

Artículo de Revisión
Review Article

AVANCES EN LA COMPRESIÓN DEL DESARROLLO Y LA EVOLUCIÓN DEL CARPELO EN ANGIOSPERMAS: UNA REVISIÓN MOLECULAR Y FILOGENÉTICA

ADVANCES IN UNDERSTANDING THE DEVELOPMENT AND EVOLUTION OF THE CARPEL IN ANGIOSPERMS: A MOLECULAR AND PHYLOGENETIC REVIEW

Ana Rivarola

Universidad San Carlos, Clínica Vegetal. Asunción, Paraguay.

<https://orcid.org/0000-0001-9238-0503>

Charles Scutt

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

<https://orcid.org/0000-0003-2970-3810>

Cynthia Rivarola

Universidad San Carlos, Programa de Doctorado en Ciencias Agrarias. Asunción, Paraguay.

<https://orcid.org/0000-0003-1711-6555>

Autor corresponsal: Ana Rivarola: rivarola.ana.c@gmail.com

Cómo citar este artículo:

Rivarola A, Scutt C, Rivarola C. Avances en la comprensión del desarrollo y la evolución del carpelo en Angiospermas: una revisión molecular y filogenética. Rev. Soc. cient. Parag. 2026; 31:e3105

RESUMEN

La flor constituye una de las estructuras más sofisticadas y emblemáticas en la evolución de las plantas con flores, y su origen representa aún hoy un enigma central en la biología vegetal. En esta revisión, se abordan los avances recientes en la comprensión de la base molecular del desarrollo del carpelo, órgano fundamental tanto para la reproducción sexual como para la definición evolutiva de las angiospermas. Se examina con detalle la red reguladora génica que controla la formación del gineceo en *Arabidopsis thaliana* y se contrasta con información disponible de angiospermas basales y gimnospermas las cuales son especies de linajes filogenéticos clave. Además, se revisan especies no modelo las cuales están emergiendo como herramientas valiosas para el estudio evolutivo debido a sus características particulares. Finalmente, se presentan nuevas metodologías—como la secuenciación de nueva generación, la reconstrucción filogenómica y los estudios funcionales—que están permitiendo avanzar hacia una reconstrucción más precisa de las redes genéticas ancestrales involucradas en la formación del carpelo. Se busca así, integrar evidencias interdisciplinarias con el fin de contribuir a una comprensión más profunda del origen y la diversificación de las flores en los angiospermas.

Palabras clave: carpelo; angiospermas; evolución floral; genes MADS-box; redes reguladoras; especies modelo.

ABSTRACT

The flower is one of the most complex and evolutionarily significant structures in angiosperms, and its origin remains one of the most enduring mysteries in plant biology. This review focuses on recent advances in understanding the molecular basis of carpel development, a key floral organ essential for reproduction and a defining feature of angiosperms. We explore the genetic regulation of the gynoecium in *Arabidopsis thaliana*, compare carpel developmental networks across model and non-model species—including basal angiosperms and gymnosperms—and highlight the importance of emerging alternative models for evolutionary developmental studies. We also review methodological innovations such as next-generation sequencing, phylogenomic reconstruction, and functional studies that are contributing to the reconstruction of the ancestral gene regulatory networks (GRNs) involved in carpel formation. By integrating interdisciplinary evidence, this review aims to shed light on the

evolutionary trajectory of female reproductive structures in flowering plants and their broader implications for floral diversification.

Keywords: carpel; angiosperms; floral evolution; MADS-box genes; gene regulatory networks; model species.

INTRODUCCIÓN

Las flores representan una de las innovaciones más significativas en la evolución de las plantas terrestres. Su diversidad morfológica, funcional y ecológica ha permitido a las angiospermas conquistar una amplia gama de hábitats y convertirse en el grupo vegetal dominante en casi todos los ecosistemas actuales. No obstante, pese a los avances sustanciales en biología molecular, genética evolutiva y paleobotánica, el origen de la flor sigue siendo un tema profundamente debatido y parcialmente comprendido ⁽¹⁾.

Desde una perspectiva del desarrollo, la flor es un sistema altamente integrado, compuesto por órganos especializados cuya identidad está determinada por redes complejas de genes reguladores. En particular, el carpelo —el órgano femenino de la flor— reviste una importancia clave, tanto por su rol en la reproducción sexual como por su valor filogenético como sinapomorfía definitoria de las angiospermas ⁽²⁾ ⁽³⁾. Comprender su origen y evolución es fundamental para reconstruir los procesos que dieron lugar a las flores modernas.

Durante las últimas décadas, estudios en especies modelo como *Arabidopsis thaliana* han permitido dilucidar con gran detalle los mecanismos genéticos que rigen la formación de los órganos florales, en especial a través del modelo ABCDE y del modelo del cuarteto floral ⁽⁴⁾ ⁽⁵⁾ ⁽⁶⁾. Sin embargo, las redes reguladoras identificadas en estas especies no siempre son representativas de las angiospermas en su conjunto ⁽⁷⁾, lo que ha motivado una creciente atención hacia especies no modelo, particularmente aquellas ubicadas en posiciones filogenéticas clave, como las gimnospermas y las angiospermas basales ⁽⁸⁾ ⁽⁹⁾.

