

186



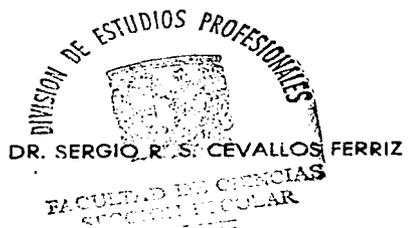
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ANALISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEL DEVONICO. EVALUACION DEL USO DE ECUACIONES ALOMETRICAS PARA LA ESTIMACION DE LA ALTURA EN PLANTAS FOSILES.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:
B I O L O G A
P R E S E N T A
JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCIA



Ciudad Universitaria,

JUNIO DE 2002.

TESIS CON FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



SECRETARÍA DE EDUCACIÓN PÚBLICA
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA

Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunico a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Análisis de la tendencia evolutiva al aumento de talla en plantas del Devónico. Evaluación del uso de ecuaciones alométricas para la estimación de la altura en plantas fósiles.

realizado por JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA

con número de cuenta 9550379-8 , quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Sergio Rafael Silvestre Cevallos Ferriz

Propietario M. en C. Gerardo Rivas Lechuga

Propietario M. en C. José Luis Ramírez Garduño

Suplente Dra. Guadalupe Judith Márquez Guzmán

Suplente Dra. Susana Aurora Magallón Puebla

Sergio Cevallos Ferriz
Gerardo Rivas Lechuga
José Luis Ramírez Garduño
Márquez Guzmán
Susana Rapalhti

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Consejo Departamental de Biología


Dra. Patricia Ramos Morales



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGÍA

A Mario, Rorro y Martha

11

A mis padres, por el cariño y apoyo que siempre he recibido. A mi madre, por ser un ejemplo de entereza, lucha y sobre todo de entrega. A mi padre, por transmitirme sus principios, su concepción del mundo y su gusto por entender el funcionamiento de las cosas, a través del cual se encuentra constantemente presente.

A mi querida y enorme familia, por todo el cariño y apoyo. A las familias Zamacona, Ramírez, De los Cobos, Rivera, DiLisi, Angulo y Sánchez, gracias por todo.

Y finalmente a mis amigos, Lourdes, Benjamín, Ivalú, Ofelia, Edmundo, Alejandra, Marcela, Bárbara, Krivsova, Gabriel A., Germán, Coquis, Carlos, Bernardo, Gabriel G., Pablo, Reyna, Yadira, Henry, Alfredo, Marco, Adrián, Erika, Giovanni, Ángela, Jaime y Jorge, por todos los momentos compartidos, ¡gracias! A los Evos, por ser un paréntesis en el clima de aislamiento académico y conformismo que nos rodea.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Sergio Cevallos Ferriz por el apoyo y la asesoría durante el desarrollo de la tesis, por introducirme al fascinante mundo de la paleobotánica, y sobre todo por permitirme desarrollar un trabajo como éste y confiar en su buen resultado.

A los miembros del sínodo y revisores de este trabajo: Dra. Susana Magallón, Dra. Judith Márquez, M. en C. Gerardo Rivas y M. en C. José Luis Ramírez. Agradezco la revisión detallada y crítica que realizaron a mi trabajo, y sobre todo sus amables y estimulantes palabras.

To Dr. Karl J. Niklas, for suggesting the topic of this thesis, for the continuous advice and mainly for his interesting research and writings, always a matter of inspiration and excitement for me.

Al Dr. Reinhard Weber por la amable disposición que ha tenido siempre para contestar a mis preguntas y por compartir conmigo su extenso conocimiento sobre las interesantes plantas paleozoicas. Vielen Dank Dr. Weber!

Al M. en C. Salvador Zamora y al Dr. Carlos Díaz por sus valiosas sugerencias a la parte estadística del trabajo.

A Claudia Carranza por su ayuda con las figuras de la tesis, y a Gabriel Rincón por la ayuda prestada con el paquete estadístico SAS.

Al personal de la Biblioteca Conjunta de Ciencias de la Tierra, y en especial a José Luis Ruíz (La Chiva), Pedro Gutiérrez, Ofelia Barrientos y Arturo Méndez por todos los servicios prestados durante la prolongada búsqueda bibliográfica.

A la Universidad Nacional y a todos los que la hacen posible.

A todos mis profesores en esta universidad, en especial a Gerardo Rivas, Daniel León, Michele Gold, Jorge González, Miguel Núñez, Juan Américo González y Javier Fernández.

Al Prof. Rivas, mi gurú, maestro y amigo, por la ayuda y apoyo incondicional, por la constante orientación (¡por qué caminos me has llevado!) y por todo el trabajo pendiente.

A Joe, por ser el mejor compañero que se pueda tener. Gracias por todas las asesorías, recomendaciones, charlas, bromas y sobre todo por tu invaluable amistad.

A los compañeros y amigos del Laboratorio de Paleobotánica y del Instituto de Geología: Emilio, Claudia, Carlos, Israel, Elizabeth, Hugo, Balam, Lupita, Ciro, Laura y Marcela. Gracias por su buen humor y tolerancia, y por hacer de mi estancia en el laboratorio una inolvidable y grata experiencia. A la Dra. Carreño, por esas agradables charlas y toda la ayuda prestada.

CONTENIDO

RESUMEN	1
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1. CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN SILURO-DEVÓNICA	3
1.2. CÁLCULO DE LA ALTURA MÁXIMA EN PLANTAS FÓSILES	6
1.2.1. Métodos biomecánicos	7
1.2.2. Métodos geométricos	8
1.2.3. Métodos alométricos	8
1.3. GENERALIDADES SOBRE TENDENCIAS EVOLUTIVAS	10
1.4. TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS	12
1.5. CÉLULAS CONDUCTORAS EN LAS PLANTAS SILURO-DEVÓNICAS	15
2. OBJETIVOS	17
3. MATERIAL Y MÉTODO	18
3.1. VARIABLES CONSIDERADAS EN EL ANÁLISIS	19
3.1.1. Edad	19
3.1.2. Diámetro máximo del eje	19
3.1.3. Diámetro máximo de las células conductoras	20
3.1.4. Hábito o tipo de crecimiento	20
3.1.5. Grupo taxonómico	20
3.1.6. Altura calculada	21
3.1.7. Posición de esporangios	21
3.2. EVALUACIÓN DE LAS ECUACIONES ALOMÉTRICAS	22
3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	22
4. RESULTADOS	23
4.1. DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y TAXONÓMICA DE LAS PLANTAS INCLUIDAS EN EL ANÁLISIS	23
4.2. EVALUACIÓN DEL USO DE ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA PREDECIR LA TALLA	25
4.3. CAMBIO TEMPORAL DEL DIÁMETRO MÁXIMO DE LOS EJES A TRAVÉS DEL DEVÓNICO	28
4.4. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA	32

4.5.	ANÁLISIS DEL CAMBIO TEMPORAL DE LAS CÉLULAS CONDUCTORAS	39
5.	DISCUSIÓN	41
5.1.	EVALUACIÓN DEL USO DE ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA INFERIR LAS TALLAS DE PLANTAS DEVÓNICAS	41
5.1.1.	Comparación entre la altura calculada y la publicada en la literatura	41
5.1.2.	Comparación entre la altura calculada por métodos alométricos y biomecánicos	43
5.2.	ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN LAS PLANTAS DEL DEVÓNICO	45
5.2.1.	Aumento de talla a escalas mayores: análisis de todas las plantas devónicas	48
5.2.2.	Aumento de talla a escalas menores: análisis por grupo taxonómico	53
5.2.2.1.	<i>Rhyniophyta</i>	53
5.2.2.2.	<i>Trimerophytophyta</i>	56
5.2.2.3.	<i>Lycophyta</i>	56
5.2.2.4.	<i>Sphenophyta</i>	58
5.2.2.5.	"Helechos" (<i>Rhacophytales</i> , <i>Cladoxylales</i> e <i>Iridopteridales</i>)	58
5.2.2.6.	<i>Progymnospermophyta</i>	59
5.2.2.7.	<i>Incertae sedis</i>	61
5.3.	RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS	62
5.3.1.	Relación entre la talla y el diámetro máximo de las células conductoras	62
5.3.2.	Relación entre la talla y la arquitectura	67
5.3.3.	Relación entre la talla y la fijación	70
5.3.4.	Relación entre la talla y la posición de los esporangios	70
5.3.5.	Repercusiones del cambio en la talla en la estratificación de los ambientes	74
5.4.	DINÁMICA E INTERPRETACIÓN DE LA TENDENCIA	74
6.	CONCLUSIONES	78
	LITERATURA CITADA	82
	APÉNDICE I	97
	APÉNDICE II	99

RESUMEN

Las ecuaciones alométricas para la estimación de la altura en plantas permiten obtener un cálculo aproximado de ésta, reflejando relaciones físicas básicas entre el diámetro y largo de un eje erecto. Las tallas calculadas a partir de estas ecuaciones para las especies analizadas, fueron siempre mayores que las reportadas en la literatura. Al compararlas con estimaciones de tipo biomecánico, se reconoció que las dos categorías de hábito que distinguen las ecuaciones son insuficientes y pueden llevar a subestimaciones de la altura en caso de tratarse de una planta herbácea con tejidos mecánicamente fuertes (p. e. esteroma). Otros problemas pueden surgir al aplicar estas ecuaciones a especies del Devónico sin análogo actual en su forma de crecimiento.

La tendencia evolutiva al aumento de talla en las plantas devónicas fue abordada a partir del diámetro máximo de 179 especies distribuidas de la parte más tardía del Silúrico Temprano al Devónico más Tardío. Las especies incluidas pertenecen a linajes diversos con relaciones filogenéticas inciertas. Por esta razón se decidió trabajar con grupos taxonómicos: Rhyniophyta, Trimerophytophyta, Zosterophyllophyta, Lycophyta, Sphenophyta, Pteridophyta (Cladoxylales, Rhacophytales e Iridopteridales), Pteridospermophyta, Progymnospermophyta, grupos *incertae sedis* y el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta.

Esta tendencia ha sido reconocida a partir de los diámetros récord, y se ha ignorado la distribución de la talla del resto de las especies, por lo que en este trabajo el cambio temporal del diámetro fue analizado a partir de histogramas y de estadística descriptiva. También se utilizaron el coeficiente de correlación de Spearman y la prueba de alternativas ordenadas Jonckheere-Terpstra (JT) para el reconocimiento de una tendencia. El análisis distinguió dos grupos: las especies herbáceas y leñosas. La correlación al considerar todas las plantas es significativa ($R=0.64$, $p<0.0001$), al igual que la prueba de JT. Existe un aumento temporal de los máximos de la distribución, causado principalmente por plantas leñosas. La tendencia pudo ubicarse principalmente del Silúrico Tardío al Devónico Temprano, y en particular en el Gediniano y Emsiano. No se descartó la presencia de un aumento en los pisos superiores. El análisis por grupo taxonómico mostró un incremento únicamente en las Rhyniophyta y en el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta, lo que llevó a interpretar la tendencia como el resultado de la aparición de grupos de mayor talla a lo largo del Devónico, que también presentan miembros de tamaño pequeño.

La dinámica observada al considerar todas las plantas no se presentó en los grupos taxonómicos. Esto aunado al anclaje del extremo izquierdo de la distribución en pequeños tamaños, con ligero incremento temporal del diámetro mínimo, sugiere un sistema pasivo o uno conducido donde la fuerza que lleva al aumento es muy pequeña. No se descartó la presencia de la selección natural en la dinámica observada, actuando probablemente en presencia de fenómenos de tipo difusivo. El profundizar el análisis sobre la estructura del espacio se complicó, dada la falta de información de las relaciones filogenéticas de estas plantas.

Finalmente, cambios en la altura se relacionaron con diversas características morfológicas y funcionales. Una tendencia en la arquitectura (ramificación dicotómica → pseudomonopodio → monopodio) se relacionó de forma general con el aumento de la estatura. Se encontraron diferencias en los diámetros de Zosterophyllophyta con esporangios en posición terminal y no terminal, lo que sugiere una relación entre la posición de estas estructuras y la talla. Por último, un incremento en la conducción (inferido a partir del diámetro máximo de la célula conductora) se relacionó con el aumento de la altura en las plantas devónicas, hasta un límite al aumento impuesto probablemente por limitaciones funcionales de las células conductoras de agua.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN SILURO-DEVÓNICA

Las plantas consideradas en este trabajo han sido encontradas en sedimentos fechados como del Silúrico Tardío hasta la transición entre el Devónico más Tardío y el Carbonífero más Temprano (Tournaisiano); (Apéndice I). Este periodo de tiempo incluye eventos extraordinarios en la historia evolutiva de las plantas terrestres, tales como el desarrollo de diversas novedades morfoanatómicas (Banks, 1981) relacionadas con la invasión al medio terrestre (ocurrido aparentemente antes del Silúrico) y un proceso de diversificación a niveles taxonómicos mayores complejo y difícil de discretizar o subdividir en etapas.

Las evidencias más antiguas de plantas terrestres datan del Ordovícico basal, período que incluye la primera radiación de las embriofitas. Los fósiles ordovícicos y del Silúrico Temprano incluyen numerosas esporas y fragmentos de plantas y/u hongos (fragmentos de cutícula, estructuras tubulares y filamentos); (Edwards y Wellman, 2000)

Las traqueofitas parecen haberse originado en el Silúrico, pero la falta de información anatómica dificulta establecer la afinidad de los fósiles de este período. Sin embargo, se ha determinado que los restos fértiles más antiguos de traqueofitas son de edad ludloviana según Edwards y Wellman (2000). Estos autores sugieren que la flora estaba compuesta principalmente por riniofitoides o cooksonioides, nombre que reciben los ejemplares con aspecto de planta primitiva, sin evidencia de un tejido conductor vascular (Cleal y Thomas, 1995; Taylor y Taylor, 1993; Kenrick y Crane, 1997). Estas plantas eran tipo *Cooksonia*, *Salopella* y *Steganotheca*, géneros que presentan importantes problemas taxonómicos dado su nivel de simplicidad estructural. Por ejemplo, el género *Cooksonia* parece ser un grupo sumamente artificial que pudo ser ancestro de las plantas vasculares por un lado y de plantas de nivel briofítico por el otro (Taylor y Taylor, 1993). Floras con esta composición son típicas de Euramérica, en tanto que una flora contemporánea encontrada en Australia, incluye plantas vasculares complejas como *Baragwanathia* (Tims y Chambers, 1984). Este hallazgo ha sido materia de debate principalmente por la determinación de la edad del yacimiento con base en

1. INTRODUCCIÓN

graptolitos (Hueber, 1992), y porque la presencia de esta licofita en el Silúrico no coincide con el esquema de evolución morfológica de las primeras plantas terrestres. De ser correcta la edad, el nivel de complejidad de esta planta sitúa la evolución de la flora de Gondwana por delante de la de Euramérica (DiMichele *et al.*, 1992). Entre las plantas de estas floras, se cuentan también las llamadas plantas de grado prototraqueofítico, que carecen de las típicas traqueidas ornamentadas de las plantas vasculares (entre otras características únicas para el grupo); (Kenrick y Crane, 1991).

Ya para el Devónico se presenta un cambio drástico y muy importante en la vegetación terrestre, pues ocurre una importante radiación de plantas vasculares. Para el Carbonífero Temprano están ya presentes los planes corporales distintivos de este grupo (DiMichele *et al.*, 2001). En este periodo se registra la aparición de los equisetos, Lycophyta "avanzadas", Trimerophytophyta, plantas tipo helecho (Cladoxylales, Iridopteridales, Rhacophytals), Progymnospermophyta y eventualmente, plantas tipo gimnosperma (coníferas). Para el final de este período se encuentran ya presentes todos los grupos mayores de plantas vasculares exceptuando a las angiospermas (Cleal y Thomas, 1995). Del Devónico Temprano tardío al Devónico Medio se presentó la más alta tasa de aparición de caracteres morfológicos y anatómicos en la historia temprana de las traqueofitas (Knoll *et al.*, 1984).

La importancia del proceso de diversificación contenido en el lapso de tiempo bajo análisis (Silúrico Tardío al Carbonífero más Temprano) es tal, que incluye dos de las cuatro fases evolutivas en el patrón general de diversificación de plantas vasculares reconocidas por Niklas, Tiffney y Knoll (1983, 1985). La primera de ellas comprende del Silúrico al Devónico Medio e incluye a las plantas vasculares tempranas (Rhyniophyta, Trimerophytophyta y Zosterophyllophyta). La segunda fase ocurre del Devónico Tardío al Carbonífero con la radiación de linajes como Lycophyta, plantas tipo helechos, Sphenophyta y Progymnospermophyta. Éstos reemplazaron gradualmente a los grupos de traqueofitas tempranas.

En general, se dice que es posible reconocer incrementos direccionales globales en la complejidad estructural de las comunidades vegetales en el Devónico (DiMichele *et al.*, 1992).

1.1. CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN SILURO-DEVÓNICA

Esto se manifiesta en un aumento en la riqueza de especies (Niklas *et al.*, 1980) y la modernización morfológica continua de la flora (Chaloner y Sheerin, 1979).

Durante el Devónico, la mayor parte de la tierra emergida se encontraba en el hemisferio sur (Scotese *et al.*, 1979 en Gensel y Andrews, 1984; Scotese, 2001). Los depósitos fosilíferos provienen principalmente de hábitats húmedos en regiones tropicales y subtropicales, aunque existen algunos de latitudes mayores. Importantes localidades devónicas como el sur de Gran Bretaña, la Península de Gaspé en Canadá, el norte de Maine, EEUU, Bélgica y Alemania, se encontraban en el paleoecuador o cerca de él, al igual que la punta sur de Kazachstán y algunas zonas del paleocontinente de China (Gensel y Andrews, 1984). Este último territorio cuenta con una formación de edad siegeniana con una flora tan diversa como las de Laurrusia (Europa del norte y central, Groenlandia y América del Norte), pero que posee elementos con combinaciones de caracteres estructurales (fértiles y reproductivos) y anatómicos que difieren de los presentes en sus contemporáneas de Laurrusia (Hao y Gensel, 2000).

El Devónico Temprano fue testigo del origen de las Zosterophyllophyta, Trimerophytophyta y Lycophyta (Cleal y Thomas, 1995) las cuales presentaron nuevas y más complejas arquitecturas (p.e. crecimiento pseudomonopodial). Muchas de estas plantas crecían en forma de manchones monotípicos y tenían crecimiento clonal a partir de ejes postrados (Tiffney y Niklas, 1985). Las plantas del Devónico Temprano presentaron diferencias en el tamaño y complejidad de los órganos de enraizamiento (rizoides y estructuras parecidas a raíces adventicias, a partir de rizomas postrados) lo que sugiere que el cambio evolutivo que llevó a estas estructuras, fue iniciado antes del Pragiano (Siegeniano); (Gensel *et al.*, 2000). Su reproducción era homospórica y sus gametofitos eran bastante conspicuos. Se han encontrado fósiles gametofíticos aparentemente afines a Rhyniophyta indicadores de que, al menos en este grupo, el ciclo de vida era isomórfico (Remy *et al.*, 1993). Se propone que estas plantas ocupaban áreas húmedas y las márgenes de cursos de agua. Los doseles eran bastante bajos (menos de 2m) y la evidencia de estratificación en la comunidad es equívoca (DiMichele *et al.*, 1992).

Para el Devónico Medio la vegetación experimentó un cambio mayor. Las Rhyniophyta estaban presentes pero se extinguieron en esa época y las Trimerophytophyta y las Zosterophyllophyta se volvieron dominantes. Fueron de particular importancia los grupos originados a partir de las

1. INTRODUCCIÓN

Trimerophytophyta ("helechos" tempranos, Progymnospermophyta, Iridopteridales, Cladoxylales y Stenokoleales) pues muestran una importante radiación taxonómica y arquitectónica (Berry y Fairon-Demaret, 2000).

Una comunidad típica del Devónico Medio estaba formada por Progymnospermophyta (Aneurophytales), Lycophyta herbáceas, plantas pertenecientes a las Cladoxylales, Iridopteridales y Zosterophyllophyta. Este último grupo no presentaba la diversidad que tuvo en el Devónico Temprano, pero junto con las Lycophyta herbáceas, dominaba la vegetación de menor talla (menos de 1m). Algunas Rhyniophyta pudieron jugar un papel importante pero su hábitat pudo estar muy restringido. Los grupos tipo helecho y las Progymnospermophyta componían la vegetación de mayor estatura. La presencia de estas plantas marcó el inicio de una vegetación de plantas vasculares de mayor altura. Las primeras Lycophyta arborescentes (Givetiano) tenían un crecimiento considerable pero su reducida ramificación terminal no debió obstaculizar mucho el paso de la luz a niveles inferiores. Con la presencia de Cladoxylales la sombra debió aumentar y un verdadero dosel debió formarse con la llegada de *Archaeopteris* (Frasniano) con sus hojas laminares o posiblemente con *Svalbardia* (Givetiano), si este género era capaz de alcanzar las tallas de *Archaeopteris* (Berry y Fairon-Demaret, 2000).

A comienzos del Devónico Tardío la flora estaba dominada por Progymnospermophyta del Orden Aneurophytales que crecían como arbustos y árboles de pequeña talla. Otras plantas presentes eran Cladoxylales, Iridopteridales y Lycophyta herbáceas y arborescentes. Hacia el Frasniano medio, este grupo de Pteridospermophyta disminuyó y surgieron los extensos bosques de *Archaeopteris*. En el Fameniano ocurrió un aumento en la diversidad y en la complejidad de las comunidades, y existieron floras muy diferentes cuyos patrones de vegetación reflejan la variabilidad de hábitats hacia el final del Devónico (DiMichele *et al.*, 1992). Las gimnospermas tempranas se diversificaron y las Pteridospermophyta dominaron la flora de algunas localidades en el Devónico más Tardío (Matten *et al.*, 1984).

1.2. CÁLCULO DE LA ALTURA MÁXIMA EN PLANTAS FÓSILES

Es posible clasificar los métodos existentes para el cálculo de la altura máxima de un eje erecto bajo las siguientes categorías:

1.2. CÁLCULO DE LA ALTURA MÁXIMA EN PLANTAS FÓSILES

1.2.1. Métodos biomecánicos

Estos métodos son resultado de diferentes modelos mecánicos con diversos supuestos y han sido aplicados principalmente a árboles. Los modelos más sencillos consideran al eje como una columna de Euler donde la carga es debida al propio peso de la columna. Tomando en consideración el radio basal máximo, el módulo elástico y el peso específico del eje (considerado como un material compuesto), es posible estimar la altura máxima teórica que puede alcanzar el eje antes de doblarse (Niklas, 1994a). El cálculo de la altura se ve afectado por el área transversal de la columna, pero también por la forma en que ésta se adelgaza, y por la existencia y el tamaño de una carga actuando en el extremo superior, como podrían serlo una corona de ramas o esporangios terminales. Es posible modificar las ecuaciones más simples para introducir la presencia de estas cargas terminales (Speck y Vogellehner, 1992) y las cargas dinámicas del viento (Metzger, 1893 en Niklas, 1992).

Las mediciones empíricas revelan que las plantas no crecen hasta la altura crítica teórica sino que tienen un factor de diseño conocido como factor de seguridad (s) contra el doblamiento local. Los ejes crecen únicamente $1/s$ veces la altura crítica calculada. La existencia de estos factores puede explicarse con base en la presencia de otras fuerzas mecánicas actuando sobre los ejes como el peso de las ramas, la acción del viento, etc. (Niklas, 1992; Speck y Vogellehner, 1992). Los factores de seguridad son variables de acuerdo al tipo de crecimiento y del estadio de desarrollo (McMahon, 1973 en Niklas, 1992; McMahon y Kronauer, 1976 en Niklas, 1992). Después del análisis de Niklas (1994a), quien incluyó los datos de especies pertenecientes a muy diversos grupos de plantas, parece posible aplicar un factor de seguridad de cuatro a todos ellos. Las alturas críticas donde el eje se doblaría pueden ser corregidas o modificadas al dividir las entre un factor de seguridad para obtener una mejor estimación en una planta fósil (Niklas y Speck, 2001).

La aplicación de los métodos biomecánicos al estudio paleobotánico tiene limitaciones derivadas de la propia naturaleza del objeto de estudio. Los fósiles no son susceptibles de mediciones experimentales y por tanto los valores de las variables biomecánicas (p.e., el módulo elástico de un tejido) son establecidos con base en la medición de plantas actuales con características similares. A esto es necesario añadir que el conocimiento sobre las propiedades

1. INTRODUCCIÓN

mecánicas de los tejidos de plantas actuales es fragmentario (Speck y Vogellehner, 1992). Otro problema frecuente es la dificultad para reconocer con precisión un tipo de tejido en un fósil y la deformación que pueden sufrir los ejes (y por lo tanto los radios) durante el proceso de fosilización. De forma general, puede decirse que el método biomecánico puede resultar bastante complejo para el cálculo de alturas de plantas fósiles, aunque puede reflejar de manera muy apropiada las potencialidades mecánicas de una planta.

1.2.2. Métodos geométricos

Estos métodos se fundamentan en datos morfométricos y al basarse en aspectos geométricos, no hacen suposiciones sobre las propiedades mecánicas de los materiales. Consideran los radios apical y basal del fragmento de eje, además de la longitud del mismo, para la estimación de la longitud. A mayor longitud del fragmento, la imprecisión en la estimación será menor. Otros parámetros necesarios para el cálculo son la tasa de adelgazamiento del eje y un factor de proporcionalidad que relaciona el radio como función de la distancia a partir del ápice, y el largo que depende de la tasa de adelgazamiento (Speck y Vogellehner, 1994).

Con el uso de estos métodos se puede tener una sobreestimación de la longitud, pues para tasas de adelgazamiento mayores se considera un ápice sumamente agudo que puede no tener realidad biológica. Adicionalmente se tiene el problema de que la tasa de adelgazamiento puede variar a lo largo de un eje (Speck y Vogellehner, 1994). La aplicación de este método en paleobotánica puede dificultarse pues puede haber alteración de los radios por compresión. Además, en ausencia de una amplia colección de ejemplares, es difícil obtener todos los datos necesarios para la estimación. Estos métodos no permiten calcular la altura a partir de los datos que generalmente proporciona una diagnosis.

1.2.3 Métodos alométricos

Un método alométrico posibilita la estimación de una característica desconocida o difícil de medir si ésta se relaciona fuertemente con alguna otra que es susceptible de ser medida. En el caso de las plantas, se ha encontrado una fuerte asociación entre el diámetro de los ejes o troncos y la altura que éstas alcanzan.

1. INTRODUCCIÓN

mecánicas de los tejidos de plantas actuales es fragmentario (Speck y Vogellehner, 1992). Otro problema frecuente es la dificultad para reconocer con precisión un tipo de tejido en un fósil y la deformación que pueden sufrir los ejes (y por lo tanto los radios) durante el proceso de fosilización. De forma general, puede decirse que el método biomecánico puede resultar bastante complejo para el cálculo de alturas de plantas fósiles, aunque puede reflejar de manera muy apropiada las potencialidades mecánicas de una planta.

1.2.2. Métodos geométricos

Estos métodos se fundamentan en datos morfométricos y al basarse en aspectos geométricos, no hacen suposiciones sobre las propiedades mecánicas de los materiales. Consideran los radios apical y basal del fragmento de eje, además de la longitud del mismo, para la estimación de la longitud. A mayor longitud del fragmento, la imprecisión en la estimación será menor. Otros parámetros necesarios para el cálculo son la tasa de adelgazamiento del eje y un factor de proporcionalidad que relaciona el radio como función de la distancia a partir del ápice, y el largo que depende de la tasa de adelgazamiento (Speck y Vogellehner, 1994).

Con el uso de estos métodos se puede tener una sobreestimación de la longitud, pues para tasas de adelgazamiento mayores se considera un ápice sumamente agudo que puede no tener realidad biológica. Adicionalmente se tiene el problema de que la tasa de adelgazamiento puede variar a lo largo de un eje (Speck y Vogellehner, 1994). La aplicación de este método en paleobotánica puede dificultarse pues puede haber alteración de los radios por compresión. Además, en ausencia de una amplia colección de ejemplares, es difícil obtener todos los datos necesarios para la estimación. Estos métodos no permiten calcular la altura a partir de los datos que generalmente proporciona una diagnosis.

1.2.3 Métodos alométricos

Un método alométrico posibilita la estimación de una característica desconocida o difícil de medir si ésta se relaciona fuertemente con alguna otra que es susceptible de ser medida. En el caso de las plantas, se ha encontrado una fuerte asociación entre el diámetro de los ejes o troncos y la altura que éstas alcanzan.

1.2. CÁLCULO DE LA ALTURA MÁXIMA EN PLANTAS FÓSILES

En general, es posible obtener relaciones alométricas de forma analítica, con base en principios primarios (first principles), o empíricamente, aplicando a datos observados herramientas estadísticas como el análisis de regresión y de correlación (Niklas, 1994b). Los modelos obtenidos a partir de principios primarios tienen un fundamento biomecánico y dependen del tipo de modelo considerado (estrés constante a lo largo del eje o modificaciones de este supuesto); (Niklas, 1994b).

Por otro lado se encuentra la obtención empírica de exponentes para la caracterización del cambio en la proporción entre diámetro y altura de una planta. La mayor parte de los trabajos han considerado especies arbóreas (dicotiledóneas y gimnospermas) y, al igual que en el caso del factor de seguridad, parece existir una relación entre el estadio del árbol (joven o maduro) y el modelo que más ajusta a los datos (Niklas, 1994b).

Niklas (1994b) obtuvo también las relaciones alométricas para otros grupos de plantas terrestres como musgos (análisis sobre la seta), pteridofitas, dicotiledóneas herbáceas y palmas. Menciona que el exponente intraespecífico de la relación alométrica entre diámetro y altura disminuye conforme aumenta el tamaño de la planta. De hecho, plantas herbáceas comparativamente pequeñas tienden a cambiar a escala sus proporciones de manera aproximada al modelo de similitud geométrica (es la hipótesis nula donde el exponente vale uno, es decir, en donde las variables tienen cambios de igual magnitud, mientras que las plantas leñosas de gran tamaño lo hacen de acuerdo al modelo de similitud de estrés (con un exponente de 0.5).

Niklas (1994b) también menciona que la presencia de tejido vascular aparentemente altera fuertemente el cambio de la altura respecto al diámetro, al igual que lo hace la presencia de tejidos como el esclerénquima. Esto se ve reflejado en el aumento en el exponente para las pteridofitas respecto a los musgos. Las palmas son un grupo particular en tanto que alcanzan alturas comparables a las de organismos leñosos, sin presentar crecimiento secundario.

Al reunir los datos correspondientes a los diferentes grupos en un solo análisis de regresión, es posible distinguir dos grupos de datos con exponentes de escalamiento significativamente distintos. Un grupo está conformado por las especies de gimnospermas y dicotiledóneas

1. INTRODUCCIÓN

arbóreas consideradas ("leñosas"), y el otro por musgos, pteridofitas, dicotiledóneas herbáceas y palmas ("no leñosas"). Las ecuaciones alométricas para los dos grupos fueron obtenidas por Niklas (1994c) e incluyen individuos coespecíficos de diferente edad y por lo tanto con altura y diámetro variables. Niklas (1994c) también obtuvo una ecuación general adicional para las plantas con cualquier tipo de crecimiento. La motivación principal del autor para generar estos resultados fue el proveer de ecuaciones alométricas explícitas para el cálculo de la altura de plantas fósiles con base en la medición directa del diámetro. Dichas ecuaciones han sido utilizadas con éxito por otros autores (Spatz *et al.*, 1998) y son retomadas en este trabajo.

Las ecuaciones alométricas y el intervalo de diámetros de los individuos utilizados para su obtención (*i.e.*, intervalo donde es posible hacer predicciones de altura) se presentan en el Cuadro 1. El artículo original de Niklas (1994c) presenta una discusión crítica sobre la aplicación de estas ecuaciones a los fósiles, pero es conveniente mencionar algunos puntos. Uno de ellos es que no siempre existe la certeza de que el diámetro del fósil refleje precisamente el diámetro de la planta viva, pues puede existir compresión debida a factores biológicos y/o geológicos. La identificación de un eje fosilizado como eje principal o como parte de un sistema de ramificación puede ser muy difícil y poco precisa, o incluso imposible dado el nivel de fragmentación, o al desconocimiento de la parte basal de la planta. Es importante tener presente que las ecuaciones se aplican únicamente a ejes principales. Por último, una identificación errónea del tipo de crecimiento puede introducir errores considerables en las estimaciones (del orden de una magnitud). En los casos en donde la información anatómica no es clara o se desconoce, es recomendable el uso de la ecuación alométrica general que considera plantas con los dos tipos de crecimiento.

1.3. GENERALIDADES SOBRE TENDENCIAS EVOLUTIVAS

Existe una problemática importante alrededor del concepto tendencia evolutiva, misma que es originada por la vaguedad del término y que permite la aplicación del mismo concepto a diferentes niveles jerárquicos. De manera tradicional, una tendencia evolutiva ha sido concebida como un patrón de direccionalidad en el cambio en un grupo, ya sea desde el nivel de una especie hasta el de clados mayores, llegando incluso a hablarse de tendencias

1.3. GENERALIDADES SOBRE TENDENCIAS EVOLUTIVAS

evolutivas a nivel de la biósfera (Bonner, 1965 en McKinney, 1990b). En general, los autores concuerdan en la existencia de tendencias anagenéticas, que ocurren en un solo linaje, y las cladogenéticas, en donde existe ramificación debida a procesos de especiación (Gould, 1988; McKinney, 1990a). Estas últimas involucran un número determinado de especies y se aplican a cualquier unidad colectiva, no estando restringidas a ningún nivel de un clado o incluso unidad filogenética. Existe una correspondencia general entre las tendencias anagenéticas y los cambios microevolutivos, y entre aquellas cladogenéticas y la macroevolución (McKinney, 1990a).

En un esfuerzo por sistematizar los conceptos y términos involucrados al hablar de estos temas, McKinney (1990a) define una tendencia evolutiva como un cambio persistente (raramente monótono) en alguna variable de estado (básicamente cualquier característica, usualmente una morfológica), que resulta en una ganancia o pérdida neta significativa en esa variable a lo largo del tiempo. Existen variables de estado derivadas de variables morfológicas como las tasas de extinción y origen de grupos, incluso características de tipo ecológico que pueden producir tendencias.

En lo que respecta a la causalidad, las tendencias han sido reconocidas de manera tradicional como el resultado de la adaptación. En los últimos años y principalmente en la década pasada, han surgido explicaciones alternativas que han cuestionado fuertemente el carácter adaptativo de las tendencias y han dado mucha relevancia a cambios no adaptativos y a la selección a nivel de especies (McNamara, 1990). El enfoque para su estudio también ha cambiado y los modelos más recientes consideran a las especies como partículas sujetas a leyes probabilísticas y determinísticas.

