

El «Abominable misterio de Darwin»: una revisión de los avances sobre el origen y evolución de las angiospermas

Rivarola, A.¹ ; Scutt, C.² 

¹Clínica Vegetal, Dirección de Laboratorios. Universidad San Carlos, Asunción, Paraguay

²Plant Reproduction & Development Lab. CNRS/Ecole Normale Supérieure de Lyon: Lyon, Francia

*autor por correspondencia: rivarola.ana.c@gmail.com

El «Abominable misterio de Darwin»: una revisión de los avances sobre el origen y evolución de las angiospermas. Las plantas con flores, también conocidas como Angiospermas, constituyen el principal componente de la mayoría de los ecosistemas terrestres, representando más del 95% de las plantas vasculares actuales. Su diversidad morfológica, funcional y ecológica las ha convertido en el grupo dominante de plantas vivas, con más de 290,000 especies descritas. El origen de las angiospermas fue considerado un enigma al que Charles Darwin se refirió como un “abominable misterio”. En las últimas décadas, el estudio de la evolución de las flores ha tenido avances y cambios de perspectiva debido a la investigación filogenética y al análisis de datos moleculares. En este trabajo se realiza un recuento de últimos avances sobre la brecha jurásica y el registro fósil, la flor moderna, sus componentes y su relación con la flor ancestral de las angiospermas, así como hipótesis más recientes sobre el origen de los tejidos reproductivos característicos de las flores.

Palabras clave: Evolución floral; Filogenia; Registro fósil; Tejidos reproductivos

The «Abominable Mystery of Darwin»: A Review of the Origins and Evolution of Angiosperms. Flowering plants, also known as angiosperms, constitute the main component of most terrestrial ecosystems, currently representing more than 95% of vascular plants. Their morphological, functional, and ecological diversity has made them the dominant living plant group, with more than 290,000 species described. The origin of angiosperms was considered an enigma that Charles Darwin called an “abominable mystery.” In recent decades, the study of flower evolution has experienced advances and changes in perspective resulting from phylogenetic research and the analysis of molecular data. In this work, a review was carried out of the latest advances on the Jurassic gap and the fossil record, the modern flower, its components, and its relationship with the ancestral flower of angiosperms, as well as the latest hypotheses on the origin of the reproductive tissues’ characteristics of flowers.

Keywords: Flower evolution; Fossil record; Phylogeny; Reproductive tissues

INTRODUCCIÓN

Las Angiospermas o plantas con flores, son el componente principal de la mayoría de los ecosistemas terrestres. Representan más del 95% de las plantas vasculares que existen hoy en

día; su gran diversidad morfológica, funcional y ecológica han hecho de ellas el grupo dominante de plantas vivas, con más de 290.000 especies descritas (Ramírez-Barahona *et al.*, 2020). Las plantas con flores son componentes críticos de hábitats acuáticos y terrestres, y esta dominancia

como grupo fue establecida en el Cretácico temprano, en cuyos registros fósiles están claramente documentados su rápida expansión y diversificación (Mandel, 2019). Darwin se ha referido al origen de las angiospermas como un “abominable misterio” en una carta enviada a J.D. Hooker (Darwin, Francis y Seward, 1903).

La extraordinaria diversidad de especies de angiospermas es igualada por una excepcional variedad de estructuras. Las flores muestran una enorme complejidad que van desde diminutas flores masculinas hasta flores hermafroditas gigantes, lo que refleja una notable plasticidad en su evolución y desarrollo (Friis, Pedersen y P.R. Crane, 2006). La percepción sobre la evolución de las flores ha cambiado en los últimos años, como resultado de los avances en la comprensión sobre la filogenia de plantas y sobre todo, de los trabajos con grandes bases de datos moleculares para la resolución de la historia filogenética de los clados mayores de angiospermas. Así también, la visión de la flor primitiva ha cambiado en base a estudios relacionados a grupos específicos de fósiles, a nuevos hallazgos paleobotánicos y a estudios basados en técnicas de biología molecular (Endress, 2011; Sauquet *et al.*, 2017; De-Paula *et al.*, 2018; Sokoloff *et al.*, 2018; Rümpfer y Theissen, 2019).

Además, la información del registro fósil de las angiospermas ha venido ampliándose en las últimas décadas, gracias a que el descubrimiento de varios fósiles con flores ha añadido nuevos elementos al estudio de las angiospermas (Friis, Pedersen y P.R. Crane, 2006). La gran diversificación de especies de las angiospermas fue dataada en el periodo del Cretácico temprano y ha sido ligada, por mucho tiempo, a la diversificación de insectos polinizadores. Sin embargo, un estudio reciente ha demostrado que existe una brecha de al menos diez millones de años entre el origen y diversificación inicial de las angiospermas, y el de los insectos polinizadores clave, cuyos principales órdenes emergieron en el Paleozoico o el Mesozoico temprano (Asar, Ho y Sauquet, 2022).

Esta revisión pretende brindar un resumen de puntos resaltantes del estudio sobre el origen de las angiospermas, a través de la síntesis y análisis crítico de avances recientes en el estudio del origen y la evolución de las angiospermas, con énfasis en la relación entre la evidencia fósil y los estudios moleculares, así como en la reconstrucción de la flor ancestral y sus tejidos reproductivos. Se busca responder a la interrogante del grado de contribución de los enfoques filogenéticos, moleculares y paleobotánicos más recientes para la resolución del “abominable misterio” del origen de las angiospermas. Se ofrece así, una perspectiva integradora que combina hallazgos paleontológicos con desarrollos recientes en genómica funcional y evo-devo, destacando los desafíos no resueltos y proponiendo nuevas líneas de investigación. Basado en un contexto interdisciplinario, este artículo busca contribuir a una comprensión más amplia y actualizada del origen de las plantas con flores.

La brecha jurásica y el origen de las angiospermas

A la fecha aún existen controversias con respecto a la datación del origen de las plantas con flores. Investigaciones basadas en análisis por relojes moleculares ubican el origen de las angiospermas entre 256 y 139 millones de años atrás (MDA) (Figura 1), ubicando el espectro más temprano de datación en el Jurásico o incluso el Triásico (Li *et al.*, 2019; Salomo *et al.*, 2017). Por el contrario, los fósiles más tempranos registrados, con características afines a las angiospermas, datan del Cretácico temprano, entre 135 y 125 millones de años atrás. Se trata de granos de polen fosilizados que han sido encontrados en regiones correspondientes al norte del antiguo supercontinente Gondwana (Figura 2). Sin embargo, las dataciones de estos fósiles no son muy consistentes con las de los fósiles del Ancestro Común Más Reciente (ACMR) de las angiospermas vivientes, pues estimaciones recientes realizadas vía reloj molecular, ubican el ori-

gen de estas últimas 209 millones de años atrás (Li *et al.*, 2019). Existe entonces una brecha de al menos 70 millones de años entre el fósil de angiosperma más antiguo conocido y las dataciones obtenidas utilizando análisis moleculares, y a esta brecha se la conoce como la “Brecha Jurásica” (Li *et al.*, 2019; Mandel, 2019). La edad del grupo de plantas con flores ha sido ampliamente discutida a través de los años, desde estudios tempranos en la década de 1960 hasta el presente, sin haberse llegado a un real consenso (Herendeen *et al.*, 2017; Coiro *et al.*, 2019). Para algunos autores la súbita y rápida diversificación de las angiospermas en el Cretácico temprano (Figura 1) es una indicación de su origen y radiación en períodos aún más tempranos (Smith *et al.*, 2010; Herendeen *et al.*, 2017; Ramírez-Barahona *et al.*, 2020).

