



ISSN: XXX-XXXX (versión en línea)

Colección Paleoguía

Editada en 2023 en Teruel (España) por la
Fundación Conjunto Paleontológico
de Teruel - Dinópolis

Flores y cúpulas: arrojando luz al “misterio abominable” de Darwin sobre el origen de las angiospermas



Esta **Paleoguía** es una versión divulgativa del artículo científico agraciado con el **20º Premio Internacional de Investigación en Paleontología paleonturoLogía 22**, convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis.

El premio paleonturoLogía 22 consistió en un galardón de 2.500 euros más la edición de esta versión didáctica (**Paleoguía**) del trabajo premiado.

La cita bibliográfica del artículo premiado es:

Gongle Shi, Fabiany Herrera, Patrick S. Herendeen, Elizabeth G. Clark & Peter R. Crane, 2021. Cúpulas mesozoicas y el origen del segundo tegumento de angiospermas. *Nature*, 594, 223–226.

Article

Mesozoic cupules and the origin of the angiosperm second integument

<https://doi.org/10.1038/s41586-021-03996-w>

Received: 28 December 2020

Accepted: 30 April 2021

Published online: 26 May 2021

Check for updates

Gongle Shi¹*, Fabiany Herrera², Patrick S. Herendeen³, Elizabeth G. Clark² & Peter R. Crane^{4,5}

The second integument of the angiosperm ovule is unique among seed plants, with developmental genetics that are distinct from those of the inner integument¹. Understanding how the second integument should be compared to structures in other seed plants is therefore crucial to resolving the long-standing question of the origin of angiosperms^{2–6}. Attention has focused on several extinct plants with recurved cupules that are reminiscent of the anatrochous organization of the basic recurved cupules of angiosperm ovules^{7–9}, but interpretations have been hampered by inadequate information on the relevant fossils. Here we describe a newly discovered silicified petal exceptionally well-preserved recurved cupules from a newly discovered silicified petal dating to the Early Cretaceous epoch (around 125 million years ago) in Inner Mongolia, China. The new material, combined with re-examination of potentially related fossils, indicates that the recurved cupules of several groups of Mesozoic plants are all fundamentally comparable, and that their structure is consistent with the recurved cupules of angiosperm ovules. Recognition of these angiosperm relatives (anatrochous ovules) provides a partial answer to the question of angiosperm origins, will help to focus future work on seed plant phylogenetics and has important implications for ideas on the origin of the angiosperm carpel.

Esta publicación forma parte de los proyectos de investigación en Paleontología subvencionados por: Departamento de Educación, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón; Departamento de Innovación, Investigación y Universidad (Grupo Consolidado E-62 FOCNTUR) del Gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo; Unidad de Paleontología de Dinosaurios de Teruel, Ministerio de Ciencia e Innovación; Instituto Aragonés de Fomento; Dinópolis y Caja Rural de Teruel.

EDICIÓN:

© Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinópolis

Teruel (España)

AUTORES:

Gongle Shi, Fabiany Herrera, Patrick S. Herendeen, Elizabeth G. Clark y Peter R. Crane

COORDINACIÓN:

Luis Miguel Sender y Alberto Cobos

DISEÑO GRÁFICO:

JoaquínJPG

ISSN: XXX-XXXX (versión impresa)

Queda rigurosamente prohibida, sin la autorización escrita de los autores y del editor, bajo las sanciones establecidas en la ley, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático. Todos los derechos reservados.

Introducción a las plantas con flores

Las plantas con flores (angiospermas) son el grupo más diverso de vegetales que habitan actualmente nuestro planeta y dominan casi todos los ecosistemas terrestres. A través del proceso de la fotosíntesis, proporcionan la mayor parte de la energía química que sustenta la biodiversidad terrestre y de la que también dependemos todos nosotros. Las angiospermas proporcionan no sólo alimento, sino también madera, fibra, aceites y medicinas. Además, constituyen un pilar central en los sistemas naturales planetarios que limpian el agua, reponen los suelos y regulan el clima global.