Gould (1988) ha propuesto que algunas tendencias pueden ser también explicadas por lo que él llama un aumento en la varianza de un grupo, lo que afecta principalmente la interpretación de lo que sucede a niveles taxonómicos mayores. Por su parte, McShea (1994, 1998, 2000) ha propuesto reconocer dos tipos de tendencias, conducidas (driven) y pasivas, con base en la presencia o ausencia de una estructura en el espacio de estado. En el primer tipo, la distribución de la media aumenta como resultado de una fuerza que sesga la dirección del cambio. Por el contrario, en un sistema pasivo dicha fuerza está ausente, y el aumento en la

1. INTRODUCCIÓN

media se debe a que el cambio en una de las direcciones se encuentra bloqueado por un límite u otra heterogeneidad en alguna región del espacio. En las tendencias de tipo conducido, la dinámica a mayor escala es la misma que se da en escalas menores. Esto no sucede en los sistemas pasivos (difusivos) en donde la tendencia reconocible a gran escala no se observa en escalas menores. El trabajo de McShea ha sido discutido por Alroy (2000), quien propone el reconocimiento de un mayor número de categorías con características que permiten incluirlas principalmente en el tipo pasivo de McShea.

Para determinar el tipo de tendencia que se analiza, se han desarrollado diversas pruebas (McShea, 1994; Alroy, 2000; Wang, 2001) y cabe mencionar que estas categorizaciones tienen por objetivo entender la dinámica de la tendencia y no tanto sus causas.

1.4. TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS

El tamaño es un carácter compuesto y un concepto complejo. Para McKinney (1990b) consiste en un concepto cualitativo de naturaleza multivariada (de aquí lo compuesto). El tamaño es la expresión conjunta de diversos niveles de estructuración en un organismo y por lo tanto dependerá de la expresión a estos niveles y de los cambios a lo largo de la ontogenia. Todo lo anterior se traduce en dificultades metodológicas para la medición de esta variable. Gracias a la covarianza de sus componentes (variables morfológicas), es posible aproximar el tamaño a partir de una o pocas variables.

Dadas las repercusiones ecológicas, fisiológicas y en las historias de vida que tiene el tamaño, es evidente la importancia evolutiva de esta característica. De aquí la relevancia de estudiar su dinámica de cambio a través del tiempo y saber si realmente es direccional. El cambio en el tamaño ha sido materia de numerosos análisis y es una de las tendencias mencionadas con mayor frecuencia en la literatura. El estudio clásico de la tendencia al aumento de talla en mamíferos derivó en la Ley de Cope. Aunque se reconoce que no se trata de una ley, ésta ha sido mantenida como una generalización empírica válida (Stanley, 1973). Los trabajos recientes han reconocido una interpretación incorrecta de la Ley de Cope y han propuesto explicaciones más allá de las puramente adaptativas (Stanley, 1973; Gould, 1988; Gould,

1.4. TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS

1990; McKinney, 1990a, 1990b; McShea, 1994). Recientemente, la selección ecológica ha cobrado gran importancia en la interpretación de las tendencias relacionadas con el tamaño (McKinney, 1990b).

Se suele argumentar que las presiones para un aumento de talla en plantas están relacionadas con la competencia por luz, la posibilidad de dispersar las diásporas por medio del viento y la consiguiente invasión de nuevos sitios (Chaloner y Sheerin, 1979; Tiffney y Niklas, 1985; Cichan y Taylor, 1990; Niklas, 1994c). Es por esto que la talla de una planta es de gran importancia ecológica y evolutiva. El conocimiento de la altura de una planta fósil proveería de una medida indirecta de la habilidad de la planta para colonizar nuevos sitios, competir con otras por espacio y luz y sería, en términos generales, una medida indirecta del intervalo de microhábitats disponibles para animales y otras especies vegetales (Chaloner y Sheerin, 1979; Cichan y Taylor, 1990; Niklas, 1994c; Taylor y Taylor, 1993).

La literatura provee varios ejemplos de la existencia de una tendencia evolutiva al aumento de talla en las plantas terrestres. Niklas (1994b) menciona que aún cuando el tamaño tienda a declinar después de alcanzar un máximo en un linaje individual de plantas, la tendencia colectiva de la evolución de las plantas vasculares ha sido hacia el aumento de talla. Este mismo autor reconoce que la dirección es hacia el aumento en los tamaños máximos de las plantas, produciéndose una expansión en el intervalo de tamaño de las plantas a lo largo de su historia evolutiva, con la presencia de plantas pequeñas que persisten en la historia geológica. El aumento en la talla es marcado en el Paleozoico temprano (desde el Silúrico Superior al Carbonífero) y ha sido mencionado y discutido extensivamente por varios autores (Zimmermann, 1930 en Chaloner y Sheerin, 1979; Chaloner y Sheerin, 1979; Cichan y Taylor, 1990; Niklas, 1994b, Thomas y Spicer, 1987).

La evidencia directa de la altura real que alcanzaban las plantas es muy escasa, por lo que para estudiar esta tendencia se ha utilizado el diámetro de las plantas como evidencia indirecta. Esta característica es útil puesto que, en términos generales, se correlaciona con la altura siendo necesario un aumento en rigidez y ancho para alcanzar altura (Chaloner y Sheerin, 1979). Además, se ha demostrado que existe una relación alométrica fuerte entre estas dos variables (Niklas, 1994b).

1. INTRODUCCIÓN

La tendencia evolutiva al incremento en la altura de las plantas siluro-devónicas fue abordada por Chaloner y Sheerin (1979) quienes obtuvieron la gráfica del logaritmo del diámetro observado de 55 plantas devónicas contra la edad, y reportaron un aumento aproximadamente logarítmico a través del período (Figura 1). Partiendo de la dificultad que existe al determinar si un fragmento fósil corresponde a un tallo o a ramas, estos autores dieron mayor significado a los ejes de diámetro récord en cada intervalo de tiempo para evidenciar la tendencia (con base en aproximadamente 20 especies/géneros).

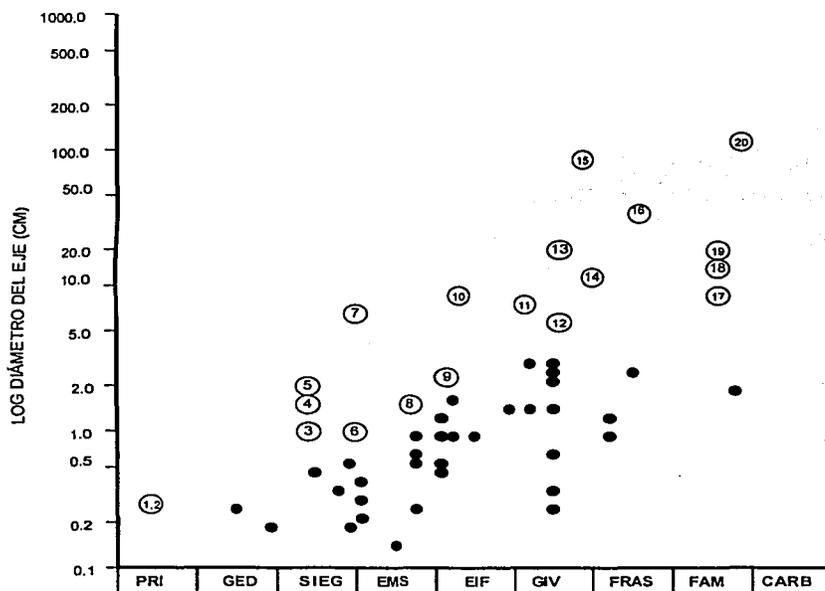


Figura 3. Diámetro máximo observado para plantas vasculares del Silúrico Tardío al Devónico en escala logarítmica. Solamente se indican los diámetros mayores para cada piso 1. *Cooksonia*, 2. *Taenioocrada*, 3. *Thursophyton*, 4. *Taenioocrada**, 5. *Drepanophycus*, 6. *Asteroxylon*, 7. *Baragwanathia*, 8. *Pertica*, 9. *Arctophyton*, 10. *Calamophyton*, 11. *Pseudosporochnus*, 12. *Amphioxodendron*, 13. *Pseudosporochnus**, 14. *Protolipidodendropsis*, 15. *Eospermatopteris*, 16. *Lepidosigillaria*, 17. *Sublepidodendron*, 18. *Pseudolepidodendropsis*, 19. *Cyclostigma*, 20. *Callixylon*. * Información de registros adicionales de la especie. Tomado de Chaloner y Sheerin (1979).

Por su parte, Niklas (1994b) cuantificó los cambios en el tamaño de las plantas del Paleozoico temprano al graficar el logaritmo de los diámetros máximos de diferentes linajes mayores como una función del tiempo geológico, considerando la parte superior del Silúrico al Devónico (Figura 2). Encontró una relación exponencial entre estas dos variables que revela un

1.5. CÉLULAS CONDUCTORAS EN LAS PLANTAS SILURO-DEVÓNICAS

incremento promedio de la altura máxima de las plantas a través del tiempo. Menciona también que este aumento es de particular interés puesto que coincide con la radiación inicial de las plantas vasculares terrestres, aunque para otros autores debiera considerarse ésta como un conjunto anidado de explosiones evolutivas más definidas (Edwards y Selden, 1992 en Bateman *et al.*, 1998; Kenrick y Crane, 1997)

1.5. CÉLULAS CONDUCTORAS EN LAS PLANTAS SILURO-DEVÓNICAS

La aparición y elaboración de tejidos internos capaces de transportar agua y otros nutrientes parece haber sido un factor importante para la explotación del ambiente continental (Niklas, 1985). Es frecuente leer que las células conductoras tuvieron importancia mecánica para el sostén de las primeras traqueofitas, pero estudios biomecánicos recientes (Speck y Vogellehner, 1992, 1994) han sugerido que las células conductoras de las primeras plantas terrestres tuvieron poca contribución mecánica al sostén de los ejes y más bien tuvieron importancia en la conducción de agua para mantener los tejidos turgentes y consecuentemente erectos.

Estas plantas tempranas presentaron diversas células conductoras o traqueidas tempranas. Se reconocen células de tipo G, S y P que difieren en la ornamentación y otras estructuras microscópicas y posiblemente en su composición química (Kenrick y Crane, 1991). Algunas no son identificables como traqueidas y parecen tener una mayor afinidad con células conductoras de briofitas (hidroides/leptoides); (Edwards D. S., 1986).

Algunos autores han mencionado que la evolución de los tejidos vasculares lignificados está relacionada con la eficiencia incrementada en los tejidos conductores de agua (e.g. Friedman y Cook, 2000). Junto con este cambio en la composición del tejido, la alteración en el diámetro de las células puede tener repercusiones en la eficiencia para conducir agua (Niklas, 1985). Aunque esta eficiencia pudo tener consecuencias en la evolución de las plantas, la disponibilidad de agua no parece haber sido un recurso limitante en los ambientes silúricos y devónicos y por tanto el éxito de dos especies de plantas compitiendo en el mismo ambiente no estaría determinado únicamente por aspectos del xilema (Niklas, 1992).

1.5. CÉLULAS CONDUCTORAS EN LAS PLANTAS SILURO-DEVÓNICAS

incremento promedio de la altura máxima de las plantas a través del tiempo. Menciona también que este aumento es de particular interés puesto que coincide con la radiación inicial de las plantas vasculares terrestres, aunque para otros autores debiera considerarse ésta como un conjunto anidado de explosiones evolutivas más definidas (Edwards y Selden, 1992 en Bateman *et al.*, 1998; Kenrick y Crane, 1997)

1.5. CÉLULAS CONDUCTORAS EN LAS PLANTAS SILURO-DEVÓNICAS

La aparición y elaboración de tejidos internos capaces de transportar agua y otros nutrientes parece haber sido un factor importante para la explotación del ambiente continental (Niklas, 1985). Es frecuente leer que las células conductoras tuvieron importancia mecánica para el sostén de las primeras traqueofitas, pero estudios biomecánicos recientes (Speck y Vogellehner, 1992, 1994) han sugerido que las células conductoras de las primeras plantas terrestres tuvieron poca contribución mecánica al sostén de los ejes y más bien tuvieron importancia en la conducción de agua para mantener los tejidos turgentes y consecuentemente erectos.

Estas plantas tempranas presentaron diversas células conductoras o traqueidas tempranas. Se reconocen células de tipo G, S y P que difieren en la ornamentación y otras estructuras microscópicas y posiblemente en su composición química (Kenrick y Crane, 1991). Algunas no son identificables como traqueidas y parecen tener una mayor afinidad con células conductoras de briofitas (hidroides/leptoides); (Edwards D. S., 1986).

Algunos autores han mencionado que la evolución de los tejidos vasculares lignificados está relacionada con la eficiencia incrementada en los tejidos conductores de agua (e.g. Friedman y Cook, 2000). Junto con este cambio en la composición del tejido, la alteración en el diámetro de las células puede tener repercusiones en la eficiencia para conducir agua (Niklas, 1985). Aunque esta eficiencia pudo tener consecuencias en la evolución de las plantas, la disponibilidad de agua no parece haber sido un recurso limitante en los ambientes silúricos y devónicos y por tanto el éxito de dos especies de plantas compitiendo en el mismo ambiente no estaría determinado únicamente por aspectos del xilema (Niklas, 1992).

1. INTRODUCCIÓN

Zimmermann (1983) ha discutido la importancia del diámetro de la célula conductora en relación con la magnitud del flujo de agua que pasa a través de ella. Considerando los vasos o traqueidas como capilares, se tiene que la tasa de flujo (dV/dt) es proporcional al gradiente de presión aplicada (dP/dl) y la conductividad hidráulica (L_p). Por su parte la ecuación de Hagen-Poiseuille indica que la conductividad hidráulica se puede expresar como sigue:

$$L_p = \frac{r^4 \pi}{8\eta}$$

en donde η es la viscosidad del líquido, que puede ser considerada como una constante y r corresponde al radio del capilar. Es importante notar que la conductividad hidráulica, y por lo tanto el flujo, es proporcional a la cuarta potencia del radio del capilar. Esto significa que un cambio pequeño en el diámetro causa un aumento considerable en el flujo de agua. Así, duplicar el diámetro de una traqueida puede resultar en un aumento de 16 veces en el flujo de la célula. Los supuestos y sus consecuencias al considerar una traqueida como un capilar ideal, pueden ser despreciados si lo que interesa es realizar comparaciones relativas entre los diámetros de las células conductoras de las primeras plantas vasculares (Niklas, 1985).

Niklas (1985) realizó un trabajo sobre la evolución del diámetro de las traqueidas de las primeras plantas vasculares y analizó 41 taxa fósiles del Pridoliano al Fameniano. Observó un aumento general en el intervalo del diámetro y el diámetro máximo de las traqueidas primarias a través del tiempo (coeficiente de correlación de Spearman, $R_{SP}=0.696$, $p<0.01$). También realizó un análisis por grupos taxonómicos y encontró que en algunos de ellos este incremento es significativo.

Otra mención sobre la tendencia evolutiva al aumento de diámetro en las traqueidas puede encontrarse en Niklas (1994b), en donde se comenta que el incremento en la talla fue acompañado por un aumento en el diámetro de las células conductoras y el incremento en la fracción volumétrica del xilema en los ejes (Figura 3).

2. OBJETIVOS

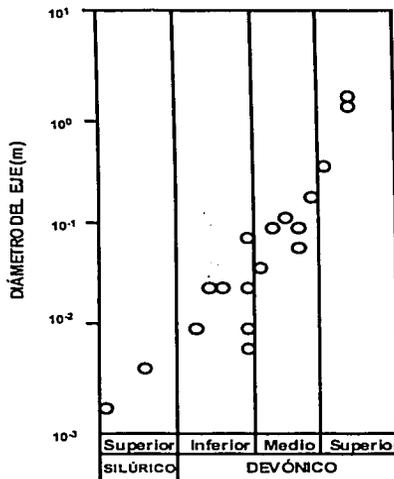


Figura 2. Log₁₀ del diámetro del eje como función del tiempo geológico para plantas paleozoicas tempranas. Tomado de Niklas (1994b).

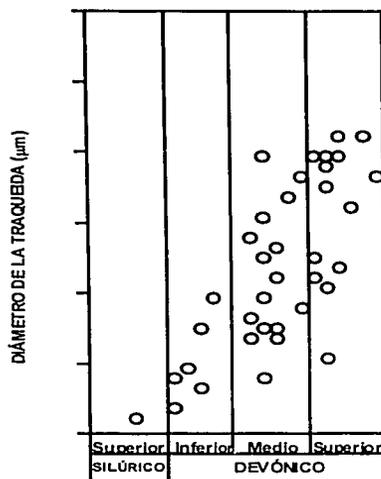


Figura 3. Diámetro de la traqueida como función del tiempo geológico. Tomado de Niklas (1994b).

2. OBJETIVOS

- Calcular la altura de las plantas devónicas incluidas en el análisis a partir de ecuaciones alométricas.
- Evaluar el uso de dichas ecuaciones mediante la comparación de las estimaciones con la altura reportada en la literatura y la calculada por métodos biomecánicos.
- Analizar y caracterizar el cambio de las tallas a lo largo del Devónico, con el objetivo de reconocer si existe o no una tendencia evolutiva al aumento entre estas plantas.
- Relacionar la talla de estas plantas con aspectos morfológicos y funcionales como la arquitectura, la posición de los esporangios, la fijación y la conducción hídrica.

3. MATERIAL Y MÉTODO

En total fueron consideradas 193 especies de plantas para este estudio, con un rango estratigráfico que abarca de la parte más superior del Silúrico Inferior (Wenlockiano) a la parte más superior del Devónico (Fameniano más tardío o Tournaisiano). Aunque fueron revisadas las descripciones de un número considerablemente mayor de plantas, solamente 193 reunieron todos los datos de acuerdo a los objetivos del presente trabajo. De este número, 14 especies no presentaron datos del diámetro máximo del eje y son consideradas únicamente en el análisis relativo a las células conductoras de agua.

Se realizó una revisión exhaustiva de las descripciones de plantas de este intervalo de tiempo y se dejaron fuera del análisis especies o géneros-forma que no fueran ejes principales, ejes representados por restos muy fragmentarios o con reportes muy antiguos y dudosos, sobre cuya afinidad e identificación no tiene consenso la comunidad paleobotánica. Ante la imposibilidad de obtener las diagnósis originales de las plantas, fueron excluidas algunas especies de Rusia y China.

Las fuentes para la obtención de los datos incluyeron artículos con las diagnósis originales de los fósiles, artículos con enmiendas a las descripciones, reportes de las especies en otras localidades, artículos de revisión y libros especializados.

Los datos obtenidos para las plantas siluro-devónicas corresponden a las siguientes variables: 1. edad del registro más antiguo para la especie, 2. diámetro máximo del eje principal, 3. diámetro de las células conductoras de agua, 4. hábito o tipo de crecimiento, 5. grupo taxonómico y 6. altura calculada alométricamente. La información de las diversas variables se presenta para cada especie en el Apéndice II. A continuación se comentan las consideraciones realizadas para las diferentes variables.

3.1. VARIABLES CONSIDERADAS EN EL ANALISIS

3.1. VARIABLES CONSIDERADAS EN EL ANÁLISIS

3.1.1. Edad

De la mayoría de las especies se conoce la subdivisión del piso del cual provienen (inferior, medio o superior), por lo que se decidió realizar el análisis con esta resolución en la edad.

En un intento por reflejar en las gráficas la naturaleza continua del tiempo y la proporcionalidad entre los pisos, las edades en escala ordinal fueron transformadas a una variable continua utilizando las duraciones relativas de los pisos de acuerdo a la escala de tiempo geológico de The Geological Society of America (1999). En el caso en el que se reportaba un intervalo para la fechación del piso en el registro más antiguo de una especie, se decidió utilizar el punto medio de éste como la edad para la planta en escala continua. Cuando solamente estaba reportado el piso o la época, se decidió tomar el valor del punto medio del piso. Esta consideración de la edad en escala continua fue utilizada únicamente para la construcción de las gráficas y no para los análisis estadísticos.

Para aquellas especies con reportes de diferente edad, se utilizó el registro más antiguo. A este respecto fueron ignoradas edades extremas y dudosas de algunas plantas que son materia de debate entre los paleobotánicos. Finalmente, cabe mencionar el uso indistinto que se hizo de las unidades geocronológicas y cronoestratigráficas al hablar de la edad del material fósil.

3.1.2. Diámetro máximo del eje

El diámetro utilizado corresponde al máximo reportado en la diagnosis original, en la diagnosis enmendada o en los reportes de nuevos ejemplares en nuevas localidades, cuando los hubo. Los diámetros muy dudosos, de los que no se sabe si son resultado del traslape de ejes, no fueron considerados.

En la mayor parte de los casos las mediciones de ésta y las otras variables corresponden al (los) ejemplar(es) con el registro más antiguo. En casos extraordinarios, las mediciones y la edad corresponden a ejemplares distintos.

3. MATERIAL Y MÉTODO

3.1.3. Diámetro máximo de las células conductoras

Se eligió el diámetro máximo de la célula conductora de agua (traqueida u otra) reportado para la especie, aún cuando éste proviniera de un individuo distinto o de uno encontrado en una localidad diferente, de aquél que proporcionó la medida para el diámetro máximo del eje. En el caso de células de pared secundaria, el diámetro máximo considerado fue el tangencial siempre que fue posible. Éste parece reflejar la variación genética en tamaño de la célula en contraste con el radial, que al menos en gimnospermas, está usualmente afectado por la variación ambiental (Beck, 1962).

Durante la colecta de los datos solamente se hizo la distinción entre las células conductoras primarias y secundarias. Es importante mencionar la falta de información en la literatura sobre la forma de medir los diámetros de las traqueidas o de otras células conductoras, que puede dificultar las comparaciones (Niklas, 1985).

3.1.4. Hábito o Tipo de Crecimiento

Esta característica puede ser de difícil determinación, o incluso desconocida cuando no se dispone de información sobre la anatomía del fósil. Un caso especial lo constituyen aquellas especies, principalmente de Cladoxylales (p.e. *Cladoxylon*, *Xenocladia*), que presentan una zona de traqueidas alineadas radialmente. Esta disposición anatómica ha sido interpretada de diferentes formas. Debido a la ausencia de un sistema de radios, algunos autores lo han considerado un metaxilema alineado, mientras que otros lo consideran un xilema secundario (Cichan y Taylor, 1990; Gensel y Andrews, 1984). En estos casos se adoptó la posición del especialista del grupo o la del autor que describe la planta.

3.1.5. Grupo taxonómico

La agrupación de las especies se realizó con base en Taylor y Taylor (1993) añadiendo modificaciones de Kenrick y Crane (1997) para el reconocimiento del clado Zosterophyllophyta-Lycophyta, la inclusión de las Barinophytaceae dentro de las Zosterophyllophyta y la transferencia de *Hsüa robusta* a este mismo grupo. Adicionalmente se distinguió un grupo

3.1. VARIABLES CONSIDERADAS EN EL ANALISIS

denominado "Protracheophyta" con base en algunas especies reconocidas por Kenrick y Crane (1991) como plantas con un grado protraqueofítico. La clasificación general considera los siguientes grupos: Trimerophytophyta, Rhyniophyta; Zosterophyllophyta (incluyendo Barinophytaceae), Lycophyta, Sphenophyta, Pteridophyta (incluyendo Cladoxylales, Iridopteridales, Rhacophytales), Progymnospermophyta (incluyendo Archaeopteridales, Aneurophytales, Protopytales), Pteridospermophyta y grupos *incertae sedis*. El género *Gillespiea*, perteneciente al Orden Stauropteridales, fue considerada dentro de Rhacophytales.

3.1.6. Altura calculada

La altura fue estimada con base en las ecuaciones alométricas generadas por Niklas (1994c) de acuerdo al tipo de crecimiento de la planta y en aquellos casos donde éste era desconocido o dudoso, se utilizó la ecuación generada para plantas leñosas y no leñosas (Niklas, 1994c). Las ecuaciones utilizadas se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Ecuaciones alométricas para predecir altura a partir del diámetro del eje principal e intervalos de diámetro en donde son aplicables (Niklas, 1994c).

Tipo de crecimiento	Ecuación alométrica	Intervalo de diámetro (m)
No leñoso	$\log_{10}H=2.51 + 1.41(\log_{10}D) + 0.03(\log_{10}D)^2$	0.001 a 0.1
Leñoso	$\log_{10}H=1.59 + 0.39(\log_{10}D) - 0.18(\log_{10}D)^2$	0.001 a 1.0
Desconocido (leñoso y no leñoso)	$\log_{10}H=1.81 + 0.70(\log_{10}D) - 0.13(\log_{10}D)^2$	0.001 a 1.0

Las plantas con diámetros fuera del intervalo participaron en los todos los análisis, exceptuando aquellos relacionados con alturas estimadas, mismas que no pudieron ser calculadas.

3.1.7. Posición de esporangios

La posición de los esporangios fue definida para algunas especies de Zosterophyllophyta con base en Niklas y Banks (1990), referencias adicionales, y en caso de no existir información explícita y precisa sobre este punto, se hizo uso de las descripciones, fotografías y dibujos asociados a las diagnósicos. Se distinguieron dos categorías en la posición de los esporangios: 1. laterales y no terminales en ejes, y 2. esporangios laterales y terminales en ejes.

3. MATERIAL Y MÉTODO

3.2. EVALUACIÓN DE LAS ECUACIONES ALOMÉTRICAS

Para la evaluación de las ecuaciones alométricas se realizaron comparaciones entre las alturas obtenidas a través de éstas, las alturas reportadas en la literatura para algunas especies y con otras más obtenidas por métodos biomecánicos.

3.3. ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Los análisis estadísticos fueron realizados con ayuda de los paquetes Statistica, 1999 y SAS v.8.0 e incluyen principalmente la aplicación de la prueba de Mann-Whitney, estadística descriptiva para el análisis temporal del cambio en las tallas y dos pruebas más para el análisis de la tendencia: el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman y la prueba de alternativas ordenadas conocida como Jonckheere-Terpstra. También se realizaron análisis de regresión lineal simple para la evaluación de las ecuaciones alométricas.

El coeficiente de correlación mide la asociación entre dos variables y es muy adecuado pues permite el uso de una escala ordinal para medir la edad. No es necesaria una escala continua con base en una duración absoluta de los pisos, sobre la que no existe un consenso total. También tiene la virtud de reflejar a asociaciones de tipo no lineal, por lo que puede mostrar dinámicas de aumento de la talla distintas de la lineal.

Por su parte, la prueba de Jonckheere-Terpstra (JT) permite conocer si existe en verdad una ordenación respecto a los parámetros de localización de las distribuciones de tallas a lo largo del tiempo. Si la prueba es significativa querrá decir que al menos hay un piso o subdivisión del Devónico con parámetro de localización mayor que el piso que le antecede y que el resto presenta igualdad.

El uso de estos dos criterios es complementario, pues mientras uno permite conocer si existe asociación entre las variables, y por lo tanto aumento (coeficiente de correlación), el otro (prueba JT) posibilita rastrear gruesamente en dónde se encuentra el incremento si se subdividen los pisos.

4. RESULTADOS

4.1. DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y TAXONÓMICA DE LAS PLANTAS INCLUIDAS EN EL ANÁLISIS

Los datos utilizados en el análisis de la tendencia evolutiva al aumento de talla corresponden a 179 especies de plantas fósiles cuyo intervalo estratigráfico va del Wenlockiano (Silúrico Superior) al Tournaisiano (Devónico Superior). El Cuadro 2 y la Figura 4 muestran la distribución de las especies estudiadas en los diferentes niveles estratigráficos.

Cuadro 2. Distribución de las especies por piso del Devónico.

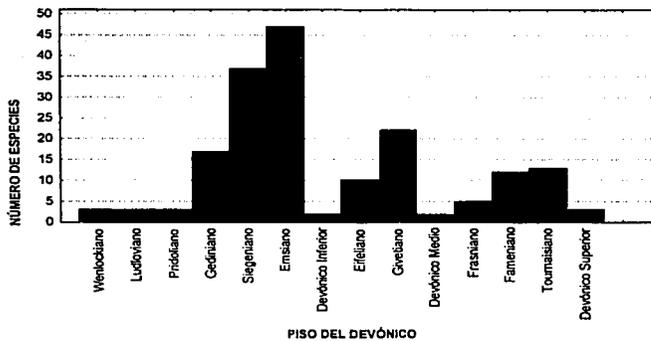
Devónico Superior	Frecuencia	Porcentaje
Tournaisiano	3	1.67
Fameniano	13	7.25
Frasniano	12	6.69
Especies sin piso definido	5	2.78
Devónico Medio		
Givetiano	22	12.28
Eifeliano	10	5.58
Especies sin piso definido	2	1.17
Devónico Inferior		
Emsiano	47	26.25
Siegeniano (Pragian)	37	20.66
Gediniano (Lochkoviano)	17	9.48
Especies sin piso definido	2	1.17
Silúrico Superior		
Pridoliano	3	1.68
Ludloviano	3	1.68
Wenlockiano	3	1.68

Se cuenta con 33 plantas del Devónico Superior, 35 del Medio y 103 del Inferior y nueve más del Silúrico. Es claro el predominio de plantas pertenecientes al Devónico Inferior, mismo que se debe entre otras razones, al número considerable de localidades fosilíferas de esta edad que han permitido la descripción de numerosas especies. Otra razón se relaciona con el tipo de plantas presentes en este momento y la forma de tomar los datos: en el Devónico Inferior hay exclusivamente plantas con crecimiento primario (el secundario aparece hasta el Devónico

4. RESULTADOS

Medio). Es relativamente más sencillo reconocer ejes principales en las plantas herbáceas y existe un sesgo en este trabajo por seleccionar aquellas en donde ésto sea posible. Muchas especies del Devónico Medio y Superior fueron excluidas del análisis al no saberse con certeza qué posición guardaban en la planta. Lo anterior afectó principalmente a plantas leñosas y sólo a algunas herbáceas. En total se consideraron 156 plantas no leñosas, 21 leñosas, y dos de crecimiento desconocido.

Figura 4. Gráfica de la distribución de las especies en los diferentes pisos devónicos.



Hay grupos muy bien representados en este trabajo y otros con un número muy pequeño de ejemplares. Para estos últimos grupos no fue posible realizar análisis estadísticos intragrupo. La distribución de las especies en los diversos grupos taxonómicos se indican en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Distribución de especies en los diversos grupos taxonómicos.

Grupo taxonómico	Frecuencia	Porcentaje	
Trimerophytophyta	15	8.38	
"Protracheophyta" (grado)	5	2.79	
Rhyniophyta	32	17.88	
Zosterophyllophyta y Barinophytaceae	47	26.26	
Lycophyta	37	20.67	
Sphenophyta	2	1.12	
"Helechos"	Rhacophytales	3	1.68
	Cladoxylales	12	6.70
	Iridopteridales	3	1.67
Progymnospermophyta	9	5.02	
Pteridospermophyta	2	1.12	
<i>incertae sedis</i>	12	6.70	

4.2. EVALUACIÓN DEL USO DE ECUACIONES ALOMÉTRICAS

Uno de los objetivos de este trabajo fue realizar una evaluación de las ecuaciones alométricas para estimar la altura en plantas fósiles. Esta evaluación se realizó contrastando las estimaciones obtenidas mediante el uso de estas ecuaciones (Apéndice II) contra las alturas citadas en la literatura y las calculadas biomecánicamente (Speck y Vogellehner, 1994). Desafortunadamente se cuenta únicamente con un número pequeño de alturas calculadas de forma biomecánica, como se puede apreciar en el Cuadro 4, y solamente se han realizado para algunas plantas herbáceas.

Cuadro 4. Comparación entre las alturas citadas en la literatura, las obtenidas alométricamente y las calculadas por métodos geométricos y biomecánicos (Speck y Vogellehner, 1994). D: diámetro del eje (mm) utilizado si difiere del considerado en este trabajo, G: cálculo de la altura por métodos geométricos, F: cálculo de la altura por método funcional (biomecánico), S: factor de seguridad utilizado en el cálculo, *alturas obtenidas fuera del intervalo de aplicación de las ecuaciones alométricas.