Esta revisión tiene como objetivo sintetizar los avances recientes en la comprensión del desarrollo y evolución del carpelo en angiospermas, con énfasis en los mecanismos moleculares que subyacen a su formación, tanto en especies modelo como en linajes más primitivos. Para ello, se abordan tres ejes principales: (i) la caracterización de redes reguladoras génicas en *A. thaliana* y su comparación con otras angiospermas; (ii) la reconstrucción hipotética de la red génica ancestral del carpelo; y (iii) la relevancia de especies no modelo y nuevas herramientas metodológicas para la investigación evolutiva del desarrollo floral. El propósito último es contribuir a una visión integradora que combine la evidencia genética, morfológica y permita avanzar hacia una comprensión más robusta del origen de la flor.

MECANISMO MOLECULAR QUE CONTROLA EL DESARROLLO FLORAL EN LAS ANGIOSPERMAS ACTUALES

A pesar de su gran diversidad morfológica, en general, la flor está compuesta por cuatro tipos de órganos. dispuestos en verticilos. La identidad de los órganos florales está especificada por genes homeóticos que funcionan en un modelo genético denominado modelo ABC ⁽¹⁰⁾. Este modelo se extendió al modelo ABCDE, que incorpora notablemente una nueva clase de componente genético, la clase E, que se encontró que actúa junto con los otros genes homeóticos florales (Figura 1) ⁽⁴⁾ ⁽⁵⁾.

En el modelo ABC, los genes de clase A, son necesarios para especificar la identidad del sépalo, los genes de clase A y B juntos establecen la identidad del pétalo, los genes de clase B y C juntos establecen la identidad del estambre, y los genes de clase C especifican la identidad del carpelo. Por su parte, los genes de la clase E son necesarios para apoyar las actividades de los genes de clase A, B y C (Figura 1), mientras que los genes de clase D se identificaron originalmente como necesarios para especificar el desarrollo del óvulo ⁽¹⁰⁾. Sin embargo, los genes de clase D están estrechamente relacionados con los genes de clase C y pueden tener actividades superpuestas con estos, dependiendo de la especie analizada ⁽¹⁾ ⁽⁶⁾.

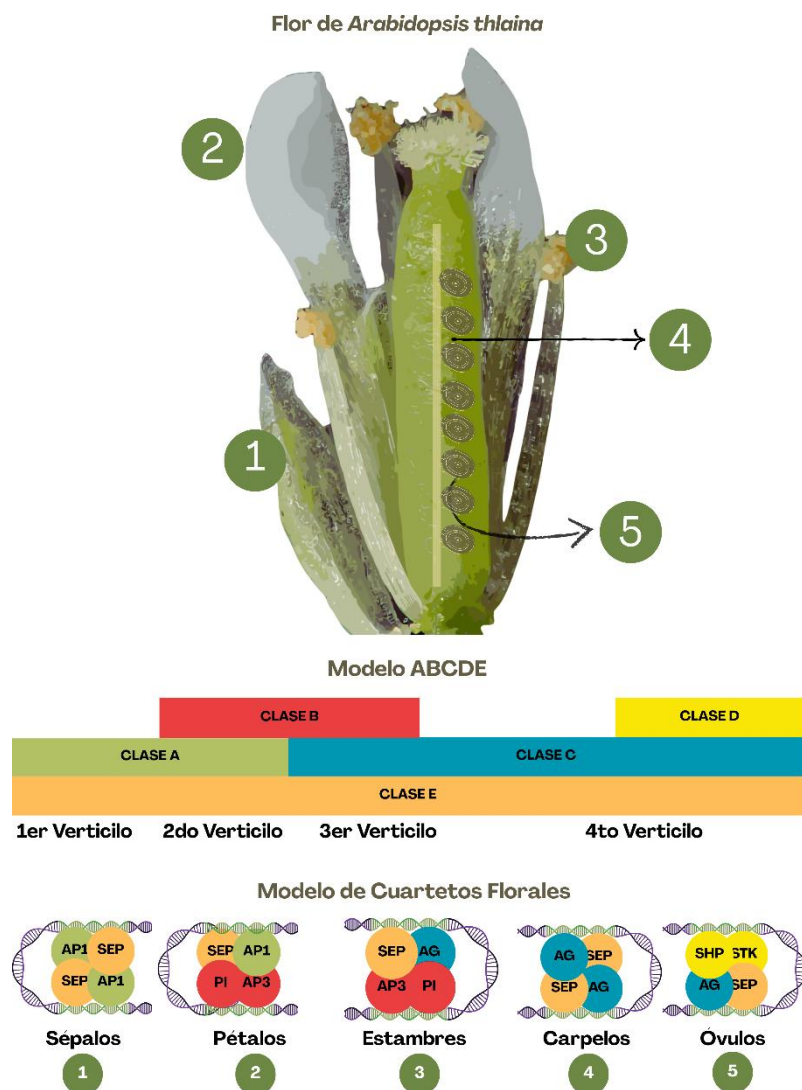


Figura 1. Interacción del Modelo de cuarteto floral con el modelo ABCDE para el desarrollo floral de *Arabidopsis thaliana*, mostrando genes homeóticos que especifican la identidad del órgano floral. Los genes de Clase A son APETALA1 (AP1), y APETALA2 (AP2), los genes de la Clase B son APETALA3 (AP3) y PISTILLATA (PI), los genes de la Clase C son AGAMOUS (AG), los de la Clase D son SHATTERPROOF1 y 2 (SHP1, SHP2) y SEEDSTICK (STK) y por último SEPALLATA 1-4 (SEP1-4) codifican genes de la Clase E. (Fuente: Adaptado de ⁽¹¹⁾)

