

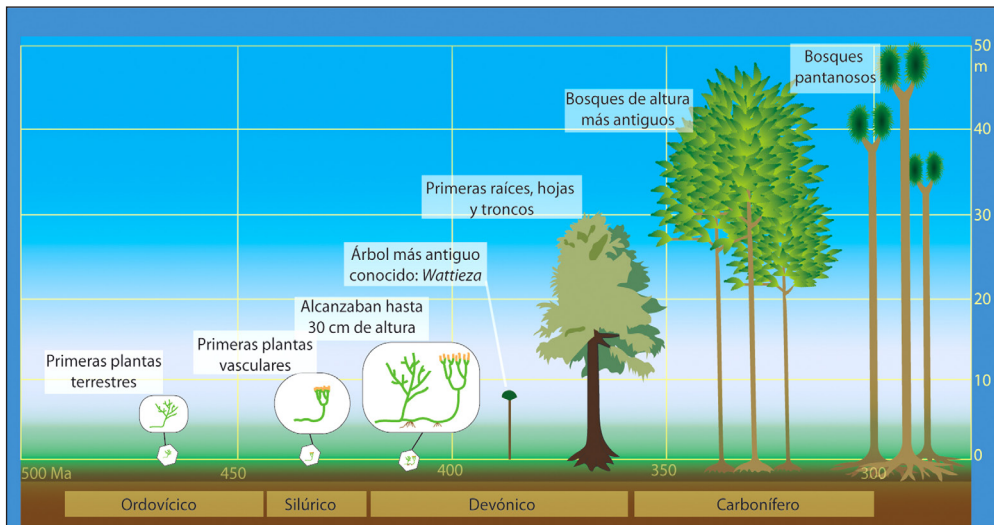
# Cómo las plantas cambiaron para siempre la superficie de la Tierra



Josefina Bodnar  
Eliana Paula Coturel  
Marisol Beltrán

La aparición de los primeros bosques en el Devónico permitió el desarrollo de los suelos, afectó la composición de la atmósfera y generó nuevos ambientes donde pudieron proliferar los animales

**L**a Era Paleozoica fue una etapa de la historia de la Tierra que se inició hace aproximadamente 541 millones de años (m.a.) y finalizó 252 m.a. antes del presente. A comienzos del Paleozoico todos los seres vivos eran acuáticos. En el Ordovícico, el segundo período de esta Era, las plantas se aventuraron fuera del agua. Las pioneras estaban representadas por briofitas (musgos y hepáticas), que eran pequeñas y simples, carecían de hojas, raíces y tejidos conductores de líquidos. Todas sus células poseían la capacidad de absorber agua y soluciones minerales, y podían vivir sólo en zonas de humedad constante. Transcurrieron alrededor de 70 m.a. antes de que las plantas adquirieran hojas, raíces y tejidos comparables a los que tienen hoy en día. Esto ocurrió a mediados y finales del Devónico, el cuarto período del Paleozoico, entre los 385 y 370 m.a. antes del presente. En este momento, la expansión de las plantas transformó la superficie terrestre en un paisaje comparable al que conocemos hoy en día. Los primeros bosques dieron forma a suelos fértiles, causaron que la atmósfera fuera respirable para los animales y así propiciaron la colonización del ambiente terrestre por parte de estos últimos. También incrementaron el oxígeno en los océanos y regularon la temperatura global. Gracias a la materia vegetal disponible, la vida en los ríos, lagos y estuarios se volvió más diversa y productiva. Con la aparición de



1. Evolución del hábito de las plantas, desde las briofitas (primeras plantas terrestres) pasando por los primeros árboles del Devónico hasta los bosques de altura y los bosques pantanosos del Carbonífero Tardío. Modificado de O'Donoghue (2007).