Por todas estas razones, el origen de las angiospermas y cómo llegaron a dominar la vegetación ha sido de gran interés desde los tiempos de Darwin, que ya planteaba su “súbita” aparición en el registro fósil como un “misterio abominable” para la ciencia, y desde que se formularon las primeras ideas sobre la evolución de las plantas.

En las últimas décadas ha habido grandes avances en la comprensión del momento y del patrón evolutivo de las angiospermas primitivas durante el Cretácico Inferior, hace entre 130 y 100 millones de años. Sin embargo, el conocimiento de cómo surgieron las angiospermas y cuáles podrían ser sus parientes fósiles más cercanos sigue siendo muy incierto.

Las flores (Fig. 1) son una de las innovaciones distintivas de las angiospermas que, casi con total seguridad, contribuyeron a su diversificación temprana. Sin embargo, las flores son muy variadas y presentan diversas morfologías, por lo que resulta fundamental comprender cómo evolucionaron sus diferentes partes para aclarar su origen y cómo las angiospermas podrían estar relacionadas con otros tipos de plantas. Por ello, son de especial interés las inusuales semillas que presentan y los frutos que éstas desarrollan.

Fig. 1. Variedad de tipos de angiospermas en un invernadero.



La semilla de las angiospermas y la cuestión de las dos capas

En las gimnospermas (como las coníferas, ginkgoales o cicadofitas) y también en las angiospermas, las estructuras a partir de las cuales se desarrollan las semillas son los óvulos. La estructura típica de un óvulo de gimnosperma está formada por una capa protectora (tegumento) que rodea al embrión en las primeras etapas de su desarrollo (Fig. 2A). En contraste, la estructura típica de un óvulo de angiosperma presenta dos

tegumentos (Fig. 2B), de los cuales se cree que el tegumento interno se corresponde con el tegumento único de las gimnospermas. Por lo tanto, comprender cómo surgió el segundo tegumento (externo) en las plantas con flores es fundamental para comprender su origen evolutivo y, a su vez, con qué otro grupo de gimnospermas ya extintas podrían estar relacionadas.

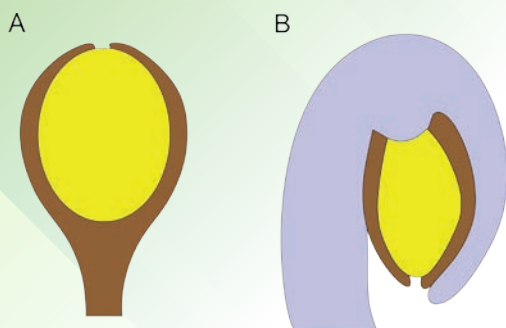


Fig. 2. Diagramas interpretativos de óvulos. A. Óvulo de gimnospermas con un tegumento (marrón) que rodea al embrión (amarillo). B. Óvulo de angiosperma, recurvado, con dos tegumentos.

Las evidencias fósiles muestran que varios grupos de gimnospermas extintas poseían una estructura en forma de copa curvada (cúpula) que encerraba la semilla o semillas (como ocurre, por ejemplo, en el género *Caytonia*, Fig. 3). Se ha sugerido que estas cúpulas fueran los precursores del segundo tegumento en las angiospermas. Sin embargo, la evaluación cuidadosa de esta posibilidad se ha visto obstaculizada por la interpretación inadecuada de algunos fósiles relevantes y por la incertidumbre sobre cómo se deben comparar entre sí las diversas cúpulas conocidas pertenecientes a diferentes tipos de plantas mesozoicas. Muchos de los registros de cúpulas se conocen sólo en forma de fósiles de impresiones o compresiones, cuya morfología y anatomía detalladas no están bien conservadas y, por lo tanto, no pueden ser comprendidas adecuadamente.