Casi todos los genes homeóticos del modelo ABCDE son factores de transcripción de dominio MADS de tipo MIKC, que contienen cuatro dominios conservados, entre los cuales el dominio MADS (M) es la región más conservada y se asocia con la actividad de unión al ADN, la dimerización y la localización nuclear ⁽¹¹⁾ ⁽⁶⁾. En *Arabidopsis thaliana*, los genes de clase A son APETALA1 (AP1) y APETALA2 (AP2), los genes de clase B son APETALA3 (AP3) y PISTILLATA (PI), el gen de la clase C es AGAMOUS (AG), los genes de clase D son VARA DE SEMILLAS (STK), SHATTERPROOF1 y 2 (SHP1, SHP2), y por último SEPALLATA 1-4 (SEP1-4) que codifican genes de la clase E ⁽¹²⁾. De los genes mencionados anteriormente, solo AP2 no es miembro de la familia MADS-box, sino que es el miembro fundador de la familia AP2 de dominios de factores de transcripción ⁽¹²⁾.

El modelo de cuarteto floral, revisado por ⁽⁶⁾ explica cómo los genes homeóticos del modelo ABCDE interactúan con los genes diana posteriores para controlar la formación de diferentes órganos florales (Figura 1). Además, de regular diversos objetivos posteriores, los genes del modelo ABCDE También establecen un amplio cruce genético y regulan su propia expresión ⁽¹³⁾.

El modelo ABCDE solo se ha investigado directamente en unas pocas especies de angiospermas modelo ⁽¹³⁾ ⁽⁷⁾. Sin embargo, ensayos de hibridación *In-situ*, datos de interacción proteína-ADN y análisis funcionales sugieren la existencia de un mecanismo conservado de los genes B y C entre especies de gimnospermas existentes y las plantas con flores ⁽¹⁴⁾ ⁽¹⁵⁾ ⁽¹⁶⁾ ⁽¹⁷⁾. Los cambios evolutivos dentro de los clados de genes MADS-box del modelo ABCDE pueden haber sido un paso clave para el origen de la flor y de los carpelos dentro de ella ⁽⁷⁾ ⁽²⁾ ⁽¹⁸⁾.

REGULACIÓN GENÉTICA DE TEJIDOS REPRODUCTIVOS FEMENINOS EN MODELO VEGETAL *ARABIDOPSIS THALIANA*

El gineceo de *A. thaliana* está compuesto por dos carpelos fusionados congénitamente que se desarrollan en el centro de la flor. El programa de desarrollo femenino comienza en la Etapa 3, cuando el Factor AG, de clase C, se activa mediante *WUSCHEL* (*WUS*) y *LEAFY* (*LFY*). Siendo las etapas de desarrollo floral las propuestas por ⁽¹⁹⁾, AG se expresa en el MF y se requiere para reprimir la actividad de *WUS* (9). De esta forma AG interactúa con otras proteínas para especificar la identidad del carpelo ⁽²⁰⁾.

Después de que la identidad del carpelo se determine por AG, intervienen varios genes de varias clases, la mayoría de los cuales codifican factores de transcripción y actúan para regular el programa de desarrollo del gineceo de *A. thaliana*. Se establece, así, una zona meristemática en los márgenes de los tejidos del carpelo para producir nuevos tejidos en la región medial del gineceo. Este meristemo se denomina meristemo del margen del carpelo (MMC) ⁽²¹⁾. Del mismo, derivan tejidos muy importantes para la reproducción sexual ⁽²²⁾.

Además de los genes implicados en el desarrollo del gineceo, las fitohormonas también desempeñan un papel esencial. Estas incluyen a la auxina y a la citoquinina, que juntas promueven el desarrollo del dominio medial del gineceo ⁽²²⁾. Basados en la revisión de ⁽⁹⁾, se presenta a continuación un resumen de la regulación del desarrollo del gineceo en *A. thaliana*.

Etapas de desarrollo	Algunos genes implicados	Procesos regulados
Etapas 3 - 5	AG, WUS, LFY, KNU, YUC1/4, PIN1/3 AHP6, ARF3, ETT	Aparición del Meristemo Floral (MF), Determinación de la identidad del Carpelo, Meristemo del Margen del Carpelo (MMC)
Etapas 5 - 7	AG, ETT, CRC, TRN2.	Terminación del MF, desarrollo de gineceo, elongación de valva, crecimiento apical y polaridad lateral.
Etapas 7 - 9	SPT, IND, HEC1-3.	Desarrollo de tejidos mediales, desarrollo de estilo y estigma.

Tabla 1: Regulación génica del gineceo en *A. thaliana*. Genes que regulan el desarrollo de tejidos reproductivos femeninos en la planta modelo *Arabidopsis thaliana*. AGAMOUS (AG); WUSCHEL (WUS); LEAFY (LFY); KNUCKLES (KNU); YUCCA1 y 4 (YUC1/4); PINOID1, 3 y 7 (PIN1, 3 y 7), PROTEINA DE FOSFOTRANSFERENCIA DE HISTIDINA DE ARABIDOPSIS 6 (AHP6); FACTOR DE RESPUESTA A LA AUXINA 3 (ARF3); ETTIN(ETT); de CRABS CLAW (CRC); TORNADO2 (TRN2); SPATULA (SPT); INDEISCENT (IND) y HECATE1-3 (HEC1-3). (Fuente: ⁽⁹⁾).