La morfología de las paredes del polen es uno de los caracteres más útiles para la reconstrucción de la evolución temprana de las plantas con flores. El registro fósil de polen de angiospermas proveniente del Cretácico es continuo, mientras que el reporte de polen precedente a este periodo es muy esporádico y altamente contestado en su relación con las angiospermas (Herendeen *et al.*, 2017). Estudios recientes sostienen la hipótesis de un origen temprano de las plantas con flores, seguido de un largo periodo de persistencia, antes de su rápida diversificación (Li *et al.*, 2019; Ramírez-Barahona *et al.*, 2020).

La gran diversificación registrada entre el Cretácico medio y superior, dio lugar a la mayoría de los linajes hoy existentes (Vea y Grimaldi, 2016). La correspondencia entre esta expansión mayor de las angiospermas y la diversificación de insectos y otros polinizadores ha sido largamente estudiada, pero en adición a este factor pueden añadirse: por un lado, las condiciones ecológicas favorables, y por el otro, un cambio morfológico sustancial en las primeras especies de plantas flores (de Boer *et al.*, 2012; Ramírez-Barahona *et al.*, 2020)

Tres hipótesis han sido propuestas por Man-

del (2019), para intentar explicar la “Brecha Jurásica” en el registro fósil. La primera de ellas sugiere que las angiospermas tempranas eran raras, y por lo tanto sus fósiles son difíciles de encontrar e identificar. La segunda postula que el ambiente en el que se desarrollaron las primeras angiospermas no era muy propicio para la preservación de fósiles. Y la tercera hipótesis apunta a la anatomía de las primeras angiospermas, que debieron tener flores y frutos muy pequeños, complicando así la identificación de las mismas. El grupo más cercano a las plantas con flores son las demás plantas con semilla, o gimnospermas vivientes. La separación de los clados de gimnospermas y angiospermas vivientes ha sido datada alrededor de 310 MDA (Figura 1), lo que establece un límite de tiempo para datar al ACMR de las angiospermas vivientes. Zuniti y colaboradores (2024), mencionan que la discordancia entre árboles genéticos sugiere una historia evolutiva compleja, posiblemente atravesada por eventos de varios hibridación y radiaciones rápidas. No obstante, los últimos análisis realizados concluyen que, en realidad, la Brecha Jurásico sería tan sólo un artefacto, producto de la mala interpretación de los registros fósiles (Clark y Donoghue, 2025).

Otro punto de discusión concierne al origen geográfico de las angiospermas. Los fósiles más tempranos conocidos son granos de polen monoporado hallados en estratos que datan de hace 139 a 130 MDA, y han sido localizados en regiones que hoy corresponden al norte y centro de África, al Medio Oriente, al oeste de Europa y al sur de América (Coiro *et al.*, 2019).

Los primeros fósiles de polen conocidos pueden, por lo tanto, representar una expansión temprana de las angiospermas de su hábitat original, en lugar de las primeras poblaciones de angiospermas que existieron. Estratos más recientes en las mismas ubicaciones y estratos en muchas otras ubicaciones a lo largo de regiones paleotrópicas y templadas, contienen pólen tricolporados característicos de las eudicotiledóneas, grupo más re-

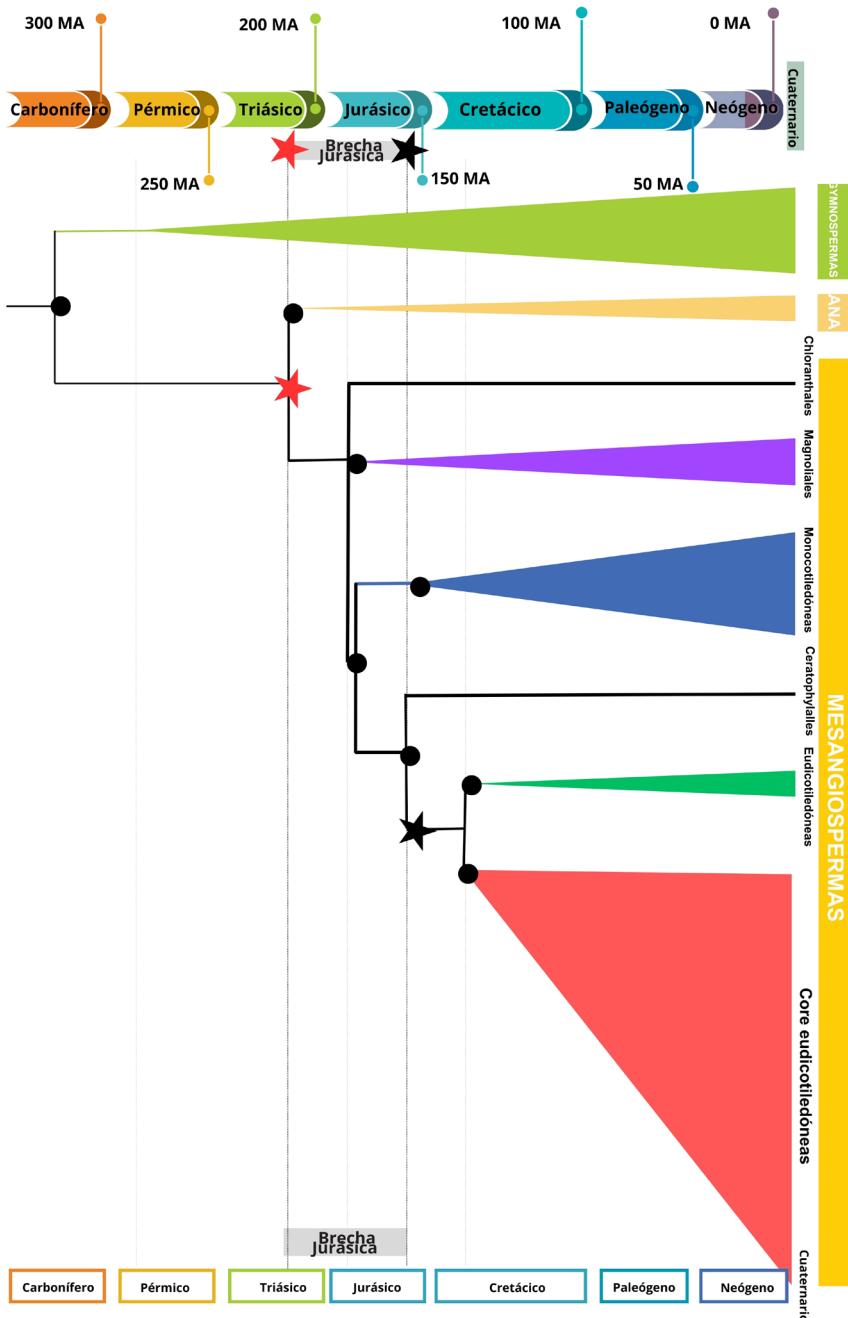


Figura 1. Los análisis del reloj molecular estimaron el origen de las angiospermas en el Jurásico Inferior (estrellas rojas), mientras que los análisis basados en fósiles indicaron una fecha en torno al Cretácico Superior (estrellas negras); la brecha entre estas estimaciones, se denomina "Brecha Jurásica". Se indican los dos mayores grupos de angiospermas (grado-ANA y Mesangiospermas). Fuente: (adaptación de Li *et al.*, 2019)