Especie	Altura citada (cm)	Altura calculada alométricamente (cm)	Altura calculada geométrica y biomecánicamente (cm)
TRIMEROPHYTOPHYTA			
<i>Psilophyton dawsonii</i>	--	20 (D=4) 14 (D=3)	F 75, 125 (D=3)
<i>Psilophyton forbesii</i>	60 a 200	56.4	
<i>Psilophyton charientos</i>	50	20	
<i>Psilophyton dapsile</i>	25 a 30	8.4	
<i>Psilophyton microspinosum</i>	60 a 100	20	
<i>Psilophyton princeps</i>	100	64.6	
<i>Pertica quadrifaria</i>	100 a 200	109.2	
<i>Pertica varia</i>	200 a 300	99.8	
<i>Pertica dalhousii</i>	≥100	90.7	
RHYNIOPHYTA			
<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>	18 a 20	24.6	G 18.4, intervalo de 16.5 a 20.8 (D=2 a 3); F 21.5 (s=1.5), 12.9 (s=2.5)
<i>Cooksonia caledonica</i> <i>C. pertoni</i> <i>Cooksonia</i> sp.	10 a 15	5.9 (D=1.5) 7.3 (D=1.8) 9.4 (D=2.2)	Sin esteroma: F 9.8 (s=2.5), 18.6 (s=1.5 y D=2) Con esteroma: F 24.8 a 57.9

4. RESULTADOS

<i>Steganotheca striata</i>	≥5	2.7	
<i>Renalia hueberi</i>	≥20	5.9	
<i>Renalia graberti</i>	>100	33.5	
<i>Stockmansella renyi</i>	10	14.5	
<i>Taeniocrada decheniana</i>	>200	109.2	
ZOSTEROPHYLLOPHYTA			
<i>Zosterophyllum rhenanum</i>	30	13.9	F 13.2 (s=2.5) a 24.8 (s=1.5)
<i>Zosterophyllum llanoveranum</i>	20	8.4 (D=2) 9.4 (D=2.2 Speck)	F 23.7 a 65.8 (D=2.2)
<i>Gosslingia breconensis</i>	≥50	20	F 50.9 (s=2.5); 84.8 (s=1.5)
<i>Hicklingia eduardii</i>	17	8.4	
<i>Sawdonia ornata</i>	30	64.6 o 26.6	
<i>Sawdonia acanthochea</i>	100	48.4	
<i>Serrulacaulis furcatus</i>	45 a 60	81.7	
<i>Discalis longistipa</i>	20 a 30	26.6	
<i>Thrinakophyton formosum</i>	9	12.8	
<i>Gumuaia zyzzata</i>	10	26.6	
<i>Wenshania zhichangensis</i>	≥10	14.5	
<i>Protobarinophyton pennsylvanicum</i>	≥20	20	
<i>Protobarinophyton obrutschewii</i>	30	40.8	
<i>Pectinophyton norvegicum</i>	11	26.6	
<i>Chaleuria cirrosa</i>	100	64.6	
<i>Enigmophyton superbum</i>	>100	26.6	
LYCOPHYTA			
<i>Asteroxylon mackiei</i>	50	64.6	G 58.9 F 57.8 (s=1.5), 34.7 (s=2.5)
<i>Drepanophycus spinaeformis</i>	100	270 (D=3) 420 (D=4.2)	G 74.5, intervalo 61.9 a 91.4; F 58.9, 103.5 con D=3
<i>Leclercqia complexa</i>	≥100	109 (D=15) 41 (D=7)	F 85.4 (s=2.5), 142.4 (s=1.5) con D=7
<i>Protolepidodendron scharianum</i>	20 a 30	109.2	
<i>Estinnophyton gracile</i>	50	23.2	
<i>Cyclostigma kiltorkense</i>	200 a 800	2170	
<i>Protolepidodendropsis pulchra</i>	150 a 200	1120	
<i>Clevelandodendron ohioensis</i>	125	226	
<i>Longostachys latisporophyllum</i>	150	437	
<i>Chamaedendron multisporangiatum</i>	50	40.8	
<i>Atasudendron mirum</i>	300	1200	
SPHENOPHYTA			
<i>Pseudobornia ursina</i>	1500 a 2000	4450	
IRIDOPTERIDALES			
<i>Iridopteris</i> sp.	200	600	
RHACOPHYTALES			
<i>Rhacophyton zygopteroides</i>	100	123	
<i>Rhacophyton ceratangium</i>	150 a 200	256	

4.2. EVALUACIÓN DEL USO DE ECUACIONES ALOMÉTRICAS

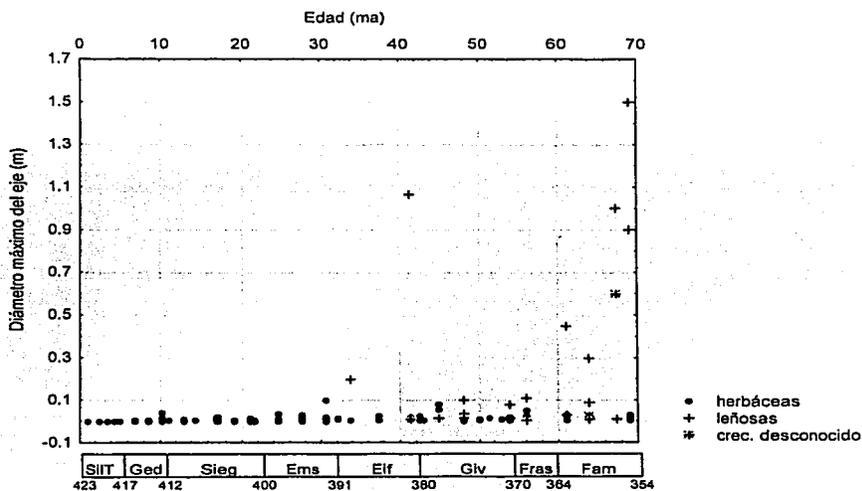
<i>Protopteridophyton devonicum</i>	50	20	
CLADOXYLALES			
<i>Cladoxylon scoparium</i>	35	191	
<i>Calamophyton primaevum</i>	300	1350	
<i>Hyenia elegans</i>	50	81.7	
<i>Pseudosporochnus nodosus</i>	200 a 300	998	
<i>Xenocladia medullosina</i>	300 a 600	1050	
<i>Metacladophyton tetraaxylum</i>	100	191	
PROGYMNOSPERMOPHYTA			
<i>Eospermatopteris</i> sp.	1200	3990 *	
<i>Eddyia sullivanensis</i>	50	54.9	
<i>Archaeopteris</i> sp.	1200 o >1800	3730 *	
INCERTAE SEDIS			
<i>Sporogonites excellens</i>	<10	8.4	
<i>Oocampsa catheta</i>	≥100	160	
"PROTRACHEOPHYTA"			
<i>Aglaophyton major</i>	10 a 18	33.5	G 19.1, intervalo 17.5 a 21.0 F 33.2 (s=1.5), 19.9 (s=2.5)
<i>Horneophyton lignieri</i>	15 a 20	8.4	F 14.5 (s=2), 19.4 (s=1.5), 11.6 (s=2.5) con D=2.6

4. RESULTADOS

4.3. CAMBIO TEMPORAL DEL DIÁMETRO MÁXIMO DE LOS EJES A TRAVÉS DEL DEVÓNICO

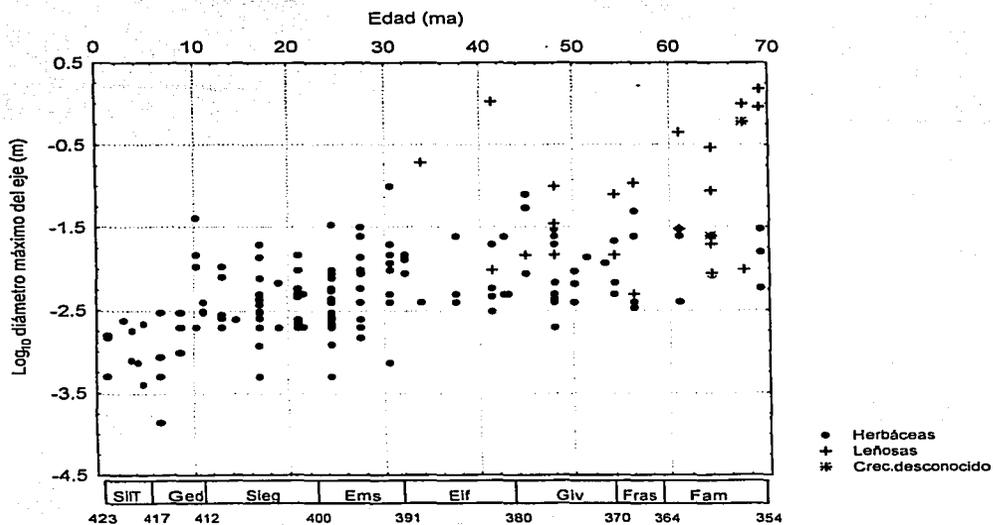
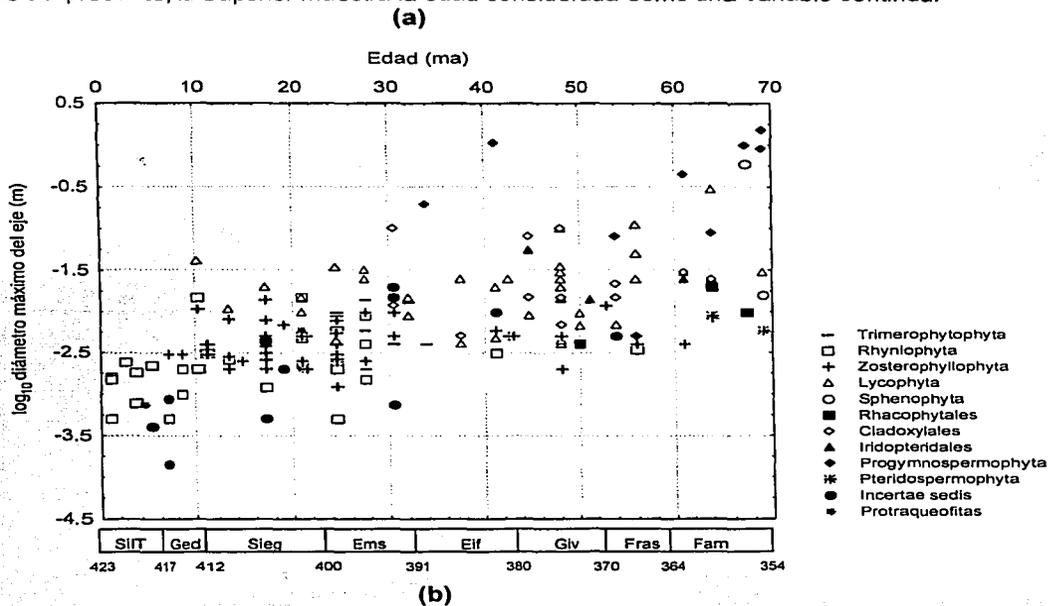
Al graficar el diámetro máximo contra la edad para las 179 especies es evidente la acumulación de la mayoría de las especies en un intervalo relativamente pequeño de diámetro, y únicamente algunas plantas sobresalen por sus diámetros mayores (Figura 5). La transformación logarítmica de la variable diámetro máximo permite visualizar de mejor manera la evolución de las tallas, al dar resolución en el intervalo en donde se acumula la mayor parte de las plantas (Figura 6).

Figura 5. Gráfica del cambio temporal del diámetro máximo del eje distinguiendo por tipo de crecimiento. La escala inferior muestra los pisos y el inicio de cada uno en millones de años antes del presente, la superior muestra la edad considerada como una variable continua.



4.3. CAMBIO TEMPORAL DEL DIÁMETRO MÁXIMO DE LOS EJES A TRAVÉS DEL DEVÓNICO

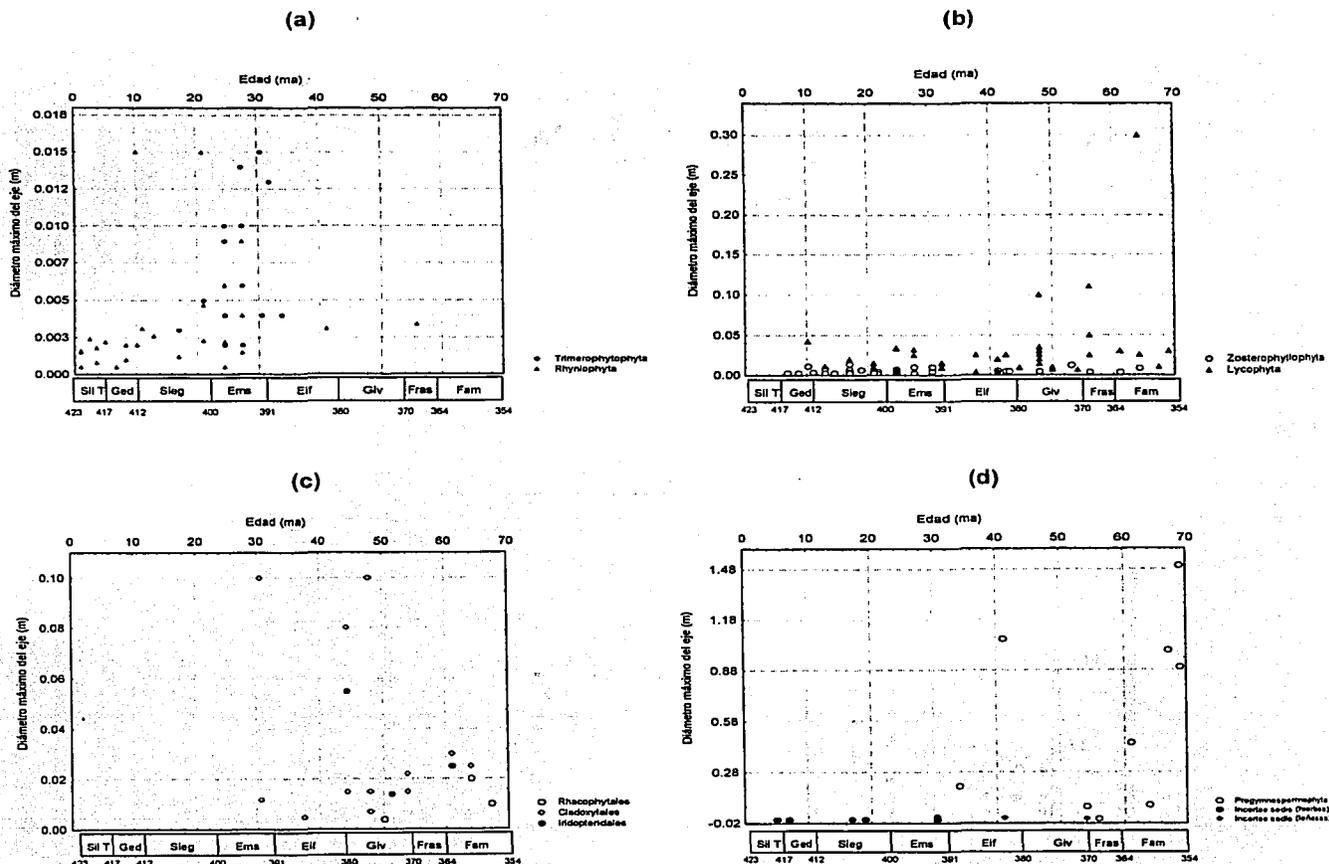
Figura 6. Gráfica del cambio temporal del \log_{10} del diámetro máximo del eje distinguiendo por grupo (a) y por tipo de crecimiento (b). La escala inferior muestra los pisos y el inicio de cada uno en millones de años antes del presente, la superior muestra la edad considerada como una variable continua.



4. RESULTADOS

A continuación se muestran las gráficas del cambio temporal del diámetro máximo de distintos grupos a través del Devónico (Figura 7). Los grupos con un número menor a tres especies no se muestran en estas gráficas, pero sí fueron incluidos en las gráficas generales.

Figura 7. Gráfica del cambio temporal del diámetro máximo del eje en diferentes grupos: (a) Rhyniophytina y Trimerophytophyta; (b) Zosterophyllophyta y Lycophyta; (c) "Helechos"; (d) Progymnospermophyta e *incertae sedis*. La escala inferior muestra los pisos y el inicio de cada uno en millones de años antes del presente, la superior muestra la edad considerada como una variable continua.



4.3. CAMBIO TEMPORAL DEL DIÁMETRO MÁXIMO DE LOS EJES A TRAVÉS DEL DEVÓNICO

Los coeficientes de correlación no paramétricos (Spearman) entre diámetro máximo y edad fueron obtenidos únicamente para algunos de los grupos; aquellos no incluidos en el Cuadro 5 no presentaron un número suficiente de elementos para poder realizar los cálculos. Los coeficientes significativamente distintos de cero son resaltados con negritas en el Cuadro 5 y subsecuentes.

Cuadro 5. Coeficientes de correlación de Spearman (R_{SP}) entre la edad y el diámetro máximo o la altura calculada y su prueba de significancia, para aquellos grupos taxonómicos con $n \geq 9$.

	DIÁMETRO MÁXIMO			ALTURA CALCULADA		
	n	R_{SP}	Valor p	n	R_{SP}	Valor p
Rhyniophyta	32	0.484	0.00499	28	0.475	0.0106
Trimerophytophyta	15	0.257	0.354	15	0.2574	0.354
Rhyniophyta- Trimerophytophyta	47	0.532	0.00012	43	0.485	0.001
Zosterophyllophyta y Barinophytaceae	47	0.246	0.095	47	0.246	0.095
Lycophyta	37	0.189	0.261	37	0.215	0.201
Zosterophyllophyta, Barinophytaceae y Lycophyta	84	0.452	0.000016	84	0.455	0.000013
Cladoxylales	12	0.169	0.598	12	0.096	0.766
Progymnospermophyta	9	0.410	0.273	9	0.410	0.273

La prueba no paramétrica de JT se realizó considerando a las plantas de los distintos pisos como poblaciones diferentes. Dicha prueba fue aplicada únicamente en algunos de los grupos taxonómicos con frecuencias mayores o iguales a dos por piso. En caso de que la frecuencia fuera tan pequeña para alguno de los pisos y hubiera una muestra suficiente en el resto, se realizó la prueba eliminando los pisos con pocas observaciones.

Esta prueba permite someter a consideración estadística la existencia de una ordenación en los parámetros de localización de distintas poblaciones (Hollander y Wolfe, 1973). Si la prueba es significativa querrá decir que dentro de las poblaciones consideradas (pisos o subdivisiones del Devónico) al menos una presenta aumento de dicho parámetro (en este caso la talla) respecto de la población que le antecede, y el resto de las poblaciones presenta igualdad en sus parámetros. Los resultados significativos se resaltan en el Cuadro 6.

4. RESULTADOS

Cuadro 6. Resultados para la prueba JT considerando todas las plantas y algunos grupos taxonómicos. Los valores en negritas representan resultados significativos.

	Media	Varianza	P-valor
Todas las plantas	10158.5	8.792	<0.0001
Rhyniophyta	215.5	1.745	0.0405
Zosterophyllophyta y Barinophytaceae	480.5	1.411	0.0792
Lycophyta	320.5	1.668	0.0477
Zosterophyllophyta, Barinophytaceae y Lycophyta	1943.0	4.002	<0.0001
Progymnospermophyta	15.0	0.701	0.2418

4.4. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA

Con el objetivo de conocer el cambio temporal de la variable diámetro máximo del eje a lo largo de todo el Devónico, se obtuvo la estadística descriptiva por piso para las herbáceas y posteriormente para todas las especies (leñosas y no leñosas); (Cuadro 7). La variable fue transformada con el objetivo de facilitar el análisis de los histogramas, que fueron elaborados considerando las especies herbáceas y todas las plantas (herbáceas y leñosas); (Figura 8).

4.4. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA

Cuadro 7. Estadística descriptiva para el diámetro máximo del eje (metros⁴) y para el log₁₀ de esta misma variable, (a) herbáceas, (b) herbáceas y leñosas. Q₁ y Q₃, primer y tercer cuartiles respectivamente.

(a) Herbáceas

	n	Diámetro máximo del eje (m ⁴)							Log ₁₀ diámetro máximo del eje (m ⁴)						
		Media	Mediana	Mínimo	Máximo	Q ₁	Q ₃	Amplitud	Media	Mediana	Mínimo	Máximo	Q ₁	Q ₃	Amplitud
Silúrico Tardío	9	13.3	15	4	24	7.5	18	20	1.05	1.18	0.60	1.38	0.88	1.26	0.778
Gediniano	16	57.6	25	1.4	420	9.4	35.5	418.6	1.34	1.39	0.15	2.62	0.97	1.55	2.477
Siegeniano	40	54.7	40.5	5	200	21.5	65	195	1.61	1.61	0.69	2.30	1.33	1.81	1.602
Emsiano	46	103.6	57.5	5	1000	27	120	995	1.78	1.76	0.69	3.00	1.43	2.08	2.301
Eifeliano	11	97.2	50	31	250	40	200	219	1.85	1.69	1.49	2.39	1.60	2.30	0.907
Givetiano	18	223.5	107.5	20	1000	50	250	980	2.09	2.03	1.30	3.00	1.69	2.39	1.699
Frasniano	7	166.3	70	34	500	40	250	466	2.02	1.85	1.53	2.69	1.60	2.39	1.167
Fameniano	9	171.7	160	40	300	85	250	260	2.14	2.20	1.602	2.48	1.93	2.39	0.875

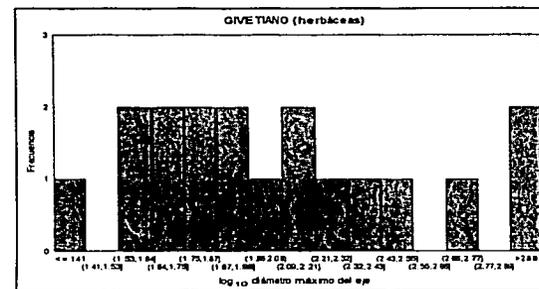
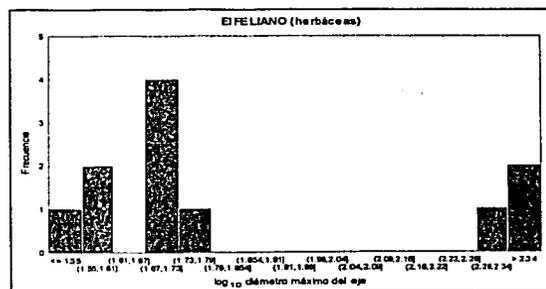
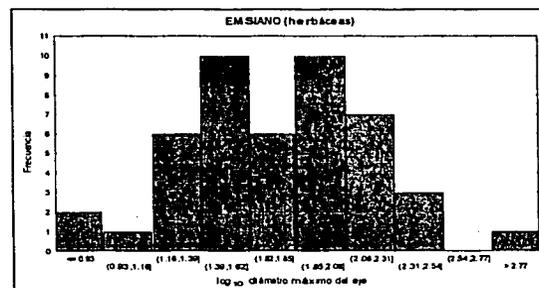
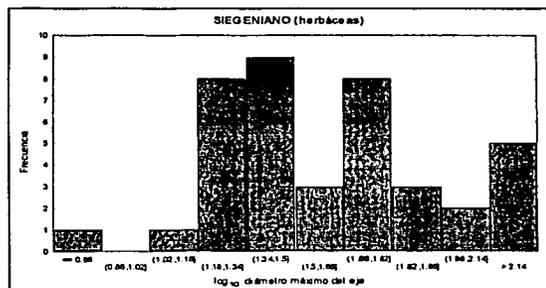
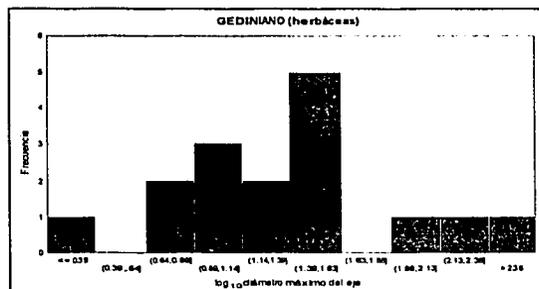
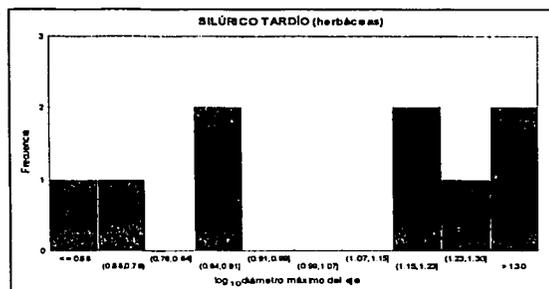
(b) Herbáceas y leñosas

	n	Diámetro máximo del eje (m ⁴)							Log ₁₀ diámetro máximo del eje (m ⁴)						
		Media	Mediana	Mínimo	Máximo	Q ₁	Q ₃	Amplitud	Media	Mediana	Mínimo	Máximo	Q ₁	Q ₃	Amplitud
Silúrico Tardío	9	13.3	15	4	24	7.5	18	20	1.05	1.18	0.60	1.38	0.88	1.26	0.78
Gediniano	16	57.6	25	1.4	420	9.4	35.5	418.6	1.34	1.39	0.15	2.62	0.97	1.55	2.48
Siegeniano	40	54.7	40.5	5	200	21.5	65	195	1.61	1.61	0.70	2.30	1.33	1.81	1.60
Emsiano	46	103.6	57.5	5	1000	27	120	995	1.77	1.76	0.70	3.00	1.43	2.08	2.30
Eifeliano	14	98.5	55	31	10670	48	250	10639	2.12	1.74	1.49	4.03	1.68	2.40	2.54
Givetiano	22	257.9	142.5	20	1000	68	300	980	2.16	2.15	1.30	3.00	1.83	2.48	1.70
Frasniano	11	296.7	150	34	1100	50	500	1066	2.18	2.18	1.53	3.04	1.70	2.70	1.51
Fameniano	21	2423.1	250	40	15000	100	3000	14960	2.69	2.40	1.60	4.18	2.00	3.48	2.57

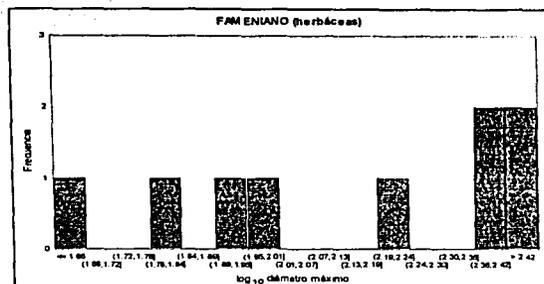
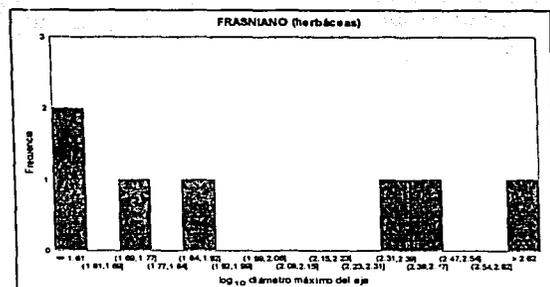
4. RESULTADOS

Figura 8. Histogramas de la variable \log_{10} del diámetro máximo del eje, en unidades de metros⁻⁴ para cada piso devónico. Se incluyen los histogramas las plantas herbáceas (a) y para todas las plantas (herbáceas y leñosas) (b), conjunto para el que solamente se muestra del Eifeliano al Fameniano, lapso en el que se registran plantas leñosas. Los pisos previos incluyen únicamente plantas herbáceas.

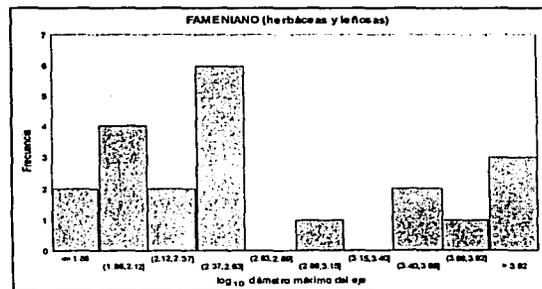
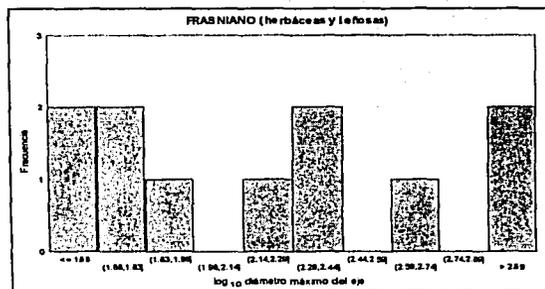
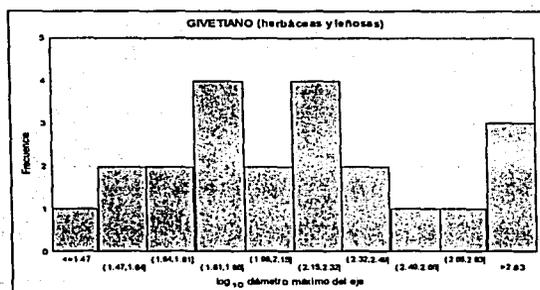
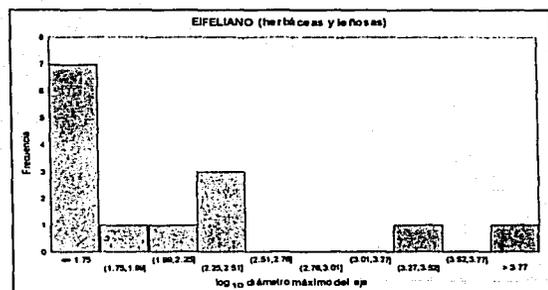
(a)



4.4. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA



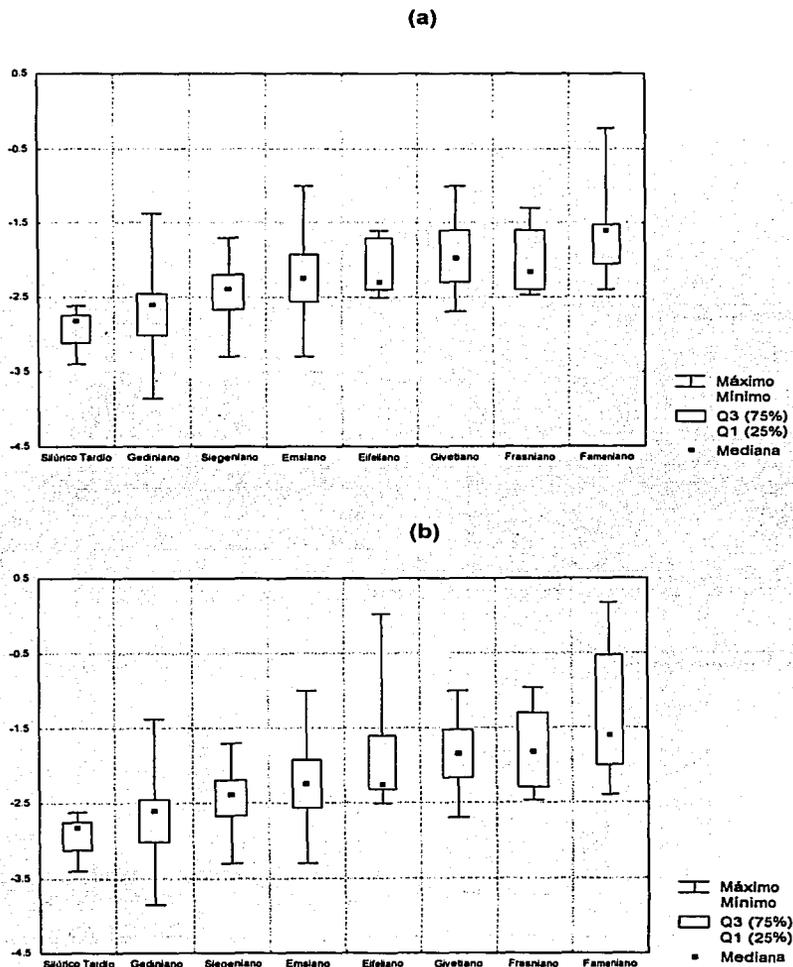
(b)



4. RESULTADOS

Para facilitar el análisis visual del cambio, se construyeron los diagramas de caja y bigotes para cada piso con base en el logaritmo en base diez del diámetro máximo del eje principal (Figura 9)

Figura 9. Diagramas de caja y bigotes para el \log_{10} del diámetro máximo del eje principal para cada piso devónico, (a) herbáceas y (b) herbáceas y leñosas.



4.4. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA

Para refinar el análisis de la tendencia al aumento del diámetro máximo del eje, se calcularon los coeficientes de correlación de Spearman para cada subdivisión del Devónico (Temprano, Medio y Tardío) y posteriormente para cada piso. Los resultados se muestran en los Cuadros 8 y 9.

Cuadro 8. Correlaciones entre la edad y el diámetro máximo del eje por división del Devónico considerando todas las plantas (herbáceas y leñosas) y significancia estadística de la correlación.

Silúrico Tardío a Devónico Temprano	107	0.448	0.000001
Devónico Medio	36	0.024	0.89014643
Devónico Tardío	32	0.318	0.07576386

Cuadro 9. Correlaciones entre la edad y el diámetro máximo del eje por piso, para las herbáceas y para todas las plantas (herbáceas y leñosas), señalando nivel de significancia de la correlación.

	Herbáceas y Leñosas			Herbáceas		
	N	R _S	VALOR P	N	R _S	VALOR P
Silúrico Tardío	9	-0.085	0.827	9	-0.085	0.827
Gediniano	16	0.754	0.0008	16	0.754	0.0008
Siegeniano	40	0.086	0.599	40	0.086	0.599
Emsiano	46	0.472	0.0009	46	0.472	0.0009
Eifeliano	11	0.279	0.406	14	0.044	0.881
Givetiano	18	-0.308	0.213	22	-0.358	0.102
Frasniano	7	0	---	11	-0.087	0.799
Fameniano	9	-0.039	0.920	21	0.139	0.546

De nuevo, fue calculado el coeficiente de correlación de Spearman pero en esta ocasión para relacionar la edad y algunas medidas estadísticas (media, mediana, mínimo, máximo y amplitud). Esto permitió conocer si existía o no un aumento temporal en estas medidas (Cuadro 10).

4. RESULTADOS

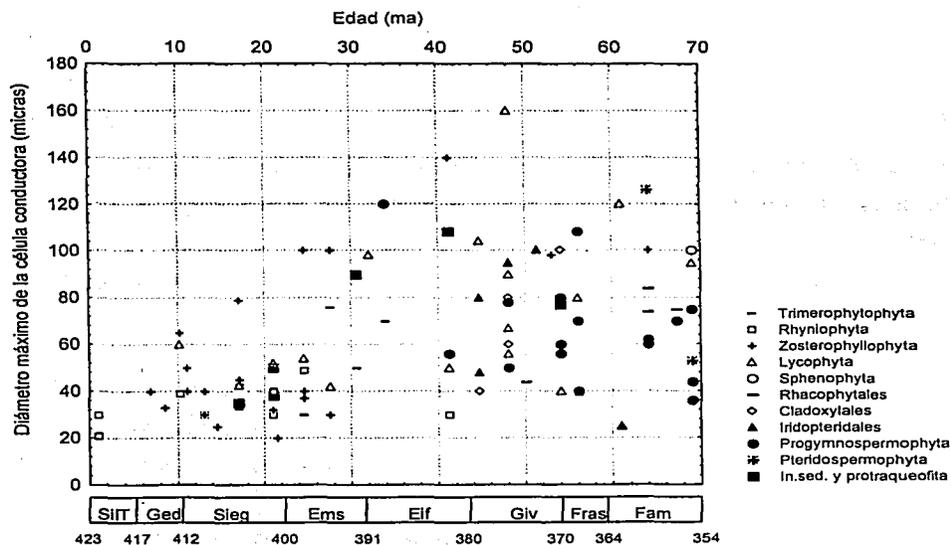
Cuadro 10. Coeficientes de correlación entre la edad y algunas estadísticas (media, mediana, mínimo, máximo y amplitud) separando el análisis para las plantas herbáceas y para las herbáceas y leñosas.

		Herbáceas			Herbáceas y leñosas		
		n	r	p	n	r	p
Todos los pisos	Edad y media	26	0.668	0.0002	26	0.8099	<0.0001
	Edad y mediana	23	0.765	<0.0001	25	0.812	<0.0001
	Edad y mínimo	26	0.772	<0.0001	26	0.772	<0.0001
	Edad y máximo	26	0.432	0.0276	26	0.719	<0.0001
	Edad y amplitud	22	0.553	0.0076	25	0.763	<0.0001
Silúrico Tardío a Devónico Temprano	Edad y media	13	0.736	0.0041	13	0.736	0.0041
	Edad y mediana	13	0.766	0.0023	13	0.766	0.00228
	Edad y mínimo	13	0.374	0.2082	13	0.374	0.2083
	Edad y máximo	13	0.672	0.0118	13	0.672	0.0118
	Edad y amplitud	13	0.561	0.0459	13	0.561	0.0459
Devónico Medio	Edad y media	8	0.571	0.1390	8	-0.381	0.3518
	Edad y mediana	6	0.667	0.1481	7	0.036	0.9389
	Edad y mínimo	8	0.317	0.4439	8	0.317	0.444
	Edad y máximo	8	0.096	0.8214	8	-0.647	0.0831
	Edad y amplitud	6	-0.029	0.9571	7	-0.5	0.2532
Devónico Tardío	Edad y media	5	-0.2	0.7471	5	-	-
	Edad y mediana	4	0.800	0.1999	5	0.872	0.0539
	Edad y mínimo	5	0.600	0.2847	5	0.600	0.2848
	Edad y máximo	5	-0.103	0.8695	5	-	-
	Edad y amplitud	3	0.5	0.6666	5	-	-

4.5 ANÁLISIS DEL CAMBIO TEMPORAL DE LAS CÉLULAS CONDUCTORAS

Este análisis fue llevado a cabo con las 95 especies que presentaron información relativa a las células conductoras de agua (traqueidas o células de otra naturaleza). Las pruebas realizadas para conocer si existe o no una tendencia al aumento del diámetro de la célula conductora, se muestran a continuación (Figura 10).