En los estadios 3 a 5, la expresión de AG es necesaria para determinar la identidad gineceo/carpelo y la terminación del MF. AG coordina ambos procesos a través de la regulación de la interacción entre la citoquinina y la auxina, reprimiendo *WUS* tanto directa como indirectamente a través de *KNUCKLES* (*KNU*). En la etapa 5, hay un pico de citoquinina en el ápice del gineceo, mientras que la auxina se concentra en dos focos laterales en las células apicales. Estos patrones de distribución hormonal están coordinados por la acción de las flavinas monooxigenasas *YUCCA1* y 4 (*YUC1/4*), y de los portadores de eflujo de auxinas *PINOID1*, 3 y 7 (*PIN1*, 3 y 7). La represión activa de la citoquinina también ocurre a través de la PROTEINA DE FOSFOTRANSFERENCIA DE HISTIDINA DE ARABIDOPSIS 6 (AHP6) (Tabla 1). Por su parte, ARF3/ETTIN (FACTOR DE RESPUESTA A LA AUXINA 3 Y ETTIN) es activado por ambos AG y la auxina.

Entre las etapas 5 y 7, *ETT* está involucrado en la terminación de MF y el desarrollo del gineceo. En esta etapa, controla la elongación de las valvas a través de la regulación positiva de la actividad de la pectina metilesterasa (PME) en la pared celular⁽²³⁾. *ETT* también reprime *WUS* y la expresión de genes que codifican la biosíntesis de citoquininas. En la etapa 6, el gineceo comienza a crecer apicalmente. La *AG* activa la expresión de *CRABS CLAW (CRC)* un factor de transcripción *YABBY*, implicado en la polaridad lateral de los carpelos⁽²⁴⁾. En esta etapa, la represión de *WUS* se ve reforzada por *CRC* y su gen diana *TORNADO2 (TRN2)* (Tabla 1).

A partir del estadio 7, *SPATULA (SPT)*, un factor de transcripción bHLH, se expresa en el dominio medial del gineceo para garantizar el desarrollo adecuado de los tejidos mediales. A partir de las etapas 7-9, *SPT* actúa con otros miembros de la familia bHLH como *INDEISCENT (IND)* y *HECATE1-3 (HEC1-3)*. El estilo y el desarrollo del estigma están controlados por los dímeros de la proteína *SPT-IND* a través de la regulación de la distribución de auxinas. Mientras tanto, *HEC1-3* actúa de forma redundante para controlar el desarrollo del tejido medio. (Tabla 1).

Existen muchos otros genes que interactúan en el control del gineceo, sin embargo, esta revisión al ser rápida y general del desarrollo temprano solo tiene en cuenta los mencionados anteriormente. En *A thaliana* por ejemplo, se cree que más de 80 genes regulan el desarrollo de la CMM⁽²¹⁾. Es importante destacar que *Arabidopsis* no necesariamente tipifica la red reguladora del gineceo de todas las angiospermas. De hecho, las redes reguladoras del carpelo de otras eudicotiledóneas centrales, como las solanáceas, muestran diferencias importantes con respecto a las *A thaliana*⁽²⁵⁾.

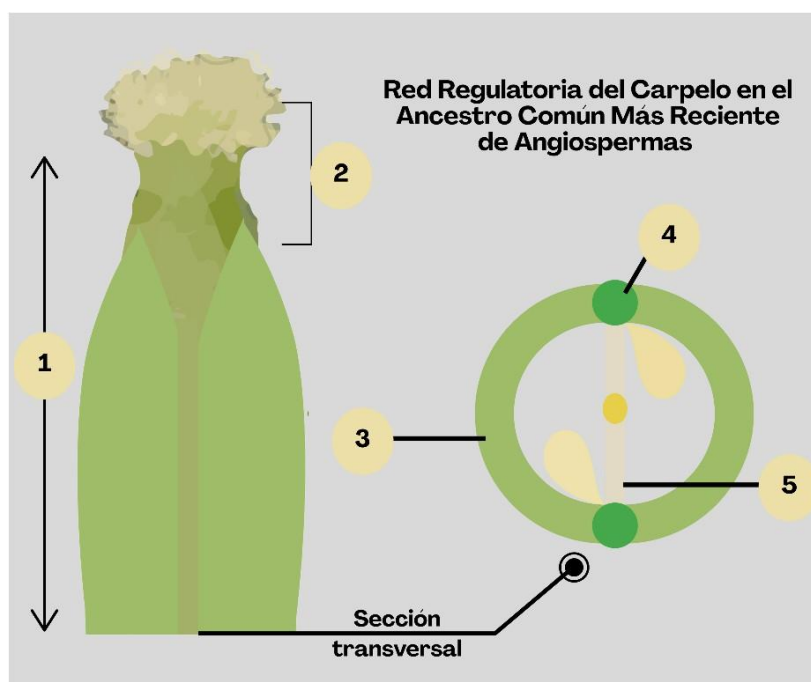
RED REGULADORA GÉNICA DEL CARPELO ANCESTRAL

En *A thaliana* el gineceo es muy complejo y contiene dos carpelos fusionados, un estigma seco, un falso tabique y un tracto transmisor. Las especies de grado ANA, que representan las angiospermas vivas más basales, tienen carpelos ascidiados no fusionados y no tienen tracto transmisor ni tabique falso en su mayoría. El carpelo ancestral, el cual se estima podría ser similar a los de las angiospermas basales actuales, puede haber tenido un GRN limitado en comparación con el actual *A thaliana*, en parte debido a la ausencia de varios tejidos especializados en el carpelo ancestral, que si se hallan presentes en *A. thaliana*⁽²⁰⁾.