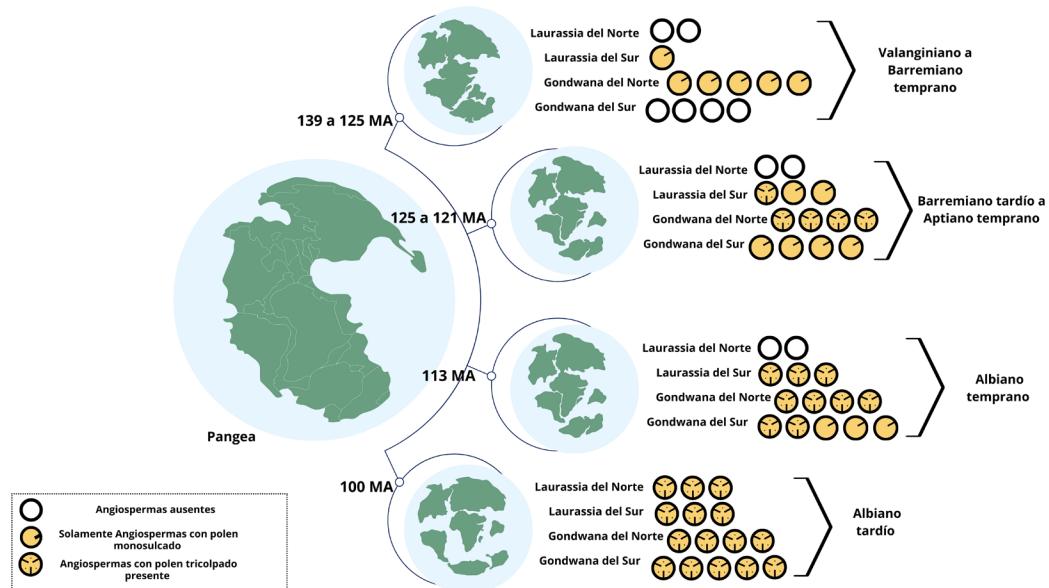


Figura 2. Los registros fósiles de angiospermas del Cretácico sugieren un origen paleotropical de las plantas con flores y una distribución tardía hacia las regiones templadas (adaptación de Coiro *et al.*, 2019). Valanginiense a Albiano Tardío corresponden a subdivisiones de edad del Cretácico Inferior desde 139MDA a 100MDA aproximadamente

ciente de angiospermas, las cuales han aparecido probablemente 10-15 millones de años después de los primeros tipos de polen de angiospermas conocidos (Coiro *et al.*, 2019) (Figura 2).

En el Cretácico temprano, la mayor parte del norte de Gondwana poseía un clima seco y cálido; los fósiles tempranos de angiospermas provenientes del Congo, Gabón y Brasil han sido típicamente encontrados en asociación con pólenes de grupos xerofíticos incluyendo Cheirolepidiaceae (conífera extinta) y Gnetales (James A. Doyle *et al.*, 1982; J. A. Doyle, 1999). Sin embargo, una franja de paleo hábitats más húmedos es conocida, yendo desde el actual Israel y Egipto hasta Colombia y Perú. Estas regiones muestran evidencia de polen de angiospermas tempranas junto con esporas de plantas típicas de hábitats húmedos, incluyendo Matoniaceae (helechos) y Araucariaceae (coníferas) (Carvalho *et al.*, 2017).

Por lo tanto, las angiospermas pueden haberse expandido originalmente desde hábitats húmedos del norte ecuatorial de Gondwana, primero hacia

hábitats más secos en los territorios circundantes, y luego dentro de los siguientes 10 a 15 millones de años desde el norte de Gondwana hacia zonas templadas de los hemisferios norte y sur. Esta migración estuvo acompañada de una serie de innovaciones en estructuras florales en los clados emergentes, incrementando su interacción con agentes polinizadores y dispersores de semillas y condiciones ecológicas favorables (Endress, 2011; Li *et al.*, 2019). Las angiospermas finalmente llegaron a dominar los ecosistemas terrestres en el Paleoceno, que comenzó hace 66 millones de años (Ramírez-Barahona *et al.*, 2020).

Desde un punto de vista evolutivo, algunos de los caracteres sinapomórficos que definen a las angiospermas como grupo son: la presencia del carpelo (y el fruto que deriva del carpelo), los óvulos con dos tegumentos (excepto en casos taxón-específicos), la bisexualidad del eje reproductor, la presencia del estambre con cuatro lóculos y la doble fertilización. En adición a los caracteres reproductivos, caracteres ecofisiológicos y vegetativos particulares de las plantas con

flores pueden también ser listados, como la presencia de vasos en el xilema, las hojas con nervaduras en red y la adaptación fisiológica a una atmósfera con niveles decrecientes de dióxido de carbono (Scutt, 2018).

La flor moderna y sus componentes

En la actualidad, dos grandes grupos de plantas con flores pueden ser reconocidos, las llamadas grado-ANA y las mesangiospermas (Figura 1) (APG III, 2009; APG IV, 2016). Reconocidas como el grupo más antiguo o basal, el grupo grado-ANA está conformado por tres órdenes Amborellales, Nymphaeales y Austrobaileyales, entre los cuales *Amborella trichopoda*, la única especie viviente del orden Amborellales, se considera la especie hermana única de todas las demás angiospermas vivas Amborella Genome Project (2013). Las mesangiospermas, por el contrario, incluyen más del 99.95% de las plantas con flores, y están divididas en cinco grandes clados: magnólidas, (incluyendo las Chloranthaceae), monocotiledóneas, ceratophyllales y eudicotiledóneas (Figura 1) (Frohlich y Chase, 2007; Group, 2009; Zeng *et al.*, 2014; Group *et al.*, 2016).

Cómo se mencionó antes, la mayoría de los caracteres sinapomórficos de las angiospermas son caracteres reproductivos, los cuales están agrupados en una estructura denominada flor. Se puede describir a la flor como un eje reproductivo compacto, con órganos laterales emergiendo en yuxtaposición cercana. Estos órganos florales pueden presentar una filotaxis en espiral con un número variable de piezas. Sin embargo, la mayoría de las flores presentan órganos en posición y número relativamente fijos dispuestos en verticilos. De manera característica, una flor bisexual posee un gineceo central formado por carpelos, rodeado por el androceo con sus estambres, encargados de la producción de granos de polen (Figura 3). No obstante, también existen especies de angiospermas con flores unisexuadas, las cuales pueden presentar solamente el gineceo o el androceo desarrollado.