FIGURA 10. Gráfica del diámetro máximo de la célula conductora contra la edad, distinguiendo por grupo taxonómico. La escala inferior muestra los pisos y el inicio de cada uno en millones de años antes del presente, la superior muestra la edad considerada como una variable continua.



4. RESULTADOS

Los cálculos del coeficiente de correlación de Spearman mostraron que dicho coeficiente es significativo únicamente cuando se consideran todas las plantas (herbáceas y leñosas) y para el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta (Cuadro 11).

Cuadro 11. Coeficientes de correlación de Spearman entre la edad y el diámetro máximo de la célula conductora o la célula conductora primaria (sea o no traqueida), y significancia estadística.

	Célula conductora			Célula conductora primaria		
	n	R _s	Valor p	n	R _s	Valor p
Todos los grupos	95	0.5114	<0.00001	85	0.5645	<0.00001
Rhyniophyta	11	0.4744	0.1404	11	0.4744	0.1404
Trimerophytophyta	7	0.739	0.0579	7	0.739	0.0579
Rhyniophyta- Trimerophytophyta	18	0.507	0.0318	18	0.507	0.0318
Zosterophyllophyta y Barinophytaceae	22	0.368	0.0923	22	0.368	0.0923
Lycophyta	16	0.434	0.093	16	0.434	0.093
Zosterophyllophyta, Barinophytaceae y Lycophyta	38	0.564	0.000224	38	0.564	0.000224
Cladoxylales	5	0.649	0.236	4	0.632456	0.367544
Progymnospermophyta	16	-0.279	0.295	8	0.161569	0.702290

La prueba de JT para la variable diámetro máximo de la célula conductora considerando los diferentes pisos devónicos como poblaciones distintas, es significativa al incluir a todas las plantas ($J=2672.0$, $Z=4.947$, $p<0.0001$) y también para las herbáceas ($J=1279.5$, $Z=3.994$, $p<0.0001$), indicando que existe al menos un par de pisos con incremento significativo en el diámetro de las traqueidas.

Al comparar las partes temprana (incluyendo al Silúrico Tardío), media y tardía del Devónico, se obtuvo que la prueba JT es significativa si se incluyen ya sea todas las especies ($J=2095$, $Z=4.526$, $p<0.0001$), o bien, únicamente las herbáceas ($J=827.0$, $Z=3.3142$, $p=0.0005$).

La prueba JT realizada para los pisos contenidos entre el Silúrico Tardío y el Devónico Temprano es significativa ($J=415.5$, $Z=2.133$, $p=0.0165$), pero no lo es al analizar los pisos incluidos del Devónico Medio al más Tardío ($J=450.5$, $Z=-0.399$, $p=0.345$). El análisis por grupo no se pudo realizar pues la frecuencia por piso no era suficiente para aplicar la prueba JT.

5. DISCUSIÓN

5.1. EVALUACIÓN DEL USO DE ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA INFERIR LAS TALLAS DE PLANTAS DEVÓNICAS

Con la finalidad de hacer un contraste entre las alturas de las plantas consideradas calculadas alométricamente y otros métodos se decidió hacer una comparación con las alturas publicadas y las calculadas por métodos biomecánicos. Este tipo de contraste tiene implicaciones metodológicas importantes puesto que se realiza entre estimaciones y no entre un estimado y la talla real, pero dado el objeto de estudio, es el único procedimiento que se puede seguir.

5.1.1 Comparación entre la altura calculada alométricamente y la altura publicada en la literatura

En algunos casos es posible encontrar estimaciones de la altura de una especie en la literatura, mismas que son obtenidas de muy diversas maneras por los especialistas. Una de éstas consiste en medir la tasa de adelgazamiento de los ejes para estimar la posible longitud del mismo; otras más se basan en tanteos o dan la longitud máxima conocida de un resto como límite inferior para la altura de la planta. En la mayoría de los casos es difícil o imposible conocer cómo los autores obtuvieron tal estimación, pero cuando la metodología es explícita y no correspondía al tamaño máximo del resto fósil, tal talla fue considerada para la comparación con las tallas obtenidas a partir de las ecuaciones alométricas.

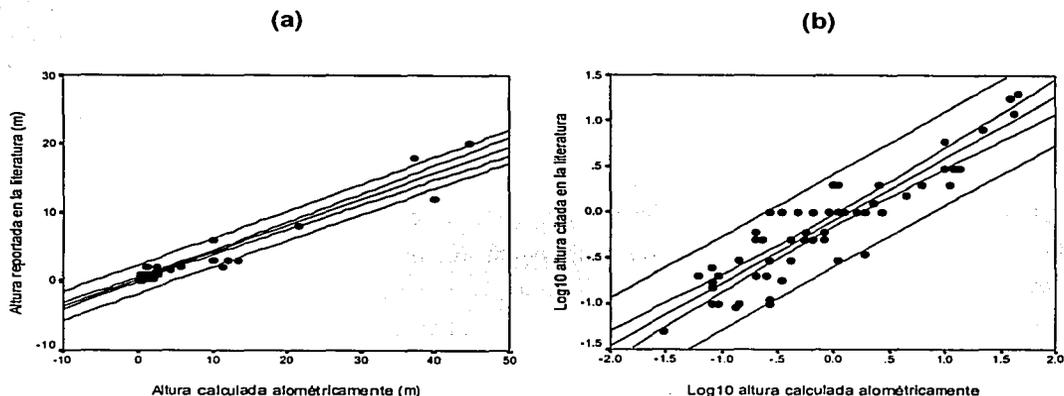
En el Cuadro 4 es posible ver las diferencias entre las estimaciones alométricas y las alturas reportadas en la literatura para algunos especies devónicas. En el caso en que la literatura reporta un intervalo de altura para una especie, se consideró el valor más cercano al obtenido por la ecuación alométrica.

La Figura 11a muestra la regresión de la altura citada y la calculada alométricamente incluyendo las bandas de confianza y las de predicción. La pendiente de la recta ajustada es menor a uno, esto es consecuencia de que las alturas calculadas parecen ser

5. DISCUSIÓN

consistentemente mayores que aquellas inferidas por los especialistas. Existe también una tendencia a que los puntos estén fuera de las bandas de predicción para alturas mayores. La transformación de las dos variables utilizando el logaritmo en base 10 permite apreciar de mejor manera la ubicación de las parejas en las bandas (Figura 11b). Es evidente la dispersión considerable y el hecho de que los puntos caen principalmente dentro de las bandas de predicción, aunque existen algunos que continúan excediendo el ancho de estas bandas.

Figura 11. Recta ajustada, bandas de confianza y predicción para la regresión de las variables altura citada y altura calculada alométricamente (a) y para la transformación de estas variables (b).



Clevelandodendron ohioensis, una licofita que mide 1.25 m desde la base hasta el estróbilo, representa uno de los raros hallazgos de un ejemplar completo. La altura calculada para esta especie mediante ecuaciones alométricas es de 2.26m, lo que representa un metro de diferencia respecto a la altura real de la planta.

La información que proveen estas gráficas y el analizar los datos con diferencias extremas del Apéndice II conduce a cuestionar el uso acrítico de las ecuaciones alométricas para grandes valores de diámetro. Para diámetros mayores, hay grandes discrepancias en la forma de estimar la altura de una planta fósil. La altura propuesta por los especialistas es frecuentemente más pequeña que la altura calculada mediante ecuaciones alométricas, y ante la imposibilidad de conocer la talla real, sería recomendable elegir la altura calculada por el

5.1. EVALUACIÓN DEL USO DE ECUACIONES ALOMÉTRICAS PARA INFERIR LAS TALLAS DE PLANTAS DEVÓNICAS

método alométrico. Si bien es cierto que estas ecuaciones fueron generadas a partir de plantas actuales, que pueden no ser análogas en crecimiento a algunas especies devónicas, dichas ecuaciones reflejan la relación entre el diámetro y la altura de una planta, misma que resulta de principios físicos básicos. El cálculo de la altura fundamentada en un principio de este tipo, es evidentemente mejor que la estimación a partir de criterios subjetivos.

5.1.2. Comparación entre la altura calculada por métodos alométricos y por métodos biomecánicos

En un interesante trabajo, Speck y Vogellehner (1994) realizaron estimaciones biomecánicas para diversas plantas devónicas. En el Cuadro 4 se incluyen las estimaciones obtenidas con este método para las plantas analizadas por estos autores. Algunas corresponden a especies que presentan un tejido hipodérmico particular, el esteroma. Este tejido se encuentra bien desarrollado en el eje de varias plantas terrestres tempranas de las que se conoce la anatomía. Está formado por células con varias capas parietales resistentes al decaimiento (Edwards, 1993). El esteroma puede ser continuo como en algunas Zosterophyllophyta, o discontinuo como se presenta en taxa con corteza tipo sparganum (haces alternos de fibras y parénquima formando una capa discontinua); (Kenrick y Crane, 1997).

La diferencia entre las alturas calculadas a través de ecuaciones alométricas y aquellas obtenidas mediante consideraciones biomecánicas para plantas sin y con esteroma es marcada. Las estimaciones de las tallas para el primer grupo obtenidas con ambos métodos son muy similares y también son muy parecidas a lo reportado en la literatura como la altura probable para las diferentes especies. El factor de seguridad para obtener la altura "biomecánica" que más se aproxime a la "alométrica" varía según la especie.

La situación es diferente para plantas con esteroma, pues el método biomecánico genera alturas que son siempre muy superiores a las obtenidas alométricamente considerando un crecimiento herbáceo (Cuadro 12). Las estimaciones biomecánicas son además, más cercanas a las alturas citadas en la literatura.

5. DISCUSIÓN

La diferencia en los cálculos de la altura puede atribuirse a que las especies con esteroma fueron consideradas como plantas de hábito herbáceo para la obtención de la altura alométrica. Las plantas que presentan este tejido pueden compararse con plantas leñosas, ya que el esclerénquima y la madera tienen propiedades mecánicas similares (Niklas, 1992). Este tejido permite un "comportamiento leñoso" en plantas como las palmas. Con esta consideración, la altura alométrica de estas plantas obtenida con base en la ecuación para organismos leñosos da como resultado alturas más cercanas a las biomecánicas y a las reportadas en la literatura.

Cuadro 12. Comparación de alturas calculadas alométricamente (consideración de hábito herbáceo y leñoso) y biomecánicamente para las especies con esteroma en Speck y Vogellehner (1994). D: diámetro en mm a partir del cual se calculó la altura.

ESPECIES CON ESTEROMA	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (cm)		ALTURA CALCULADA BIOMECÁNICAMENTE (cm)
	Considerando hábito herbáceo	Considerando hábito leñoso	
<i>Psilophyton dawsonii</i>	20 (D=4); 14 (D=3)	42 (D=4); 29 (D=3)	75, 125 (D=3)
<i>Cooksonia</i> sp.	<10	19 (D=2.2)	24.8 a 57.9
<i>Zosterophyllum llanoveranum</i>	8.4 (D=2); 9.4 (D=2.2)	19 (D=2.2); 17 (D=2)	23.7 a 65.8 (D=2.2)
<i>Goslingia breconensis</i>	20	42	50.9 a 84.8
<i>Leclercqia complexa</i>	109 (D=15); 41 (D=7)	82 (D=7)	85.4 a 142.4 (D=7)

Se puede concluir de esta parte que la sólo clasificación de las especies como leñosas y no leñosas es insuficiente para obtener la altura por el procedimiento alométrico, pues equivalentes mecánicos de la madera pueden encontrarse en un tejido primario: el esclerénquima. El conocimiento preciso de la anatomía adquiere mayor relevancia, pues permitirá ubicar mejor a la especie en alguno de los dos tipos de crecimiento para el posterior uso de las ecuaciones alométricas.

La aplicación de las ecuaciones alométricas para aproximar el tamaño de la planta debe tener presente que la estimación puede ser bastante gruesa. Su uso exige conocer si el fragmento fósil corresponde a la parte basal de la planta, además del hábito. Se ha mostrado que en ocasiones es necesario tener un conocimiento mayor de la anatomía de la planta para obtener una mejor aproximación. Las ecuaciones han sido generadas a partir de relaciones alométricas en plantas actuales, cuya diversidad en estrategias de crecimiento es reducido en comparación

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

con las plantas devónicas. Es posible que por esta razón, la aplicabilidad de las ecuaciones en algunas de las especies sea cuestionable, sobre todo aquellas arbóreas o arborescentes sin contraparte actual en su estrategia de crecimiento.

Otra dificultad para la aplicación de las ecuaciones proviene de la discusión en torno a la reconstrucción de algunas de las plantas y a su forma de crecimiento. Si bien la mayoría de las plantas consideradas en este trabajo han sido reconstruidas con ejes de crecimiento erecto, algunas especies pudieron ser decumbentes o semiprostradas y otras pudieron haber sido acuáticas, según algunos autores. De ser correctas estas reconstrucciones, surgirían problemas pues las ecuaciones fueron generadas para plantas actuales con ejes erectos. El crecimiento en manchones monotípicos, común entre algunas de las plantas más antiguas, pudo facilitar mayores alturas mediante el soporte mutuo de los ejes. En este caso, las ecuaciones alométricas pueden subestimar la talla que estos organismos pudieron haber alcanzado. Una situación similar se presentaría en algunos helechos primitivos cuyas ramas terminadas en forma de gancho pudieron proveer sostén a partir de plantas vecinas (Schultka, 1978).

De cualquier forma, las ecuaciones alométricas están fundamentadas en relaciones proporcionales entre partes y reflejan principios biofísicos básicos que seguramente afectaron de manera similar a las plantas en el pasado (uniformitarismo biológico). Por lo tanto, deben proporcionar estimaciones considerablemente más adecuadas que aquellas obtenidas por tanteo o algún otro método informal y requerirán menos tiempo y esfuerzo que los cálculos biomecánicos.

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

Aunque se contaba con una altura calculada para el análisis de la tendencia evolutiva, esta última fue abordada a partir del diámetro máximo de los ejes principales. Aún cuando el diámetro de un eje puede variar con los procesos de fosilización, permanece como una variable de medición directa, a diferencia de la altura que es una estimación. Dada la

5. DISCUSIÓN

covarianza entre el diámetro y la altura en las plantas (reflejada en sus relaciones alométricas), esta primera variable es una buena aproximación al tamaño.

Al considerar las 179 plantas y graficar su diámetro contra la edad es posible observar que la gran mayoría se acumula por debajo de los 3.5 centímetros de diámetro (Figura 5). Para dar resolución a los datos, se decidió transformar la variable utilizando el logaritmo en base diez. Esta nueva gráfica (Figura 6a y 6b) muestra que las plantas con registro silúrico tienen el menor diámetro. Las plantas ubicadas en el Devónico Inferior incluyen únicamente plantas herbáceas pertenecientes principalmente a las Rhyniophyta, Zosterophyllophyta, Trimerophytophyta y Lycophyta. Para el Devónico Medio y Superior se reconoce un conjunto mucho más grande de plantas como las Progymnospermophyta, los "helechos primitivos" (Cladoxylales, Rhacophytales e Iridopteridales), las Pteridospermophyta y muchas Lycophyta que presentan tallas considerablemente mayores. Algunos grupos desarrollan tallas arborescentes, principalmente por la aparición del crecimiento secundario.

El tamaño puede ser considerado una variable de estado, y puede aplicársele la definición de McKinney (1990a). Bajo esta definición, una tendencia evolutiva en el tamaño implicaría un cambio persistente (raramente monótono) con un aumento en esta variable a lo largo del tiempo. Hay dificultades al utilizar esta definición en tendencias que involucran cladogénesis. El número de linajes considerados aumenta y es poco probable encontrar cambios sostenidos en grupos con devenires evolutivos independientes, excepto en el caso en donde exista una fuerte presión de selección.

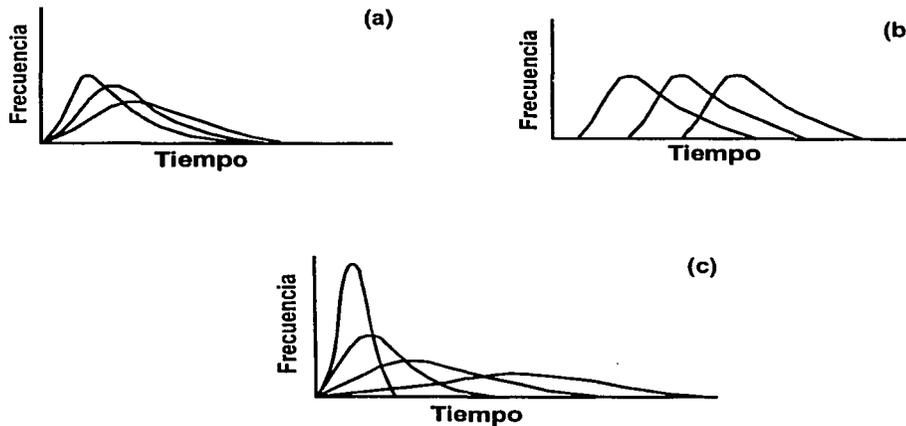
En el reconocimiento de la tendencia al aumento de talla en las plantas devónicas, y de manera frecuente en otros grupos, ha jugado un papel muy importante el tamaño máximo, que indudablemente se incrementó desde las pequeñas plantas silúricas hasta los grandes árboles del Devónico más Tardío. La distribución de las tallas en el resto de los organismos ha sido prácticamente ignorada, aunque se ha mencionado la prevalencia de tallas pequeñas a lo largo del periodo.

Una tendencia al incremento del tamaño máximo (Figura 12a) implicaría una dinámica y posiblemente una causalidad muy distintas de las que tendría una tendencia con un

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

corrimiento hacia la derecha (hacia el incremento) de la distribución de las tallas (Figura 12b). Encajonar una tendencia cladogenética en uno u otro caso puede ser muy complicado y no debe descartarse la presencia de ambos (Figura 12c). Sin embargo, aproximar el caso bajo estudio a alguna de las dos dinámicas puede generar preguntas interesantes sobre patrones macroevolutivos.

Figura 12. Contraste entre tres posibles dinámicas de cambio temporal para las tallas. (a) Las distribuciones tienen la cola izquierda anclada en un mismo punto, hay un aumento temporal en la varianza al incrementarse los tamaños máximos. (b) Distribuciones con un evidente corrimiento hacia mayores tallas. (c) Aumento de tallas máximas y ligero corrimiento de la media de la distribución hacia mayores tamaños.



La vegetación devónica incluyó una gran cantidad de plantas pertenecientes a diferentes grupos cuyas relaciones filogenéticas no se conocen bien o son totalmente desconocidas. Por tanto, al estudio de la tendencia incluyendo a todos los grupos devónico no puede dársele seguimiento en un contexto filogenético. En este trabajo, las especies fueron consideradas como un grupo "funcional" que compartió el tiempo, aunque no necesariamente el espacio como lo indican los incipientes estudios paleoecológicos de comunidades devónicas. La condición vascular prevalece en casi todas las plantas incluidas en el análisis, pero existen especies sumamente problemáticas con células de distinta naturaleza, algunas de las cuales parecen tener un nivel briofítico. La interpretación de una tendencia basada en linajes tan diferentes tiene varias implicaciones que se mencionarán a lo largo de esta discusión.

Dado el interés por conocer lo que sucede con el grueso de los organismos al interior de la distribución de las tallas, la mediana y los cuartiles pueden resultar sumamente útiles, sobre todo si la distribución es asimétrica, como en este caso. La mayor parte de las plantas en este estudio son herbáceas, en parte debido al sesgo que favoreció su inclusión y que ha sido ya mencionado en los resultados. No se considera que dicho sesgo sea muy relevante, de hecho para determinar si existe o no una tendencia, las plantas herbáceas pueden resultar más importantes que las plantas leñosas. Una de las razones es que las plantas con crecimiento primario pueden dar un indicio parcial de la importancia de la presión selectiva hacia tallas mayores. El crecimiento primario tuvo una expresión diferencial de tallas, posibilitada por distintas estrategias para mantener los ejes erectos. De existir realmente una tendencia conducida principalmente por selección, las plantas herbáceas deberían mostrar un corrimiento temporal hacia alturas mayores, y aquellas estrategias que permitieran alcanzarla se verían favorecidas. La talla máxima crítica para cada estrategia de crecimiento se desconoce, pero es claro que ésta es menor para un sistema turgente que para uno basado en tejidos mecánicamente fuertes. La tendencia evolutiva debe presentarse entonces entre las plantas de crecimiento primario y no solamente ser el resultado del paso de plantas herbáceas a plantas con crecimiento leñoso.

Un aspecto muy importante para entender una tendencia evolutiva es el reconocimiento de la dinámica del cambio temporal de la talla a diferentes escalas. La tendencia a mayor escala estaría representada por lo que sucede con todas las plantas, independientemente de su afinidad filogenética, mientras que la disección de la dinámica de acuerdo al grupo taxonómico permite abordar el cambio a escalas menores.

5.2.1. Aumento de talla a escalas mayores: análisis de todas las plantas devónicas

En la Figura 13 es posible apreciar el cambio de dos medidas de tendencia central (mediana y media) y del máximo y mínimo por cada subdivisión de los pisos devónicos. Es evidente el efecto engañoso que tiene el uso del diámetro máximo sobre el reconocimiento de una tendencia. La media tiene un efecto parecido aunque menor y la mediana muestra una variación muy pequeña a lo largo del tiempo. Por último, el mínimo no muestra cambios significativos a esta escala, aunque es posible apreciar un ligero aumento de los valores

5.2 ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

mínimos de diámetro máximo por subdivisión del piso en la Figura 14. El incremento del mínimo no parece ser muy significativo y no es sostenido (existen picos), y de acuerdo a McShea (1994), un clado con esta característica puede tratarse de un sistema pasivo o conducido donde la fuerza que lleva al aumento es muy pequeña.

Figura 13. Cambios en algunas medidas de tendencia central referidas a la talla a lo largo del Devónico.

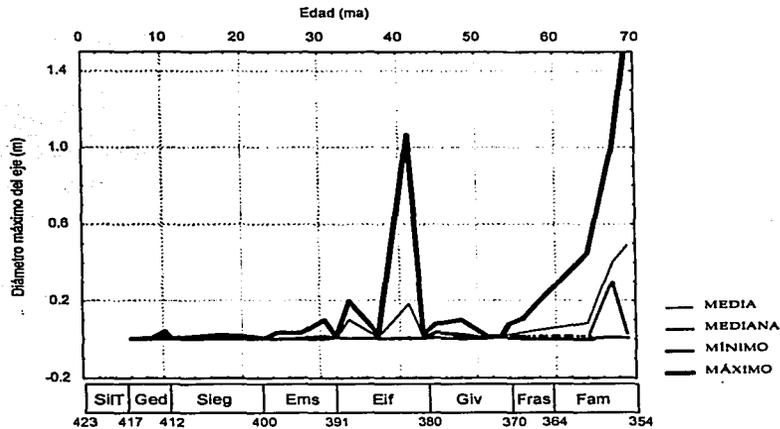
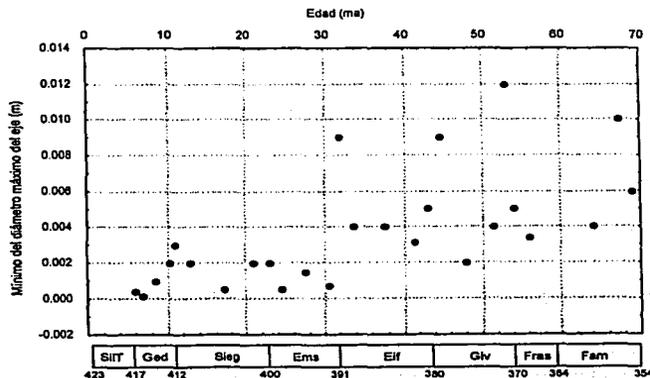


Figura 14. Tamaños mínimos del diámetro máximo a lo largo del Devónico.



5. DISCUSIÓN

El coeficiente de correlación de Spearman sugiere que las plantas devónicas tienden a aumentar su tamaño a lo largo del periodo ($R=0.64$, $p<0.0001$) y la prueba de JT también confirma un aumento en al menos dos de los pisos y un no decremento en el resto ($J=10158.5$, $Z=8.792$, $p<0.0001$). Al considerar únicamente a las plantas herbáceas, la prueba JT es también significativa ($J=7112.5$, $Z=6.845$, $p<0.0001$).

Las Figuras 5 y 6b muestran que las plantas leñosas parecen formar un grupo distinto al de las herbáceas y son las que presentan aumentos importantes en diámetro y presumiblemente en talla. Es por esto que una gran parte del análisis posterior se efectúa para las herbáceas por separado.

Se retomó la recomendación de Stanley (1973) sobre el uso de histogramas de la variable tamaño en lugar de la utilización de tendencias centrales o valores extremos. Los histogramas del logaritmo del diámetro máximo para los diferentes pisos se resumen en la Figura 8a y 8b y la estadística descriptiva para las especies herbáceas se presenta en el Cuadro 7a y para las 179 especies (leñosas y herbáceas) en el Cuadro 7b. La variable diámetro máximo fue transformada en ocasiones con el logaritmo en base diez únicamente para facilitar los análisis. El seguimiento de los cambios temporales en la media, la mediana, la(s) moda(s) y el intervalo sugiere que no hay cambios graduales ni sostenidos en la distribución de la talla. Parece haber un aumento en la cola derecha de la distribución, dado básicamente por la presencia de plantas leñosas y que influye fuertemente en el incremento de las medias (principalmente del Emsiano al Eifeliano y del Frasniano al Fameniario). El corrimiento potencial de la distribución fue analizado principalmente a partir de la mediana, las modas y los cuartiles. Estas medidas indican que el desplazamiento de la distribución de tallas se presenta en el Silúrico Superior y el Devónico Inferior (hasta el Eifeliano) y del Frasniano al Fameniario, éste último causado principalmente por la presencia de plantas leñosas del grupo de las Progymnospermophyta.

Los histogramas contruidos para las plantas herbáceas sugieren que el corrimiento de la distribución se da en los mismos pisos ya mencionados para el análisis de todas las plantas (herbáceas y leñosas), puesto que en estos pisos hay únicamente plantas herbáceas (excepto el Eifeliano). Los pisos superiores no evidencian corrimientos del conjunto, aunque en algunos es posible encontrar un aumento en la cola derecha de la distribución de plantas herbáceas. La ausencia de corrimiento en las plantas herbáceas durante el Devónico Medio y Tardío, revelan

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

de nuevo la importancia de las plantas leñosas en la tendencia. De forma general, los análisis de los histogramas se ven apoyados por los diagramas de cajas y bigotes de la Figura 9.

Por su parte, las correlaciones no paramétricas apoyan lo anterior e indican un relativo aumento en las tallas de todas las plantas para el Silúrico Tardío-Devónico Temprano pero no para las especies del Devónico Medio o Tardío (Cuadro 8). El análisis exploratorio de los pisos contenidos del Silúrico Tardío al Devónico Temprano, indica que el coeficiente es significativo para el Gediniano y el Emsiano (Cuadro 9).

La prueba de JT indica un aumento en la talla si se comparan la parte temprana (incluyendo al Silúrico Superior), media y tardía del Devónico para todas las plantas (herbáceas y leñosas); ($J=6896.5$, $Z=7.363$, $p<0.0001$) y también para las especies herbáceas ($J=4036.5$, $Z=5.051$, $p<0.0001$). Al analizar cada piso entre el Silúrico Superior y el Devónico Temprano, la prueba de JT es significativa ($J=2920.0$, $Z=4.583$, $p<0.0001$) y también lo es entre los pisos del Devónico Medio al más Tardío ($J=1088.5$, $Z=2.686$, $p=0.0036$), pero al considerar estos últimos pisos y únicamente a las plantas herbáceas se obtiene que no hay un aumento significativo en la talla ($J=439.0$, $Z=1.0579$, $p=0.114$) y se reconoce que el aumento en la segunda mitad del Devónico está dado por las plantas leñosas.

Los dos criterios denotan aumento en la talla de todas las plantas (herbáceas y leñosas) pero al dividir el Devónico, solamente el lapso de tiempo entre el Silúrico Superior y el Devónico Temprano presenta un aumento significativo (principalmente durante el Gediniano y Emsiano). Las partes media y tardía no lo presentan si se toman en cuenta únicamente las especies herbáceas, pero al introducir las leñosas es posible reconocer un aumento.

Los coeficientes de correlación no paramétricos entre la edad y la media, la mediana, el máximo, el mínimo y el intervalo fueron calculados a partir de los datos de cada subdivisión del piso (p.e. para el Devónico Medio se obtiene el máximo de cada subdivisión del Eifeliano y del Givetiano). Éstos indican que al considerar todas las plantas (herbáceas y leñosas) y todos los pisos devónicos, hay generalmente fuertes correlaciones entre el tiempo y las medidas. Parece haber un aumento en la media, la mediana, el mínimo, máximo y el intervalo del diámetro. Esta fuerte correlación era esperada, excepto para la mediana y el mínimo, pues como se mencionó

5. DISCUSIÓN

con anterioridad, la primera no sufre cambios mayores en el Devónico Medio y Tardío, y el mínimo no mantiene un aumento temporal sostenido. Este efecto suele presentarse con el coeficiente de correlación cuando se reúnen submuestras con coeficientes positivos pero no significativos y se incrementa la probabilidad de obtener un coeficiente común significativo (Sprent, 1989). Las submuestras con coeficientes no significativos corresponden al Devónico Medio y al Tardío. Los coeficientes para el Silúrico Tardío-Devónico Temprano son significativos en todas las medidas excepto el mínimo, lo que concuerda con los histogramas, las diagramas de caja y las correlaciones por piso.

Es importante mencionar que la inclusión de especies con ejes principales en el análisis, puede crear problemas, pues algunas plantas de talla arbórea están representadas por géneros forma (p. e. *Eospermatopteris* sp.) que bien podrían representar varias especies. Ante la imposibilidad de reconocerlas, este dato permanece como único, subestimando quizás la frecuencia de especies con tallas arbóreas, en cuyo caso las conclusiones podrían cambiar de manera significativa. Esto hace manifiesta la importancia de enfatizar en la información brindada por las plantas herbáceas en el análisis de la tendencia.

Las plantas con crecimiento secundario (producción de madera) parecen ser significativamente distintas de las plantas herbáceas. La adquisición de crecimiento secundario ocurrió probablemente en el Emsiano (Niklas, 1994c) o en el Eifeliano, piso en donde se ha encontrado el registro más antiguo de crecimiento secundario correspondiente a una progimnosperma (Chaloner y Sheerin, 1979). A partir de este momento, la altura de las plantas debió dar un salto importante hacia tallas arbóreas con las consecuentes repercusiones en la estructura de las comunidades y el paisaje. Las plantas leñosas de mayor importancia en aquella época pertenecieron a las Progymnospermophyta y fueron las primeras formadoras de bosques extensos de amplia distribución.

La madera es una de las estrategias más importantes para alcanzar grandes alturas entre las plantas actuales, aunque hoy solamente es producida a partir de un cámbium vascular bifacial de patrón indeterminado (Cichan y Taylor, 1990). Su evolución durante el Devónico probablemente representó una novedad que influyó de manera importante en el aumento de talla, y que cambió los sistemas de sostén de manera dramática. Las plantas devónicas más

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

antiguas consistían en sistemas turgentes que limitaban la vida en ambientes secos y los elementos conductores no tuvieron un papel directo en el sostén de los ejes, de no ser el mantenerlos turgentes. Tejidos como el colénquima y el esclerénquima fueron más efectivos mecánicamente y no fue sino hasta el advenimiento de los tejidos secundarios, que el tejido conductor fue significativo en el sostén de la planta (Speck y Vogellehner, 1992, 1994). Las estrategias de sostén se diversificaron más tarde en el Carbonífero.

5.2.2. Aumento de talla a escalas menores: análisis por grupo taxonómico

Explorar lo que pasa con las tallas al interior de los grupos taxonómicos permite saber lo que sucede a escalas menores y conocer si lo observado al considerar todas las plantas devónicas, se presenta también en estos subconjuntos. A continuación se comentan los aspectos más relevantes encontrados en el análisis del cambio temporal de las tallas para algunos de los grupos taxonómicos. Algunos otros están pobremente representados a causa de que se tienen pocas especies reportadas para el Devónico, y su abundancia aumenta hacia el Carbonífero (p.e., Sphenophyta, Pteridospermophyta, Protopytales). Por este bajo número de especies no es posible realizar las comparaciones que se hacen para el resto de los grupos.

5.2.2.1 *Rhyniophyta*

Uno de los taxa más antiguos es el de las *Rhyniophyta*, del cual se incluyeron 32 especies en este análisis, distribuidas desde el Silúrico Superior hasta el Devónico Superior. Es un grupo con serios problemas taxonómicos y al parecer sumamente artificial. A pesar de ello, se mantienen como grupo en este trabajo. En su mayoría, sus miembros mantienen diámetros menores a 0.4 mm y los más antiguos no sobrepasan 0.2 mm de diámetro en sus ejes. Algunas medidas son tan pequeñas que cayeron fuera del intervalo de aplicación de las ecuaciones (<0.001 m), y no fue posible estimar su altura, aunque la mayoría parece haber alcanzado 20 cm, y algunas hasta un poco más de un metro.

En el cuadro de coeficientes de correlación de Spearman para los grupos (Cuadro 5) se aprecia que son el único grupo con un coeficiente significativamente distinto de cero. Si bien no es muy grande ($R_{SP}=0.484$), las *Rhyniophyta* son el único grupo donde hay correlación entre la

5. DISCUSIÓN

edad y el diámetro/altura y por lo tanto un posible aumento de las tallas en el tiempo. Esto se ve apoyado por la prueba de JT, que es significativa para el grupo implicando que en al menos un par de pisos existe un aumento en la talla. Este incremento correspondería principalmente al Devónico Temprano, donde se acumula la mayoría de las especies. Es hacia el Devónico Medio (Emsiano tardío) cuando las Rhyniophyta sufren un declive y desaparecen (Edwards y Davies, 1990; Stewart y Rothwell, 1993).