A través de la reconstrucción filogenética de factores de transcripción^{(8) (20)} han estimado la edad de las familias de genes implicados en el desarrollo del carpelo. De acuerdo con estos autores, los linajes que incluyen *AG* y *SEP* ya estaban presentes en el MRCA de las plantas con semillas, mientras que otros reguladores ya estaban presentes en el MRCA de todas las plantas terrestres. Los linajes que codifican los factores de transcripción bHLH *SPT* y *HEC*, presentes también en las gimnospermas vivas, probablemente estaban presentes en el MRCA de las plantas con semillas vivas.

Becker A⁽³⁾ revisó los reguladores del desarrollo del carpelo y presentó una lista de genes que probablemente estaban activos en la red reguladora del carpelo en el MRCA de las plantas con flores (Figura 2). De acuerdo con este trabajo, los genes similares a *AG* y *SEP* estaban presentes en la flor ancestral y especificaron la identidad del carpelo, junto con el *CCR*. En las angiospermas tempranas, la polaridad adaxial-abaxial ya estaba bajo el control de *ETT* y *CCR*, en combinación con otros factores de transcripción. *ETT*, *SPT* y *HEC* probablemente actuaron juntos para controlar la polaridad apical/basal en el carpelo. La regulación de los tejidos medianos y apicales posiblemente se produjo a través de la acción de *ETT*, *LEUNIG (LUG)*, *SEUSS (SEU)*, *STYLISH (STY)* y *NGATHA (NGA)*, en combinación con el *CCR* y los factores bHLH *SPT* y *HEC* (Figura 2).

La descripción anterior representa una red reguladora simplificada del carpelo ancestral. Para mejorar nuestro conocimiento en este dominio, será necesario incluir datos de más especies que estén ubicadas estratégicamente a lo largo de la evolución de las plantas con semillas. Es por eso que, en la siguiente sección de este capítulo, se refiere a las especies que ocupan posiciones filogenéticas clave para la reconstrucción de los mecanismos de desarrollo del carpelo desde las etapas más tempranas de la evolución de las angiospermas.



	Sección	Genes implicados
Ref.	Terminación del Meristemo e Identidad del órgano	AGAMUS, CRABS CLAW, SEPALLATA
1	Eje Apical - Basal	ETTIN, HECATE, SPATULA, STYLISH
2	Estilo & Estigma	CRABS CLAW, ETTIN, HECATE, LEUNIG, NGATHA, SEUSS, SPATULA, STYLISH
3	Desarrollo Abaxial - Adaxial	CRABS CLAW, ETTIN, SEUSS, STYLISH
4	Márgenes del Carpelo & Replum	LEUNIG, SEUSS
5	Tejido de transmisión & Septum	CRABS CLAW, ETTIN, HECATE, LEUNIG, NGATHA, SEUSS, SPATULA, STYLISH

Figura 2. Factores de transcripción y reguladores del desarrollo del carpelo ancestral. Lista de genes que pudieron haber estado presentes en la red regulatoria del carpelo del ancestro común más reciente de las plantas con flores (Fuente: Adaptado de ⁽³⁾).

ESPECIES NO MODELO PARA ESTUDIOS DEL ORIGEN DE LAS FLORES

Además del trabajo realizado sobre las especies modelo, los taxones de grupos estratégicamente situados deben incluirse en los estudios destinados a dilucidar el origen del carpelo. En particular, las gimnospermas y las angiospermas basales podrían ayudar a dilucidar la regulación genética de los tejidos reproductivos en el MRCA de las plantas con flores comparando las redes moleculares que controlan el desarrollo del tejido reproductivo en estos dos grupos.

Entre los grupos de interés se encuentran, en primer lugar, las gimnospermas que, como parientes vivos más cercanos de las angiospermas, son un importante punto de referencia externo para estudiar los procesos evolutivos que condujeron al origen de la flor.

Le siguen especies del Grado ANA que forman los tres linajes más basales de plantas con flores, Amborellales contiene la única especie viviente *Amborella trichopoda*, (Figura 3, A y B.) considerada como probable hermana de todas las demás angiospermas existentes ⁽²⁶⁾ ⁽²⁷⁾. Le siguen tres familias: Nymphaeaceae (nenúfares, con una distribución cosmopolita), Cabombaceae e Hydatellaceae (hierbas acuáticas y semiacuáticas con distribuciones más restringidas), siendo la especie más prometedora *Nymphaea thermarum* (Figura 3, C y D.)

También el orden Austrobaileyales es probablemente el tercer orden divergente más temprano del grado ANA, e incluye aproximadamente 100 especies de plantas leñosas en tres familias ⁽²⁹⁾. Por último, del orden de los Magnólidos tenemos a *Aristolochia fimbriata*, (Figura 3, E y F.) una enredadera con ciclo de vida corto cuyo genoma ya se encuentra disponible ⁽²⁸⁾ ⁽²⁹⁾. En la tabla 3, se presentan características de los grupos de cada especie que son fuertes candidatos para el estudio del origen de las flores y las técnicas que podrían aplicarse en cada una de ellas, así como los recursos disponibles para su estudio.