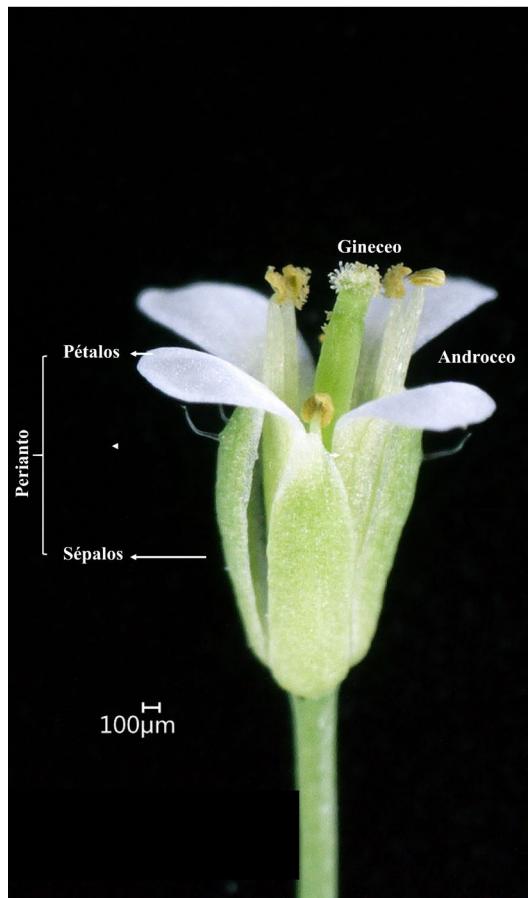


Figura 3. Flor de *Arabidopsis thaliana*, mostrando la típica flor bisexual con sus cuatro verticilos, desde el centro hacia el exterior: el gineceo formado por dos carpelos fusionados congénitamente, el androceo formado por seis estambres, los dos verticilos del perianto, con cuatro pétalos y sépalos

En una flor típica, los órganos reproductores están envueltos por el perianto, compuesto de órganos estériles tipo brácteas. De manera frecuente el perianto está dividido en un verticilo interno de pétalos, los cuales pueden participar en las interacciones con los polinizadores, y un verticilo externo compuesto de sépalos, que actúan como protectores de los botones florales (Figura 3). Además, en algunos casos, el perianto puede estar indiferenciado, entonces sus componentes son llamados tépalos, y estos pueden ser parecidos a los pétalos o a los sépalos.

¿Cómo se veía la primera flor y cuáles son los posibles ancestros de las angiospermas?

Como el principal carácter que diferencia a las angiospermas de sus precursoras, las gimnospermas, gran parte de los esfuerzos de investigación en evolución de plantas han sido dedicados a la reconstrucción de la flor ancestral. En las últimas décadas, una serie de técnicas y métodos han sido desarrollados y combinados a los efectos de intentar reconstruir esta estructura. Los métodos incluyen estudios comparativos de fósiles y estudios filogenéticos morfológicos y moleculares de las angiospermas vivientes. Modelos estadísticos sofisticados pueden ahora ser aplicados a los datos obtenidos de estudios comparativos para reconstruir la flor del ACMR de las plantas con flores (Sauquet *et al.*, 2017; De-Paula *et al.*, 2018; Sokoloff *et al.*, 2018; Rümpler y Theissen, 2019).

Desde inicios del Siglo XXI, expertos botánicos han propuesto posibles estructuras de la flor ancestral. A finales de los 90 la identificación del grupo grado-ANA ha facilitado en gran medida la reconstrucción del ACMR de las angiospermas (Rümpler y Theissen, 2019). En los años que siguieron, fueron realizados varios intentos, en la

mayoría de los casos utilizando análisis filogenéticos basados en el principio de parsimonia (Doyle, 2008, 2012; Endress y Doyle, 2007, 2009, 2015). El desarrollo de nuevos métodos y la disponibilidad de nuevos fósiles y datos moleculares han facilitado aún más estas reconstrucciones.

En la reconstrucción realizada por Sauquet *et al.* (2017) (Figura 4), la flor ancestral es presentada como una flor bisexual y actinomorfa, con un gineceo superior compuesto por cinco carpelos libres con inserción en espiral. Seis o más estambres son presentados, ordenados en dos verticilos, y rodeados por un perianto verticilado con organización trímera. Sin embargo, este modelo ha sido criticado a causa del cambio planteado en la filotaxis entre el androceo y el gineceo: según el modelo planteado, la flor ancestral tendría el androceo con sus piezas dispuestas en verticilos concéntricos (Figura 4) y las piezas del gineceo dispuestas en espiral como se detalla en la fórmula floral de la figura 4, tal cambio no se registra en angiospermas vivientes (Sokoloff *et al.*, 2018). Además, la reconstrucción de Sauquet *et al.* (2017) evaluó los estados de carácter de forma independiente entre sí, es decir, cada carácter

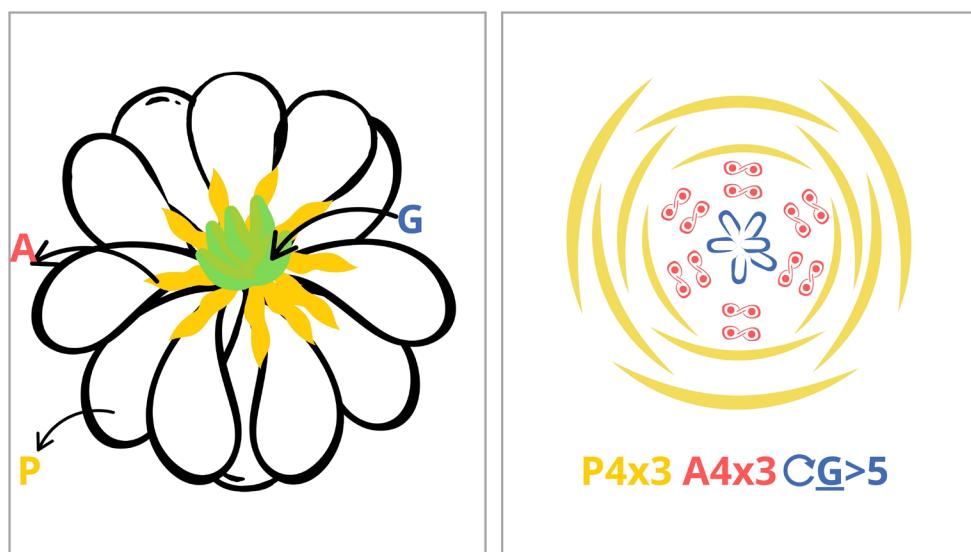


Figura 4. Esquema de la reconstrucción de la flor ancestral, diagrama floral y fórmula floral de la angiosperma ancestral basada en Referencias: P. Perianto, A. Androceo y G. Gineceo. Sauquet *et al.*, 2017

por separado y no en su conjunto con un órgano floral, por lo que se pudo haber producido una lista de caracteres que eran incompatibles entre sí (De-Paula *et al.*, 2018).

Una elevada heterogeneidad de las flores existentes pudo haber impactado en la reconstrucción del estado ancestral de los caracteres, y que este efecto es más observado en los órganos del perianto. A pesar de estas reservas, a partir de estudios sintéticos se podría concluir que la flor en el ACMR de las angiospermas vivientes era probablemente pequeña, bisexual y protógina. Seguramente con un gineceo superior compuesto de cinco o más carpelos. En estas flores, que tal vez poseían un perianto indiferenciado de tépalos, es posible que el perianto y el androceo hayan estado organizados en dos o más periantos trímeros. La primera planta con flor probablemente era polinizada por insectos y proveía polen como recompensa Reyes *et al.* (2018).

