

ORIGEN Y EVOLUCIÓN DE LAS ANGIOSPERMAS. UNA SÍNTESIS MUY APRETADA

Mercedes di Pasquo

Laboratorio de Palinoestratigrafía y Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), Universidad Autónoma de Entre Ríos (UADER). España 149, E3105BWA, Diamante, Entre Ríos, Argentina.
medipa@cicyttp.org.ar

INTRODUCCIÓN

El origen de las angiospermas, plantas con flores y frutos, sigue siendo un tema de debate basado en las informaciones parciales que se van incorporando al registro. Entre ellos, se resaltan las diferentes partes preservadas de las plantas, desde troncos a polen, registros de otros grupos asociados como los insectos que co-evolucionaron con las flores, los fitolitos que son partículas silíceas producidas por algunos grupos de angiospermas, hongos asociados a las raíces y otros tejidos conductores, datos absolutos asociados a los fósiles, y datos moleculares de plantas actuales que permiten establecer relaciones filogenéticas (Soltis et al., 2005; Taylor et al., 2009; Doyle 2012; Zuntini et al., 2024).

FILOGENIA FÓSIL Y MOLECULAR

La filogenia se ha basado históricamente en las similitudes y diferencias de la morfología floral de las plantas vivas. Las angiospermas han experimentado múltiples pulsos desiguales de radiación desde su origen. Muchas innovaciones clave de caracteres ocurrieron en diferentes etapas que podrían haber desencadenado esas radiaciones en conjunto con varios factores bióticos y abióticos. Es así que en la actualidad se conocen aproximadamente unas 450 familias, 13.000 géneros y más de 250.000 especies distribuidas en el mundo. Los linajes vivos más basales de las angiospermas son *Amborella trichopoda* (Nueva Caledonia), las ninfáceas (nenúfares de todo el mundo) y otras familias pequeñas hoy agrupadas bajo el nombre de "paleohierbas. La diversidad de eudicotiledóneas es muy grande, pero son tres grandes familias las

que representan más de una cuarta parte (>25%) de las especies de eudicotiledóneas actuales (Asteraceae, Fabaceae, Rubiaceae). Todavía son muy pocos los fósiles más antiguos de flores, al igual que otros restos fósiles de plantas pre-cretácicas que son ambiguos o dudosos y aún se discute su datación (Taylor et al., 2009). Por ejemplo, el género *Archaeofructus*, una flor hallada en China, fue datado en c. 125 Ma. (Cretácico). Este taxón podría no pertenecer a las angiospermas basales, sino que estaría relacionada con Nymphaeales (plantas acuáticas herbáceas con semilla), o bien podría ser un grupo basal de eudicotiledóneas (Sun et al., 2002; Friis et al., 2003, 2018). Otro taxón de planta acuática es *Montsechia vidalii*, con una antigüedad similar de 130 Ma., fue hallado en España. Una variada flora de angiospermas presentes en la Formación Crato, en Brasil, está representada por miembros del clado ANITA, de divergencia temprana (p. ej., nenúfares), Chloranthaceae, magnolias, monocotiledóneas y eudicotiledóneas. Estas plantas habrían sido herbáceas o arbustivas, siendo cubiertas por las coníferas arbóreas. La diversidad sistemática y ecológica de las angiospermas en la flora de Crato muestra que la radiación de las angiospermas ya estaba avanzada en los trópicos durante el Aptiano tardío (Coiffard et al., 2022).

Por su parte, se han elaborado filogenias moleculares basadas en las similitudes y diferencias de regiones particulares del ADN de las plantas vivas. Estos análisis basados en datos moleculares apuntan a un origen más antiguo, pero discrepan entre sí. Aquí se citan dos de muchos estudios que muestran discrepancias: Li et al. (1989) proponen una aparición en el Triásico (200-250 Ma.) y Qin et al. (1999) en el final del

Carbonífero (290 Ma.) (Stevens, 2001). Vargas (2012) menciona que los mecanismos de especiación más exitosos en las angiospermas son la hibridación y la poliploidía, por lo cual es probable que todos los linajes contengan estos estados en su ADN de acuerdo con su historia evolutiva. La evidencia más temprana de eudicotiledóneas aparece en el Cretácico Inferior (cf. Yang et al., 2020), como el caso de *Leeffructus*, ubicado dentro de las Ranunculaceae, eudicotiledóneas actuales, con base en los análisis moleculares y morfológicos según el estudio de Wang et al. (2016). Estos autores sugieren que las eudicotiledóneas basales podrían haber experimentado una evolución y diversificación aceleradas durante el Barremiense-Aptiense, dando lugar a los grupos troncales de al menos seis familias o linajes actuales, entre 10 y 15 millones de años antes de lo documentado hasta ese momento. Esto incluye la aparición de granos de polen dispersos y tricolpados, los cuales se diversificaron rápidamente y las plantas relacionadas con las familias y géneros modernos son reconocibles en el Cretácico Superior (Taylor et al., 2009).