Cuatro de las especies de Rhyniophyta y "Protracheophyta", corresponden a la generación gametofítica. Estos gametofitos presentan una construcción similar a la de un esporofito (Remy, 1982; Remy *et al.*, 1993) y por esta razón se creyó pertinente incluirlos en el análisis. La comparación entre las dimensiones de los esporofitos y gametofitos de un mismo ciclo de vida puede resultar interesante pues puede proveer información sobre la dominancia en las fases y quizás hasta sugerir un tipo de estrategia general de vida para una especie. A partir de numerosos trabajos en el pedernal de Rhynie y otras localidades, se han sugerido algunas combinaciones de esporofito-gametofito como: *Aglaophyton-Lyonophyton*, *Nothia-Kidstonophyton* y *Horneophyton-Langiophyton* (Remy *et al.*, 1993). El género *Sciadophyton*, también de naturaleza gametofítica, ha sido asociado con diferentes esporofitos como *Taeoniocrada langii* (= *Stockmansella*), *Zosterophyllum rhenanum* (Schweitzer, 1983) y *Huvenia* (Remy *et al.*, 1991 en Remy *et al.*, 1993).

Al comparar las dimensiones de los fósiles esporofíticos y gametofíticos se observa que los primeros poseen ejes de mayor grosor, y por lo tanto una mayor altura calculada, que sus gametofitos putativos, excepto en un caso (*Langiophyton mackiei* – *Horneophyton lignieri*) donde ambos tienen la misma dimensión (Cuadro 13). Estas comparaciones deben hacerse con precaución pues los fósiles de gametofitos consisten en su mayoría, de fragmentos terminales de ejes aéreos de un centímetro de largo. El diámetro fue obtenido de esta porción pero debe tomarse en cuenta que si el eje se adelgazaba de la base a la parte terminal en la planta, el diámetro máximo debe ser mayor al que se reporta. Del género *Sciadophyton* se conocen los ejes que parten de una base aparentemente común formando una roseta por lo que esta medida de diámetro es más confiable. En este género, también se observa un mayor tamaño del esporofito respecto del gametofito.

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

Cuadro 13. Combinaciones esporofito-gametofito de Rhyniophyta y "Protracheophyta" devónicas, edad, diámetro máximo y altura calculada. G: fase gametofítica y E: fase esporofítica.

	Especie	Edad	Diámetro máximo (mm)	Altura calculada (cm)
1	<i>Lyonophyton rhyniensis</i> (G)	Siegeniano tardío	2	8.4
	<i>Aglaophyton major</i> (E)	Siegeniano tardío	6	33.5
2	<i>Kidstonophyton discoides</i> (G)	Siegeniano tardío	2.3	10
	<i>Nothia aphylla</i> (E)	Siegeniano tardío	5	26.6
3	<i>Langiophyton mackiei</i> (G)	Siegeniano tardío	2	8.4
	<i>Horneophyton lignieri</i> (E)	Siegeniano tardío	2	8.4
4	<i>Sciadophyton</i> sp. (G)	Siegeniano temprano	2.6	11.6
	<i>Huvenia</i> sp. (E)	Siegeniano-Emsiano	15	109.2
	<i>Stockmansella langii</i> (E)	Siegeniano tardío	15	109.2
	<i>Zosterophyllum rhenanum</i> (E)	Gediniano más tardío	3	13.9

No podría afirmarse con seguridad que el gametofito siempre sea más pequeño que el esporofito en una especie o en algún grupo de especies. Una aseveración de esta naturaleza requeriría confirmar la hipotética asociación gametofito-esporofito de estas especies, además de una mayor cantidad de ejemplares para conocer cual es el tamaño adulto de cada fase. Solamente se puede decir que individuos funcionales (o maduros, *i.e.*, con producción de gametangios o esporangios) probablemente presentaron esta clase de diferencias.

Si la diferencia de tamaño entre las fases del ciclo de vida isomórfico de estas plantas fuera cierta y generalizada a otras plantas devónicas tempranas, podría sugerir aspectos interesantes. Algunos autores han discutido la posibilidad de que el gametofito y el esporofito tuvieran una estrategia general tipo r y K respectivamente (Niklas *et al.*, 1980). El ciclo de vida isomórfico, con un gametofito de complejidad estructural similar al del esporofito, pero de menor tamaño pone en cuestionamiento el uso de estas categorías tan gruesas.

Un obstáculo para hacer generalizaciones lo impone la presencia de dos aparentes linajes entre estas plantas: uno con mayor afinidad briofítica y otro con características propias de una planta vascular. En el caso de aquél con afinidad traqueofítica, se podría argumentar que una menor dimensión del gametofito coincide con la conocida tendencia a la reducción de esta fase en el ciclo de vida de las plantas vasculares. Es complicado insertar los casos analizados dentro de esta tendencia pues los ciclos de vida de estas plantas y aquellas para las cuales parece aplicarse dicha tendencia, no parecen ser comparables.

5. DISCUSIÓN

5.2.2.2. *Trimerophytophyta*

Las especies de este grupo consideradas en el análisis se distribuyen principalmente en el Emsiano. Fueron plantas de organización mucho más compleja que las Rhyniophyta, sus posibles ancestros y contemporáneas durante el Devónico Inferior. Este grupo alcanzó niveles de complejidad arquitectural muy variado, sin embargo, no presentan una correlación de Spearman significativa que indique una tendencia al aumento de talla. La falta de este elemento estadístico para argumentar el aumento de talla, puede deberse a que casi todos los registros son del Emsiano. Lo anterior introduce un aspecto importante e interesante: la presencia de plantas con una aparente relación ancestro-descendiente en un mismo piso y con diferentes niveles de complejidad estructural, algunos de ellos sumamente altos en comparación con los de otros grupos coetáneos.

A pesar de que el coeficiente de correlación de Spearman para el conjunto formado por Rhyniophyta y Trimerophytophyta es significativo (Cuadro 5), ninguno de estos grupos taxonómicos es monofilético (Kenrick y Crane, 1997). La evidencia de la relación ancestro-descendiente proviene solamente de algunas de las especies, por lo que no es posible hacer un análisis similar al mencionado más adelante para el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta.

5.2.2.3. *Lycophyta*

En lo que respecta a este grupo, es posible notar una amplia diversidad en el tamaño de estas plantas, desde una altura calculada de 20cm hasta 21.7m. Hay tres especies que se distinguen por sus grandes diámetros y alturas: *Atasudendron mirum* (13.5m), *Protolapidodendropsis pulchra* (11.2m) y *Cyclostigma kiltorkense* (21.7m). Las últimas dos Lycophyta presentan crecimiento secundario, sin embargo, en *A. mirum* no se ha reportado la presencia de tejido conductor secundario y existe una discusión sobre si tuvo un hábito arborescente o herbáceo (Senkevitch *et al.*, 1993). A pesar de que la corteza interna de *A. mirum* es muy gruesa, contiene un arreglo de células con cavidades aéreas que probablemente no fue de gran relevancia para el sostén de la planta. Tampoco se menciona la presencia de peridermo, estrategia de sostén utilizada por las Lycophyta carboníferas, por lo que de tener talla arborescente, se desconoce la estrategia con la que esta especie pudo alcanzarla.

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

Senkevitch *et al.* (1993) mencionan que las lepidofitas (Lycophyta) se estabilizaron en el Devónico Temprano, momento en el que estaban representadas por formas herbáceas sin crecimiento secundario. Para el Devónico Medio, aparecieron las formas arborescentes aunque sin crecimiento secundario y con ejes de 10 a 13cm de ancho. Para el Devónico Superior las formas herbáceas se extinguieron y los licopodios con crecimiento secundario hicieron su aparición. Lo mencionado por estos autores coincide parcialmente con lo encontrado en este análisis pues las formas herbáceas se distribuyen principalmente en el Devónico Inferior y Medio pero surgen nuevas herbáceas hacia la parte superior de este periodo, ya sea como plantas de aspecto arborescente pero pequeñas, o como herbáceas con alturas menores a un metro. Además, las Lycophyta del Devónico Inferior tienen diámetros y alturas muy similares a las del Devónico Medio. Lo que sí es contundente, es la presencia de las Lycophyta con crecimiento secundario hacia el Devónico Superior, en donde también es posible encontrar al miembro de este grupo de mayor diámetro y altura (*Cyclostigma kiltorkense*).

La correlación no es significativa para Lycophyta (Cuadro 5), pero al considerar únicamente el periodo del Devónico Medio al Superior, se encuentra una correlación positiva y significativa ($n=25$; $R_{SP}=0.406$; $p=0.0442$), indicando un posible aumento de talla en este intervalo de tiempo.

En los fósiles de dos especies de este grupo (*Colpodexylon coloradense* y *Haskinsia colophylla*) hay crestas y surcos en los ejes que sugieren la presencia de una zona de corteza externa de pared gruesa. Este tejido hipodérmico pudo tener un papel importante en el sostén de la planta y pudo conferir ventajas estructurales sobre las especies de pre-Lycophyta y Lycophyta tempranas como *Asteroxylon*, *Baragwanathia* y *Drepanophycus* (Gensel, 1992). Las plantas con este tejido pudieron invadir ambientes más secos que aquellas dependientes de la humedad para mantener turgencia en sus ejes (Berry y Edwards, 1995) y este tejido quizás contribuyó a la adquisición de mayores tallas en estas especies.

Un aspecto muy interesante al analizar el clado que las Lycophyta forman con las Zosterophyllophyta, sus ancestros putativos, es que los coeficientes de correlación que no eran significativos para cada grupo por separado, lo son para el clado. Los resultados se repiten

5. DISCUSIÓN

para la prueba JT que es significativa solamente en el caso del clado. Esto parece sugerir que el aumento de talla está más relacionado con la aparición de las Lycophyta que con un aumento en los grupos por separado.

5.2.2.4. *Sphenophyta*

Las plantas fósiles más antiguas con posible afinidad con las Sphenophyta provienen de rocas del Devónico Superior (Gensel y Andrews, 1984) y son un grupo que, al igual que Lycophyta, alcanzó su diversidad máxima durante el Carbonífero (Taylor y Taylor, 1993). Por esta razón solamente fueron consideradas dos especies del Devónico más Superior, y aunque existen algunas otras especies en este periodo, existen pocos ejes principales para ser analizados. Las dos especies son *Hamatophyton verticillatum*, de hábito herbáceo y *Pseudobornia ursina*, que aparentemente tuvo crecimiento secundario. Las alturas calculadas son 1.2m y 44.5m respectivamente, aunque cabe mencionar que el hábito de *P. ursina* se desconoce, por lo que la altura fue calculada con la ecuación conjunta para plantas leñosas y no leñosas. De confirmarse el crecimiento secundario, la altura calculada sería de 31m que parece una altura más razonable que la anterior. Esta especie pudo haber alcanzado estas dimensiones con una estrategia similar a la de otras Sphenophyta arbóreas (con crecimiento secundario) reconocidas.

5.2.2.5. "Helechos" (*Rhacophytales, Cladoxylales e Iridopteridales*)

Un grupo interesante de plantas de este periodo es el que reúne a los llamados "helechos devónicos". Las especies aquí contenidas han sido objeto de numerosos cambios taxonómicos y su afinidad filogenética no es clara. Se les considera plantas con características de helecho aunque presentan importantes diferencias anatómicas y morfológicas con este grupo. Los tres órdenes representados, Cladoxylales, Rhacophytales e Iridopteridales, han tenido una historia taxonómica compleja y para uno de ellos (Iridopteridales) no se tiene una reconstrucción completa de la planta (Berry y Fairon-Demaret, 2000). La revisión de las especies descritas mostró que existen dudas sobre si algunas de ellas representan ejes principales o bien, partes distales de otras plantas (Taylor y Taylor, 1993; Berry y Fairon-Demaret, 2000), por lo que un número considerable de "helechos devónicos" no fue incluido en este trabajo.

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

Las Cladoxylales fueron un grupo de tallas diversas, pues incluyeron especies de crecimiento secundario que alcanzaron hasta 2m de altura, mientras que entre las especies con crecimiento primario existieron plantas herbáceas de entre 40 y 80cm (*Hyenia*), y otras que pudieron crecer como pequeños árboles con 1.8 a 2.7m de altura (*Pietzchia*, *Pseudosporochnus hueberi*) o como árboles de tallas considerables de hasta 10 y 13.5m (*Pseudosporochnus nodosus* y *Calamophyton primaevum* respectivamente). Las Cladoxylales formaron presumiblemente una de las partes más altas de la vegetación del Devónico Medio (Berry y Fairon-Demaret, 2000). Una estrategia particular para el aumento de la talla es sugerida por Leclercq y Lele (1968) para *P. nodosus*, a partir de un crecimiento por aumento en el tamaño y división de sus esteles (condición multifascicular en el grupo). Esta modalidad pudo haber permitido a plantas con crecimiento primario alcanzar tallas de más de diez metros.

5.2.2.6. Progymnospermophyta

Un grupo muy importante en el Devónico son las Progymnospermophyta, plantas con anatomía de gimnosperma y reproducción pteridofítica que incluyen tres órdenes, cuya distribución temporal se extiende desde el Devónico Medio (Eifeliano temprano) hasta el Carbonífero Temprano (Tournaisiano); (Beck, 1976). Muchas de las especies revisadas y excluidas del análisis corresponden a restos de ramas. Algunas especies se encuentran asociadas a los troncos de donde se tomó el diámetro máximo que identifica a la especie, aunque no se hayan encontrado en conexión orgánica.

El orden más importante es Archaeopteridales que incluye a *Archaeopteris*, una de las progimnospermas más estudiadas y de distribución circumpolar (Beck y Wight, 1988). Este género ha sido reconstruido como un árbol alto formador de bosques similares a los de las coníferas modernas y es muy probable que haya tenido un papel importante en la ecología de las comunidades vegetales del Devónico Tardío (Beck, 1981). Los restos fósiles correspondientes a troncos han recibido el nombre *Callixylon* y en este estudio se incluyen medidas de diámetro para cuatro especies y una adicional no identificada. Aunque existen muchas más especies para el género forma, muchas de ellas están descritas con base en fragmentos de madera a partir de los cuales no es posible obtener la medida del diámetro del

5. DISCUSIÓN

tronco. Las especies de *Callixylon* tienen diámetros de 9cm a 1.5m y las alturas calculadas van de 9.6m hasta más de 40m. Para el diámetro de 1.5m, la altura fue calculada aun cuando el diámetro rebasa el máximo para la aplicación de las ecuaciones. Es por esto que el estimado obtenido es grueso y debe tomarse con precaución.

También se incluye dentro del análisis de las Archaeopteridales a *Eddyia sullivanensis*, quien parece ser el esporofito joven de *Archaeopteris*. Esta plántula de 0.5 cm de diámetro pudo haber alcanzado alturas de un poco más de 0.5m según el estimado de la ecuación alométrica.

Otro orden dentro de Progymnospermophyta es Aneurophytales. Este grupo incluye plantas arbustivas, entre las cuales el género más conocido es *Tetraxylopteris* (Beck y Wight, 1988) de edad frasniana. Tiene un diámetro máximo de ocho centímetros para el fragmento que parece ser la porción basal de esta planta (Beck, 1957), y una altura calculada de 8.8m, que representa una estatura menor que la estimada para otras Progymnospermophyta. De igual manera, algunos fósiles de *Rellimia thomsonii* han sido encontrados en asociación con ejes de anatomía similar y de 20cm de ancho, por lo que se sugiere que podría tratarse del tronco de esta especie (Leclercq y Bonamo, 1971), lo que daría una altura calculada de casi 17m.

Otro género dentro de Aneurophytales es *Eospermatopteris*, que corresponde a bases de árboles conservadas en Nueva York y Alemania y se han encontrado en asociación con *Aneurophyton* (Goldring, 1924; Kräusel y Weyland, 1935). De hecho sirven de base para reconstruir a *Aneurophyton* como un árbol, aunque no existe evidencia definitiva para esta asociación. Por su estatus incierto, Beck y Wight (1988) lo dejan fuera del grupo de las Progymnospermophyta. Se decidió incluirlo en este análisis porque, independientemente de su afinidad taxonómica, es un dato valioso por tratarse de una porción basal de edad conocida. El diámetro máximo de estos troncos es de 1.07m y la altura calculada es de 40m. De nuevo se presenta una situación similar a la de restos basales de *Archaeopteris* pues el diámetro es mayor a un metro y las ecuaciones alométricas no pueden ser aplicadas.

5.2. ANÁLISIS DE LA TENDENCIA EVOLUTIVA AL AUMENTO DE TALLA EN PLANTAS DEVÓNICAS

5.2.2.7. *Incertae sedis*

Finalmente, el grupo de especies *incertae sedis* incluye plantas de afinidad sumamente dudosa, que por esta razón no pudieron ser analizadas de la misma manera que el resto de los grupos. Es importante mencionar que existe un subconjunto con géneros como *Sporogonites*, *Tortillicaulis* y *Tarrantia*, con diámetros muy pequeños, desde 0.5 a 2.5mm.

Las ecuaciones alométricas no son aplicables a diámetros menores a 1mm, por lo que solamente fue posible calcular la altura para una especie de *Sporogonites* (8.4cm).

Se ha mencionado ya que solamente las Rhyniophyta y el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta presentaron un coeficiente de correlación de Spearman y una prueba JT significativas. Por lo tanto, sólo estos grupos parecen mostrar una tendencia al aumento. De existir una presión selectiva hacia el aumento de talla, sería sorprendente que un grupo con una expresión considerablemente diversa como las Zosterophyllophyta no manifieste una tendencia. Por su parte, las Rhyniophyta parecen ser un grupo no natural, por lo que este resultado debe tomarse con cautela.

La correlación significativa y la prueba de JT al considerar todas las plantas (herbáceas y leñosas) y la ausencia de significancia para prácticamente todos los grupos por separado, puede resultar de una dinámica en donde los grupos que se originan, lo hacen con tallas mayores respecto de los grupos que los anteceden temporalmente (y que quizás son sus ancestros). Esto también puede observarse en el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta en donde el coeficiente adquiere significancia al reunir los datos de ambos grupos. Hay que mencionar nuevamente que dado su valor, este coeficiente no refleja asociaciones muy fuertes entre las variables. Los grupos se originan con tallas más grandes, contribuyendo a la expansión de la cola derecha de la distribución de las tallas, pero también cuentan con miembros de tamaño pequeño. El registro de los rangos estratigráficos de cada especie (en caso de que existieran) o de cada grupo, no cae dentro de los objetivos de este trabajo pero de tenerse podría relacionarse el tiempo de extinción de grupos de talla pequeña y la ocupación de estos "espacios" por plantas de tamaños equivalentes. Por ejemplo, las Rhyniophyta

5. DISCUSIÓN

desaparecieron hacia el Devónico Medio (Emsiano) y plantas como las Lycophyta y Zosterophyllophyta pudieron ocupar sus espacios.

Este tipo de interpretaciones considera al tamaño como una variable de gran relevancia ecológica y evolutiva, tal y como tiende a ser reconocido bajo nuevos enfoques. Las plantas devónicas de tamaños similares pudieron competir siempre y cuando coexistieran en los mismos ambientes. Las reconstrucciones ecológicas recientes sugieren que existía una partición de nichos por grupo (phyletic niche specialization); (DiMichele *et al.*, 2001) y que para el Emsiano, las plantas ya habían comenzado a repartirse el terreno. La competencia inter e intraespecífica parece haber sido escasa y pudo darse principalmente en los márgenes de los manchones que formaron muchas especies clonales (la mayoría herbáceas de pequeña talla); (Hotton *et al.*, 2000).

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

Existen numerosos aspectos de interés que se relacionan con el tamaño de una planta. Sin embargo, el establecimiento de correlaciones puede dificultarse dada la evidencia de evolución en mosaico entre las plantas y las relaciones complejas que pueden existir entre la talla y otros caracteres. Sin embargo, deben tenerse en cuenta las repercusiones del cambio en la talla y otros aspectos de la biología de estas plantas.

5.3.1 Relación entre la talla y el diámetro máximo de las células conductoras

Los coeficientes de correlación de Spearman para cada grupo taxonómico con un número adecuado de datos se resumen en el Cuadro 11. En primer lugar, se obtuvo esta medida de asociación para la edad y el diámetro máximo de la célula conductora, sin importar la naturaleza de ésta. Posteriormente se calculó el coeficiente entre la edad y las células conductoras de tipo primario, para eliminar del análisis a las células secundarias que podrían dificultar la comparación. Hay un coeficiente de 0.5114 ($p < 0.0000$) cuando se consideran todas las plantas (herbáceas y leñosas), mismo que se incrementa un poco cuando se consideran

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

únicamente las células primarias, y este coeficiente no es significativo para los grupos taxonómicos por separado, salvo para el caso del clado Zosterophyllophyta-Lycophyta.

La prueba de JT muestra un incremento en el diámetro de las traqueidas de todas las plantas (herbáceas y leñosas), en particular dentro del Silúrico Tardío y Devónico Temprano. En la Figura 10 se aprecia una dinámica de aumento temporal en la variabilidad del diámetro de la célula conductora, sobre todo, hay un incremento en la cola derecha de la distribución del diámetro.

Los resultados generales son muy similares a los obtenidos considerando el diámetro máximo de los ejes: hay una aparente tendencia temporal al aumento del diámetro de las células conductoras, más bien debido a un aumento en la varianza en la dirección de mayor diámetro. No es posible apreciar tal aumento si se divide a las plantas por grupo taxonómico, exceptuando al clado mencionado. En dicho clado, las Zosterophyllophyta son más antiguas que las Lycophyta y poseen diámetros más reducidos, aunque es importante notar que las escasas Zosterophyllophyta del Devónico Medio y Superior con anatomía conservada, tienen traqueidas más anchas que sus parientes del Devónico Inferior. De nuevo, la tendencia parece resultar del surgimiento de un grupo (Lycophyta) con mayores diámetros que es parte de un mismo linaje (Zosterophyllophyta-Lycophyta).

El coeficiente de correlación de Spearman no es significativo para la edad y las células conductoras secundarias ($n=20$, $R_{SP}=-0.055$, $p=0.819$) y tampoco lo es entre las Progymnospermophyta, grupo que provee la mayoría de los datos de traqueidas secundarias ($n=15$, $R_{SP}=-0.33$, $p=0.229$).

En general, los resultados del análisis del cambio temporal del diámetro máximo de la célula conductora de agua son similares a los obtenidos por Niklas (1985), quien analizó las células de tipo primario de 41 taxa. El coeficiente de correlación entre la edad y el diámetro máximo para las células conductoras primarias obtenido por este autor ($R_{SP}=0.696$, $p<0.01$) es mayor que el calculado en este trabajo (Cuadro 11), pero ambos indican una tendencia temporal al aumento del diámetro. Al introducir en el análisis las especies con traqueidas secundarias, el coeficiente disminuye un poco su valor (Cuadro 11).

5. DISCUSIÓN

Existen coincidencias adicionales en el reconocimiento de un aumento temporal del diámetro de la célula conductora del Siegeniano al Emsiano en el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta, con un coeficiente de 0.95 ($p > 0.05$) según Niklas (1985) y de 0.444 ($p = 0.02$) a partir de las especies de este intervalo incluidas en este trabajo. Al incluir las especies de este clado de pisos superiores al Emsiano, se obtiene un coeficiente de correlación más alto (Cuadro 11).

Los grupos Rhyniophyta-Trimerophytophyta y Rhyniophyta-Trimerophytophyta-Progymnospermophyta tienen coeficientes significativos en ambos trabajos. El valor de dicho coeficiente para el primer grupo es de 0.67 ($p < 0.05$) según Niklas (1985) y de 0.507 ($p = 0.032$) en el presente análisis, mientras que para el conjunto Rhyniophyta-Trimerophytophyta-Progymnospermophyta es de 0.87 ($p < 0.01$) de acuerdo al autor mencionado y vale 0.649 ($p = 0.0003$) para las especies de este grupo con células conductoras primarias incluidas en este trabajo. Estas dos últimas agrupaciones no constituyen clados por lo que no proveen información de una tendencia al aumento en un contexto filogenético. Por último, las Rhyniophyta no presentaron un coeficiente significativo en este análisis, a diferencia de lo reportado por Niklas ($R_{SP} = 0.85$, $p < 0.02$).

Los resultados de esta comparación muestran que en aquellos grupos en donde las correlaciones son significativas, los coeficientes son considerablemente menores que lo encontrado por Niklas (1985). Al duplicar el tamaño de la muestra considerada por este autor, existe una reducción en el grado de asociación entre la edad y el diámetro máximo de la célula conductora, y por lo tanto también en la consistencia estadística de los resultados.

Por otro lado, la dinámica observada en el incremento del diámetro máximo de las células conductoras es similar en términos generales a la encontrada en el aumento del diámetro del eje, sobre todo en lo que se refiere al lapso de tiempo contenido entre el Silúrico Superior y Devónico Temprano. El que las dinámicas de aumento del diámetro de los ejes y del diámetro de las células conductoras coincidan se fundamenta en la necesidad de conducir una mayor cantidad de agua conforme la planta es más alta. El por qué de esta necesidad depende de las características de la planta. Muchas de las plantas más primitivas mantenían sus ejes en posición vertical gracias a la turgencia (Speck y Vogellehner, 1994). Una mejora en el abastecimiento de agua, ya sea mediante el aumento del diámetro de la célula conductora o

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

explotando otro tipo de estrategias, como el incremento documentado del área transversal del xilema (Niklas, 1984), representó una ventaja selectiva. Las plantas que superaron las limitaciones en altura impuestas por un sistema de naturaleza turgente, lo hicieron mediante la adquisición de tejidos mecánicamente fuertes para el sostén de sus ejes. No fue sino hasta la evolución del crecimiento secundario, que los tejidos conductores contribuyeron de manera significativa al sostén de los ejes (Speck y Vogelheiner, 1994). En sistemas de crecimiento primario y secundario, los requerimientos hídricos pudieron incrementarse dado el aumento de estatura, sobre todo con la presencia de megáfilas que representarían una considerable superficie de evaporación.

Es claro que el incremento en el diámetro de las células conductoras no pudo darse de manera indefinida para incrementar el abastecimiento. Estas células tienen limitaciones funcionales evidentes y deben presentar tamaños críticos después de los cuales la conducción se dificulta o se hace imposible. Otras estrategias pudieron utilizarse para cumplir con las demandas hídricas de la planta, por ejemplo la producción masiva de tejido conductor que resulta del crecimiento secundario. Esto puede explicar por qué algunas plantas leñosas de diámetro considerable, no presentan aumentos importantes de sus traqueidas con respecto a especies herbáceas.

En un intento por reflejar *grosso modo* la potencialidad en la conducción del agua, fue considerado el diámetro máximo de las células conductoras más no el tipo de engrosamiento o las características de la pared. Esto se hizo aún cuando se reconoce la existencia de elementos conductores de naturaleza distinta entre las primeras plantas vasculares (que pudieron imponer límites a la altura a la que el agua pudo ser conducida sin colapso de las células conductoras) y se tiene evidencia experimental sobre la influencia de los engrosamientos en la resistencia al flujo (Jeje y Zimmermann, 1979 en Niklas, 1985). Para Knoll y Niklas (1987) el diámetro provee un estimado razonable del desempeño de las células conductoras primitivas.

Un aumento en el tamaño vertical de las plantas y un incremento en su área superficial pudo implicar un mayor requerimiento hídrico en los ejes (Niklas, 1985), y puesto que la conductancia hidráulica está relacionada con el tamaño de las células conductoras, se

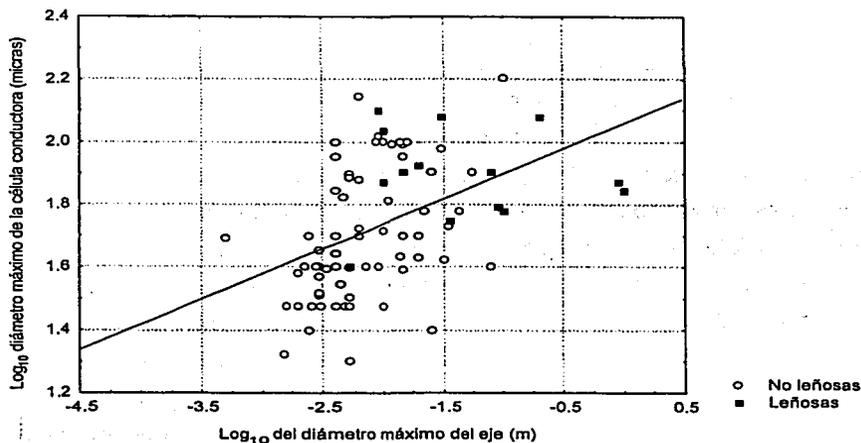
5. DISCUSIÓN

esperaría una fuerte correlación entre el diámetro de los ejes (como una aproximación al tamaño) y el diámetro máximo de estas células. El coeficiente de correlación no paramétrico entre estas dos variables es de 0.534 ($p < 0.0001$) mostrando asociación entre los diámetros del eje y de la célula que conduce el agua. En la Figura 15 se aprecia la distribución de las especies de acuerdo al logaritmo de estas dos variables. Los puntos se encuentran considerablemente dispersos alrededor de una recta ajustada, indicando que si bien el aumento es proporcional, no puede ser caracterizado con un modelo lineal, no existe una pendiente que relacione estas dos variables. Así, la dinámica de aumento de la traqueida conforme el eje aumenta su dimensión varía entre las especies y se llegan incluso a observar plantas pequeñas con diámetros de células conductoras muy grandes y viceversa. Algunas plantas leñosas parecen salir un poco del patrón general del resto, pues son plantas de diámetros (y por tanto seguramente alturas) considerables, pero el diámetro de la célula conductora no aumenta de manera proporcional. Este comportamiento puede estar relacionado con el límite funcional que puede imponer el diámetro de una célula conductora; mientras el eje puede presentar aumentos considerables en su diámetro, las células conductoras poseen límites funcionales o tamaños críticos a partir de los cuales, no hay mucha posibilidad de aumento.

Es pertinente mencionar que la conductancia hidráulica en las plantas está dada por el tamaño de las células conductoras, pero también por su número (Zimmermann, 1983). Un análisis más profundo sobre la conducción en estas plantas debe considerar además del tamaño (aproximado por el diámetro máximo), el área del cordón vascular (como una aproximación al número de células), el tipo de célula y tipo de engrosamientos, cuando esto sea posible. Además de la conducción de agua, el transporte de los fotosintatos a través de un floema (o algún tejido equivalente) es un aspecto importante dentro del análisis de la tendencia al aumento de talla.

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

Figura 15. Gráfica del \log_{10} del diámetro de la célula conductora y el \log_{10} del diámetro máximo del eje, distinguiendo por hábito de la planta.



5.3.2. Relación entre la talla y la arquitectura

Dada la estrecha relación mecánica entre la talla y la arquitectura, es esta última una de las características que pueden correlacionarse con la talla. Existe una fuerte problemática alrededor del reconocimiento de categorías arquitectónicas en las plantas devónicas. En general, es sumamente complicado y en muchos casos imposible, reconocer si una rama proviene o no de una yema axilar, o si resulta de la división desigual de un meristemo apical, todos criterios importantes para reconocer el modelo arquitectural. También es sumamente complejo decidir si un eje es principal o una rama lateral.

Esta dificultad ha sido particularmente evidente en las Rhyniophyta, grupo que incluye plantas de hábito herbáceo y de ramificación básicamente dicotómica, en donde han comenzado a distinguirse arquitecturas más complejas (Schultka y Hass, 1997).

Existe una fuerte inclinación a reconocer una tendencia arquitectural desde la ramificación dicotómica, pasando por una arquitectura pseudomonopodial hasta llegar a un monopodio, que

5. DISCUSIÓN

se acompaña de un aumento en la talla hasta alcanzar tallas arbóreas en el caso de arquitecturas monopodiales.

A partir de modelos teóricos, se ha encontrado que la tendencia a producir un eje vertical con sistemas de ramificación laterales parece corresponder a un incremento en la eficiencia fotosintética (Niklas y Kerchner, 1984). Si bien esta tendencia arquitectural puede apreciarse de manera gruesa en el registro fósil devónico, es sumamente difícil darle un seguimiento más preciso a niveles más detallados. En algunos grupos se han encontrado patrones de cambio a partir de análisis morfológicos extensivos. Uno de estos grupos es Trimerophytophyta, que contiene a *Psilophyton*, género con varias especies de altura calculada desde 8.4cm hasta 64.5cm. La especie *P. dapsile* puede ser reconocida como la menos compleja en cuanto a su arquitectura, que es predominantemente dicotómica (Gensel, 1979; Zdebska, 1986). La altura calculada para esta especie fue de 8.4cm, una de las menores para el grupo, junto con otra especie de arquitectura similar (*P. genseliae*). El resto de las especies presentan ramificaciones con tendencia al reconocimiento de un eje principal y tienen una altura calculada mayor.

Doran *et al.* (en Gensel, 1979) mencionan que la diferenciación de un eje principal y una organización con ramas laterales está presente en *Pertica* spp. y *Trimerophyton robustius*. La transición de un sistema tridimensional de ejes aéreos indiferenciados a plantas con ejes principales y ramas laterales, puede apreciarse en las Trimerophytophyta como grupo, y sus estadios más tempranos pueden encontrarse dentro del género *Psilophyton*. Esta misma secuencia puede verse en el aumento de talla al pasar del género *Psilophyton* a *Trimerophyton* y finalmente a *Pertica*. Esta transición arquitectural parece estar relacionada con la adquisición de mayores tallas, hecho que contribuye a fundamentar que el cambio de una arquitectura con ramificación dicotómica a una pseudomonopodial pudo permitir el incremento en la altura de las plantas (Gensel y Andrews, 1984).

Edwards y Davies (1990) han relacionado el incremento de tamaño de algunas Rhyniophyta durante el Gediniano con la adquisición de un eje más recto a partir de una ramificación pseudomonopodial (overtopping), que libró a las plantas de las limitaciones que impone la ramificación dicotómica.

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

A pesar de los ejemplos dentro de esta tendencia arquitectural, la correlación de ejes monopodiales con grandes tallas y de ramificación dicotómica con pequeñas alturas no es exacta. Un ejemplo de esto son algunas plantas dentro de Lycophyta, que a pesar de su ramificación dicotómica alcanzaron tallas arbóreas. Al momento de presentar su primera división, el eje principal tenía ya una altura considerable. La primera dicotomía era seguida por varias dicotomías que resultaban en órdenes de ramificación menores. Esto se llevaba hasta un punto mínimo en el que el crecimiento cesaba. Este patrón de crecimiento, aparentemente determinado, es muy distinto al que se presenta en las dicotiledóneas arbóreas y las gimnospermas (Andrews *et al.*, 1971). Las Lycophyta son un grupo con miembros de grandes tallas, a pesar de tener un crecimiento aparentemente determinado (al menos para algunas de las especies arborescentes) y una arquitectura dicotómica, que para muchos autores limitó la talla de grupos como las Rhyniophyta. Las limitaciones impuestas por la ramificación de tipo dicotómico pueden ser superadas con retraso de la primera bifurcación, para generar un eje principal de mayor longitud.