Otro aspecto que debe abordarse sobre el origen de las angiospermas es su relación con las gimnospermas, grupo del cual emergieron. La naturaleza irregular del registro fósil relevante y la ausencia de parientes vivos cercanos de las angiospermas, han sido aspectos importantes que contribuyen con este problema. En la “hipótesis de las antofitas”, el resultado de los análisis de cladística morfológica sugiere que el grupo de gimnospermas más cercano a las angiospermas son las Gnetales vivientes y las Bennettitales del mesozoico, ya extintas. Sin embargo, esta hipótesis fue refutada en gran medida con la inclusión de los análisis moleculares de los principales grupos vivientes de plantas con semilla (Doyle, 2012).

Por otra parte, datos morfológicos provenientes de especies extintas y vivientes han permitido situar provisionalmente a las gimnospermas extintas en un árbol filogenético molecular de plantas con semillas vivientes (Figura 5). A partir de estos estudios, los dos taxones que se muestran como posibles parientes más cercanos del lin-

je troncal de las angiospermas son Caytoniales y Bennettitales (Figura 5). *Caytonia* fue el primer miembro de las Caytoniales en ser descubierto, los fósiles de *Caytonia* representan estructuras reproductivas femeninas; además, son conocidas estructuras productoras de polen de *Caytonan-**thus* y hojas de *Sagenopteris* que podrían corresponder a la misma especie (Doyle, 2008; 2012).

Caytonia está formada por un eje con cúpulas laminares, cada una de las cuales contiene múltiples óvulos. Estas cápsulas están plegadas de la punta a la base y podrían compararse con el tegumento externo que envuelve a los óvulos en las angiospermas. Sin embargo, homologías entre estructuras de *Caytonia* y el carpelo de las angiospermas es más difícil de definir (Figura 5) (Doyle, 2008). Algunas interpretaciones proponen que el carpelo de las angiospermas, deriva del raquis femenino de un ancestro parecido a *Caytonia*.

Por último, las Bennettitales, que carecen de tegumento externo y de órganos carpelares, también se consideran firmes candidatas a una estrecha relación con las angiospermas. Las Bennettitales presentan características similares a las de las angiospermas, como hojas con venas en forma de red, un eje reproductor bisexual (en algunas especies), granos de polen no acuminados y un perianto que da al eje reproductor un aspecto similar al de las flores (Figura 5). Otro carácter compartido con las angiospermas es la capacidad de las Bennettitales para sintetizar oleananos, que son compuestos terpenoides, tan estables que pueden persistir en los fósiles (Taylor *et al.*, 2006).

Los tejidos reproductores femeninos: el carpelo ancestral y su origen

Partiendo del origen, la aparición y los ancestros de las primeras plantas con flores, en esta sección nos centraremos principalmente en la evolución de la parte femenina de la flor. Situado en el centro de la flor típica, el gineceo está com-

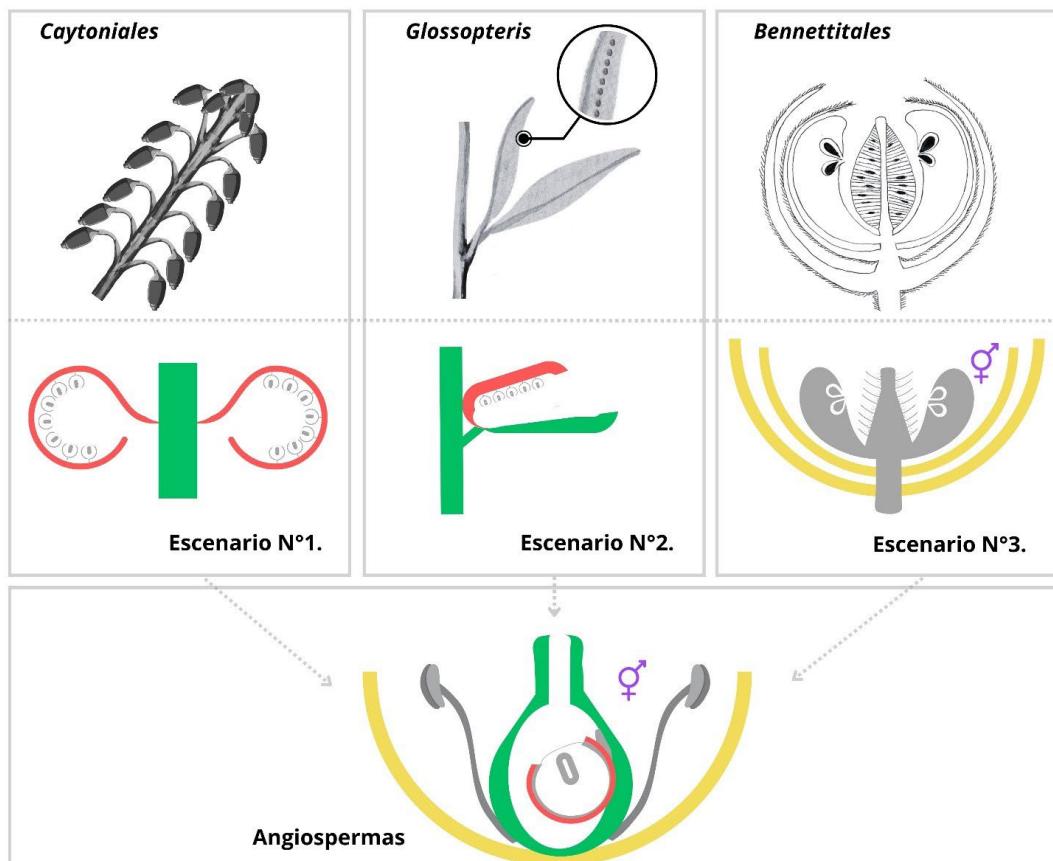


Figura 5. Tres escenarios alternativos para el origen de las estructuras reproductivas femeninas de las angiospermas, incluyendo el tegumento externo de los óvulos, el carpelo, el eje bisexual y el perianto vegetativo. Se utilizaron códigos de color para indicar caracteres homólogos (adaptación de Scutt, 2018)

puesto por uno o varios carpelos. El carpelo ha conferido probablemente a las angiospermas varias ventajas importantes en el proceso de reproducción sexual. Estas funciones incluyen la protección mecánica y bioquímica de los óvulos, la recepción de los granos de polen y el guiado del tubo polínico. Los tejidos del carpelo también actúan como barrera selectiva para la fecundación. Tras la fecundación, la pared del ovario dentro del carpelo sigue desarrollándose para formar el fruto, que protege las semillas y luego facilita su dispersión.

El gineceo de la flor en el ACMR de las angiospermas vivas estaba compuesto muy probablemente por carpelos separados, ascidiados (en

forma de botella). Probablemente, el ápice del carpelo no estaba completamente fusionado por estructuras celulares, sino que tenía una entrada restringida en forma de abertura o canal. Desde este canal se habrían segregado sustancias para cerrar el ápice del carpelo y facilitar la entrada de los tubos polínicos (Endress y Doyle, 2015). Las superficies estigmáticas del carpelo ancestral estaban probablemente cubiertas por estrías multicelulares que pueden haber estado físicamente en contacto entre carpelos adyacentes, formando un compitum intraginoacial para permitir el intercambio de tubos polínicos (Endress y Doyle, 2015).