Por lo tanto, incorporar el registro de plantas fósiles a este tipo de filogenias moleculares puede ser complejo. Nuevos estudios que incluyen datos absolutos de los taxones fósiles son de gran ayuda a la hora de considerar en estos esquemas ciertos rasgos morfológicos hoy desaparecidos (Dilcher, 2001). En este sentido, por ejemplo, se ha demostrado que hubo muchos intentos en la historia evolutiva que generaron plantas semejantes a las angiospermas. La aparición de la flor más antigua es aún el dato más buscado, pues permite comparar los rasgos que definen a las angiospermas y diferenciarlos de otros linajes primitivos como las Pteridosperma y Bennettitales, grupos de gimnospermas hoy extintos que crearon estructuras similares a flores (Dilcher, 2001; Friis et al., 2006; Prámparo et al., 2007; Archangelsky et al., 2009; Taylor et al., 2009; Doyle, 2012).

PALINOLOGÍA

La palinología aporta datos cronológicos sobre la primera aparición de granos de polen monocolpados/monosulcados vinculados a posibles angiospermas

primitivas ya en el Triásico tardío (Cornet 1989). En cambio, una primera gran diversificación de grupos de angiospermas se registra en todo el mundo a partir del Cretácico Inferior (Barremiano-Aptiano; consultar Taylor et al., 2009). El registro fósil más antiguo de las eudicotiledóneas basado en granos de polen tricolpado es asignado al Aptiano (c. 127-125 Ma; e.g. Wang et al., 2016). Por ejemplo, en México y otras regiones trópico-ecuatoriales se documentan granos de polen monocolpados/monosulcados (*Retimonocolpites*), poliplicados (familia Araceae), tricolpados, y formas como el género *Afropollis*, y otros reunidos en el grupo Normapolles, sin referentes actuales. Estas ricas floras pantropicales definen tres provincias palinológicas *sensu* Kedves (1985): 1) La provincia *Normapolles*, en las cuencas del Noreste de México con representantes de la Familia Chlorantaceae, Magnoliaceae y grupos extintos como *Anacolisidites*; 2) La provincia de *Aquilapollenites* con representantes que actualmente se encuentran en selvas tropicales, como *Gunnera* y bombacáceas; 3) La provincia de *Monocolpates* con abundancia de granos de polen sulcados y protáceas. Además, se registran especies de angiospermas en Gondwana especialmente en latitudes medias a altas, donde son frecuentes junto con las gimnospermas y monilofitas (dominantes). La evolución de las angiospermas en diferentes formaciones de la Cuenca Neuquina a través del registro de polen fósil permitió definir la Zona de asociación de *Afropollis zonatus* (Aptiano), para el Grupo Huitrín-Rayoso, en la sección de Bajada del Agrio y Balsa Huitrín. Caracteriza a esta zona la presencia de *Afropollis*, *Clavatipollenites*, *Asteropollis*, *Retimonocolpites* y *Liliacidites?*, mientras que la aparición de granos tricolpados sería post-Aptiano (Vallati, 2006; Prámparo et al., 2007), y los granos estefanocolpados de *Nothofagidites* en el Campaniano, los que pertenecen a las nothofagáceas y se mantuvieron en el Hemisferio Sur hasta el presente (Markgraf et al., 1996; Pujana et al., 2021).

CO-EVOLUCIÓN ANGIOSPERMAS-POLINIZADORES

De forma paralela sucede el desarrollo de polinizadores a partir del Triásico, al menos hasta donde se ha visto en función de sus referentes actuales, su diversidad y

evolución aumenta en concordancia con la evolución de las angiospermas. La polinización de las flores habría sido mutuamente estimulada dada la enorme variedad de flores y estímulos atrayentes para los polinizadores en general, siendo los insectos los que más contribuyen en la actualidad, con su polinización (c. 95% de las angiospermas hermafroditas). Una de las hipótesis más aceptadas es que las plantas desarrollaron flores con el fin de controlar la depredación de los insectos sobre ellas y mejorar su eficacia biológica permitiendo que sus colores y olores fueran atrayentes para determinados insectos y así, lograr que transporten su polen a otras plantas de la misma especie. De esta manera, la reproducción sexual de las plantas se vio favorecida invirtiendo menos energía en la formación de grandes cantidades de polen que necesitaban y necesitan aún hoy, como por ejemplo las gramíneas que dependen de la dispersión aérea (Grimaldi y Engel, 2005). Además, se postulan dos hipótesis ecológicas sobre donde habitaron las primeras angiospermas, una se refiere a arbustos en florestas, y otra más aceptada vinculada con hierbas acuáticas. ¿Existió una estrecha relación entre la diferenciación explosiva de las angiospermas en el cretácico y la diferenciación de los insectos en aquella época? (Stevens, 2001; Vargas, 2012; Wang et al., 2016). La naturaleza coevolutiva de las primeras angiospermas quedó bien documentada en el Albiano cuando aparecieron grupos de polen en heces de insectos, lo que indica una mayor adaptación de las plantas con flores a la polinización por insectos (Hu et al., 2007).