Se deben mencionar en esta discusión los grupos devónicos que presentaron arquitecturas extremadamente complejas, cuya reconstrucción es difícil. Algunas arquitecturas como la de *Archaeopteris*, con ramificación adventicia, carecen de un análogo moderno (Trivett, 1993). Grupos como Rhacophytales y Cladoxylales también sugieren la existencia de ramas de estructura complicada y de importantes repercusiones en la talla de la planta. Por ejemplo, las porciones terminales curvadas de *Rhacophyton* pudieron actuar como ganchos (Schultka, 1978), que al entrelazarse con ramas de individuos vecinos, pudieron contribuir al sostén de la planta en los conjuntos densos que parecen haber formado las especies de este género. Esto es muy importante si se considera que, como menciona Schultka (1978), los ejes principales de la planta son delgados en relación al tamaño de las ramas. Las Trimerophytophyta también contaron con miembros de arquitecturas peculiares como *Pertica*, que ha servido incluso como modelo de un estadio intermedio en la evolución de las frondas o megáfilas (Taylor y Taylor, 1993). La adquisición de mayores tallas a partir de un cambio arquitectural es importante para la discusión de una tendencia evolutiva al aumento de talla, y es necesaria la obtención de más información sobre la arquitectura en las plantas devónicas, misma que deberá incorporar criterios de desarrollo para ser más precisa.

5. DISCUSIÓN

5.3.3. Relación entre la talla y la fijación

Otro aspecto de relevancia mecánica para la adquisición de mayores tallas es la fijación. Desafortunadamente, la información sobre rizomas o raíces devónicas es muy escasa, haciendo difícil relacionar el tipo de fijación con el tamaño de la planta de manera precisa. Sin embargo, es bien conocido que las primeras plantas devónicas presentaban un crecimiento clonal o rizomatoso, mismo que suele asociarse a su pequeña talla. Estas plantas experimentaron probablemente pequeñas fuerzas de arrastre, a diferencia de las plantas arbóreas que, como lo muestran estudios en plantas actuales, requieren de una corona de raíces expandidas horizontalmente y de troncos gruesos y masivos para contrarrestar dichas fuerzas (Niklas, 1998). Son ejemplos de esta relación rizoma-talla pequeña *Hyeria* (Cladoxylales), género que además presenta ramificación dicotómica, y *Protopteridophyton* (Rhacophytales), con ejes monopodiales (Li y Hsü, 1987).

El crecimiento clonal parece tener un papel ecológico ventajoso en ambientes estresantes (Tiffney y Niklas, 1985). De ser esto cierto y reconociendo la relación entre un crecimiento clonal y tallas pequeñas, podría hablarse de una fuerte influencia ambiental en la distribución espacial de las tallas.

Por su parte, la talla arbórea suele estar correlacionada con la pérdida de la condición rizomatosa primitiva, aunque existen excepciones como las calamitales carboníferas (Tiffney y Niklas, 1985). El crecimiento secundario suele asociarse también con evolución de la heterosporia, condición que también se originó varias veces en distintos linajes (Chaloner y Sheerin, 1979).

5.3.4. Relación entre la talla y la posición de los esporangios

La posición de los esporangios en los ejes puede ser muy importante para el tipo de crecimiento de una planta, pues refleja diferencias fundamentales en la actividad del meristemo apical. Los esporangios terminales y sus pedicelos se producen por dicotomía apical, y los de tipo lateral surgen por meristemos laterales. Los primeros se relacionan con crecimiento

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

determinado, mientras que aquellos laterales posibilitan un crecimiento esencialmente indeterminado de los ejes (Niklas y Banks, 1990).

Con base en este criterio Niklas y Banks (1990) distinguen dos grupos en las Zosterophyllophyta: plantas con esporangios terminales y no terminales. Asumiendo como cierta la relación entre el tipo de crecimiento y la posición de los esporangios en el eje, se analizó si existían diferencias en la talla de la planta de según la posición de las estructuras reproductivas. Esto se realizó primero para las especies citadas en Niklas y Banks (1990) y posteriormente para un número mayor de especies contenidas en el presente trabajo (Cuadro 14). Las plantas fueron asignadas a uno u otro grupo en este trabajo, con base en la diagnosis de la especie y con ayuda de las reconstrucciones de los especialistas.

Cuadro 14. Especies de Zosterophyllophyta de acuerdo a la posición de los esporangios.
*Especies incluidas en Niklas y Banks (1990).

Esporangios laterales y terminales	Esporangios laterales y no terminales
<i>Zosterophyllum myretonianum</i> *	<i>Anisophyton</i> sp.*
<i>Zosterophyllum australianum</i> *	<i>Sawdonia ornata</i> *
<i>Zosterophyllum rhenanum</i> *	<i>Sawdonia acanthotheca</i> *
<i>Zosterophyllum deciduum</i> *	<i>Gosslingia breconensis</i> *
<i>Zosterophyllum yunnanicum</i> *	<i>Gosslingia cordiformis</i> *
<i>Zosterophyllum sinense</i> *	<i>Crenatacaulis verruculosus</i> *
<i>Zosterophyllum fertile</i> *	<i>Serrulacaulis furcatus</i> *
<i>Zosterophyllum cf. fertile</i> *	<i>Oricilla bilinearis</i> *
<i>Zosterophyllum divaricatum</i> *	<i>Tarella trowenii</i> *
<i>Zosterophyllum spectabile</i> *	<i>Bathurstia denticulata</i> *
<i>Zosterophyllum llanoveranum</i> *	<i>Konioria andrychoviensis</i> *
<i>Rebuchia ovata</i> *	<i>Thrinakophyton formosum</i> *
<i>Hicklingia edwardii</i> *	<i>Discalis longistipa</i> *
<i>Adoketophyton subverticillatum</i>	<i>Pectinophyton norvegicum</i>
<i>Huia recurvata</i>	<i>Chaleuria cirrosa</i>
<i>Odonax borealis</i>	<i>Enigmophyton superbum</i>
<i>Barinophyton citrulliforme</i>	<i>Anisophyton potonieii</i>
<i>Barinophyton obscurum</i>	<i>Anisophyton gothani</i>
<i>Protobarinophyton pennsylvanicum</i>	

Puesto que los resultados utilizando como variable la altura calculada, son iguales a aquellos en donde se considera el diámetro máximo, se presentan únicamente estos últimos. La prueba de Mann-Whitney para la comparación de los dos grupos de plantas, se realizó en primer lugar para las especies clasificadas por los autores ya mencionados ($n_1=15$, $n_2=13$, $U=172$,

5. DISCUSIÓN

$p < 0.0001$) y posteriormente para un mayor número de especies ($n_1=18$, $n_2=19$, $Z=3.162$, $p=0.0008$). Las pruebas muestran una diferencia muy significativa entre las medias del diámetro máximo de las plantas con esporangios terminales y a aquellas con esporangios en otra posición. Se puede concluir que las especies con esporangios no terminales incluidas en la muestra tienen diámetros mayores que las que poseen esporangios terminales. Aceptando la relación entre la posición de los esporangios y el tipo de crecimiento, se podría decir que aquellas plantas con crecimiento determinado son más pequeñas que aquellas con crecimiento indeterminado. Así, se muestra la potencial relevancia de la posición de los esporangios para el desarrollo de plantas más altas, a través de la adquisición de crecimiento indeterminado. Para Edwards y Wellman (2000) el crecimiento determinado puede resultar también en un "impasse" adaptativo y citan como ejemplo de esto a *Cooksonia*.

Al igual que en el caso de la arquitectura, es posible correlacionar un aumento de talla en las plantas devónicas con el paso de los esporangios (dispersos o en agregaciones) del eje principal a ramas laterales, en donde pueden o no ser terminales. Por ejemplo, la mayor parte de Rhyniophyta tiene esporangios terminales, mientras que las Trimerophytophyta tienen la tendencia a formar ramas fértiles, aun cuando sus esporangios son también terminales. *Pertica* y *Trimerophyton* se cuentan entre las plantas más altas del grupo y parecen haber dispuesto sus esporangios en ramas laterales, lo que muestra la intervención de la arquitectura en este cambio.

Con la aparición de Lycophyta, los esporangios surgieron en esporófilas que pudieron estar distribuidas entre micrófilas fotosintéticas o estar agregadas en estróbilos laxos o en conos (Taylor y Taylor, 1993). Sin embargo, existe un grupo llamado "pre-Lycophyta" (*Asteroxylon*, *Drepanophycus* y *Kaulangiophyton*); (Gensel, 1992), cuyos esporangios no están relacionados con hojas pues su posición es caulinar, al igual que pueden estarlo en el género *Baragwanathia* (Rayner, 1984; Edwards y Fanning, 1985; Kenrick y Edwards, 1988a). De cualquier forma, los esporangios en una posición no terminal podrían haber permitido un crecimiento indeterminado.

En grupos con un origen más tardío, los esporangios se presentaron en estróbilos como en Sphenophyta; terminales en frondas, como en Pteridospermophyta, o en la superficie adaxial de hojas fértiles como en *Archaeopteris*.

5.3. RELACIÓN ENTRE LA TALLA Y OTROS ASPECTOS MORFOLÓGICOS Y FUNCIONALES DE LAS PLANTAS DEVÓNICAS

De nuevo, existe al menos un ejemplo que contradice la correlación entre la posición de los esporangios y la adquisición de tallas mayores. Se trata de *Pseudobornia ursina*, con estróbilos en las ramas de primer orden y en la parte terminal del tronco.

Es importante mencionar que el reconocimiento de la posición de los esporangios en las plantas fósiles es complicada, principalmente por la mala preservación y la ausencia de porciones terminales. Es por esto que, en la opinión de Gerriene (1996), no se le debe dar tanta importancia a este carácter al hablar de crecimiento determinado o indeterminado, puesto que no es obvio que una planta con ejes terminados en estróbilos tenga crecimiento determinado. Como ejemplo cita a especies de *Lycopodium* con estróbilos terminales y crecimiento de tipo indeterminado.

Las Rhyniophyta son un ejemplo claro de las dificultades en el reconocimiento de la posición de los esporangios. Schultka y Hass (1997) han revisado la variabilidad morfológica y el desarrollo de algunas especies tradicionalmente incluidas en Rhyniophyta. Estos autores (1997) mencionan que en estas especies, los esporangióforos pueden representar ejes principales o laterales (distinto origen) y pueden tener variados niveles de reducción, desde ejes ramificados, ejes vascularizados, hasta cojinetes basales sin elementos vasculares, que pueden darle al esporangio la apariencia de ser lateral. Además de que la variabilidad en la posición de los esporangios se contrapone con uno de los criterios de unidad de las Rhyniophyta (esporangios terminales), muestra lo difícil que puede ser determinar el tipo de esporangio en un grupo como éste.

La exploración de la relación entre la arquitectura, la posición de las estructuras reproductoras y la adquisición de mayor talla, requiere de un mejor conocimiento del desarrollo en estas primeras plantas y ha mostrado que no existen correlaciones estrictas entre las variables.

5.3.5 Repercusiones del cambio en la talla en la estratificación de los ambientes

Finalmente, es importante comentar el impacto de la diversificación de las tallas en la estratificación de las comunidades devónicas. El análisis de los estratos a partir del diámetro es importante, puede dar una aproximación a su número, aunque el reconocimiento preciso del número y forma dependen también de la morfología de los sistemas aéreos.

5. DISCUSIÓN

Las comunidades devónicas tempranas estaban generalmente conformadas por uno o dos estratos. Las briofitas pudieron formar el estrato al nivel del suelo y las Zosterophyllophyta, Rhyniophyta y Trimerophytophyta, muchas de las cuales tenían un solapamiento en tamaño, pudieron constituir el estrato superior (Niklas *et al.*, 1980). El advenimiento del crecimiento secundario tuvo seguramente importantes consecuencias ecológicas generando un estrato arbóreo, zonas sombreadas y probablemente microambientes para el establecimiento de otros organismos. El sotobosque de estos ambientes estuvo dominado seguramente por formas clonales (Tiffney y Niklas, 1985).

La reconstrucción de los estratos pretende únicamente dar una idea general de lo que pudo ser una comunidad devónica, pero no implica la coexistencia de los grupos en un mismo sitio. Para un mejor entendimiento de esta estructura, faltaría conocer con mayor precisión la repartición espacial de los grupos.

5.4. DINÁMICA E INTERPRETACIÓN DE LA TENDENCIA

Los nuevos métodos en el estudio de las tendencias evolutivas se aplican únicamente a clados. Esto impone el requisito de conocer las relaciones filogenéticas de los grupos involucrados, para considerar únicamente aquellos que son monofiléticos. Una tendencia cladogenética con grupos representando divisiones distintas dificulta o imposibilita incluso, la aplicación de la herramienta que permite reconocer los sistemas pasivos o conducidos de McShea (1994) o las categorías propuestas por Alroy (2000).

El clado Zosterophyllophyta-Lycophyta parecía un buen candidato para la aplicación de estas pruebas, pues está sustentado por varios análisis (Kenrick y Crane, 1997) y fue un conjunto con un aumento temporal en las tallas (coeficiente de correlación y prueba JT significativos). La mayor parte de las pruebas requieren del conocimiento de las relaciones filogenéticas al interior del clado, lo que se convierte en un obstáculo muy fuerte para su aplicación. La prueba de subclados no requiere de información sobre el patrón de ramificación, pero es necesario encontrar subclados con tamaños en el extremo derecho de la distribución. Desafortunadamente ninguno de los subclados encontrados cumplía con este requisito, por lo que únicamente fue posible utilizar la prueba del tamaño mínimo por subdivisión temporal. En

5.4. DINÁMICA E INTERPRETACIÓN DE LA TENDENCIA

el clado, Zosterophyllophyta-Lycophyta el mínimo no presenta un aumento sostenido ni significativo por lo que no parece sugerir una tendencia. Sin embargo, la prueba del mínimo es la más pobre y puede llevar a conclusiones ambiguas. Se puede decir que no se tiene información sobre el tipo de sistema (conducido/pasivo).

La tendencia cladogenética al aumento de talla entre las plantas devónicas puede ser considerada claramente como asimétrica según la clasificación de McKinney (1994a), pero para decir si es acrecionante o no, se debe analizar lo que sucede con el mínimo de las tallas y si hay un corrimiento en la distribución de éstas. Hasta el momento se puede decir que si bien hay un ligero aumento en el mínimo a lo largo del tiempo, la distribución solamente sufre un corrimiento significativo en el Silúrico Tardío-Devónico Temprano, y el aumento del mínimo es ligero. Parece tratarse de un tipo intermedio entre las categorías del autor mencionado, como suele suceder con clasificaciones tan generales de procesos tan complejos.

Ante la falta de elementos para conocer el tipo de estructura que tuvo el espacio (homo o heterogéneo) durante la cladogénesis de los linajes devónicos, no hay elementos suficientes para determinar si se trata de un sistema pasivo o conducido. El ligero aumento del tamaño mínimo y la distribución sesgada (a la derecha) resultante en cada uno de los pisos, puede ser indicativo de un sistema pasivo (si el aumento del mínimo no es significativo) o uno conducido enmascarado, en donde la fuerza que presiona para el aumento de tamaño no es muy grande. Aún cuando no es posible usar las pruebas mencionadas, es claro que la dinámica a mayor escala no corresponde con aquella observada a menor escala (por grupo taxonómico).

Resulta interesante la existencia de una tendencia clara únicamente en el periodo del Silúrico Tardío al Devónico Temprano, mismo que incluye únicamente plantas herbáceas. Quizás se relacione con la primera parte de la radiación de las plantas terrestres que pudo ser más intensa, aunque llama la atención que exista un verdadero corrimiento del tamaño, sugiriendo una presión selectiva.

La tendencia al aumento de talla entre las plantas devónicas tiene una peculiaridad que puede diferenciarla fuertemente de tendencias en otros grupos e incluso en otros momentos en la historia evolutiva de las plantas. El Devónico fue probablemente testigo del periodo de

5. DISCUSIÓN

radiación de planes estructurales más importante en la historia de las plantas terrestres. La diversificación de los planes debió acompañarse de una radiación en el tamaño, característica de fuerte papel ecológico. La capacidad de invadir nuevos ambientes y explotarlos con formas novedosas, debió estar relacionada necesariamente con la talla de los organismos. El ancestro algal de las plantas terrestres debió ser pequeño por lo que, de la misma manera en que ocurre en otros grupos (Stanley, 1973), la dirección del cambio en la talla sólo pudo ser hacia el aumento.

Una tendencia resultante de condiciones como las descritas, parece comportarse más de manera pasiva que conducida y parece restarle importancia a la selección natural como generadora de la tendencia. De manera tradicional, la tendencia al aumento de talla en las plantas ha sido asociada con ventajas adaptativas relacionadas con la dispersión de las diásporas y la competencia por luz, aunque de la misma manera, una talla mayor puede acarrear diversas desventajas (p.e. inversión en biomasa, quizás reproducción más tardía, etc.). Una evidencia mucho mejor del papel selectivo de las tallas mayores es la convergencia de la arborescencia en linajes muy diferentes. Como argumenta Niklas (1997), la arborescencia implica la adquisición de diversos caracteres y parece ser un ejemplo de modelación del fenotipo por presiones de selección. Entre las plantas devónicas existieron diversas estrategias para alcanzar tallas arborescentes, como el crecimiento primario prolongado o el crecimiento secundario principalmente del xilema (bifacial en Progymnospermophyta y unifacial en algunas Sphenophyta), aunque también lo desarrollaron en el córtex (p. e. Lycophyta, también con cámbium vascular unifacial). La evidencia fósil sugiere que esta modalidad de desarrollo de ejes más altos evolucionó independientemente en varios grupos de plantas (Chaloner y Sheerin, 1979; Niklas, 1997). Como menciona Niklas (1994b), el papel de la selección y de fuerzas de otro tipo de naturaleza más estocástica no son excluyentes y bien pueden actuar de manera conjunta sobre el tamaño, expresión conjunta de múltiples características.

Sin embargo, es difícil imaginar escenarios de fuerte competencia para el Devónico Temprano cuando eran frecuentes manchones monotípicos extensos. Dicha competencia debió ocurrir principalmente en los bordes de dichos manchones. Los estudios paleoecológicos futuros

5.4. DINÁMICA E INTERPRETACIÓN DE LA TENDENCIA

generarán nuevas preguntas en este sentido y permitirán conocer más sobre la distribución espacial de las especies.

Es evidente que si se desea conocer el papel de la selección en la tendencia al aumento de talla, las plantas devónicas son un objeto de estudio poco adecuado, dada la gran cantidad de factores de confusión que introduce la radiación de las plantas

Finalmente, es importante mencionar que los resultados del análisis de esta tendencia puede cambiar al utilizar grupos filogenéticos que se construyan en un futuro, en lugar de grupos taxonómicos. La interpretación será radicalmente distinta si el análisis al interior de estos grupos sí sugiere un aumento en la talla de las plantas, a diferencia de lo encontrado en este trabajo con el uso de grupos taxonómicos.

6. CONCLUSIONES

- Las ecuaciones alométricas son una herramienta útil y práctica para el cálculo de la talla de una planta fósil, pero al existir solamente dos categorías para el tipo de hábito (herbáceo y leñoso), se puede subestimar la talla de una planta con tejidos primarios de comportamiento mecánico equivalente al de secundarios. Además su aplicación es limitada para plantas leñosas, en donde la conservación de troncos completos no es muy frecuente.
- La tendencia evolutiva estudiada en este trabajo se presenta en un grupo funcional que incluye plantas de diversos planes estructurales y en pleno periodo de radiación. Lo anterior aunado a la naturaleza compleja del carácter bajo estudio (el tamaño o talla), dificulta el análisis y limita las generalizaciones que pueden hacerse sobre la dinámica del aumento en la talla.
- Es conveniente abordar el estudio de la tendencia a partir del diámetro máximo del eje, variable que se correlaciona fuertemente con la altura y es susceptible de ser medida (no es una estimación). El uso del diámetro máximo refleja el tamaño máximo potencial de la especie, a diferencia de un intervalo de diámetros que puede incorporar información de diferentes estadios de desarrollo. Adicionalmente, debe analizarse la tendencia considerando la distribución de los tamaños y no solamente las tallas máximas. Los métodos gráficos de la estadística descriptiva pueden ser de gran ayuda en este punto.
- El cambio temporal del diámetro máximo de los ejes en las plantas devónicas conduce a la distinción de dos grupos de acuerdo al tipo de crecimiento (primario y secundario). La presencia de madera representa una condición importante para la adquisición de tallas considerables.
- Los valores del coeficiente de correlación no son muy altos, lo que implica que la asociación es relativamente limitada y no contundente. Podría tratarse de un aumento que no sigue un patrón totalmente definido, y por tanto no puede ser reflejado en altos valores de correlación.

6. CONCLUSIONES

- Existe una tendencia al aumento de la talla para las plantas del intervalo de tiempo contenido entre la parte más tardía del Silúrico Temprano y el Devónico más Tardío. Esta tendencia puede ubicarse principalmente entre el Silúrico Temprano más tardío y el Devónico Temprano y particularmente en el Gediniano y el Emsiano. El resto de los pisos presenta un aumento en la cola derecha (máximos) de la distribución, pero no hay un corrimiento evidente de las tallas.
- El análisis por grupo taxonómico muestra un aumento significativo únicamente para el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta y para las Rhyniophyta. Es por esto que la existencia de una tendencia al considerar todas las plantas puede ser vista como el resultado de la aparición de grupos que radian hacia tallas cada vez mayores, aunque también cuentan con elementos de pequeño tamaño.
- La tendencia al aumento radica en las plantas herbáceas de los pisos del Devónico Temprano, entre estas plantas es claro el corrimiento de la distribución de tallas hacia un aumento. Sin embargo, no debe descartarse su presencia en los pisos restantes del periodo. Es necesario incluir más información de las plantas leñosas de este periodo y de especies del Carbonífero Inferior, lo que permitirá conocer si la dinámica de aumento se mantiene constante.
- Hasta el momento no es posible ubicar totalmente lo observado en las plantas devónicas en alguna de las categorías de tendencias evolutivas que se han propuesto. De ser esto posible, se podría comparar esta tendencia con otras y habría una contribución importante al entendimiento de estos procesos macroevolutivos. Dado el desconocimiento de las relaciones filogenéticas, tampoco es posible utilizar las técnicas más recientes para conocer el tipo de espacio en el que se desarrolla la tendencia. De conocerse estas relaciones, sería todavía cuestionable la aplicación de estas categorías a un grupo que incluye varios linajes.
- Se puede afirmar que el cambio a menor escala (por grupo taxonómico) no corresponde con el que ocurre a una escala mayor (considerando todas las plantas del periodo). A pesar de no conocer la filogenia, esta discrepancia sugiere la existencia de un sistema pasivo, o

6. CONCLUSIONES

de un sistema conducido enmascarado, en donde la presión que lleva al aumento de talla es pequeña, lo que parece más plausible si se considera el aumento importante que se detecta en la primera porción del Devónico.

- Aún cuando esta categorización no pretende dar explicaciones de tipo causal (McShea, 1998), el aumento en las especies herbáceas de la primera parte del Devónico sugiere presiones de selección como causa de este incremento. No se obtuvo evidencia de que el aumento en la talla de pisos superiores pueda relacionarse con presiones de este tipo, aunque la convergencia en la adquisición de la arborescencia así lo sugiera (Niklas, 1997). No puede descartarse la influencia de fuerzas selectivas y difusivas en la tendencia evolutiva al aumento de talla en las plantas del Devónico.
- El tamaño de una planta se relaciona fuertemente con la conducción hídrica. El cambio temporal del diámetro máximo de las células conductoras en las plantas devónicas presenta una dinámica similar a la del diámetro del eje. Existe una aparente tendencia al aumento del diámetro de estas células al considerar todas las plantas, misma que parece deberse principalmente a un aumento de los diámetros máximos. El análisis por grupo taxonómico muestra que únicamente hay un incremento temporal en el clado Zosterophyllophyta-Lycophyta, y el análisis por piso parece centrar el aumento entre el Silúrico Temprano más tardío y el Devónico Temprano.
- La correspondencia entre el aumento del diámetro del eje y del diámetro de la célula conductora puede resultar de la demanda hídrica que impone una altura mayor. Sin embargo, esta correspondencia no es evidente para plantas más altas, en donde las limitaciones funcionales de una célula conductora impiden un incremento ilimitado del diámetro. En estos casos la demanda puede ser satisfecha mediante un aumento en el número y no en el diámetro de las células.
- La arquitectura y la talla también guardan una estrecha relación y es posible reconocer una tendencia arquitectural (paso de ramificación dicotómica a pseudomonopodial y finalmente a monopodial) en las Trimerophytophyta, y de manera gruesa en otros grupos.

6. CONCLUSIONES

- De ser cierta la relación entre la posición de los esporangios y el crecimiento determinado o indeterminado, esta característica es muy relevante para el estudio de la tendencia. Al menos en algunas Zosterophyllophyta existen diferencias en el tamaño de acuerdo a la posición de los esporangios (laterales y terminales o laterales y no terminales).

LITERATURA CITADA

- Alroy, J. 2000. Understanding the dynamics of trends within evolving lineages. *Paleobiology* 26: 319-329.
- Andrews, H. N., Gensel, P. G. y W. H. Forbes. 1974. An apparently heterosporous plant from the Middle Devonian of New Brunswick. *Palaeontology* 17: 387-408.
- Andrews, H. N., Gensel, P. G. y A. E. Kasper. 1975. A new fossil plant of probable intermediate affinities. *Canadian Journal of Botany* 53(16): 1719-1728.
- Andrews, H. N., Kasper, A., Forbes, W. H., Gensel, P. G. y W. G. Chaloner. 1977. Early devonian flora of the Trout Valley Formation of northern Maine. *Review of Palaeobotany and Palynology* 23: 255-285.
- Andrews, H. N. y T. L. Phillips. 1968. *Rhacophyton* from the Upper Devonian of West Virginia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 61: 37-64.
- Andrews, H. N., Read, C. B. y S. H. Mamay. 1971. A Devonian lycopod stem with well preserved cortical tissues. *Palaeontology* 14: 1-9.
- Arnold, C. A. 1931. On *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 3: 207-232.
- _____. 1934. *Callixylon whiteanum* sp. nov., from the Woodford Chert of Oklahoma. *Botanical Gazette* 96:180-185.
- _____. 1941. Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. V. *Hyenia banksii* sp. nov. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 6: 53-57.
- _____. 1952. Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. VI *Xenocladia medullosina* Arnold. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 9: 297-309.
- Banks, H. P. 1973. Occurrence of *Cooksonia*, the oldest vascular plant macrofossil in the Upper Silurian of New York State. *Journal of the Indian Botanical Society*. Golden Jubilee vol. 50A: 227-235.
- Banks, H. P. 1980. Floral assemblages in the Siluro-Devonian. En Dilcher, D. L. y T. N. Taylor (Eds.). *Biostratigraphy of fossil plants*. Hutchinson and Ross, Stroudsburg: 1-24.
- _____. 1981. Time of appearance of some plant biocharacters during Siluro-Devonian time. *Canadian Journal of Botany* 59: 1292-1296.
- Banks, H. P., y M. R. Davis. 1969. *Crenaticaulis*, a new genus of Devonian plants allied to *Zosterophyllum*, and its bearing on the classification of early land plants. *American Journal of Botany* 56: 436-449.
- Banks, H. P., Leclercq, S., y F. M. Hueber. 1975. Anatomy and morphology of *Psilophyton dawsonii*, sp. n. from the late Lower Devonian of Quebec (Gaspé), and Ontario, Canada. *Paleontographica Americana* 48: 77-127.

LITERATURA CITADA

- Alroy, J. 2000. Understanding the dynamics of trends within evolving lineages. *Paleobiology* 26: 319-329.
- Andrews, H. N., Gensel, P. G. y W. H. Forbes. 1974. An apparently heterosporous plant from the Middle Devonian of New Brunswick. *Palaeontology* 17: 387-408.
- Andrews, H. N., Gensel, P. G. y A. E. Kasper. 1975. A new fossil plant of probable intermediate affinities. *Canadian Journal of Botany* 53(16): 1719-1728.
- Andrews, H. N., Kasper, A., Forbes, W. H., Gensel, P. G. y W. G. Chaloner. 1977. Early devonian flora of the Trout Valley Formation of northern Maine. *Review of Palaeobotany and Palynology* 23: 255-285.
- Andrews, H. N. y T. L. Phillips. 1968. *Rhacophyton* from the Upper Devonian of West Virginia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 61: 37-64.
- Andrews, H. N., Read, C. B. y S. H. Mamay. 1971. A Devonian lycopod stem with well preserved cortical tissues. *Palaeontology* 14: 1-9.
- Arnold, C. A. 1931. On *Callixylon newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 3: 207-232.
- _____. 1934. *Callixylon whiteanum* sp. nov., from the Woodford Chert of Oklahoma. *Botanical Gazette* 96:180-185.
- _____. 1941. Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. V. *Hyenia banksii* sp. nov. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 6: 53-57.
- _____. 1952. Observations on fossil plants from the Devonian of eastern North America. VI *Xenocladia medullosina* Arnold. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 9: 297-309.
- Banks, H. P. 1973. Occurrence of *Cooksonia*, the oldest vascular plant macrofossil in the Upper Silurian of New York State. *Journal of the Indian Botanical Society. Golden Jubilee vol. 50A*: 227-235.
- Banks, H. P. 1980. Floral assemblages in the Siluro-Devonian. En Dilcher, D. L. y T. N. Taylor (Eds.). *Biostratigraphy of fossil plants*. Hutchinson and Ross, Stroudsburg: 1-24.
- _____. 1981. Time of appearance of some plant biocharacters during Siluro-Devonian time. *Canadian Journal of Botany* 59: 1292-1296.
- Banks, H. P., y M. R. Davis. 1969. *Crenaticaulis*, a new genus of Devonian plants allied to *Zosterophyllum*, and its bearing on the classification of early land plants. *American Journal of Botany* 56: 436-449.
- Banks, H. P., Leclercq, S., y F. M. Hueber. 1975. Anatomy and morphology of *Psilophyton dawsonii*, sp. n. from the late Lower Devonian of Quebec (Gaspé), and Ontario, Canada. *Paleontographica Americana* 48: 77-127.

LITERATURA CITADA

- Bateman, R. M., Crane, P. R., DiMichele, W. A., Kenrick, P. R., Rowe, N. P., Speck, T. y W. E. Stein. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology, and ecology of the primary terrestrial radiation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 263-292.
- Beck, C. B. 1957. *Tetraxylopteris schmidtii* gen. et sp. nov., a probable pteridosperm precursor from the Devonian of New York. *American Journal of Botany* 44: 350-367.
- _____. 1962. Plants of the New Albany Shale. II. *Callixylon arnoldii* sp. nov. *Brittonia* 14: 322-327.
- _____. 1967. *Eddyia sullivanensis*, gen. et sp. nov., a plant of gymnospermic morphology from the Upper Devonian of New York. *Palaeontographica* 121B: 1-22.
- _____. 1976. Current status of the Progymnospermopsida. *Review of Palaeobotany and Palynology* 21: 5-23.
- _____. 1981. *Archaeopteris* and its role in vascular plant evolution. En Niklas, K. J. (Ed.). *Paleobotany, Paleoecology and Evolution*. Praeger Press, Nueva York: 193-230.
- Beck, C. B. y W. E. Stein. 1993. *Crossia virginiana* gen. et sp. nov., a new member of the Stenokoleales from the Middle Devonian of Sothwestern Virginia. *Palaeontographica* 229B: 115-134.
- Beck, C. B. y D. C. Wight. 1988. Progymnosperms. En Beck, C. B. (Ed.). *Origin and evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, Nueva York: 1-84.
- Berry, C. M. y D. Edwards. 1995. New species of the lycophyte *Colpodexylon* Banks from the Devonian of Venezuela. *Palaeontographica* 237B: 59-74.
- _____. 1996. The herbaceous lycophyte genus *Haskinsia* Grierson y Banks from the Devonian of western Venezuela, with observations on leaf morphology and fertile specimens. *Botanical Journal of the Linnean Society* 122: 103-122.
- _____. 1997. A new species of the lycopsid *Gilboaphyton* Arnold from the Devonian of Venezuela and New York State, with a revision of the closely related genus *Archaeosigillaria* Kidston. *Review of Palaeobotany and Palynology* 96: 47-70.
- Berry, C. M. y M. Fairon-Demaret. 2000. The Middle Devonian flora revisited. En Gensel, P. G. y D. Edwards (Eds.). *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press, Nueva York: 120-139.
- Brauer, D. F. 1980. *Barinophyton citrulliforme* (Barinophytales *incertae sedis*, Barinophytaceae) from the Upper Devonian of Pennsylvania. *American Journal of Botany* 67: 1186-1206.
- _____. 1981. Heterosporous, barinophytacean plants from the Upper Devonian of North America and a discussion of the possible affinities of the Barinophytaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology* 33: 347-362.
- Cai, Chongyang y Lizhu Chen. 1996. On a chinese Givetian lycopod *Longostachys latisporophyllus* Zhu, Hu & Feng, emend.: its morphology, anatomy and reconstruction. *Palaeontographica* 238B: 1-43.
- Chaloner, W. 1967. Lycophyta. En Boureau, E. (Ed.). *Traité de Paléobotanique*. Vol II, Fasc. III. Masson et Cie, Paris: 435-802.

LITERATURA CITADA

Chaloner, W. G. y A. Sheerin. 1979. Devonian macrofloras. En House, M. R., Scrutton, C. T. y M. G. Basset (Eds.). *The Devonian System*. Special Papers in Palaeontology, vol. 23. The Palaeontological Association, Londres: 145-161.

Chitale, S. y K. B. Pigg. 1996. *Clevelandodendron ohioensis*, gen. et sp. nov., a slender upright lycopsid from the Late Devonian Cleveland Shale of Ohio. *American Journal of Botany* 83: 781-789.

Cichan, M. A. y T. N. Taylor. 1990. Evolution of cambium in geologic time: a reappraisal. En Iqbal, M. (Ed.). *The vascular cambium*. Research Studies Press, Reino Unido: 213-228.

Cleal, C. J. y B. A. Thomas. 1995. *Palaeozoic palaeobotany of Great Britain*. Chapman y Hall, Reino Unido. 295 pp.

Daber, R. 1960. *Eogaspesia gracilis* n. g. n. sp. *Geologie* 9: 418-425.

DiMichele, W. A., Hook, R. W., Beerbower, R., Boy, J. A., Gastaldo, R. A., Hoton III, N., Phillips, T. M., Scheckler, S. E., Shear, W. A. y H.-D. Sues. 1992. Paleozoic terrestrial ecosystems. En Behrensmeyer, A. K., Damuth, J. D., DiMichele, W. A., Potts, E., Sues, H. y S. L. Wing. (Eds.). *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. The University of Chicago Press, EEUU: 206-325.