Possiblemente, el carpelo ancestral contenía

un único óvulo colgante, o un pequeño número de ellos. Estos óvulos eran probablemente bitégmicos y contenían, además del gametofito femenino, un gran nucelo, o tejido de almacenamiento derivado de la estructura pistilada (Scutt, 2018). Los frutos del ACMR de las angiospermas vivas eran probablemente indehiscentes (Endress y Doyle, 2015; Becker, 2020). El carpelo se considera como una hoja modificada que se ha cerrado alrededor de los óvulos, pero probablemente esta estructura guarda una relación más directa con un esporófilo: una hoja especializada que porta uno o varios esporangios. Si se considera que el carpelo está relacionado con el megasporófilo (femenino) (aunque no es el caso al menos en una hipótesis de Frohlich (2003), entonces las escamas del cono ovulado de las coníferas, por ejemplo, se considerarían homólogas al carpelo, más recientemente se ha plateado, que en las gimnospermas, las escamas que portan los óvulos, no pueden plantearse como homólogas de hoja, puesto que posiblemente provienen del funículo modificado del óvulo, con la hipótesis de que varios de ellos pudieron haberse fusionado para formar una escama, lo que implica que si el carpelo es un derivado de las escamas, cuenta con un origen funicular igualmente (Herting y Stützel, 2022). No obstante, al comprar las angiospermas con el registro fósil existente, dependiendo del candidato fósil que se tome como posible antepasado de las plantas con flores, se pueden reconocer diferentes posibles precursores anatómicos del carpelo.

Doyle (2008) identificó tres grupos como posibles parientes cercanos del tronco de las angiospermas, y éstos están relacionados con tres escenarios evolutivos diferentes para el origen del carpelo y el tegumento externo del óvulo de las angiospermas. En la primera de estas hipótesis, las gimnospermas similares a *Caytonia* se consideran antepasados potenciales de las angiospermas, y en este caso el tegumento externo habría evolucionado a partir de la cúpula mediante una reducción del número de óvulos a uno, dejando

un único óvulo encerrado ahora en dos capas de tejido, correspondientes a los dos tegumentos de las angiospermas. Si las gimnospermas similares a *Caytonia* fueron ancestrales de las angiospermas, se ha planteado la hipótesis de que el raquis femenino se expandió y se plegó alrededor de los óvulos bitégmicos para formar el carpelo.

En un segundo escenario evolutivo, un eje reproductor femenino de tipo *Glossopteris* se considera como posible progenitor del tegumento externo y el carpelo de las angiospermas. En esta hipótesis, la cúpula se convirtió en el tegumento externo, como en la primera hipótesis anterior, relativa a *Caytonia*. Sin embargo, en el caso de *Glossopteris*, las cúpulas emergen de una bráctea subtendida, y es esta bráctea la que se considera que posiblemente se cerró alrededor de la cúpula/óvulo bitégmico para formar el carpelo. Una dificultad para esta hipótesis está relacionada con la fecha de extinción de las *Glossopteris*, que podría haber precedido al origen de las plantas con flores (Doyle, 2008). De hecho, *Glossopteris* también se ha sugerido como posible ancestro de las Cayoniales (incluida *Caytonia*). Sin embargo, dado que todavía hay muchas dudas sobre la fecha de origen de las angiospermas (como se ha comentado anteriormente), las *Glossopteris* siguen siendo posibles candidatas como ancestros de las angiospermas.

El tercer escenario alternativo, basado en los análisis de Doyle (2008), postula que las Bennetitales fueron los ancestros de las angiospermas. Estas plantas tienen megasporófilos unidos a un raquis central, que podría ser homólogo al carpelo, aunque no tienen órganos en forma de cúpula de posible homología con el tegumento externo de las angiospermas (Figura 5).

Comentarios finales

Hasta hoy, el origen de las plantas con flores sigue siendo un tema de debate, iniciando por la datación, que ha sido un tema de controversia debido a la discrepancia entre los registros fósiles y los análisis moleculares, a la cual se conoce

como la “Brecha Jurásica”. El registro fósil más recientemente publicado (Han, *et al.*, 2023) sugiere que ya existían especies de Angiospermas en el Jurásico medio, sin embargo, aún es necesario llegar a un consenso sobre los criterios prácticos, claramente declarados, para la identificación de angiospermas fósiles.

Por otro lado, la diversificación de las angiospermas, registrada principalmente en el Cretácico medio y superior, relacionada con la evolución de estructuras florales e históricamente vinculada a la diversificación de insectos polinizadores se suma a los puntos de debate debido a estudios que plantean una brecha temporal significativa entre ambos grupos. No obstante, un trabajo reciente sugiere que el Ancestro Común más Reciente de las angiospermas habría sido polinizado por insectos (Stephens *et al.*, 2023).

Se han propuesto tres hipótesis para explicar la “Brecha Jurásica”, incluyendo: la rareza de fósiles, la falta de condiciones propicias para la preservación de los mismos y la anatomía de las primeras plantas con flores. Actualmente, el registro fósil sugiere un origen geográfico en regiones que hoy corresponden a África, el Medio Oriente, Europa y América del Sur, y que habrían formado parte del norte ecuatorial de Gondwana, con un clima húmedo, desde donde se expandieron hacia áreas más secas y templadas durante un periodo de 10 a 15 millones de años.

Las características evolutivas distintivas de las plantas con flores son la presencia del carpelo, los óvulos con dos tegumentos, la bisexualidad, los estambres con cuatro lóculos y la doble fertilización. Además, presentan adaptaciones ecofisiológicas y vegetativas únicas. Otro punto de gran controversia en el estudio del origen de las angiospermas ha sido la reconstrucción de la flor ancestral. Se han propuesto varias hipótesis sobre la apariencia de la primera flor y sus posibles ancestros utilizando datos fósiles y análisis filogenéticos, describiendo a la flor ancestral como bisexual, actinomorfa, con un gineceo superior de cinco carpelos libres y estambres en dos ver-

tículos, rodeados por un perianto trímero. No obstante, la reconstrucción exacta de la flor ancestral sigue siendo un desafío debido a la falta de registros fósiles claros y a la complejidad de la evolución floral.

Las Angiospermas modernas se dividen actualmente en dos grandes grupos: grado-ANA y mesangiospermas. El grado-ANA incluye órdenes como Amborellales, Nymphaeales y Austrobaileyales, mientras que las mesangiospermas abarcan la mayoría de las especies de angiospermas. En cuanto a su relación con las gimnospermas, se han sugerido candidatos como parientes más cercanos, entre ellos las Caytoniales y las Bennettitales, cuestión que aún no se ha resuelto por completo. Como se ha mencionado, una estructura clave en las angiospermas es el carpelo, cuyos precursores evolutivos han sido probablemente cúpulas de gimnospermas o estructuras de *Glossopteris*. El carpelo ancestral contenía posiblemente uno o más óvulos y desempeñó un papel crucial en la protección de los mismos y reproducción de las primeras plantas con flores. Trabajos recientes presentan posibles escenarios evolutivos con estructuras de especies candidatas como precursoras de los tejidos reproductivos femeninos, entre ellos el carpelo y el tegumento externo del óvulo de las angiospermas.