PALABRAS FINALES

Esta contribución pretende ser un estímulo para continuar la búsqueda de nuevos depósitos de plantas fósiles y realizar estudios multidisciplinarios que nos permitan mejorar el conocimiento adquirido hasta la fecha. A su vez, esperamos que los análisis moleculares y filogenéticos nos sigan ayudando a comprender e interpretar de forma más completa las notables modificaciones registradas en los grandes grupos de angiospermas. Entre ellas, Vargas (2012) destaca la aparición de los compuestos de defensa (glucosinolatos) y las simbiosis específicas con bacterias

para la fijación del nitrógeno, que parecen haber aparecido en prácticamente un solo linaje a lo largo de la evolución, si bien los genes adquiridos parecen haberse mantenido funcionales o desactivados durante millones de años. Por el contrario, otros notables mecanismos de adaptación, como los metabolismos C_4 y CAM, el parasitismo y el carnivorismo, son fruto de una evolución independiente en varios linajes.

AGRADECIMIENTOS

A los organizadores del evento por ser honrada para participar como expositora conferencista invitada. A los que trabajaron y trabajan arduamente para producir información científica que nos nutre a todos y a todos los que contribuyen a darle difusión.

REFERENCIAS

- Archangelsky, S. et al., 2009. Early angiosperm diversification: Evidence from southern South America. *Cretaceous Research*, 30: 1072-1083.
- Coiffard, C., Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 2022. Angiosperms in the Early Cretaceous of Northern Gondwana: A Track Record. En R. Iannuzzi et al. (eds.), *Brazilian Paleofloras*, Springer Nature Switzerland AG, https://doi.org/10.1007/978-3-319-90913-4_31-1
- Cornet, B. 1989. Late Triassic angiosperm-like pollen from the Richmond Rift Basin of Virginia, U.S.A. *Palaeontographica B* 213: 37-87.
- Dilcher, D.L., 2001. A New Synthesis for Angiosperm Phylogeny. *The Advanced Study of Prehistory Life and Geology of Junggar Basin*. Xinjiang, China. *Proc. Sino-German, Xinjiang*. Urumqi, 2001: 65-75.
- Doyle, J.A., 2012. Molecular and fossil evidence on the origin of angiosperms. *Annual Review of Earth Planetary Sciences*, 40: 301-326.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., Crane, P.R. 2006. Cretaceous angiosperm flowers: innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 232, 251-293.

- Friis, E.M., Mendes, M.M, Pedersen, K.R., 2018. *Paisia*, an Early Cretaceous eudicot angiosperm flower with pantoporate pollen from Portugal, Grana, 57:1-2, 1-15, DOI: 10.1080/00173134.2017.1310292
- Grimaldi, D., Engel, M.S., 2005. Evolution of the insects. Cambridge Univ. Press, New York, USA, 770 p.
- Hu, S., Dilcher, D.L., Jarzen, D.M., Taylor, W.D., 2007. Early steps of angiosperm-pollinator coevolution. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105: 240-245.
- Kedves, M., 1985. The present day state of upper Cretaceous paleophytogeography on palynological evidence. Acta Biologica Szeged, 31:115-127.
- Markgraf, V, Romero, E.J., Villagran, C., 1996. History and Paleocology of South American *Nothofagus* Forests. En: T.R. Hill y J. Read (eds.), The Ecology and Biogeography of *Nothofagus* Forests, Veblen, Yale University Press: 354-386.
- Prámparo, M.B. et al., 2007. Historia evolutiva de las angiospermas (Cretácico-Paleógeno) en la Argentina a través de los registros paleolorísticos. Ameghiniana, 11: 157-172.
- Pujana, R.R., Fernández, D.A., Panti, C., Caviglia, N., 2021. The micro- and megafossil record of Nothofagaceae from South America. The Linnean Soc. London, Botanical Journal of the Linnean Society, 196, 1-20.
- Stevens, P.F., 2001. Angiosperm Phylogeny Website. (Version 14, July 2017, more or less continuously updated). <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Taylor, T.N., Taylor, E.L., Krings, M., 2009. Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants. 2nd ed. Burlington: Elsevier/Academic Press, 1300 p.
- Vargas, P., 2012. Angiospermas. En P. Vargas, R. Zardoya (eds.), El Árbol de la Vida: sistemática y evolución de seres vivos, pp. 114-127. Madrid, 617 p.
- Wang, W., Dilcher, D.L., Sun, G., Wang, H., Chen, Z. 2016. Accelerated evolution of early angiosperms: Evidence from ranunculalean phylogeny by integrating living and fossil data. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, 54-4:336-341.
- Yang, Y., Sun, P., Lv, L. et al., 2020. Prickly waterlily and rigid hornwort genomes shed light on early angiosperm evolution. Nat. Plants 6, 215-222. <https://doi.org/10.1038/s41477-020-0594-6>
- Zuntini, A.R., Carruthers, T., Maurin, O. et al., 2024. Phylogenomics and the rise of the angiosperms. Nature, 629, 843-850. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07324-0>