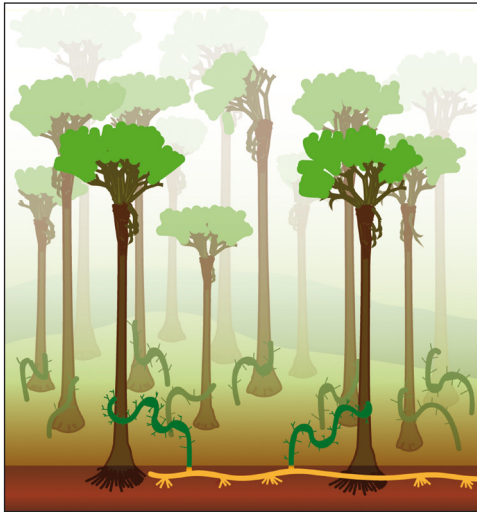
la reproducción por semillas, hacia finales del período, las plantas vasculares pudieron ocupar sitios cada vez más alejados del agua, y propagarse más tarde por la mayoría de los hábitats del planeta.

### Los árboles más antiguos

El paisaje del Devónico temprano tenía una vegetación que no llegaría a la altura de nuestra cintura. Para ese momento, sólo habitaban la Tierra plantas herbáceas, sin hojas o con hojas muy pequeñas y angostas. Entre ellas se encontraban las briofitas, algunas plantas vasculares primitivas y los

ancestros de los licopodios. A mediados del Devónico, el primer grupo en desarrollar un hábito arborescente fue el de unos helechos conocidos como cladoxilópsidas, que sólo vivieron durante el Paleozoico. Tenían un tallo de 8 metros de altura, una corona apical de ramas que cumplían la función de hojas, raíces muy sencillas y carecían de madera (Figs. 1 y 2). Una mayor estatura les proporcionó una ventaja en la captura de luz solar para la fotosíntesis, y en la distribución de las esporas ya que podían ser dispersadas a grandes distancias desde esa altura. Sin embargo, la vegetación desarrollada por las cladoxilópsidas no mostraba algunas de las características importantes que tienen los bosques modernos y estaba limitada a una franja angosta a lo largo del margen de los ríos y lagunas. Esta restricción, junto a la ausencia de hojas, indicaría que en estos ambientes había muy poca sombra.

Otros grupos optimizaron el hábito arborescente con una innovación anatómica que revolucionaría los ecosistemas: el crecimiento secundario formado por el leño o madera y la corteza. Este crecimiento, que aún hoy poseen las plantas, proporcionaba el sostén necesario para alcanzar alturas cada vez mayores, y un sistema más efectivo de conducción de agua y nutrientes. Las primeras plantas en desarrollar leño y corteza fueron las progimnospermas, un grupo que vivió durante el Paleozoico. Al principio eran arbustivas, pero a finales del



2. Dibujo que representa los bosques del Devónico Medio. Las formas arborescentes corresponden a las cladoxilópsidas, mientras que las plantas trepadoras pertenecen a las progimnospermas. Modificado de Meyer-Berthaud y Decombeix (2012).

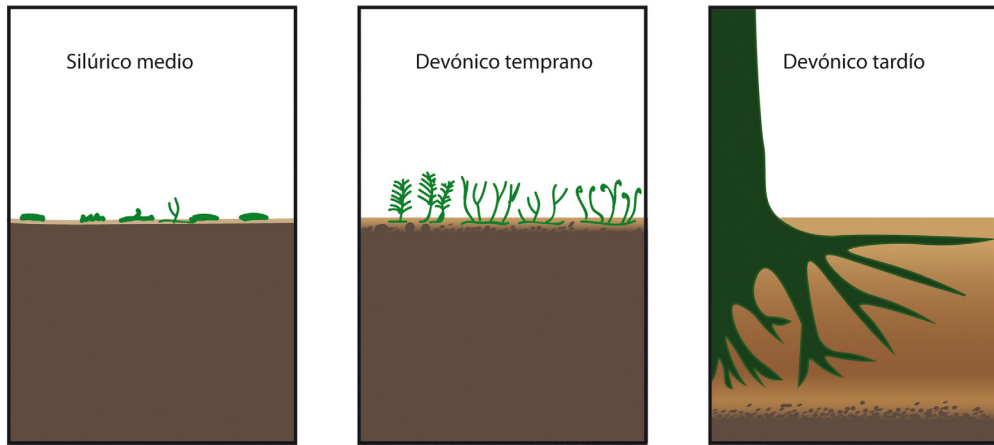
Devónico evolucionaron para convertirse en árboles que alcanzaron los 30 metros de altura. Estas progimnospermas, llamadas *Archaeopteris* son consideradas los primeros “árboles verdaderos” porque, a diferencia de las cladoxilópsidas, poseían un tronco leñoso principal, una copa con ramas y hojas laminares y un sistema complejo de raíces (Fig. 1).