Figura 3. Esquemas de algunas especies no modelo. Tres especies de interés para el estudio del origen de la planta con flores. A. detalle de la flor femenina de *Amborella trichopoda*; B. Esquema del hábito de *A. trichopoda* cultivada en maceta. C. detalle de la flor de *Nymphaea thermarum*; D. Esquema del hábito de planta adulta de *N. thermarum*. E. corte de flor de *Aristolochia fimbriata* mostrando el interior y F. Flor tubular de *A. fimbriata*. (Ilustraciones adaptadas de, A-D de ⁽²⁾; E & F de ⁽²⁸⁾).

Grupo	Especies Candidatas	Características	Técnicas aplicables	Recursos Disponibles	Referencias
Gimnospermas	<i>Welwitschia mirabilis</i> y <i>Ephedra spp.</i>	Poseen ciclos de desarrollo más corto en comparación a otras gimnospermas.	<i>Hibridación in situ</i> , estudios <i>in vitro</i> como interacciones proteína-proteína y proteína-ADN, para el análisis de mecanismos moleculares del desarrollo de conos masculinos y femeninos. <i>Análisis funcionales in vivo</i> por complementación de	Datos genómicos disponibles de <i>Picea abies</i> y <i>Pinus taeda</i> . Ensamble cromosómico de	(30) (14) (31) (32)
	Mutanteacrocona de <i>Picea abies</i> .	Producen conos a niveles accesibles.	mutantes de angiospermas modelo mediante transformación genética utilizando secuencias codificantes de gimnospermas.	6.8 Gb para <i>Welwitschia</i> , con datos de transcriptoma y methyloma.	
Angiospermas de grado ANA	<i>Amborella trichopoda</i>	Especie dioica, flores con perianto indiferenciado de tépalos. Taxón clave debido a su posición filogenética y ausencia de duplicaciones completas de genoma desde el MCRA de las	<i>Hibridación in situ</i> en tejidos reproductivos para estudiar la conservación de la expresión de los genes de desarrollo de las flores. Por otro lado, al ser una especie dioica con hábito leñoso hacen que <i>Amborella</i> poco apta para estudios genéticos funcionales.	Genoma disponible	(33) (34) (35)
	<i>Nymphaea thermarum</i>	Pequeña con plantas adultas de 10-20 cm de diámetro y flores maduras de hasta 2 cm. Ciclo de vida corto, con 2-3 meses desde la semilla hasta la floración. Es autocompatible y cada fruto suele producir alrededor de 150 semillas.	<i>Hibridación in situ</i> y otros procedimientos microscópicos, cultura <i>in vitro</i> , con semillas fácilmente esterilizables. Cultivos de tejidos y protocolos para la transformación genética estable. Posibilidad de generar colecciones de mutantes según capacidad y aptitud de almacenamiento a largo plazo de las semillas.	Genoma disponible	(36) (37)
Orden Austrobaileyales	<i>Schisandra chinensis</i> , <i>Austrobaileya scandens</i> , <i>Illicium floridanum</i> y <i>Trimenia moorei</i>	Flores, en su mayoría, con filotaxis en espiral con perianto indiferenciado de tépalos. El gineceo típicamente constituido por carpelos no fusionados	Ampliamente incorporadas en análisis para reconstrucciones morfológicas del MRCA de las angiospermas. No obstante, no son aptas como potenciales modelos genéticos moleculares por su hábito leñoso.	-	(38) (39)

Magnoliidos	<i>Aristolochia fimbriata</i>	Plantas pequeñas son un ciclo de vida rápido, son autocompatibles y poseen un genoma pequeño. Posee simetría bilateral, ovario inferior y estambres fusionados al estilo formando un ginostemio.	Puede ser transformada utilizando <i>Agrobacterium tumefaciens</i> , y es fácilmente susceptible a procedimientos moleculares estándar como la <i>hibridación in situ</i> .	Genoma disponible	(28) (29)
--------------------	-------------------------------	--	---	-------------------	-----------

Tabla 2. Lista de especie no modelo de interés para el estudio del origen de las flores. Resumen de especies no modelo según grupos taxonómicos son características destacadas y posibles técnica aplicables para el estudio del origen de la flor (Fuente: adaptado de ⁽²⁾).

TÉCNICAS Y MÉTODOS QUE PODRÍAN AYUDAR A EXPLICAR EL ORIGEN DE LA FLOR

Se necesitan varios enfoques para dilucidar el origen de la flor y las angiospermas. Los desarrollos recientes ofrecen la posibilidad de comprender mejor este importante evento en la evolución de las plantas. A continuación, se detallan algunas de las técnicas que son de particular importancia para estos estudios en la Tabla 3:

