bot. 3. pp. 135-140.
- [17] JONKER, F. P. 1979. "*Prototaxites* in the Lower Devonian". Palaeontographica. 171B. pp. 39-56.
- [18] KIDSTON, R. y LANG, W. H. 1924. "Notes on fossil plants from the Old Red Sandstone of Scotland. II On two species of *Pachytheca* (*P. media* and *P. fasciculata*) based on characters of the algal filaments". Trans. Roy. Soc. Ed. 53. pp. 603-614.
- [19] LANG, W. H. 1937. "On the plant remains from the lower Downtonian of England and Wales". Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 227B. pp. 245-291.
- [20] MURCHINSON, R. 1839. *The Silurian System*. Murray, Londres.
- [21] NIKLAS, K. J. 1976. "Morphologic and ontogenic reconstruction of *Parka decipiens* (Fleming) and *Pachytheca* (Hooker) from de lower old sandstone of Scotland". Trans. Roy. Soc. Ed. 69. pp. 483-499.

- [22] OBRHEL, J. 1968. "Die Silur-und Devonflora des Barrandiurns".
Paleobotanik B, pp. 663-701.
- [23] RICHARDSON, J. B. y MCGREGOR D. C. 1986. "Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone Continent and adjacent regions". Geological Survey of Canada. Bulletin 364. 77 pp.
- [24] SEEMANS, Ph. y GERRIENNE, Ph. 1984. "La micro et macroflore du Gedinniene de la Gilippe synclinarium de la Vesdre". . Ann. Soc. Geol. Bel. T 107. pp.51-71.
- [25] SCHMIDT, W. 1958. "Pflanzenreste aus der Tonschiefer-Gruppe (Underes Siegen) des Siegerlandes. II *Pachytheca reticulata* Corsin aus den Betzdorfer Schichten nebst neuen Beobachtungen an *Pachytheca*". Palaeontographica. 104 B. pp. 1-38.
- [26] SCHWEITZER, H. T. 1883. "Die Unter-Devonflora des Rheinlands". Palaeontographica. 189B. pp. 1-138.