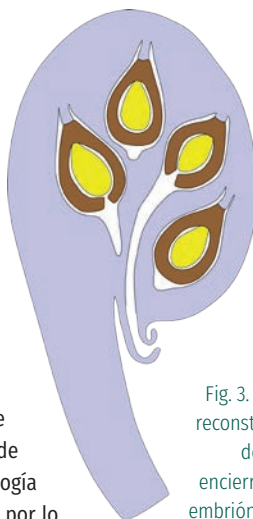


Fig. 3. Sección longitudinal reconstruida de una cúpula de *Caytonia* (gris) que encierra las semillas con el embrión (amarillo) y un solo tegumento (marrón).

Un nuevo yacimiento con fósiles excepcionales del Cretácico Inferior

En 2017, se descubrió un nuevo yacimiento en una mina de carbón a cielo abierto en Jarud. Esta localidad se sitúa en la provincia de Mongolia Interior, en el noreste de China (Fig. 4).



Fig. 4. Ubicación geográfica del yacimiento que contiene los fósiles estudiados.

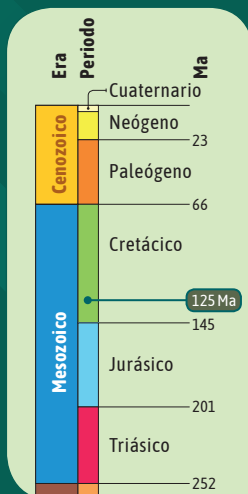


Fig. 5. Escala de los tiempos geológicos con indicación de la edad de las cúpulas fósiles.

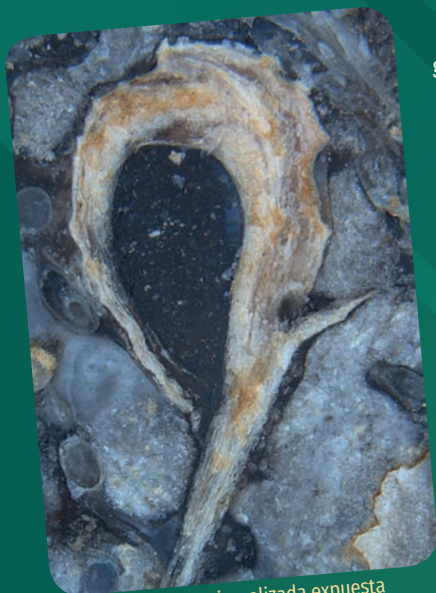


Fig. 6. Una cúpula mineralizada expuesta sobre la superficie del chert.

El yacimiento contiene una amalgama de partes vegetales bien conservadas pertenecientes a un antiguo depósito de turba que fue mineralizado en sílice y que recibe el nombre de *chert*. La datación mediante métodos isotópicos muestra que estos depósitos mineralizados pertenecen al Cretácico Inferior, con una edad geológica de unos 125 millones de años (Fig. 5).

En el yacimiento las plantas fósiles se conservan mineralizadas en sílice, que se infiltró y petrificó los tejidos vegetales antes de que estos se descompusieran. Por ello, su conservación es exquisita, ya que se extiende hasta el nivel de las células individuales dentro de los tejidos vegetales. Este hecho ayuda a que los fósiles se puedan estudiar y describir con gran detalle, lo que permite realizar una cuidadosa comparación con otros similares así como con plantas vivas. En estos depósitos mineralizados es donde abundan los fósiles de cúpulas con semillas, pertenecientes a un nuevo tipo de planta ya extinta (Fig. 6).

Preparación e investigación de los nuevos fósiles

Los bloques de sílice recogidos en la localidad de Mongolia Interior, se cortaron en losas con una sierra de hoja de diamante. Las superficies pulidas de las losas (Fig. 7) se trataron con ácido fluorhídrico, y las paredes de las células vegetales resistentes al ácido se despegaron utilizando láminas de acetato de celulosa parcialmente disueltas en acetona, a las que se denomina *peels*. Una vez secos y separados de la roca, estos *peels* se examinaron bajo un microscopio revelando la presencia de los restos de las plantas fósiles con una conservación excepcional. La preservación es tan buena que pueden observarse las células individuales que componen los diferentes tejidos (Fig. 8).