El estudio del origen y la evolución de las angiospermas es complejo y fascinante. En las últimas décadas, gracias a estudios que han combinado evidencia fósil, análisis moleculares y comparaciones morfológicas, se han generado avances significativos hacia la comprensión de la historia evolutiva de las plantas con flores las cuales se caracterizan por su notable diversidad morfológica y ecológica que han propiciado su expansión y el dominio de la mayoría de los ecosistemas terrestres. A pesar de los avances en la investigación, el “abominable misterio” de Darwin sobre el origen de las angiospermas sigue siendo enigmático en ciertos aspectos.

AGRADECIMIENTOS

Especial agradecimiento los miembros del Equipo de Evolución y Desarrollo de la Flor del Laboratorio de Reproducción y Desarrollo de Plantas (RDP), Al comité de seguimiento de tesis de la Escuela Doctoral 340 Biología Molecular Integrativa y Celular - BMIC de la Universidad de Lyon – Francia y la Escuela Normal Superior de Lyon - Francia. A Cynthia Rivarola y Monserrat Pedrozo por sus aportes y comentarios. Al Programa de Becas Carlos Antonio López (BECAL) de Paraguay que ha financiado el programa de doctorado.

CONFLICTO DE INTERÉS

El autor declara que no existe conflicto de interés.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Amborella genome and the evolution of flowering plants. *Science* 342(6165):1241089. DOI: 10.1126/science.1241089.
- Asar, Yasmin, Simon Y.W. Ho, and Hervé Sauquet. “Early diversifications of angiosperms and their insect pollinators: were they unlinked?” *Trends in Plant Science*, 2022: 858-869.
- Becker, A. (2020). A molecular update on the origin of the carpel. *Current Opinion in Plant Biology*, 53, 15–22. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.08.009>
- Bernhardt, P., Sage, T., Weston, P., Azuma, H., Lam, M., Thien, L. B., & Bruhl, J. (2003). The pollination of *Trimenia moorei* (Trimeniaceae): Floral volatiles, insect/wind pollen vectors and stigmatic self-incompatibility in a basal angiosperm. *Annals of Botany*, 92(3), 445–458. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg157>
- Carvalho, M. de A., Lana, C. C., Bengtson, P., & Sa, N. de P. (2017). Late Aptian (Cretaceous) climate changes in northeastern Brazil: A reconstruction based on indicator species analysis (IndVal). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 485, 543–560. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.07.011>
- Clark James W. and Donoghue Philip C. J. (2025). Uncertainty in the timing of diversification of flowering plants rests with equivocal interpretation of their fossil recordR. *Soc. Open Sci.*12242158. <http://doi.org/10.1098/rsos.242158>
- Coiro, M., Doyle, J. A., & Hilton, J. (2019). How deep is the conflict between molecular and fossil evidence on the age of angiosperms? *New Phytologist*, 223(1), 83–99. <https://doi.org/10.1111/nph.15708>
- de Boer, H. J., Eppinga, M. B., Wassen, M. J., & Dekker, S. C. (2012). A critical transition in leaf evolution facilitated the Cretaceous angiosperm revolution. *Nature Communications*, 3(1), 1221. <https://doi.org/10.1038/ncomms2217>
- Darwin, Francis & Seward, A. C. eds. 1903. More letters of Charles Darwin. A record of his work in a series of hitherto unpublished letters. London: John Murray. Volume 2. <https://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F1548.2&view-type=side&pageseq=98>
- De-Paula, O. C., Assis, L. C. S., & Craene, L. P. R. de. (2018). Unbuttoning the Ancestral Flower of Angiosperms. *Trends in Plant Science*, 23(7), 551–554. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.05.006>
- Doyle, J. A. (1999). The rise of angiosperms as seen in the African Cretaceous pollen record. In K. Heine, L. Scott, A. Cadman, & R. Verhoeven (Eds.), *Palaeoecology of Africa and the Surrounding Islands*, Vol. 26 (Vol. 26, pp. 3–29).
- Doyle, James A. (2008). Integrating Molecular Phylogenetic and Paleobotanical Evidence on Origin of the Flower. *International Journal of Plant Sciences*, 169(7), 816–843. <https://doi.org/10.1086/589887>

- Doyle, James A. (2012). Molecular and Fossil Evidence on the Origin of Angiosperms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 40(1), 301–326. <https://doi.org/10.1146/annurev-earth-042711-105313>
- Doyle, James A., Jardiné, S., & Doerenkamp, A. (n.d.). Afropollis, a new genus of early angiosperm pollen, with notes of the Cretaceous palynostratigraphy and paleoenvironments of Northern Gondwana. *Bulletin Des Centres de Recherches Exploration-Production Elf-Aquitaine*, 6, 39–117.
- Endress, P. K. (2011). Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany*, 98(3), 370–396. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000299>
- Endress, P. K., & Doyle, J. A. (2007). Floral phyllotaxis in basal angiosperms: Development and evolution. *Current Opinion in Plant Biology*, 10(1), 52–57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.11.007>
- Endress, P. K., & Doyle, J. A. (2009). Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *American Journal of Botany*, 96(1), 22–66. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800047>
- Endress, P. K., & Doyle, J. A. (2015). Ancestral traits and specializations in the flowers of the basal grade of living angiosperms. *TAXON*, 64(6), 1093–1116. <https://doi.org/10.12705/646.1>
- Friis, E.M., K. Raunsgaard Pedersen, and P.R. Crane. “Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction.” *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. Volume 232, Issues 2–4.*, 2006: 251–293.
- Frohlich, M. W. (2003). An evolutionary scenario for the origin of flowers. *Nature Reviews Genetics*, 4(7), 559–566. <https://doi.org/10.1038/nrg1114>
- Frohlich, Michael W., & Chase, M. W. (2007). After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery. *Nature*, 450(7173), 1184–1189. <https://doi.org/10.1038/nature06393>
- Group, T. A. P. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 105–121. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x>
- Group, T. A. P., Chase, M. W., Christenhusz, M. J. M., Fay, M. F., Byng, J. W., Judd, W. S., Soltis, D. E., Mabberley, D. J., Sennikov, A. N., Soltis, P. S., & Stevens, P. F. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181(1), 1–20. <https://doi.org/10.1111/boj.12385>
- Han, Lei, Ya Zhao, Ming Zhao, Jie Sun, Bainian Sun, and Xin Wang. 2023. “New Fossil Evidence Suggests That Angiosperms Flourished in the Middle Jurassic” *Life* 13, no. 3: 819. <https://doi.org/10.3390/life13030819>
- Herendeen, P. S., Friis, E. M., Pedersen, K. R., & Crane, P. R. (2017). Palaeobotanical redux: Revisiting the age of the angiosperms. *Nature Plants*, 3(3), 1–8. <https://doi.org/10.1038/nplants.2017.15>
- Herting Julian, Thomas Stützel, Evolution of the coniferous seed scale, *Annals of Botany*, Volume 129, Issue 7, 18 June 2022, Pages 753–760, <https://doi.org/10.1093/aob/mcab154>
- Jiao, Y., Wickett, N. J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. S., Landherr, L., Ralph, P. E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Clifton, S. W., Schlarbaum, S. E., Schuster, S. C., Ma, H., Leebens-Mack, J., & dePamphilis, C. W. (2011). Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*, 473(7345), 97-U113. <https://doi.org/10.1038/nature09916>
- Li, H.-T., Yi, T.-S., Gao, L.-M., Ma, P.-F., Zhang, T., Yang, J.-B., Gitzendanner, M. A., Fritsch, P. W., Cai, J., Luo, Y., Wang, H., van der Bank, M., Zhang, S.-D., Wang, Q.-F., Wang,