3. Reconstrucción de un bosque de arqueopteridales, donde se observan los árboles de *Archaeopteris*, arbustivas y lepidodendrales, y en el sotobosque, helechos primitivos y licopodios herbáceos. Saliendo del agua se representa a *Acanthostega* (tetrápodo primitivo). Dibujo realizado por Martina Charnelli.



Ni bien aparecieron, se transformaron en las formas arborescentes dominantes en toda la Tierra y habitaron desde los polos hasta el Ecuador. Portaban hojas anchas que produjeron una sombra densa y crearon un hábitat terrestre completamente nuevo: el bioma del bosque. Este nuevo ecosistema se caracterizó por el dosel forestal que moderó la temperatura y la humedad, y protegió a los microorganismos y animales de la luz ultravioleta (Fig. 3).

Los bosques de *Archaeopteris* pronto se complementaron con licopodios arborescentes llamados lepidodendrales, que tenían troncos que superaban los 40 m de altura y los 2 m de ancho en la base. Estos licopodios dominaron los bosques pantanosos del Carbonífero, el período siguiente al Devónico. Las lepidodendrales diferían de los árboles modernos en que tenían un crecimiento definido. Estas plantas se desarrollaban primero en la base, luego crecían hasta una altura determinada genéticamente, se ramificaban a ese nivel y por último dispersaban sus esporas para después morir. Sus troncos presentaban poca madera para permitir un rápido crecimiento, y al menos la mitad de sus tallos estaba representada por la médula y la corteza. Las lepidodendrales se extin-



4. Evolución de los suelos desde el Silúrico Medio al Devónico Tardío. Modificado de Murphy (2006).

guieron a finales del Paleozoico y fueron reemplazadas en su dominio arbóreo por los descendientes de las progimnospermas: las plantas con semilla.

### Suelos, raíces y hojarasca

Los suelos, tal como los conocemos en la actualidad, están compuestos por los productos de la meteorización de las rocas, materia orgánica y una multitud de seres vivos, que interaccionan entre sí. La meteorización es el conjunto de procesos físicos y químicos que fragmentan el material rocoso. En ausencia de plantas, sucede más

lentamente, está dominada por procesos físicos -como la fractura por congelación y descongelación- y resulta en suelos arenosos y pedregosos, porque las partículas más finas se pierden por acción del agua y el viento.

Las superficies terrestres antes de la aparición de las plantas vasculares (también conocidas como traqueofitas) habrían sido lechos de roca expuestos o suelos primitivos microbianos. Los primeros suelos orgánicos se desarrollaron en el Devónico Temprano con la radiación de las traqueofitas. Eran suelos delgados porque las plantas terrestres de esa época aún no tenían raíces, y se fijaban al sustrato por medio de rizoides, estructuras muy simples formadas por una o unas pocas células y sin sistemas activos de captación y almacenamiento de agua (Fig. 4).

Las raíces habrían aparecido hace aproximadamente 410 m.a., en la primera parte del Devónico. A diferencia de los rizoides, eran órganos multicelulares, con diferentes tipos de tejidos, que cumplían otras funciones además del anclaje, como la absorción, el almacenamiento y el transporte de agua.

Las traqueofitas con sus raíces, al fijar las partículas de los suelos, aumentaron el tiempo durante el cual los sedimentos se meteorizaban en el sitio. También influyeron en la alteración química, con la producción de ácidos que acrecentó en gran medida la proporción de partículas más finas, como las arcillas. Los ácidos orgánicos eran el resultado de la descomposición y oxidación de la materia vegetal, y de la actividad de las micorrizas, un nuevo tipo de interacción biológica. Las micorrizas son relaciones

simbióticas entre los hongos y las raíces o rizoides que se habrían originado entre los 462-353 m.a. Esta asociación les permite a las plantas disponer con mayor facilidad de nutrientes esenciales presentes en el suelo. Desde entonces, su formación fue indispensable para el éxito de la mayoría de las plantas sobre la Tierra.