Técnica	Principio	Aporte	Referencias
Secuenciación de próxima generación (NGS)	La NGS tiende a ser más eficiente y accesible en los últimos años, lo que facilita la secuenciación de genomas completos y transcriptomas. Los métodos recientes de NGS proporcionan lecturas extendidas a decenas de kilobases.	Secuenciación de angiospermas basales y gimnospermas, que en general tienen genomas grandes.	(40) (41) (42) (42)(43) (30) (44)
Bioinformática y análisis estadísticos	El desarrollo de programas bioinformáticos y paquetes estadísticos específicos (DESeq2, edgeR, WGCNA, InterProScan, OrthoFinder, entre otros ejemplos) para el estudio evolutivo de especies.	Comparación de perfiles de expresión de genes en especies modelo y no modelo. De esta forma se podría facilitar el análisis de los módulos genéticos implicados en el desarrollo de las estructuras reproductivas en las plantas con flores.	(45) (46) (47) (48) (49) (34)
Sintenia y filogenia	La reconstrucción estructural de genomas ancestrales a partir de genomas de descendientes vivos es posible gracias a los avances en métodos basados en el análisis combinado de la sintenia y la filogenia. Utilización de scrips que permitan posicionar a la especie a partir de análisis de los diferentes caracteres.	Reconstrucción detallada del genoma del ancestro de las angiospermas vivas, e incluso el de su ancestro más lejano de antes del evento de duplicación del genoma completo de ϵ . Determinar qué caracteres y particiones de caracteres son más relevantes para definir la ubicación filogenética. Y definir las condiciones analíticas óptimas para la ubicación de las especies de consulta.	(51) (50) (52) (53) (54) (55)
Estudios funcionales	Los avances recientes en la edición génica deberían facilitar significativamente los estudios funcionales. Se podrían adoptar angiospermas de grado ANA bien adaptados para estudiar la función de genes (<i>Amborella trichopoda</i> , <i>Nymphaea thermarum</i> , tal vez <i>Trithuria</i> spp., estas últimas Nymphaeales) si se pueden desarrollar métodos de transformación para estas especies.	Estudio directo de la función de genes candidatos considerados cruciales para el origen de las angiospermas y sus regulaciones del desarrollo en angiospermas basales y gimnospermas.	(37) (56) (57) (58)
Métodos in vitro y heterogéneos in vivo	La combinación de métodos que midan interacciones proteína-ADN o proteína-proteína con análisis a escala genómica y enfoques de modelización.	Descripción de redes que controlan el desarrollo reproductivo a nivel postranscripcional, transcripcional y epigenético. Dichos métodos, que no dependen de las capacidades genético-funcionales, pueden ayudar a dilucidar la evolución de los mecanismos reguladores del desarrollo en plantas no modelo que son importantes para el estudio del origen de las angiospermas.	(59) (60)

"Protein Resurrection"	Reconstrucción de secuencias ancestrales a partir de etapas clave en la evolución de las plantas.	Estudio de las propiedades biofísicas y bioquímicas de moléculas ancestrales que forman parte de la red reguladora de tejidos reproductivos.	(60) (61) (62) (63)
Paleobotánica	El descubrimiento de más fósiles de posibles parientes de las angiospermas o plantas con flores tempranas que pudieran haber sido preservados como mesofósiles (fósiles de unos pocos milímetros de diámetro) y la aplicación de métodos tomográficos.	Examinar detalles anatómicos a nivel celular e incluso subcelular en fósiles mencionados.	(64) (65) (66) (67) (68)

Tabla 3. Métodos y técnicas de interés para el estudio del Orígel de la flor. Resumen de técnicas y métodos indicando principios y aportes de cada una de ellas al estudio del origen de la flor.

CONCLUSIONES

Todavía estamos lejos de un conocimiento completo de la Red Genética de Regulación que estaba presente en la flor ancestral o de responder a la pregunta de cómo aparecieron por primera vez las plantas con flores. Sigue habiendo cierta controversia sobre las características de la flor ancestral, y mucha incertidumbre sobre el grupo de gimnospermas del que surgieron las plantas con flores. Además, se sabe poco de los cambios moleculares que se requirieron para el origen de las angiospermas. Comprender el origen y evolución del carpelo, y por extensión de la flor, sigue siendo uno de los desafíos más complejos de la biología vegetal. A lo largo de esta revisión, se ha evidenciado cómo la integración de enfoques moleculares, genómicos, filogenéticos y morfológicos ha permitido esclarecer aspectos clave del desarrollo floral en angiospermas, particularmente en lo que respecta a la regulación genética del gineceo.

Los avances en tecnologías como la secuenciación de nueva generación, la edición génica y el análisis transcriptómico están transformando radicalmente nuestra capacidad para estudiar especies no modelo, incluidas aquellas que ocupan posiciones filogenéticas clave como las gimnospermas y los taxones del grado ANA. La identificación y caracterización funcional de ortólogos de genes florales en estos grupos resultan esenciales para reconstruir desde una perspectiva evolutiva y mecanística, los pasos que condujeron a la aparición del carpelo ancestral. No obstante, persisten limitaciones significativas que deben ser consideradas. Entre ellas, se encuentran las dificultades logísticas asociadas al muestreo de especies de crecimiento lento, el tamaño inusualmente grande de algunos genomas, y la escasez de herramientas moleculares específicas en muchas de las especies con interés filogenético. A pesar de ello, modelos emergentes como *Nymphaea thermarum* o el mutante acrocona de *Picea abies* representan alternativas viables para superar algunas de estas barreras, permitiendo aproximaciones experimentales más directas y reproducibles.

La reconstrucción de redes génicas ancestrales, complementada por análisis funcionales y estructurales de genes resucitados a partir de secuencias ancestrales, abre nuevas posibilidades para entender el "cuándo" y el "cómo", además del "por qué" detrás de la evolución de estructuras reproductivas clave. En este contexto, el enfoque comparativo, apoyado en marcos filogenéticos robustos y en el uso estratégico de especies modelo no convencionales, aparece como una vía particularmente prometedora. Se refuerza así, la necesidad de mantener una perspectiva evolutiva integradora y multidisciplinaria, que reconozca la diversidad actual de las plantas con flores como el resultado de una larga historia de innovación morfológica y reorganización genómica. Desde este enfoque será posible acercarnos a una comprensión más completa del origen de la flor.