DiMichele, W. A., Stein, W. E. y R. M. Bateman. 2001. Ecological sorting of vascular plant classes during the paleozoic evolutionary radiation. En Allmon, W. D. y D. J. Bottjer (Eds.). *Evolutionary paleoecology: the ecological context of macroevolutionary change*. Columbia University Press, Nueva York: 285-335.

Dittrich, H. S., Matten, L. C. y T. L. Phillips. 1983. Anatomy of *Rhacophyton ceratangium* from the Upper Devonian (Famennian) of West Virginia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 40: 127-147.

Doran, J. B. 1980. A new species of *Psilophyton* from the Lower Devonian of northern New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Botany* 58: 2241-2262.

Doran, J. B., Gensel, P. y H. N. Andrews. 1978. New occurrences of trimerophytes from the Devonian of eastern Canada. *Canadian Journal of Botany* 56: 3052-3068.

Edwards, D. 1968. A new plant from the Lower Old Red Sandstone of Wales. *Palaeontology* 11: 683-690.

_____. 1969. Further observations on *Zosterophyllum llanoveranum* from the Lower Devonian of South Wales. *American Journal of Botany* 56: 201-210.

_____. 1970a. Further observations on the Lower Devonian plant, *Gosslingia breconensis* Heard. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 258B: 225-243.

_____. 1970b. Fertile Rhyniophytina from the Lower Devonian of Britain. *Palaeontology* 13: 451-461.

_____. 1975. Some observations on the fertile parts of *Zosterophyllum myretonianum* Penhallow from the Lower Old Red Sandstone of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 69: 251-265.

_____. 1979. A late Silurian flora from the Lower Old Red Sandstone of Southwest Dyfed. *Palaeontology* 22: 23-52.

LITERATURA CITADA

- _____. 1980. Studies on Lower Devonian petrifications from Britain. 1. Pyritised axes of *Hostinella* from the Brecon Beacons Quarry, Powys, South Wales. *Review of Palaeobotany and Palynology* 29: 189-200.
- _____. 1993. Cells and tissues in the vegetative sporophytes of early land plants. *New Phytologist* 125: 225-247.
- Edwards, D. y J. L. Benedetto. 1985. Two new species of herbaceous lycopods from the Devonian of Venezuela with comments on their taphonomy. *Palaeontology* 28: 599-618.
- Edwards, D. y M. S. Davies. 1990. Interpretations of early land plant radiations: "facile adaptationist guesswork" or reasoned speculation? En Taylor, P. D., y G. P. Larwood (Eds.). *Major evolutionary radiations*. Systematics Association Special Volume no. 42. Clarendon Press, Oxford: 351-376.
- Edwards, D. y U. Fanning. 1985. Evolution and environment in the late Silurian-early Devonian: the rise of the pteridophytes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 309B: 147-165.
- Edwards, D., Fanning, U. y J. B. Richardson. 1994. Lower Devonian coalified sporangia from Shropshire: *Sallopella* Edwards & Richardson and *Tortilicaulis* Edwards. *Botanical Journal of the Linnean Society* 116: 89-110.
- Edwards, D. y P. Kenrick. 1986. A new zosterophyll from the Lower Devonian of Wales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 92: 269-283.
- Edwards, D., Kenrick, P. y L. M. Carluccio. 1989. A reconsideration of cf. *Psilophyton princeps* (Croft & Lang, 1942), a zosterophyll widespread in the Lower Old Red Sandstone of South Wales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100:293-218.
- Edwards, D. y J. B. Richardson. 1974. Lower Devonian (Dittonian) plants from the Welsh Borderland. *Palaeontology* 17: 311-324.
- Edwards, D. y C. Wellman. 2000. Embryophytes on land: the Ordovician to Lochkovian (Lower Devonian) record. En Gensel, P. G. y D. Edwards (Eds.). *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press, Nueva York: 3-28.
- Edwards, D. S. 1986. *Aglaophyton major*, a nonvascular land-plant from the Devonian Rhynie Chert. *Botanical Journal of the Linnean Society* 93: 173-204.
- El-Saadawy, W. y W. S. Lacey. 1979. Observations on *Nothia aphylla* Lyon ex Hoeg. *Review of Paleobotany and Palynology* 27:119-147.
- Erwin, D. M. y G. W. Rothwell. 1989. *Gillespiea randolphensis* gen. et sp. nov. (Stauropteridales), from the Upper Devonian of West Virginia. *Canadian Journal of Botany* 67: 3036-3077.
- Fairon-Demaret, M. 1978. *Estinnophyton gracile* gen. et sp. nov., a new name for specimens previously determined *Protol epidodendron wahnbachense* Kräusel & Weyland from the Siegenian of Belgium. *Bulletin de l'Academie Royale de Belgique. Classe des sciences* 64(5): 597-609.
- Fairon-Demaret, M. 1979. *Estinnophyton wahnbachense* (Kräusel & Weyland) comb. nov., une plant remarquable du Siegenien d'Allemagne. *Review of Palaeobotany and Palynology* 28: 145-160.

LITERATURA CITADA

- _____. 1981. Le genre *Leclercqia* Banks, Bonamo & Grierson, 1972 dans le Dévonien Moyen de Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. Sciences de la Terre* 53: 1-10.
- _____. 1985. Les plantes fossiles de l'Emsien du Sart Tilman, Belgique. I. *Stockmansia langii* (Stockmans) comb. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 44: 243-260.
- _____. 1986. Les plantes Emsiennes du Sart Tilman (Belgique). 2. *Sartilmania jabachensis* (Kräusel et Weyland) comb. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 47: 225-239.
- Fanning, U., D. Edwards y J. B. Richardson. 1990. Further evidence for diversity for diversity in late Silurian land vegetation. *Journal of the Geological Society, London* 147: 725-728.
- _____. 1992. A diverse assemblage of early land plants from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. *Botanical Journal of the Linnean Society* 109: 161-188.
- Friedman, W. E. y M. E. Cook. 2000. The origin and early evolution of tracheids in vascular plants: integration of palaeobotanical and neobotanical data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 355B: 1398-1409.
- Geng, Bao-Yin. 1985. *Huia recurvata*: a new plant from the Lower Devonian of southeastern Yunnan, China. *Acta Botanica Sinica* 27: 419-426.
- Gensel, P. G. 1976. *Renalia huerberi*, a new plant from the Lower Devonian of Gaspé. *Review of Palaeobotany and Palynology* 22: 19-37.
- _____. 1979. Two *Psilophyton* species from the Lower Devonian of Eastern Canada with a discussion of morphological variation within the genus. *Palaeontographica* 168B: 81-99.
- _____. 1982a. A new species of *Zosterophyllum* from the early Devonian of New Brunswick. *American Journal of Botany* 69: 651-669.
- _____. 1982b. *Oricilla*, a new genus referable to the Zosterophyllophytes from the late Early Devonian of northern New Brunswick. *Review of Palaeobotany and Palynology* 37: 345-359.
- _____. 1992. Phylogenetic relationships of the zosterophylls and lycopsids: evidence from morphology, paleoecology, and cladistic methods of inference. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 450-473.
- Gensel, P. G. y H. N. Andrews. 1984. *Plant life in the Devonian*. Praeger, Nueva York. 380 pp.
- Gensel, P., Andrews, H. N. y W. H. Forbes. 1975. A new species of *Sawdonia* with notes on the origin of microphylls and lateral sporangia. *Botanical Gazette* 136: 50-62.
- Gensel, P. G., Kotyk, M. E. y J. F. Basinger. 2000. Morphology of above- and below-ground structures in Early Devonian (Pragian-Emsian) plants. En Gensel, P. G. y D. Edwards (Eds.). *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press. Nueva York, EEUU: 83-102.
- Gerriene, P. 1988. Early Devonian plant remains from Marchin (North of Dinant Synclitorium, Belgium), I. *Zosterophyllum deciduum* sp. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 55: 317-335.

LITERATURA CITADA

_____. 1996. Lower Devonian plant remains from Marchin (northern margin of Dinant Synclorium, Belgium) IV: *Odonax borealis* gen. et sp. nov. *Review of Palaeobotany and Palynology* 93: 89-106.

_____. 1997. The fossil plants from the Lower Devonian of Marchin (northern margin of Dinantian Synclorium, Belgium) V *Psilophyton genselliae* sp. nov., with hypothesis on the origin of Trimerophytina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 98: 303-324.

Goldring, W. 1924. The Upper Devonian forest of seed ferns in eastern New York. *New York State Museum Bulletin* 251: 50-72.

Gould, S. J. 1988. Trends as changes in variance: a new slant on progress and directionality in evolution. *Journal of Paleontology* 62(3): 319-329.

Gould, S. J. 1990. Speciation and sorting as the source of evolutionary trends, or "things are seldom what they seem". En McNamara, J. J. (Ed.). *Evolutionary trends*. University of Arizona Press, Tucson: 3-27.

Granoff, J. A., Gensel P. G. y H. N. Andrews. 1976. A new species of *Pertica* from the Devonian of eastern Canada. *Palaeontographica* 155B: 119-128.

Grierson, J. D., y H. P. Banks. 1963. Lycopods of the Devonian of New York State. *Palaeontographica Americana* 4: 219-295.

_____. 1983. A new genus of lycopods from the Devonian of New York State. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 81-101.

Hao, Shou-Gang. 1989a. A new zosterophyll from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 57: 155-171.

_____. 1989b. *Gumuia zyzzata*: a new plant from the Lower Devonian of Yunnan, China. *Acta Botanica Sinica* 31: 954-961.

_____. 1992. Some observations on *Zosterophyllum australianum* Lang & Cookson from the Lower Devonian of Yunnan, China. *Botanical Journal of the Linnean Society* 109: 189-202.

Hao, Shou-Gang y C. B. Beck, 1991. *Yunia dichotoma*, a Lower Devonian plant from Yunnan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 68: 181-195.

_____. 1993. Further observations on *Eophyllophyton bellum* from the Lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. *Palaeontographica* 230B: 27-41.

Hao, Shou-Gang y P. G. Gensel. 2000. The Posongchong floral assemblages of southeastern Yunnan, China: diversity and disparity in Early Devonian plant assemblages. En Gensel, P. G. y D. Edwards (Eds.). *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press, Nueva York: 103-119.

Hartman, C. M. y H. P. Banks, 1980. Pitting in *Psilophyton dawsonii*, an early Devonian trimerophyte. *American Journal of Botany* 67: 400-412.

Hass, H. y W. Remy, 1991. *Huvenia kleui* nov. gen., nov. spec.: ein Vertreter der Rhyniaceae aus dem Höheren Siegen des Rheinischen Schiefergebirges. *Argumenta Palaeobotanica* 8: 141-168.

Høeg, O. A. 1967. Psilophyta. En Boureau, E. (Ed.). *Traité de Paléobotanique*. Vol. II, Fasc. II. Masson et Cie, Paris: 191-360.

LITERATURA CITADA

- Hollander, M. y D. A. Wolfe. 1973. *Nonparametric statistical methods*. John Wiley & Sons, EEUU. 503 pp.
- Hopping, C. A. 1956. On a specimen of "*Psilophyton robustius*" Dawson, from the Lower Devonian of Canada. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 66B: 10-28.
- Hotton, C. L., Hueber, F. M., Griffing, D. H. y J. S. Bridge. 2000. Early terrestrial plant environments: an example from the Emsian of Gaspé, Canada. En Gensel, P. G. y D. Edwards (Eds.). *Plants invade the land. Evolutionary and environmental perspectives*. Columbia University Press. Nueva York: 179-203.
- Hueber, F. M. 1971. *Sawdonia ornata*: a new name for *Psilophyton princeps* var. *ornatum*. *Taxon* 20: 641-642.
- _____. 1972a. *Rebuchia ovata*, its vegetative morphology and classification with the Zosterophyllophytina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 14: 113-127.
- _____. 1972b. Early Devonian land plants from Bathurst Island, District of Franklin. *Geological Survey of Canada*, Paper 71-28: 1-17.
- _____. 1983. A new species of *Baragwanathia* from the Sextant Formation (Emsian) Northern Ontario, Canada. *Botanical Journal of the Linnean Society* 86: 57-79.
- _____. 1992. Thoughts on the early lycopsids and zosterophylls. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 474-499.
- Hueber, F. M. y H. P. Banks. 1979. *Serrulacaulis furcatus* gen. et sp. nov., a new zosterophyll from the lower Upper Devonian of New York State. *Review of Palaeobotany and Palynology* 28: 169-189.
- Kasper, A. E., Andrews, H. N. y W. H. Forbes. 1974. New fertile species of *Psilophyton* from the Devonian of Maine. *American Journal of Botany* 61: 339-359.
- Kasper, A. E., Gensel, P. G., Forbes, W. H. y H. N. Andrews. 1988. Plant paleontology in the state of Maine: a review. *Maine Geological Survey, Studies in Maine Geology* 1: 109-128.
- Kenrick, P. y P. R. Crane. 1991. Water-conducting cells in early fossil land plants: implications for the early evolution of tracheophytes. *Botanical Gazette* 152: 335-356.
- _____. 1997. *The origin and early diversification of land plants. A cladistic study*. Smithsonian Institution, EEUU. 441pp.
- Kenrick, P. y D. Edwards. 1988a. The anatomy of Lower Devonian *Gosslingia breconensis* Heard based on pyritized axes, with some comments on the permineralization process. *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 95-123.
- Kenrick, P. y D. Edwards. 1988b. A new zosterophyll from a recently discovered exposure of the Lower Devonian Senni Beds in Dyfed, Wales. *Journal of the Linnean Society* 98: 97-115.
- Knoll, A. H. y K. J. Niklas. 1987. Adaptation, plant evolution, and the fossil record. *Review of Paleobotany and Palynology* 50: 127-149.
- Knoll, A. H., Niklas, K. J., Gensel, P. G. y B. H. Tiffney. 1984. Character diversification and patterns of evolution in early vascular plants. *Paleobiology* 10: 34-47.

LITERATURA CITADA

- Kräusel, R. y H. Weyland. 1926. Beiträge zur Kenntnis der Devonflora. II. *Abhandlungen Seckenbergische Naturforschende Gesellschaft* 40: 115-145.
- _____. 1935. Pflanzenreste aus dem Devon. IX. Ein Stamm von *Eospermatopteris* Bau aus dem Mitteldevon des Kirberges, Elberfeld. *Senckenbergiana* 17: 9-20.
- Leclercq, S. 1951. Étude morphologique et anatomique d'une Fougère du Dévonien Supérieur, le *Rhacophyton zygopetoides* nov. sp. *Annales de la Société géologique de Belgique*, Mémoires in 4°, Tomo 9: 1-62.
- _____. 1970. Classe des Cladoxylopsida Pichi-Sermolli, 1959. En Boureau, E. (Ed.). *Traité de Paléobotanique* Vol. IV, Fasc. I. Filicophyta. Masson et Cie., Paris: 119-165.
- Leclercq, S. y Banks, H. P. 1962. *Pseudosporochnus nodosus* sp. nov., a Middle Devonian plant with cladoxylalean affinities. *Palaontographica* 110B: 1-34.
- Leclercq, S. y P. M. Bonamo. 1971. A study of the fructification of *Milleria (Protopteridium) thomsonii* Lang from the Middle Devonian of Belgium. *Palaeontographica* 136B: 83-114.
- Leclercq, S. y K. M. Lele. 1968. Further investigation on the vascular system of *Pseudosporochnus nodosus* Leclercq y Banks. *Palaeontographica* 123B: 97-112.
- Lemoigne, Y. y T. Itschenko, 1980. Deux lycophytes avec structures conservées du Dévonien supérieur d'Ukraine (URSS). *Géobios* 13: 671-681.
- Lemoigne, Y., Iurina, A. y N. Snigirevskaya. 1983. Revision du genre *Callixylon* Zalessky 1911 (*Archaeopteris*) du Dévonien. *Palaeontographica* 186B: 81-120.
- Li, Cheng-Sen. 1990. *Minarodendron cathaysiense* (gen. et comb. nov.), a lycopod from the late Middle Devonian of Yunnan, China. *Palaeontographica* 220B: 97-117.
- _____. 1992. *Hsüa robusta*, an early Devonian plant from Yunnan Province, China and its bearing on some structures of early land plants. *Review of Palaeobotany and Palynology* 71:121-147.
- Li, Cheng-Sen, y D. Edwards. 1992. A new genus of early land plants with novel strobilar construction from the Lower Devonian Posongchong Formation, Yunnan Province, China. *Palaeontology* 35: 257-272.
- _____. 1995. A re-investigation of Halle's *Drepanophycus spinaeformis* Göpp. from the Lower Devonian of Yunnan Province, southern China. *Botanical Journal of the Linnean Society* 118: 163-192.
- _____. 1997. A new microphyllous plant from the Lower Devonian of Yunnan Province, China. *American Journal of Botany* 84: 1441-1448.
- Li, Cheng-Sen y J. Hsü. 1987. Studies on a new Devonian plant *Protopteridophyton devonicum* assigned to a primitive fern from south China. *Palaeontographica* 207B: 111-131.
- Li, Cheng-Sen y F. M. Hueber. 2000. *Cervicornus wenshanensis*, gen. et sp. nov., a Pragian (Early Devonian) plant with forked leaves from Yunnan, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 109: 113-119.

LITERATURA CITADA

- Li, Xingxue, Cai, Chongyang. y Yi Wang. 1995. *Hamatophyton verticillatum* (Gu & Zhi) emend. A primitive plant of Sphenopsida from the Upper Devonian-Lower Carboniferous in China. *Palaeontographica* 235B: 1-22.
- Lyon, A. G. y D. Edwards. 1991. The first zosterophyll from the Lower Devonian Rhynie Chert, Aberdeenshire. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Earth Sciences* 82: 323-332.
- Matten, L. C. 1973. The Cairo flora (Givetian) from eastern New York. 1. *Reimannia*, terete axes, and *Cairoa lamanekii* gen. et sp. n. *American Journal of Botany* 60: 619-630.
- _____. 1974. The Givetian flora from Cairo, New York: *Rhacophyton*, *Triloboxylon* and *Cladoxylon*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 68: 303-318.
- _____. 1989. A petrified lycopod from the Uppermost Devonian of Hook Head, County Wexford, Ireland. *Botanical Gazette* 150: 323-336.
- Matten, L. C. y H. P. Banks. 1969. *Stenokoleos bifidus* sp. n. in the Upper Devonian of New York State. *American Journal of Botany* 56: 880-891.
- Matten, L. C., Tanner, W. R. y W. S. Lacey. 1984. Additions to the silicified Upper Devonian/Lower Carboniferous flora from Ballyheigue, Ireland. *Review of Palaeobotany and Palynology* 43: 303-320.
- McKinney, M. L. 1990a. Classifying and analysing evolutionary trends. En McNamara, J. J. (Ed.). *Evolutionary trends*. University of Arizona Press, Tucson: 28-58.
- _____. 1990b. Trends in body-size evolution. En McNamara, J. J. (Ed.). *Evolutionary trends*. University of Arizona Press, Tucson: 75-118.
- McLoughlin, S. y J. A. Long. 1994. New records of Devonian plants from southern Victoria Land, Antarctica. *Geological Magazine* 131(1): 81-90.
- McNamara, E. J. 1990. Preface. En McNamara, J. J. (Ed.). *Evolutionary trends*. University of Arizona Press, Tucson: xv-xvii.
- McShea, D. W. 1994. Mechanisms of large-scale evolutionary trends. *Evolution* 48: 1747-1763.
- _____. 1998. Dynamics of diversification in state space. En McKinney, M. L. y J. A. Drake (Eds.). *Biodiversity dynamics. Turnover of populations, taxa and communities*. Columbia University Press. Nueva York: 91-108.
- _____. 2000. Trends, tools, and terminology. *Paleobiology* 26: 330-333.
- Meyer-Berthaud, B., Wendt, J. y J. Galtier. 1997. First record of a large *Callixylon* trunk from the late Devonian of Gondwana. *Geological Magazine* 134: 847-854.
- Mustafa, H. 1978. Beiträge zur Devonflora III. *Argumenta Palaeobotanica* 5: 91-132.
- Niklas, K. J. 1984. Size-related changes in the primary xylem anatomy of some early tracheophytes. *Paleobiology* 10: 487-506.
- _____. 1985. The evolution of tracheid diameter in early vascular plants and its implications on the hydraulic conductance of the primary xylem strand. *Evolution* 39: 1110-1122.

LITERATURA CITADA

- _____. 1992. *Plant biomechanics. An engineering approach to plant form and function*. The University of Chicago Press, EEUU. 607 pp.
- _____. 1994a. Inter-specific allometries of critical buckling height and actual plant height. *American Journal of Botany* 81: 1275-1279.
- _____. 1994b. *Plant allometry. The scaling of form and process*. The University of Chicago Press, EEUU. 395 pp.
- _____. 1994c. Predicting the height of fossil plant remains: an allometric approach to an old problem. *American Journal of Botany* 81: 1235-1242.
- _____. 1997. *The Evolutionary biology of plants*. The University of Chicago Press, EEUU. 449 pp.
- _____. 1998. The influence of gravity and wind on land plant evolution. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 1-14.
- Niklas, K. J. y H. P. Banks. 1990. A reevaluation of the Zosterophyllophytina with comments on the origin of lycopods. *American Journal of Botany* 77: 274-283.
- Niklas, K. J. y V. Kerchner. 1984. Mechanical and photosynthetic constraints on the evolution of plant shape. *Paleobiology* 10: 79-101.
- Niklas, K. J. y T. Speck. 2001. Evolutionary trends in safety factors against wind-induced stem failure. *American Journal of Botany* 88: 1266-1278.
- Niklas, K. J., Tiffney, B. H. y A. H. Knoll. 1980. Apparent changes in the diversity of fossil plants. *Evolutionary Biology* 12: 1-89.
- _____. 1983. Patterns in vascular land plant diversification. *Nature* 303: 614-616.
- _____. 1985. Patterns in vascular plant diversification: an analysis at the species level. En Valentine, J. W. (Ed.). *Phanerozoic diversity patterns: profiles in macroevolution*. Princeton University Press, EEUU: 97-128.
- Rayner, R. J. 1983. New observations on *Sawdonia ornata* from Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 74: 79-94.
- _____. 1984. New finds of *Drepanophycus spinaeiformis* G öppert from the Lower Devonian of Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 75: 353-363.
- _____. 1988. Early land plants from South Africa. *Botanical Journal of the Linnean Society* 97: 229-237.
- Remy, W. 1982. Lower Devonian gametophytes: relation to the phylogeny of land plants. *Science* 215: 1625-1627.
- Remy, W., Gensel, P. G. y H. Hass. 1993. The gametophyte generation of some Early Devonian Land Plants. *International Journal of Plant Science* 154: 35-58.
- Remy, W. y H. Hass. 1986. *Gothanophyton zimmermanni* nov. gen., nov. spec., eine Pflanze mit komplexem Stelär-Körper aus dem Emsian. *Argumenta Palaeobotanica* 7: 9-69.

LITERATURA CITADA

_____. 1991a. Ergänzende Beobachtungen an *Lyonophyton rhyniense*. *Argumenta Palaeobotanica* 8: 1-27.

_____. 1991b. *Kidstonopyton discoides* nov. gen., nov. spec., ein Gametophyt aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). *Argumenta Palaeobotanica* 8: 29-45.

_____. 1991c. *Langiophyton mackei* nov. gen., nov. spec., ein Gametophyt mit Archegoniophoren aus dem Chert von Rhynie (Unterdevon, Schottland). *Argumenta Palaeobotanica* 8: 69-117.

Remy, W., H. Hass y S. Schultka, 1986. *Anisophyton potonie* nov. spec. aus den Köhlbacher Schichten (Emsian) von Steinbruch Ufersmühle, Wiehltalsperre. *Argumenta Palaeobotanica* 7: 123-138.

Remy, W., R. Remy, H. Hass, S. Schultka y F. Franzmeyer. 1980. *Sciadophyton* Steinmann: ein Gametophyt aus dem Siegen. *Argumenta Palaeobotanica* 6: 73-94.

Remy, W., Schultka, S. y H. Hass, 1986. *Anisophyton gothani* nov. gen., nov. spec. und Hinweise zur Stratigraphie der südlichen Wilbringhäuser Scholle. *Argumenta Palaeobotanica* 7: 79-107.

Scheckler, S. E. 1975. *Rhymokalon*, a new plant with cladoxylalean anatomy from the Upper Devonian of New York State. *Canadian Journal of Botany* 53: 25-38.

Scheckler, S. E. y H. P. Banks. 1971a. Anatomy and relationships of some Devonian progymnosperms from New York. *American Journal of Botany* 58: 737-751.

_____. 1971b. *Proteokalon*, a new genus of progymnosperms from the Devonian of New York State and its bearing on phylogenetic trends in the group. *American Journal of Botany* 58: 874-884.

Schultka, S. 1978. Beiträge zur Anatomie von *Rhacophyton condrusorum* Crépin. *Argumenta Palaeobotanica* 5: 11-22.

Schultka, S. y H. Hass. 1997. *Stockmansella remyi* sp. nov. from the Eifelian: new aspects in the Rhyniaceae (sensu Hass et Remy, 1991). *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 381-393.

Schweitzer, H.-J. 1965. Über *Bergeria mimerensis* und *Protolepidodendropsis pulchra* aus dem Devon Westpitzbergens. *Palaeontographica* 115B: 117-138.

_____. 1967. Die Oberdevon-Flora der Bäreinsel. I. *Pseudobornia ursina* Nathorst. *Palaeontographica* 120B: 116-137.

_____. 1969. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel 2. Lycopodiinae. *Palaeontographica* 126B: 101-137.

_____. 1972. Die Mitteldevon Flora von Lindlar (Rheinland). 3. Filicinae: *Hyenia elegans* Kräusel & Weyland. *Palaeontographica* 137B: 154-175.

_____. 1979. Die Zosterophyllaceae des rheinischen Unterdevons. *Bonner Paläobotanische Mitteilungen* 3: 1-32.

_____. 1980a. Die Gattungen *Renalia* Gensel und *Psilophyton* Dawson im Unterdevon des Rheinlandes. *Bonner Paläobotanische Mitteilungen* 6: 1-34.

LITERATURA CITADA

- _____. 1980b. Die Gattungen *Taeoniocrada* White und *Sciadophyton* Steinmann in Unterdevon des Rheinlandes. *Bonner Paläobotanische Mitteilungen* 6:1-34.
- _____. 1983. Die Unterdevonflora des Rheinlandes I. *Palaentographica* 189B: 1-138.
- Schweitzer H. J. y C. Cai, 1987. Beiträge zur Mitteldevon-Flora Südchinas. *Palaentographica* 207B: 111-131.
- Schweitzer, H. J. y Geisen, P. 1980. Über *Taeniophyton inopinatum*, *Protolycopodites devonicus* und *Cladoxylon scoparium* aus dem Mitteldevon von Wuppertal. *Palaentographica* 173B: 1-25.
- Schweitzer, H. J. y G. Heumann. 1993. Die Unterdevon-Flora von Røragen in Norwegen. *Palaentographica* 229B: 1-52.
- Schweitzer H. J. y Cheng-Sen Li. 1996. *Chamaedendron* nov. gen., eine multisporengiate Lycophyte aus dem Frasnium Südchinas. *Palaentographica* 238B: 45-69.
- Schweitzer, H. J. y L. C. Matten, 1982. *Aneurophyton germanicum* and *Protopteridium thomsonii* from the Middle Devonian of Germany. *Palaentographica* 184B: 65-106.
- Scotese, C. R. <http://www.scotese.com/newpage3.htm>
- Scott, D. H. 1923. *Studies in Fossil Botany*. A y C Black, Nueva York, Vol.2. 446 pp.
- Senkevitch, M. A., Jurina, A. L. y A. D. Arkhangelskaya. 1993. On fructifications, morphology and anatomy of Givetian lepidophytes in Kazakhstan (USSR). *Palaentographica* 230B: 43-58.
- Serbet, R. y G. R. Rothwell. 1992. Characterizing the most primitive seed ferns. I. A reconstruction of *Elkinsia polymorpha*. *International Journal of Plant Science* 153: 602-621.
- Shute, C. H. y D. Edwards, 1989. A new rhyniopsid with novel sporangium organization from the Lower Devonian of South Wales. *Botanical Journal of the Linnean Society* 100: 111-137.
- Skog, J. E. y H. P. Banks. 1973. *Ibyka amphikoma*, gen. et sp. nov., a new protoarticulare precursor from the Late Devonian New York State. *American Journal of Botany* 60: 366-380.
- Spatz, H. Ch., Rowe, N., Speck, T. y V. Daviero. 1998. Biomechanics of hollow stemmed sphenopsids: II. *Calamites*- to have or not to have secondary xylem. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 63-77.
- Speck, T. y D. Vogellehner. 1992. Biomechanics and maximum height of some Devonian land plants. En Kovar-Eder, J. (Ed.). *Palaeovegetational development in Europe and regions relevant to its palaeofloristic evolution*. Proceedings of the PEPC (1991), Vienna: 413-422.
- _____. 1994. Devonische Landpflanzen mit und ohne hypodermales Sterom – eine biomechanische Analyse mit Überlegungen zur frühevolution des Leit- und Festigungssystems. *Palaentographica* 233B: 157-227.
- Sprent, P. 1989. *Applied nonparametric statistical methods*. Chapman and Hall, Bristol. 259 pp.
- Stanley, S. M. 1973. An explanation for Cope's rule. *Evolution* 27: 1-26.

LITERATURA CITADA

- Stein, W. E. 1981. Reinvestigation of *Arachnoxylon kopfii* from the Lower Devonian of New York State, USA. *Palaeontographica* 177B: 90-117.
- Stein, W. E. 1982a. *Iridopteris eriensis* from the Middle Devonian of North America, with systematics of apparently related taxa. *Botanical Gazette* 143: 401-416.
- Stein, W. E. 1982b. The Devonian plant *Reimannia*, with a discussion of the Class Progymnospermopsida. *Palaeontology* 25: 605-622.
- Stein, W. E. y C. B. Beck. 1983. *Triloboxylon arnoldii* from the Middle Devonian of western New York. *Contributions from the Museum of Paleontology, University of Michigan* 26: 257-288.
- Stein, W. E. y F. M. Hueber. 1989. The anatomy of *Pseudosporochnus: P. hueberi* from the Devonian of New York. *Review of Palaeobotany and Palynology* 60: 311-359.
- Stewart, W. N. y G. W. Rothwell. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, EEUU. 521 pp.
- Taylor, D. W. 1986. Anatomical and morphological study of a new species of *Taenioocrada*, a Devonian tracheophyte from New York State. *Review of Palaeobotany and Palynology* 47: 63-87.
- Taylor, T. N. y E. L. Taylor. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. Prentice Hall, New Jersey, EEUU. 982 pp.
- The Geological Society of America. 1999. Geologic Time Scale.
- Thomas, B. A. y Spicer, R. A. 1987. *The evolution and palaeobiology of land plants*. Croom Helm, Reino Unido. 309 pp.
- Tiffney, B. H. y K. J. Niklas. 1985. Clonal growth in land plants: a paleobotanical perspective. En Jackson, J. B. C., Buss, L. W. y R. E. Cook (Eds.). *Population biology and evolution of clonal organisms*. Yale University Press, EEUU: 35-66.
- Tims, J. D. y T. C. Chambers. 1984. Rhyniophytina and Trimerophytina from the early land flora of Victoria, Australia. *Palaeontology* 27: 265-279.
- Trivett, M. L. 1993. An architectural analysis of *Archaeopteris*, a fossil tree with pseudomonopodial and opportunistic adventitious growth. *Botanical Journal of the Linnean Society* 111: 301-329.
- Walton, J. 1957. On *Protopitys* (Göppert): with a description of a fertile specimen "*Protopitys scotica*" sp. nov. from the Calciferous Sandstone Series of Dunbartonshire. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 63: 333-340.
- Wang, S. C. 2001. Quantifying passive and driven large-scale evolutionary trends. *Evolution* 55: 849-858.
- Zdebska, D. 1982. A new zosterophyll from the Lower Devonian of Poland. *Palaeontology* 25: 247-263.
- _____. 1986. *Psilophyton szaferi* sp. nov. from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains, Poland. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 55: 315-324.
- Zhong, Wang. y Bao-Ying, Geng. 1997. A new Middle Devonian plant *Metacladophyton tetraaxylum* gen. et sp. nov. *Palaeontographica* 243B: 85-102.

LITERATURA CITADA

Zhu, Wei-Qing y P. Kenrick. 1999. A *Zosterophyllum*-like plant from the lower Devonian of Yunnan Province, China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 105: 111-118.

Zimmermann, M. H. 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer-Verlag, Berlin. 143 pp.

APÉNDICES

APÉNDICE I

Escala de tiempo desde el Silúrico Tardío hasta el Carbonífero más Temprano. La escala numérica muestra el inicio de la edad correspondiente en millones de años antes del presente y entre paréntesis se incluye la escala utilizada para la construcción de las gráficas. Tomado de The Geological Society of America (1999).

PERÍODO	ÉPOCA	EDAD (PISO)	
CARBONÍFERO	TEMPRANO	TOURNAISIANO	
			354 (69)
DEVÓNICO	TARDÍO	FAMENIANO	364 (59)
		FRASNIANO	370 (53)
	MEDIO	GIVETIANO	380 (43)
		EIFELIANO	391 (32)
	TEMPRANO	EMSIANO	400 (23)
		PRAGIANO(SIEGENIANO)	412 (11)
		LOCKOVIANO(GEDINIANO)	417 (6)
	SILÚRICO	TARDÍO	PRIDOLIANO
LUDLOVIANO			423 (1)

APÉNDICE II

Edad, diámetro máximo del eje, diámetro máximo de la célula conductora, hábito, altura calculada alométricamente y grupo taxonómico para las 179 especies de plantas silúricas y devónicas consideradas en el análisis. G: gametofito, 2°: Traqueida secundaria, hábito de crecimiento 1. herbáceo, 2: leñoso, *: información desconocida.