Las primeras raíces eran sencillas y penetraban el suelo algunos milímetros, por lo que seguían dependiendo del agua superficial. A mediados del Devónico, las cladoxilópsidas las alargaron, pero no más de 20 cm. En las progimnospermas las raíces se hicieron más complejas y adquirieron la capacidad de aumentar su grosor mediante el crecimiento secundario; lo que las hizo más resistentes y les permitió adquirir tamaños cada vez mayores, desarrollar suelos de mayor espesor y absorber el agua de niveles cada vez más profundos (Fig. 4). La aparición de las raíces contribuyó a desarrollar otras formas de crecimiento, por ejemplo, las lianas. Algunas progimnospermas diferentes a *Archaeopteris* habrían sido trepadoras y ascendían sobre los tallos de las cladoxilópsidas arborescentes con la ayuda de sus raíces aéreas (Fig. 2).

Los árboles de *Archaeopteris* fueron los primeros en producir un sistema extenso de raíces, de más de 1 m de profundidad, que les permitió colonizar regiones más secas, alejadas de los márgenes de ríos y lagos. Los bosques que formaron tuvieron un enorme impacto en los suelos, gracias a sus raíces y a la producción de una cantidad sin precedentes de materia orgánica (restos de maderas, ramas y hojas) disponible para los descomponedores microbianos y los invertebrados detritívoros. Los suelos cada vez más profundos y de textura fina absorbían mayores cantidades de aguas pluviales, y las inundaciones se hicieron menos destructivas. También tuvieron profundas influencias en los sistemas acuáticos. Contribuyeron a la estabilización de los hábitats de los ríos y arroyos, gracias a la mayor proporción de arcillas y lodos muy finos, y enriquecieron los cursos de agua con un aumento sustancial de materia orgánica, que llegaría también a los ecosistemas marinos. Esta materia orgánica fue un factor importante en la evolución

de los peces de agua dulce, cuyo número y diversidad explotaron en ese momento.

## Más oxígeno, menos dióxido de carbono

El advenimiento de los bosques habría causado grandes cambios en la composición de la atmósfera y la temperatura promedio del planeta. La concentración de oxígeno ( $O_2$ ) en el aire y en los océanos ha aumentado desde niveles insignificantes a principios de la historia de la Tierra hasta el 21% actual. En el Devónico Temprano ocurrió un evento de oxigenación muy importante, relacionado con la diversificación inicial de las plantas vasculares. Las comunidades vegetales terrestres y su posterior desarrollo en grandes bosques, incrementaron de manera significativa la fuente de  $O_2$  por su producción directa mediante la fotosíntesis y la acumulación de materia orgánica. La actividad de raíces cada vez más complejas ayudó a sepultar el material vegetal difícil de degradar (por ejemplo, la madera). Cuando este material quedaba expuesto, se oxidaba y en muchos casos entraba en combustión, es decir, reaccionaba con el  $O_2$  atmosférico y el carbono contenido formaba dióxido de carbono. El gran almacenamiento de carbono orgánico permitió que una mayor proporción de  $O_2$  quedara libre en la atmósfera y los océanos. El aumento de la disponibilidad de este gas tuvo un significativo impacto en la evolución animal; permitió la expansión de los grandes peces depredadores, con altos requerimientos metabólicos, y la evolución de los primeros tetrápodos en tierra firme, cuyos pulmones no habrían sobrevivido a un ambiente con poco  $O_2$  (Fig. 3).

Otro de los drásticos efectos de los bosques emergentes fue la reducción del dióxido de carbono ( $CO_2$ ) atmosférico. Antes del Devónico, su nivel era aproximadamente 15 veces más alto que en la actualidad, y luego, ese número se acercó mucho más a lo que tenemos ahora, gracias a la actividad de los árboles de absorber este gas a través de la fotosíntesis, un proceso que no era tan eficaz en las primeras plantas vasculares.