Entre estos restos, la estructura fósil estudiada que contiene las semillas recibió el nombre de *Jarudia zhoui*. Consiste en un cono con semillas que presenta un eje central flexible y que alberga las cúpulas (de morfologías recurvadas y dispuestas helicoidalmente). Cada una de ellas surge en la axila de una bráctea (Fig. 7), conteniendo a su vez dos semillas triangulares (Fig. 8).



Fig. 8. Peel de la sección transversal de una cúpula albergando dos semillas.

Las cúpulas también se escanearon usando la técnica de microtomografía computarizada de rayos X (Micro-CT), generándose de este modo múltiples imágenes digitalizadas a partir de las cuales se pudo reconstruir la estructura tridimensional de los fósiles (Fig. 9).



Fig. 7. Cono silicificado con semillas de *Jarudia zhoui*.



Fig. 9. Reconstrucciones tridimensionales de conos con semillas de *Jarudia zhoui* a partir de datos de Micro-CT.

Implicaciones en cuanto al origen de las angiospermas

El análisis detallado de las nuevas cúpulas silicificadas (Fig. 10A), junto con un nuevo examen exhaustivo de otras cúpulas fósiles descritas previamente, sugiere que estas estructuras pertenecientes a varios grupos de plantas con semillas extintas del Mesozoico son fundamentalmente iguales.

Las plantas con semillas ya extintas que presentan este tipo de cúpulas albergando los óvulos aparecen por primera vez en el Pérmico superior, hace unos 255 millones de años. La morfología recurvada de las cúpulas es muy similar a la curvatura que se observa en la mayoría de los óvulos de angiospermas (Fig. 10B). En las plantas con flores actuales esta curvatura en los óvulos también se encuentra íntimamente relacionada, tanto desde el punto de vista del desarrollo como estructuralmente, con la presencia del tegumento externo (segundo en angiospermas).

El reconocimiento de que la cúpula recurvada que rodea las dos semillas en *Jarudia zhoui* puede ser directamente equivalente al segundo tegumento de las angiospermas (Fig. 10), que es una de sus características más distintivas, aporta una respuesta parcial a la pregunta sobre el origen de las angiospermas. Este hecho sugiere que tanto *Jarudia zhoui* (Fig. 11) como otras plantas con semillas con cúpulas similares, constituirían un eslabón clave en la cadena evolutiva que conecta las plantas con semillas primitivas con las plantas con flores. También indicaría que la estructura recurvada que se ve en los óvulos jóvenes de las plantas con flores constituiría un vestigio de una temprana fase de evolución, anterior a la aparición de las angiospermas. Todo ello tiene importantes implicaciones para comprender las relaciones entre las angiospermas y otras plantas con semillas ya extintas, que son fundamentales para el establecimiento del origen del carpelo. Esta es la estructura que encierra la semilla y que forma la pared del fruto, jugando un papel fundamental en la reproducción de las plantas con flores.

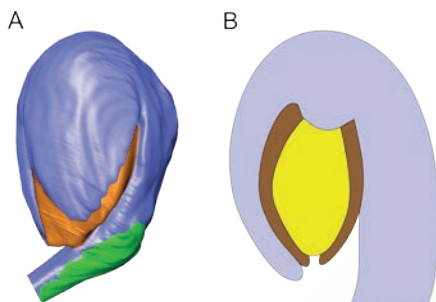


Fig. 10. Comparación entre la cúpula de *Jarudia zhoui* (A) y el óvulo de las angiospermas (B).



Fig. 11. Reconstrucción del cono de semillas de *Jarudia zhoui* (dibujo de Chao Tan).



Vistas del yacimiento en el este de Mongolia Interior (China) en donde se encontraron los fósiles de las cúpulas estudiadas, junto con el equipo de campo e investigadores que descubrieron la localidad en el verano de 2017.



**FUNDACIÓN CONJUNTO
PALEONTOLÓGICO DE
TERUEL-DINÓPOLIS**



**CAJA RURAL
DE TERUEL**



English version



**GOBIERNO
DE ARAGON**