- J., Zhang, Z.-R., Fu, C.-N., Yang, J., Hollingsworth, P. M., ... Li, D.-Z. (2019). Origin of angiosperms and the puzzle of the Jurassic gap. *Nature Plants*, 5(5), 461–470. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0421-0>
- Mandel, J. R. (2019). A Jurassic leap for flowering plants. *Nature Plants*, 5(5), 455–456. <https://doi.org/10.1038/s41477-019-0423-y>
- Povilus, R. A., DaCosta, J. M., Grassa, C., Satyaki, P. R. V., Moeglein, M., Jaenisch, J., Xi, Z., Mathews, S., Gehring, M., Davis, C. C., & Friedman, W. E. (2020). Water lily (*Nymphaea thermarum*) genome reveals variable genomic signatures of ancient vascular cambium losses. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 117(15), 8649–8656. <https://doi.org/10.1073/pnas.1922873117>
- Ramírez-Barahona, S., Sauquet, H., & Magallón, S. (2020). The delayed and geographically heterogeneous diversification of flowering plant families. *Nature Ecology & Evolution*, 1–7. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1241-3>
- Reyes, E., Nadot, S., von Balthazar, M., Schönenberger, J., & Sauquet, H. (2018). Testing the impact of morphological rate heterogeneity on ancestral state reconstruction of five floral traits in angiosperms. *Scientific Reports*, 8(1), 9473. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-27750-1>
- Reyes-Olalde, J. I., Zúñiga-Mayo, V. M., Marsch-Martínez, N., & Folter, S. de. (2017). Synergistic relationship between auxin and cytokinin in the ovary and the participation of the transcription factor SPATULA. *Plant Signaling & Behavior*, 12(10), e1376158. <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1376158>
- Reyes-Olalde, J. I., Zuñiga-Mayo, V. M., Montes, R. A. C., Marsch-Martínez, N., & Folter, S. de. (2013). Inside the gynoecium: At the carpel margin. *Trends in Plant Science*, 18(11), 644–655. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.08.002>
- Rümpfer, F., & Theissen, G. (2019). Reconstructing the ancestral flower of extant angiosperms: The ‘war of the whorls’ is heating up. *Journal of Experimental Botany*, 70(10), 2615–2622. <https://doi.org/10.1093/jxb/erz106>
- Salomo, K., Smith, J. F., Feild, T. S., Samain, M.-S., Bond, L., Davidson, C., Zimmers, J., Neinhuis, C., & Wanke, S. (2017). The Emergence of Earliest Angiosperms may be Earlier than Fossil Evidence Indicates. *Systematic Botany*, 42(4), 607–619. <https://doi.org/10.1600/036364417X696438>
- Sauquet, H., Balthazar, M. von, Magallón, S., Doyle, J. A., Endress, P. K., Bailes, E. J., Moraes, E. B. de, Bull-Herren, K., Carrive, L., Chartier, M., Chomicki, G., Coiro, M., Corneotte, R., Ottra, J. H. L. E., Epicoco, C., Foster, C. S. P., Jabbour, F., Haevermans, A., Haevermans, T., ... Schönenberger, J. (2017). The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*, 8(1), 1–10. <https://doi.org/10.1038/ncomms16047>
- Stephens, R.E., Gallagher, R.V., Dun, L., Cornwell, W. and Sauquet, H. (2023), Insect pollination for most of angiosperm evolutionary history. *New Phytol*, 240: 880-891. <https://doi.org/10.1111/nph.18993>
- Schönenberger, J. (2005). Rise from the ashes—The reconstruction of charcoal fossil flowers. *Trends in Plant Science*, 10(9), 436–443. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2005.07.006>
- Scutt, Charles P. (2018). The Origin of Angiosperms. In L. Nuno de la Rosa & G. Müller (Eds.), *Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide* (pp. 1–20). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-33038-9_60-1
- Scutt, Charlie P., Vinauger-Douard, M., Fourquin, C., Finet, C., & Dumas, C. (2006). An evolutionary perspective on the regulation of carpel development. *Journal of Experimental Botany*, 57(10), 2143–2152. <https://doi.org/10.1093/jxb/erj188>
- Smith, S. A., Beaulieu, J. M., & Donoghue, M. J. (2010). An uncorrelated relaxed-clock analy-

- sis suggests an earlier origin for flowering plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(13), 5897–5902. <https://doi.org/10.1073/pnas.1001225107>
- Sokoloff, D. D., Remizowa, M. V., Bateman, R. M., & Rudall, P. J. (2018). Was the ancestral angiosperm flower whorled throughout? *American Journal of Botany*, 105(1), 5–15. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1003>
- Soltis, Douglas E., a Charles D. Bell, Sangtae Kim, and and Pamela S. Soltis. “Origin and Early Evolution of Angiosperms.” *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2008: 25.
- Taylor, D. W., Li, H. Q., Dahl, J., Fago, F. J., Zinniker, D., & Moldowan, J. M. (2006). Biogeochemical evidence for the presence of the angiosperm molecular fossil oleanane in Paleozoic and Mesozoic non-angiospermous fossils. *Paleobiology*, 32(2), 179–190. [https://doi.org/10.1666/0094-8373\(2006\)32\[179:BEFTPO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0094-8373(2006)32[179:BEFTPO]2.0.CO;2)
- Theissen, G., & Saedler, H. (2001). Plant biology—Floral quartets. *Nature*, 409(6819), 469–471. <https://doi.org/10.1038/35054172>
- Thien, L., White, D., & Yatsu, L. (1983). The reproductive-biology of a relict illicium-Floridanum ellis. *American Journal of Botany*, 70(5), 719–727. <https://doi.org/10.2307/2443126>
- Thomson, B., & Wellmer, F. (2019). Chapter Eight—Molecular regulation of flower development. In U. Grossniklaus (Ed.), *Current Topics in Developmental Biology* (Vol. 131, pp. 185–210). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.007>
- Vea, I. M., & Grimaldi, D. A. (2016). Putting scales into evolutionary time: The divergence of major scale insect lineages (Hemiptera) predates the radiation of modern angiosperm hosts. *Scientific Reports*, 6(1), 23487. <https://doi.org/10.1038/srep23487>
- von Balthazar, M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., Stampanoni, M., & Friis, E. M. (2007). Potomacanthus lobatus gen. Et sp nov., a new flower of probable Lauraceae from the Early Cretaceous (Early to Middle Albian) of eastern North America. *American Journal of Botany*, 94(12), 2041–2053. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.2041>
- Wang, Y.-Q., Melzer, R., & Theissen, G. (2010). Molecular interactions of orthologues of floral homeotic proteins from the gymnosperm *Gnetum gnemon* provide a clue to the evolutionary origin of ‘floral quartets.’ *The Plant Journal*, 64(2), 177–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04325.x>
- Zeng, L., Zhang, Q., Sun, R., Kong, H., Zhang, N., & Ma, H. (2014). Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of early divergence times. *Nature Communications*, 5(1), 4956. <https://doi.org/10.1038/ncomms5956>