El  $CO_2$  actuaba como un gas de efecto invernadero, ayudando a atrapar el calor

y calentando la superficie del planeta. En consecuencia, su enorme caída también causó una disminución en la temperatura. A principios y mediados del Devónico, el mundo experimentaba condiciones climáticas de un mega-efecto invernadero. Se estima que la temperatura promedio en la Tierra era de alrededor de 30°C a principios del período, con estimaciones de 4000 partes por millón (ppm) de CO<sub>2</sub>. A medida que las comunidades de plantas se expandieron y formaron los bosques, el nivel de dicho gas cayó a 400 ppm (semejante a los niveles actuales) y la Tierra se enfrió rápidamente provocando eventos de glaciación. Hacia el final del Devónico, esto causó una severa extinción en los trópicos. Los arrecifes de esa época desaparecieron y cerca del 70% de las especies de invertebrados marinos murieron. Sin embargo, las plantas y los animales terrestres no se vieron afectados de manera significativa.

De manera paradójica, a comienzos del Devónico la expansión de las plantas ayudó

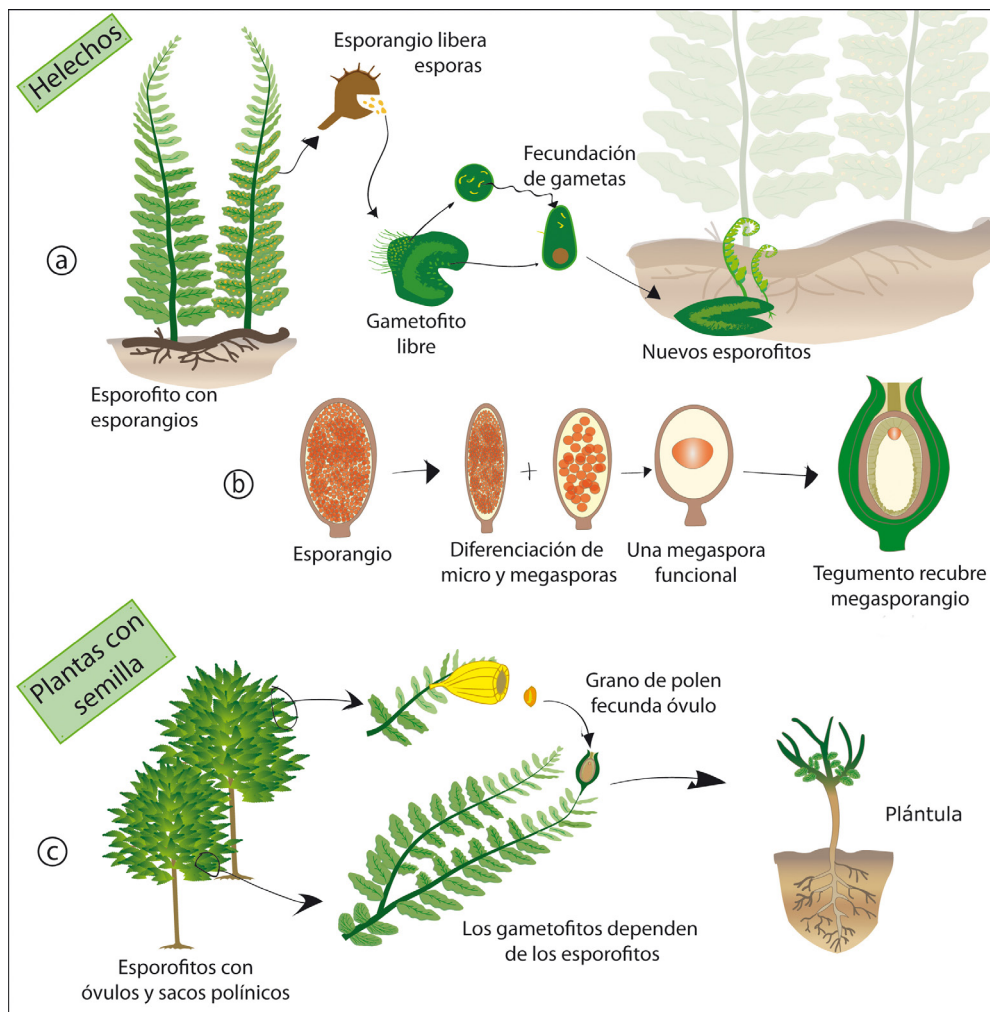
a prosperar la vida en los océanos, pero al haber provocado la disminución de la temperatura global desencadenó una crisis en los mares tropicales a fines de este período.