EDAD Y REFERENCIA			DIÁMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA	DIÁMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (µm) Y REFERENCIA			HÁBITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Psilophyton dawsonii</i>	Eifeliano temprano	Banks, Leclercq y Hueber, 1975	0.004	Gensel y Andrews, 1984	70	Hartman y Banks, 1980	1	0.2002	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton crenulatum</i>	Emsiano temprano	Doran, 1980; Edwards y Davies, 1990	0.004	Doran, 1980	30	Doran, 1980	1	0.2002	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton forbesii</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.009	Kasper <i>et al.</i> , 1974	40	Gensel, 1979	1	0.5637	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton charientos</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.004	Gensel, 1979	50	Gensel, 1979	1	0.2002	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton dapsile</i>	Emsiano medio	Edwards y Davies, 1990	0.002	Kasper <i>et al.</i> , 1974	*	*	1	0.0838	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton microspinosum</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.004	Kasper <i>et al.</i> , 1974	*	*	1	0.2002	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton princeps</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.01	Kasper <i>et al.</i> , 1974	*	*	1	0.6457	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton genseliae</i>	Emsiano temprano	Gerriene, 1997	0.002	Gerriene, 1997	*	*	1	0.0838	Trimerophytophyta
<i>Psilophyton szaferi</i>	Emsiano	Zdebska, 1986	0.006	Zdebska, 1986	76	Zdebska, 1986	1	0.3352	Trimerophytophyta
<i>Trimerophyton robustus</i>	Emsiano medio	Edwards y Davies, 1990	0.01	Hopping, 1956	*	*	1	0.6457	Trimerophytophyta
<i>Pertica quadrifaria</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.015	Andrews <i>et al.</i> , 1977	*	*	1	1.0917	Trimerophytophyta
<i>Pertica varia</i>	Emsiano medio	Edwards y Davies, 1990	0.014	Granoff <i>et al.</i> , 1976	*	*	1	0.9980	Trimerophytophyta
<i>Pertica dalhousii</i>	Emsiano tardío o Eifeliano temprano	Doran <i>et al.</i> , 1978	0.013	Doran <i>et al.</i> , 1978	*	*	1	0.9065	Trimerophytophyta
<i>Yunia dichotoma</i>	Siegeniano tardío	Hao y Beck, 1991	0.005	Hao y Beck, 1991	39.5	Hao y Beck, 1991	1	0.2657	Trimerophytophyta
<i>Eophyllophyton bellum</i>	Siegeniano	Hao y Beck, 1993	0.003	Hao y Beck, 1993	32.5	Hao y Beck, 1993	1	0.1392	Trimerophytophyta
<i>Rhynia gwynne-vaughanii</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0047	Schultka y Hass, 1997	30	Li, 1992	1	0.2456	Rhyniophyta
<i>Cooksonia hemisphaerica</i>	Wenlockiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0016	Edwards, 1979	30	Li, 1992	1	0.0634	Rhyniophyta

EDAD Y REFERENCIA			DIÁMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (μm) Y REFERENCIA		HÁBITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Cooksonia cambrensis</i>	Wenlockiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0005	Edwards, 1979	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	Rhyniophyta
<i>Cooksonia pertonii</i>	Wenlockiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0015	Gensel y Andrews, 1984	21	Li, 1992	1	0.0585	Rhyniophyta
<i>Cooksonia caledonica</i>	Ludloviano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0018	Edwards, 1970b	*	*	1	0.0734	Rhyniophyta
<i>Cooksonia crassiparietalis</i>	Emsiano	Edwards, 1970b	0.004	Edwards, 1970b	*	*	1	0.2002	Rhyniophyta
<i>Cooksonia sp</i>	Pridoliano	Banks, 1973	0.0022	Banks, 1973	*	*	1	0.0943	Rhyniophyta
<i>Steganotheca striata</i>	Ludloviano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0008	Edwards, 1970b	*	*	1	0.0270	Rhyniophyta
<i>Nothia aphylla</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.005	El-Saadawy y Lacey, 1979	30	El-Saadawy y Lacey, 1979	1	0.2657	Rhyniophyta
<i>Renalia hueberi</i>	Emsiano	Gensel, 1976	0.0015	Gensel, 1976	*	*	1	0.0585	Rhyniophyta
<i>Renalia graberti</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990; Schweitzer, 1980a	0.006	Schweitzer, 1980a	*	*	1	0.3352	Rhyniophyta
<i>Renalia major</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.002	Schweitzer, 1980a	*	*	1	0.0838	Rhyniophyta
<i>Eogaspezia gracilis</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0005	Daber, 1960	49	Daber, 1960	1	No aplicable (D<0.001)	Rhyniophyta
<i>Sartilmania jabachensis</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0022	Fairon-Demaret, 1986	*	*	1	0.0943	Rhyniophyta
<i>Uskiella spargens</i>	Gediniano tardío-Siegeniano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0031	Shute y Edwards, 1989	*	*	1	0.1451	Rhyniophyta
<i>Uskiella reticulata</i>	Gediniano temprano	Fanning <i>et al.</i> , 1992	0.0005	Fanning <i>et al.</i> , 1992	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	Rhyniophyta
<i>Stockmansella langii</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.015	Fairon-Demaret, 1985	50	Fairon-Demaret, 1985	1	1.0917	Rhyniophyta
<i>Stockmansella remyi</i>	Eifeliano tardío	Schultka y Hass, 1997	0.0031	Schultka y Hass, 1997	30	Schultka y Hass, 1997	1	0.1451	Rhyniophyta
<i>Taeniocrada stilesvillensis</i>	Frasiano	Li, 1992	0.0034	Taylor, D, 1986	39.2	Li, 1992	1	0.1630	Rhyniophyta
<i>Taeniocrada decheniana</i>	Gediniano tardío	Edwards y Davies, 1990; Schweitzer, 1980b	0.015	Taylor, D. 1986	39	Schweitzer, 1980b	1	1.0917	Rhyniophyta
<i>Dutoitea maraisia</i>	Gediniano (?)	Rayner, 1988	0.001	Rayner, 1988	*	*	1	0.0355	Rhyniophyta
<i>Dutoitea alfreda</i>	Gediniano (?)	Rayner, 1988	0.001	Rayner, 1988	*	*	1	0.0355	Rhyniophyta
<i>Dutoitea pulchra</i>	Gediniano (?)	Rayner, 1988	0.002	Rayner, 1988	*	*	1	0.0838	Rhyniophyta
<i>Huvenia kleui</i>	Siegeniano tardío	Hass y Remy, 1991	0.015	Hass y Remy, 1991	*	*	1	1.0917	Rhyniophyta
<i>Huvenia elongata</i>	Emsiano medio	Schultka y Hass, 1997	0.009	Schultka y Hass, 1997	*	*	1	0.5637	Rhyniophyta

	EDAD Y REFERENCIA		DIAMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		DIAMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (µm) Y REFERENCIA		HÁBITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Kidstonophyton discoides</i> (G)	Siegeniano tardío	Remy y Hass, 1991c	0.0023	Remy y Hass, 1991b; Remy, Gensel y Hass, 1993	40	Remy y Hass, 1991b	1	0.0997	Rhyniophyta
<i>Sciadophyton</i> sp. (G)	Siegeniano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0026	Remy <i>et al.</i> , 1980	30	Remy <i>et al.</i> , 1980	1	0.1163	Rhyniophyta
<i>Calyculiphyton blanaí</i> (G)	Emsiano temprano	Remy <i>et al.</i> , 1993	0.002	Remy <i>et al.</i> , 1993	*	*	1	0.0838	Rhyniophyta
<i>Salopella caespitosa</i>	Siegeniano	Tims y Chambers, 1984	0.0012	Tims y Chambers, 1984	*	*	1	0.0444	Rhyniophyta
<i>Salopella marcensis</i>	Gediniano temprano	Edwards, 1975	0.0005	Fanning <i>et al.</i> , 1992	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	Rhyniophyta
<i>Salopella allenii</i>	Gediniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.002	Edwards y Richardson, 1974	*	*	1	0.0838	Rhyniophyta
<i>Salopella australis</i>	Ludloviano	Tims y Chambers, 1984	0.0024	Tims y Chambers, 1984	*	*	1	0.1052	Rhyniophyta
<i>Zosterophyllum myretonianum</i>	Gediniano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.003	Edwards, 1975	40	Edwards, 1975	1	0.1392	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum divaricatum</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.004	Gensel, 1982a	40	Gensel, 1982a	1	0.2002	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum llanoveranum</i>	Siegentiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.002	Høeg, 1967	30	Li, 1992	1	0.0838	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum fertile</i>	Gediniano medio	Edwards y Davies, 1990	0.003	Høeg, 1967	33	Høeg, 1967	1	0.1392	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum cf fertile</i>	Gediniano-Siegeniano	Edwards y Davies, 1990	0.0025	Edwards, 1969	25	Edwards, 1969	1	0.1107	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum spectabile</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990; Schweitzer, 1979	0.0025	Schweitzer, 1979	*	*	1	0.1107	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum deciduum</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.00125	Gerriene, 1988	*	*	1	0.0467	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum rhenanum</i>	Gediniano más tardío	Edwards y Davies, 1990	0.003	Schweitzer, 1979	40	Li, 1992	1	0.1392	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum australianum</i>	Siegeniano-Emsiano	Hao, 1992	0.005	Gerriene, 1988	20	Hao, 1992	1	0.2657	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum yunnanicum</i>	Emsiano	Gerriene, 1988	0.0025	Gerriene, 1988	*	*	1	0.1107	Zosterophyllophyta
<i>Zosterophyllum sinense</i>	Siegeniano	Gerriene, 1988	0.002	Gerriene, 1988	*	*	1	0.0838	Zosterophyllophyta
<i>Gosslingia breconensis</i>	Gediniano más tardío	Edwards y Davies, 1990	0.004	Edwards, 1970a	50	Li, 1992	1	0.2002	Zosterophyllophyta
<i>Gosslingia cordiformis</i>	Siegeniano medio	Edwards y Davies, 1990	0.002	Schweitzer, 1979	*	*	1	0.0838	Zosterophyllophyta

EDAD Y REFERENCIA			DIAMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		DIAMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (µm) Y REFERENCIA		HABITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Oricilla bilinearis</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.005	Gensel, 1982b	*	*	1	0.2657	Zosterophyllophyta
<i>Hicklingia eduardii</i>	Givetiano	Gensel, 1992	0.002	Gensel y Andrews, 1984	*	*	1	0.0838	Zosterophyllophyta
<i>Sawdonia ornata</i>	Siegeniano medio	Edwards y Davies, 1990	0.005	Hueber, 1971	79	Hueber, 1971	1	0.2657	Zosterophyllophyta
<i>Sawdonia ornata</i>	Emsiano	Rayner, 1983	0.01	Rayner, 1983	100	Rayner, 1983	1	0.6457	Zosterophyllophyta
<i>Sawdonia acanthotheca</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.008	Gensel <i>et al.</i> , 1975	*	*	1	0.4845	Zosterophyllophyta
<i>Serrulacaulis furcatus</i>	Frasniano más temprano	Hueber y Banks, 1979	0.012	Hueber y Banks, 1979	98	Hueber y Banks, 1979	1	0.8172	Zosterophyllophyta
<i>Crenaticaulis verruculosus</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.003	Banks y Davis, 1969	37	Banks y Davis, 1969	1	0.1392	Zosterophyllophyta
<i>Rebuchia ovata</i>	Siegeniano-Emsiano	Hueber, 1972a	0.002	Hueber, 1972a	*	*	1	0.0838	Zosterophyllophyta
<i>Rebuchia capitanea</i>	Siegeniano medio	Edwards y Davies, 1990	0.0038	Hueber, 1972b	*	*	1	0.1876	Zosterophyllophyta
<i>Bathurstia denticulata</i>	Siegeniano medio	Edwards y Davies, 1990	0.008	Hueber, 1972b	*	*	1	0.4845	Zosterophyllophyta
<i>Konioria andrychoviensis</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.004	Zdebska, 1982	100	Li, 1992	1	0.2002	Zosterophyllophyta
<i>Anisophyton gothani</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0055	Remy, Schultka y Hass, 1986	*	*	1	0.3000	Zosterophyllophyta
<i>Anisophyton potonieii</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0055	Remy, Hass y Schultka, 1986	*	*	1	0.3000	Zosterophyllophyta
<i>Deheubarthia splendens</i>	Gediniano tardío	Edwards, Kenrick y Carluccio, 1989	0.011	Edwards, Kenrick y Carluccio, 1989	65	Edwards, Kenrick y Carluccio, 1989	1	0.7302	Zosterophyllophyta
<i>Discalis longistipa</i>	Siegeniano tardío	Hao, 1989a	0.005	Hao, 1989a	32	Hao, 1989a	1	0.2657	Zosterophyllophyta
<i>Tarella trowenii</i>	Siegeniano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0082	Edwards y Kenrick, 1986	*	*	1	0.5001	Zosterophyllophyta
<i>Thrinophyton formosum</i>	Siegeniano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0028	Kenrick y Edwards, 1988b	40	Kenrick y Edwards, 1988b	1	0.1276	Zosterophyllophyta
<i>Trichopherophyton teuchansii</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.0025	Lyon y Edwards, 1991	50	Lyon y Edwards, 1991	1	0.1107	Zosterophyllophyta
<i>Adoketophyton subverticillatum</i>	Siegeniano	Li y Edwards, 1992	0.0026	Li y Edwards, 1992	*	*	1	0.1163	Zosterophyllophyta
<i>Hostinella heardii</i>	Siegeniano	Edwards, 1980	0.003	Edwards, 1980	45	Edwards, 1980	1	0.1392	Zosterophyllophyta
<i>Gumua zyzata</i>	Siegeniano	Hao, 1989b	0.005	Hao, 1989b	*	*	1	0.2657	Zosterophyllophyta
<i>Huia recurvata</i>	Siegeniano	Geng, 1985	0.014	Geng, 1985	43	Geng, 1985	1	0.9980	Zosterophyllophyta
<i>Wenshania zhichangensis</i>	Siegeniano	Zhu y Kenrick, 1999	0.0031	Zhu y Kenrick, 1999	*	*	1	0.1451	Zosterophyllophyta

	EDAD Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (µm) Y REFERENCIA		HÁBITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Odonax borealis</i>	Emsiano temprano	Gerriene, 1996	0.0027	Gerriene, 1996	*	*	1	0.1219	Zosterophyllophyta
<i>Euthursophyton hamperbachense</i>	Eifeliano tardío	Mustafa, 1978	0.006	Mustafa, 1978	140	Mustafa, 1978	1	0.3352	Zosterophyllophyta
<i>Hsüa robusta</i>	Emsiano	Li, 1992	0.01	Taylor y Taylor, 1993; Li, 1992	30	Li, 1992	1	0.6457	Zosterophyllophyta
<i>Barinophyton cirrulliforme</i>	Fameniano	Brauer 1980	0.0085	Brauer, 1980	100	Brauer, 1980	1	0.5237	Barinophytaceae
<i>Barinophyton obscurum</i>	Frasniano	Hoeg, 1967	0.004	Brauer, 1981	*	*	1	0.2002	Barinophytaceae
<i>Barinophyton sibiricum</i>	Givetiano	Hoeg, 1967	0.005	Hoeg, 1967	*	*	1	0.2657	Barinophytaceae
<i>Protobarinophyton pennsylvanicum</i>	Devónico Tardío	Brauer, 1981	0.004	Brauer, 1981	*	*	1	0.2002	Barinophytaceae
<i>Protobarinophyton obrutschewii</i>	Devónico Temprano	Hoeg, 1967	0.007	Hoeg, 1967	*	*	1	0.4082	Barinophytaceae
<i>Pectinophyton norvegicum</i>	Devónico Medio	Hoeg, 1967	0.005	Hoeg, 1967	*	*	1	0.2657	Barinophytaceae
<i>Chaleuria cirrosa</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.01	Andrews et al., 1974	*	*	1	0.6457	Barinophytaceae
<i>Enigmophyton superbum</i>	Givetiano más temprano	Edwards y Davies, 1990	0.005	Gensel y Andrews, 1984	*	*	1	0.2657	Barinophytaceae
<i>Asteroxylon mackiei</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.01	Gensel y Andrews, 1984	52	Li, 1992	1	0.6457	Lycophyta
<i>Drepanophycus spinaeformis</i>	Gediniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.042	Taylor y Taylor, 1993	60	Rayner, 1984	1	4.2232	Lycophyta
<i>Drepanophycus gaspianus</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990; Schweitzer y Heumann, 1993	0.034	Chaloner, 1967	53.9	Li, 1992	1	3.1921	Lycophyta
<i>Drepanophycus qujingensis</i>	Emsiano	Li y Edwards, 1995	0.025	Li y Edwards, 1995	*	*	1	2.1286	Lycophyta
<i>Drepanophycus devonicus</i>	Eifeliano tardío	Li, 1992	0.02	Schweitzer y Geisen, 1980	50	Schweitzer y Geisen, 1980	1	1.5887	Lycophyta
<i>Kaulangiophyton akantha</i>	Emsiano más tardío	Edwards y Davies, 1990	0.009	Gensel y Andrews, 1984	*	*	1	0.5637	Lycophyta
<i>Haskinsia colophylla</i>	Givetiano temprano	Grierson y Banks, 1983	0.009	Grierson y Banks, 1983	104	Grierson y Banks, 1983	1	0.5637	Lycophyta
<i>Haskinsia sagittata</i>	Givetiano a Frasniano	Edwards y Benedetto, 1985	0.0068	Edwards y Benedetto, 1985	*	*	1	0.3933	Lycophyta
<i>Haskinsia hastata</i>	Eifeliano tardío (?)	Berry y Edwards, 1996	0.0048	Berry y Edwards, 1996	*	*	1	0.2523	Lycophyta
<i>Baragwanathia longifolia</i>	Siegeniano medio (¿Ludloviano?)	Chaloner y Sheerin, 1979; Banks, 1980	0.02	Gensel y Andrews, 1984	42.5	Li, 1992	1	1.5887	Lycophyta
<i>Baragwanathia abitibiensis</i>	Emsiano medio	Edwards y Davies, 1990	0.032	Hueber, 1983	42	Hueber, 1983	1	2.9464	Lycophyta
<i>Minarodendron cathaysiense</i>	Givetiano	Li, 1990	0.004	Li, 1990	90	Li, 1990	1	0.2002	Lycophyta
<i>Protolopododendron scharianum</i>	Emsiano más tardío	Edwards y Davies, 1990	0.015	Chaloner, 1967	*	*	1	1.0917	Lycophyta

	EDAD Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DE LA CELULA (μm) Y REFERENCIA		ALTEZRO MÁXIMO DE LA CELULA CONDUCTORA (μm) Y REFERENCIA		HABITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMETRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Protolpidodendron gilboense</i>	Givetiano	Grierson y Banks, 1963	0.0045	Grierson y Banks, 1963	67	Grierson y Banks, 1963	1	0.2324	Lycophyta
<i>Estinnophyton gracile</i>	Emsiano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.0045	Fairon-Demaret, 1978	*	*	1	0.2324	Lycophyta
<i>Estinnophyton wahnbachense</i>	Siegeniano temprano	Edwards y Davies, 1990	0.011	Fairon-Demaret, 1979	*	*	1	0.7302	Lycophyta
<i>Leclerqia complexa</i>	Emsiano más tardío	Edwards y Davies, 1990	0.015	Fairon-Demaret, 1981; Kasper <i>et al.</i> , 1988	98	Fairon-Demaret, 1981	1	1.0917	Lycophyta
<i>Colpodexylon dentsii</i>	Frasniano	Grierson y Banks, 1963	0.025	Gensel y Andrews, 1984	80	Grierson y Banks, 1963	1	2.1286	Lycophyta
<i>Colpodexylon trifurcatum</i>	Eifeliano medio	Chaloner y Sheerin, 1979 y Banks, 1980; Edwards y Benedetto, 1985	0.025	Grierson y Banks, 1963; Schweitzer y Cai, 1987	*	*	1	2.1286	Lycophyta
<i>Colpodexylon cachiriense</i>	Givetiano a Frasniano	Edwards y Benedetto, 1985	0.0095	Edwards y Benedetto, 1985	*	*	1	0.6043	Lycophyta
<i>Colpodexylon schopfii</i>	Fameniano tardío	Lemoigne e Itschenko, 1980	0.01	Lemoigne e Itschenko, 1980	*	*	1	0.6457	Lycophyta
<i>Colpodexylon variabile</i>	Givetiano	Schweitzer y Cai, 1987	0.025	Schweitzer y Cai, 1987	*	*	1	2.1286	Lycophyta
<i>Colpodexylon coloradense</i>	Givetiano	Berry y Edwards, 1995	0.02	Berry y Edwards, 1995	*	*	1	1.5887	Lycophyta
<i>Colpodexylon camptophyllum</i>	Givetiano	Berry y Edwards, 1995	0.03	Berry y Edwards, 1995	*	*	1	2.7059	Lycophyta
<i>Archaeosigillaria vanuxemii</i>	Frasniano	Grierson y Banks, 1963	0.05	Grierson y Banks, 1963	*	*	1	5.3251	Lycophyta
<i>Cyclostigma kiltorkense</i>	Fameniano	Schweitzer, 1969	0.3	Gensel y Andrews, 1984	*	*	2	21.7200	Lycophyta
<i>Protolpidodendropsis pulchra</i>	Frasniano	Banks, 1980	0.11	Schweitzer, 1965	*	*	2	11.2390	Lycophyta
<i>Lycopodites oosensis</i>	Eifeliano medio	Chaloner y Sheerin, 1979	0.004	Grierson y Banks, 1963	*	*	1	0.2002	Lycophyta
<i>Phytokneme rhodona</i>	Devónico Tardío	Gensel y Andrews, 1984	0.03	Gensel y Andrews, 1984	120	Andrews, Read y Mamay, 1971	2	3.7900	Lycophyta
<i>Clevelandodendron ohioensis</i>	Fameniano	Chitaley y Pigg, 1996	0.025	Chitaley y Pigg, 1996	*	*	?	2.2640	Lycophyta
<i>Halleophyton zhichangense</i>	Siegeniano tardío	Li y Edwards, 1997	0.015	Li y Edwards, 1997	*	*	1	1.0917	Lycophyta
<i>Haplostigma lineare</i>	Devónico Medio	McLoughlin y Long, 1994	0.025	McLoughlin y Long, 1994	*	*	1	2.1286	Lycophyta

	EDAD Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (μm) Y REFERENCIA		HÁBITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Wexfordia hookense</i>	Tourmaisiano más temprano	Matten, 1989	0.03	Matten, 1989	95	Matten, 1989	1	2.7059	Lycophyta
<i>Atasudendron mirum</i>	Givetiano	Senkevitch <i>et al.</i> , 1993	0.1	Senkevitch <i>et al.</i> , 1993	160	Senkevitch <i>et al.</i> , 1993	1	13.4896	Lycophyta
<i>Gilboaphyton griersonii</i>	Givetiano	Berry y Edwards, 1997	0.0145	Berry y Edwards, 1997	*	*	1	1.0446	Lycophyta
<i>Longostachys latisorophyllus</i>	Givetiano	Cai y Chen, 1996	0.035	Cai y Chen, 1996	56, 31(2*)	Cai y Chen, 1996	2	4.3750	Lycophyta
<i>Chamaedendron multisporangiatum</i>	Frasniano temprano	Schweitzer y Li, 1996	0.007	Schweitzer y Li, 1996	40	Schweitzer y Li, 1996	1	0.4080	Lycophyta
<i>Pseudobornia ursina</i>	Fameniano tardío	Schweitzer, 1967	0.6	Schweitzer, 1967	*	*	?	44.5000	Sphenophyta
<i>Hamatophyton verticillatum</i>	Fameniano más tardío	Li, Cai y Wang, 1995	0.016	Li, Cai y Wang, 1995	100	Li, Cai y Wang, 1995	1	1.1873	Sphenophyta
<i>Rhacophyton zygopteroides</i>	Fameniano tardío	Leclercq, 1951	0.01	Leclercq, 1951	75	Leclercq, 1951	2	1.2300	Rhacophytales
<i>Rhacophyton ceratangium</i>	Fameniano medio	Andrews y Phillips, 1968	0.02	Andrews y Phillips, 1968	84, 76 (2*)	Dittrich <i>et al.</i> , 1983	2	2.5580	Rhacophytales
<i>Protopteridophyton devonicum</i>	Givetiano o Frasniano	Li y Hsu, 1987	0.004	Li y Hsu, 1987	44	Li y Hsu, 1987	1	0.2002	Rhacophytales
<i>Gillespiea randolphensis</i>	Fameniano	Erwin y Rothwell, 1989	*	*	74	Erwin y Rothwell, 1989	*	*	Stauropteridales
<i>Cladoxylon scoparium</i>	Givetiano temprano	Chaloner y Sheerin, 1979	0.015	Kräusel y Weyland, 1926	*	*	2	1.9050	Cladoxylales
<i>Cladoxylon dawsonii</i>	Frasniano temprano	Stein y Hueber, 1989	0.015	Gensel y Andrews, 1984	*	*	2	1.9050	Cladoxylales
<i>Calamophyton primaevum</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.1	Taylor y Taylor, 1993	*	*	1	13.4896	Cladoxylales
<i>Hyenia elegans</i>	Emsiano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.012	Schweitzer, 1972	*	*	1	0.8172	Cladoxylales
<i>Hyenia vogtii</i>	Givetiano	Leclercq y Banks, 1962	0.007	Leclercq, 1970	*	*	1	0.4082	Cladoxylales
<i>Hyenia banksii</i>	Eifeliano	Arnold, 1941	0.005	Arnold, 1941	*	*	1	0.2660	Cladoxylales
<i>Pseudosporochnus nodosus</i>	Givetiano temprano	Leclercq y Banks, 1962	0.08	Leclercq y Banks, 1962	40	Leclercq y Lele, 1968	1	9.9874	Cladoxylales
<i>Pseudosporochnus hueberi</i>	Frasniano temprano	Stein y Hueber, 1989	0.022	Matten, 1974	60	Stein y Hueber, 1989	1	1.7999	Cladoxylales
<i>Xenocladia medulllosina</i>	Givetiano medio	Stein y Hueber, 1989	0.1	Arnold, 1952	60 (2a)	Arnold, 1952	2	10.4710	Cladoxylales
<i>Pietzchia schulleri</i>	Devónico Tardío	Gensel y Andrews, 1984	0.03	Gensel y Andrews, 1984	*	*	1	2.7059	Cladoxylales
<i>Pietzchia polyupsilon</i>	Fameniano	Gensel y Andrews, 1984	0.025	Gensel y Andrews, 1984	*	*	1	2.1286	Cladoxylales

	EDAD Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		DIÁMETRO MÁXIMO DE LA CÉLULA CONDUCTORA (µm) Y REFERENCIA		HÁBITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTURA CALCULADA ALOMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
<i>Rhymokalon trichium</i>	Frasniano temprano	Scheckler, 1975	*	*	100	Scheckler, 1975	1	*	Cladoxylales
<i>Metacladophyton tetrazyllum</i>	Givetiano	Zhong, y Geng, 1997	0.015	Zhong, y Geng, 1997	80, 60 (2a)	Zhong, y Geng, 1997	2	1.9050	Cladoxylales
<i>Iridopteris eriensis</i>	Givetiano temprano	Stein, 1982a	0.055	Stein, 1982a	80	Stein, 1982a	1	6.0466	Iridopteridales
<i>Arachnoxylon kopfi</i>	Givetiano tardío	Stein, 1981	0.014	Stein, 1981	100	Stein, 1981	1	0.9980	Iridopteridales
<i>Astropteris noveboracensis</i>	Devónico Tardío	Gensel y Andrews, 1984	0.025	Gensel y Andrews, 1984	25	Gensel y Andrews, 1984	1	2.1286	Iridopteridales
<i>Ibyka amphikoma</i>	Givetiano temprano	Banks, 1980	*	*	48	Skog y Banks, 1973	1	*	Iridopteridales
<i>Reimannia aldenense</i>	Givetiano	Stein, 1982b	*	*	95	Stein, 1982b	1	*	Iridopteridales
<i>Tetrazylopteris schmidtii</i>	Frasniano temprano	Scheckler y Banks, 1971a	0.08	Beck, 1957	80, 67(2*)	Beck, 1957	2	8.8232	Progymnospermophyta
<i>Triloboxylon ashlandicum</i>	Frasniano temprano	Scheckler y Banks, 1971a	*	*	60	Scheckler y Banks, 1971a	2	*	Progymnospermophyta
<i>Triloboxylon arnoldii</i>	Givetiano	Stein y Beck, 1983	*	*	78, 65(2*)	Stein y Beck, 1983	2	*	Progymnospermophyta
<i>Aneurophyton germanicum</i>	Eifeliano tardío	Beck, 1976	*	*	56	Schweitzer y Matten, 1982	2	*	Progymnospermophyta
<i>Eospermatopteris sp</i>	Eifeliano tardío	Banks, 1980	1.067	Goldring, 1924	*	*	2	39.8879	Progymnospermophyta
<i>Rellimia thomsonii</i>	Eifeliano temprano	Beck y Wight, 1988	0.2	Leclercq y Bonamo, 1971	120	Leclercq y Bonamo, 1971	2	16.9614	Progymnospermophyta
<i>Cairoa lamanekii</i>	Givetiano medio	Beck, 1976	*	*	50(2*)	Matten, 1973	2	*	Progymnospermophyta
<i>Proteokalon sp</i>	Frasniano temprano	Scheckler y Banks, 1971b	*	*	56(2*)	Scheckler y Banks, 1971b	2	*	Progymnospermophyta
<i>Eddyia sullivanensis</i>	Frasniano	Beck, 1967	0.005	Gensel y Andrews, 1984	40(2*)	Beck, 1967	2	0.5490	Progymnospermophyta
<i>Callixylon sp</i>	Toumaisiano	Arnold, 1934	1.5	Arnold, 1934	*	*	2	44.9877	Progymnospermophyta
<i>Callixylon newberryi</i>	Frasniano más superior	Arnold, 1931	0.9	Arnold, 1931	75	Arnold, 1931	2	37.3059	Progymnospermophyta
<i>Callixylon erianum</i>	Fameniano	Meyer-Berthaud et al., 1997	0.09	Meyer-Berthaud et al., 1997	62	Meyer-Berthaud et al., 1997	2	9.6673	Progymnospermophyta
<i>Callixylon whiteanum</i>	Fameniano tardío	Trivett, 1993	1	Arnold, 1934	70	Arnold, 1934	2	38.9045	Progymnospermophyta
<i>Callixylon trifilievii</i>	Fameniano	Lemoigne et al., 1983	*	*	60	Lemoigne et al., 1983	2	*	Progymnospermophyta
<i>Callixylon schmidti</i>	Frasniano	Lemoigne et al., 1983	*	*	70	Lemoigne et al., 1983	2	*	Progymnospermophyta
<i>Callixylon brownii</i>	Toumaisiano	Lemoigne et al., 1983	*	*	36	Lemoigne et al., 1983	2	*	Progymnospermophyta
<i>Callixylon petryi</i>	Frasniano	Lemoigne et al., 1983	*	*	108(2*)	Lemoigne et al., 1983	2	*	Progymnospermophyta

	EDAD Y REFERENCIA		DIÁMETRO		MÁXIMO DE LA		HABITO O TIPO DE CRECIMIENTO	ALTEZA CALCULADA ALIMÉTRICAMENTE (m)	GRUPO TAXONÓMICO
			MÁXIMO DEL EJE (M) Y REFERENCIA		CELULA CONDUCTORA (µm) Y REFERENCIA				
<i>Callixylon arnoldii</i>	Tourmaisiano	Lemoigne <i>et al.</i> , 1983	*	*	44	Lemoigne <i>et al.</i> , 1983	2	*	Progymnospermophyta
<i>Protopytis buchiana</i>	Devónico Tardío	Gensel y Andrews, 1984	0.45	Walton, 1957; Scott, 1923	*		2	27.1085	Progymnospermophyta
<i>Elkinsia polymorpha</i>	Fameniano medio	Serbet y Rothwell, 1992	0.0090	Serbet y Rothwell, 1992	126 (2*)	Serbet y Rothwell, 1992	2	1.0940	Pteridospermophyta
<i>Kerryoxylon hexalobatum</i>	Fameniano más tardío	Matten, Tanner y Lacey, 1984	0.0060	Matten, Tanner y Lacey, 1984	53	Matten, Tanner y Lacey, 1984	1	0.3352	Pteridospermophyta
<i>Tortilcaulis transwalliensis</i>	Pridoliano	Edwards, 1979	0.0004	Edwards, 1979;	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	<i>Incertae sedis</i>
<i>Tortilcaulis offaeus</i>	Gediniano temprano	Edwards <i>et al.</i> , 1994	0.00014	Edwards <i>et al.</i> , 1994	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	<i>Incertae sedis</i>
<i>Sporogonites exuberans</i>	Siegeniano medio	Edwards y Davies, 1990	0.0005	Høeg, 1967	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	<i>Incertae sedis</i>
<i>Sporogonites chapmanii</i>	Emsiano tardío	Høeg, 1967	0.00075	Høeg, 1967	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	<i>Incertae sedis</i>
<i>Sporogonites excellens</i>	Devónico Temprano	Høeg, 1967	0.002	Høeg, 1967	*	*	1	0.0838	<i>Incertae sedis</i>
<i>Tarranitia salopensis</i>	Gediniano temprano	Fanning <i>et al.</i> , 1992	0.00088	Fanning <i>et al.</i> , 1992	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	<i>Incertae sedis</i>
<i>Krithodeophyton croftii</i>	Siegeniano	Edwards, 1968	0.0043	Edwards, 1968	35	Edwards, 1968	1	0.2194	<i>Incertae sedis</i>
<i>Oocampsia catheta</i>	Emsiano tardío	Andrews <i>et al.</i> , 1975	0.02	Andrews <i>et al.</i> , 1975	*	*	1	1.5887	<i>Incertae sedis</i>
<i>Stenokoleos bifidus</i>	Frasniano temprano	Matten y Banks, 1969	0.005	Matten y Banks, 1969	77	Matten y Banks, 1969	1	0.2657	<i>Incertae sedis</i>
<i>Crossia virginiana</i>	Eifeliano tardío	Beck y Stein, 1993	0.01	Beck y Stein, 1993	108	Beck y Stein, 1993	2	1.2300	<i>Incertae sedis</i>
<i>Cervicornus wenshanensis</i>	Siegeniano	Li y Hueber, 2000	0.0045	Li y Hueber, 2000	*	*	1	0.2324	<i>Incertae sedis</i>
<i>Gothanophyton zimmermanni</i>	Emsiano tardío	Remy y Hass, 1986	0.015	Remy y Hass, 1986	90	Remy y Hass, 1986	1	1.0917	<i>Incertae sedis</i>
<i>Horneophyton lignieri</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.002	Taylor y Taylor, 1993	38	Li, 1992	1	0.0838	"Protracheophyta"
<i>Lyonophyton rhyniensis (G)</i>	Siegeniano tardío	Remy y Hass, 1991a	0.002	Remy y Hass, 1991a	*	*	1	0.0838	"Protracheophyta"
<i>Langiophyton mackiei (G)</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.002	Remy, Gensel y Hass, 1993	*	*	1	0.0838	"Protracheophyta"
<i>Aglaophyton major</i>	Siegeniano tardío	Edwards y Davies, 1990	0.006	Edwards D. S., 1986	50	Edwards, D., 1986	1	0.335	"Protracheophyta"
<i>Caia langii</i>	Pridoliano	Fanning <i>et al.</i> , 1990	0.00075	Fanning <i>et al.</i> , 1990	*	*	1	No aplicable (D<0.001)	"Protracheophyta"