Hasta el Devónico Tardío todas las plantas terrestres se reproducían como los licopodios y los helechos, mediante la liberación de esporas en vez de semillas (Fig. 5). De las esporas germinan gametofitos, productores de gametas masculinas que debían nadar para llegar a las gametas femeninas. La sequía y otras condiciones severas hacían muy difícil la supervivencia de las plántulas. Con la evolución de las semillas, todo esto cambió, ya que las plantas desarrollaron una serie de adaptaciones que hicieron posible la reproducción sin el agua.

La evolución de la semilla involucró dos grandes cambios: en primer lugar, un cambio a una reproducción “heterospórica”, que consistía en la producción de dos tipos de esporas de diferente tamaño y función: microsporas y megasporas, producidas por microsporangios y megasporangios respectivamente (Fig. 5). En el Devónico Tardío había gran variedad de plantas heterospóricas, entre ellas *Archaeopteris*. El segundo paso que diferenció a las plantas con semilla, fue la reducción de los gametofitos y protección de las gametas. El megasporangio se rodeó con un tegumento (“óvulo”), y retuvo una sola megaspora. El gametofito masculino reducido a unas pocas células se dispersaba encerrado en la cubierta protectora de la microspora (“grano de polen”). Cuando llegaba al óvulo, el grano de polen liberaba sus gametas que fecundaba a la gameta femenina para producir un embrión (Fig. 5). A la suma del embrión protegido por el tegumento y un tejido nutricional, se la conoce como “semilla”.

Los árboles devónicos, como *Archaeopteris*, eran similares en su morfología a los árboles actuales, pero a diferencia de estos se reproducían por esporas. Las espermatofitas o plantas con semillas representan el linaje que contiene a todos los árboles modernos, e incluyen a las gimnospermas y a las plantas con flor. Las espermatofitas del Devónico, denominadas “pteridospermas” o “helechos con semilla”, aún requerían que una gota de agua se depositara en la punta del megasporangio para que las gametas





5. a, ciclo de vida de un helecho. La germinación de las esporas da lugar a los gametofitos que producen gametas masculinas y femeninas. Las masculinas deben nadar a través de suelos húmedos hacia los arquegonios para fusionarse con las femeninas. La fecundación da origen a un embrión que al crecer generará un esporofito. Este produce esporas que también requieren de agua para crecer y a menudo para dispersarse.; b, evolución del óvulo de las espermatofitas; c, ciclo de vida de una pteridosperma.

masculinas nadaran, pero más adelante, en el Carbonífero, desarrollarían un tubo polínico que transportaría las gametas sin necesidad de un medio líquido.

La reproducción por semillas permitió que las plantas se extendieran más lejos del borde del agua. La semilla protegía y nutría a la planta en desarrollo y podía esperar para germinar, que las condiciones fueran favorables para el crecimiento, lo que aumentaría aún más las oportunidades de sobrevivir de las plántulas.

Si bien las ventajas evolutivas de la semilla fueron notables, las espermatofitas tuvieron un comienzo modesto. Las primeras fueron relativamente pequeñas, sólo superaban los 50 cm de altura y eran especies pioneras. En otras palabras, las plantas con

semillas colonizaron rápidamente los hábitats perturbados (por ejemplo, sitios que habrían sufrido incendios), pero pronto les sucedían plantas sin semillas. Recién a principios del Carbonífero, las espermatofitas se volvieron más diversas y se propagaron por sitios que anteriormente habían estado fuera de sus límites. Uno de los lugares más difíciles para que los árboles colonizaran era las regiones montañosas. Los bosques de altura más antiguos conocidos, tienen una antigüedad de 305 m.a. (finales del Carbonífero) y estaban constituidos por las cordaitales, plantas con semillas relacionadas con las coníferas (Fig. 1).

La conquista de la totalidad de los ambientes terrestres no hubiera sido posible sin las innovaciones vegetales del Devónico. ◆

## Glosario

**arquegonios:** pequeño órgano en forma de botella que contiene la célula reproductora femenina, existente en las briofitas y plantas vasculares.

**briofitas:** plantas terrestres no vasculares, que comprenden a las hepáticas y musgos. Son muy pequeñas, carecen de hojas, tallos y raíces, sus tejidos son poco diferenciados y viven en hábitats húmedos y sombríos.

**dosel forestal:** es la capa de ramas y hojas formada por las copas de árboles vecinos en un bosque.

**embrión:** cigoto, producto de la fecundación, que ya ha comenzado a desarrollarse y crecer.

**espora:** cuerpo microscópico unicelular que se forma con fines de reproducción, dispersión y supervivencia en condiciones adversas.

**esporangio:** órgano reproductivo que genera esporas. De las esporas germinan gametofitos que pueden producir gametas masculinas, femeninas o ambas.

**gametofito:** fase del ciclo de vida de una planta donde se generan las gametas.

**gimnospermas:** grupo de plantas con semilla que se caracteriza por carecer de flores. En la actualidad, incluye a las cycas, los ginkgos y las coníferas, pero en el pasado fue un grupo más amplio que comprendía además a las pteridospermas y bennettitales.

**hojarasca:** conjunto de hojas secas caídas de árboles y plantas y que cubre el suelo.

**licopodios:** plantas vasculares con hojas simples en forma de escama o agujas, que se reproducen por esporas. En la actualidad son pequeñas y crecen en lugares húmedos.

**megasporangio:** órgano reproductivo que genera esporas que sólo germinan gametofitos femeninos.

**micorriza:** asociación simbiótica entre las raíces de plantas e hifas de hongos, en la que las primeras le proporcionan a los segundos azúcares y un microhábitat para completar su ciclo de vida; mientras que los hongos le permiten a las plantas una mejor captación de agua y minerales con baja disponibilidad en el suelo, así como defensas contra microbios que causan enfermedades.

**microsporangio:** órgano reproductivo que genera esporas que sólo germinan gametofitos masculinos.

**plántula:** planta en sus primeros estadios de desarrollo, desde que germina hasta que se desarrollan las primeras hojas verdaderas.

**pteridospermas:** también conocidas como “helechos con semilla”, grupo heterogéneo de espermatofitas extintas, que se caracterizaban por tener hojas grandes, parecidas a las frondes de los helechos, pero portadoras de semillas verdaderas.

**tetrápodos:** grupo de animales vertebrados terrestres que poseen dos pares de extremidades, que comprende a reptiles, anfibios, aves y mamíferos.

## Lecturas sugeridas

Dahl, T.W., Hammarlund, E.U., Anbar, A.D., Bond, D.P.G., Gill, B.C., Gordon, G.W., Knoll, A.H., Nielsen, A.T., Schovsbo, N.H., Canfield, D.E., (2010). Devonian rise in atmospheric oxygen correlated to the radiations of terrestrial plants and large predatory fish. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 17911–17915.

Meyer-Berthaud, B. y Decombeix, A. L. (2012) In the shade of the oldest forest. *Nature*, 483: 41–42.

Murphy, D.C. (2006) Devonian Times. <http://www.devoniantimes.org/index.html>

Nix, S. (2018) *Archaeopteris* - The

First “True” Tree. <http://thoughtco.com/archaeopteris-the-first-true-tree-1341519>

O’Donoghue, J. (2007) Primeval forest: the evolution of trees. *New Scientist*, 196: 38-41.

---

*Josefina Bodnar,  
Eliana Paula Coturel,  
Marisol Beltrán.*

*División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo - UNLP*