Declaración de financiamiento:	Programa de Becas Carlos Antonio López - BECAL, convocatoria Francia – 01.
Declaración de conflicto de intereses:	Los autores declaran no tener conflictos de interés.
Declaración de autores:	Los autores aprueban la versión final del artículo.
Contribución de autores:	Conceptualización: Ana Rivarola y Charles Scutt. Investigación: Ana Rivarola y Charles Scutt. Metodología: Ana Rivarola y Charles Scutt. Visualización: Cynthia Rivarola. Redacción del borrador original: Ana Rivarola y Charles Scutt. Redacción, revisión y edición: Ana Rivarola y Charles Scutt.
Agradecimientos:	Al Equipo de Evolución y Desarrollo de la Flor el 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. A Julieta Silva por su contribución en la elaboración de las ilustraciones de la Figura 3.
Revisión por pares:	Este artículo fue evaluado mediante un proceso de revisión por pares anónimos, conforme a procedimiento de transparencia editorial de la revista. Las observaciones y sugerencias de los revisores fueron consideradas por los autores hasta alcanzar la versión final publicada, garantizando la integridad científica del trabajo y la confidencialidad de los evaluadores.
Disponibilidad de los datos:	Los datos están disponibles previa solicitud al autor corresponsal.

REFERENCIAS

1. Soltis DE, Chanderbali AS, Kim S, Buzgo M, Soltis PS. The ABC model and its applicability to basal angiosperms. *Ann Bot.* 2007;100(2):155-163. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcm117>
2. Scutt C. The origin of angiosperms. In N DIR, G M. *Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide.*: Cham: Springer; 2018:1-20. Disponible en: https://www.ens-lyon.fr/RDP/IMG/pdf/scutt_angiosperm.pdf
3. Becker A. A molecular update on the origin of the carpel. *Curr Opin Plant Biol.* 2020;53:15-22. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.08.009>
4. Pelaz S, Ditta GS, Baumann E, Wisman E, Yanofsky MF. B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes. *Nature.* 2000;405:200-3. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/35012103>
5. Theissen G, Saedler H. Plant biology—Floral quartets. *Nature.* 2001; 409: 469-71. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/35054172>
6. Thomson B, Wellmer F. Chapter Eight—Molecular regulation of flower development. In Grossniklaus U E. *Curr Top Dev Biol.* 2019;131:185-210. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/bs.ctdb.2018.11.007>
7. Litt A, Kramer E. The ABC model and the diversification of floral organ identity. *Semin Cell Dev Biol.* 2010;21(1):129-37. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.11.019>
8. Pfannebecker KC, Lange M, Rupp O, Becker A. An evolutionary framework for carpel developmental control genes. *Mol Biol Evol.* 2017;34(2):330-48. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/molbev/msw229>
9. Zúñiga-Mayo VM, Gómez-Felipe AHUH, de Folter S. Gynoecium development: Networks in Arabidopsis and beyond. *J Exp Bot.* 2019;70(5):1447-60. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jxb/erz026>
10. Coen E, Meyerowitz E. The war of the whorls – genetic interactions controlling flower development. *Nature.* 1991;353(6339):31-7. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/353031a0>
11. Colombo L, Franken J, Koetje E, Vanwent J, Dons H, Angenent G, et al. The petunia MADS box gene FBP11 determines ovule identity. *Plant Cell.* 1995;7(11):1859-68. Disponible en: <https://doi.org/10.1105/tpc.7.11.1859>
12. Theißen G, Melzer R, Rümpler F. MADS-domain transcription factors and the floral quartet model of flower development: Linking plant development and evolution. *Development.* 2016;143(18):3259-72. Disponible en: <https://doi.org/10.1242/dev.134080>

13. Becker A, Ehlers K. Arabidopsis flower development—Of protein complexes, targets, and transport. *Protoplasma*. 2016;253(2):219-30. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00709-015-0812-7>
14. Okamuro JK, Caster B, Villaruel R, Van Montagu M, Jofuku KD. The AP2 domain of APETALA2 defines a large new family of DNA binding proteins in Arabidopsis. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 1997;94(13):7076-81. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.94.13.7076>
15. Moyroud E, Monniaux M, Thévenon E, Dumas R, Scutt CP, Frohlich MW, et al. A link between LEAFY and B-gene homologues in *Welwitschia mirabilis* sheds light on ancestral mechanisms prefiguring floral development. *New Phytol*. 2017;216:469-481. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.14483>
16. Wang YQ, Melzer R, Theißen G. Molecular interactions of orthologues of floral homeotic proteins from the gymnosperm *Gnetum gnemon* provide a clue to the evolutionary origin of 'floral quartets'. *Plant J*. 2010;64(2):177-90. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2010.04325.x>
17. Winter KU, Saedler H, Theißen G. On the origin of class B floral homeotic genes: Functional substitution and dominant inhibition in Arabidopsis by expression of an orthologue from the gymnosperm *Gnetum*. *Plant J*. 2002;31(4):457-75. Disponible en: <https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.2002.01375.x>
18. Zeng L, Zhang Q, Sun R, Kong H, Zhang N, Ma H. Resolution of deep angiosperm phylogeny using conserved nuclear genes and estimates of early divergence times. *Nat Commun*. 2014;5(4956). Disponible en: <https://doi.org/10.1038/ncomms5956>
19. Scutt CP, Vinauger-Douard M, Fourquin C, Finet C, Dumas C. An evolutionary perspective on the regulation of carpel development. *J Exp Bot*. 2006;57(10):2143-52. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jxb/erj188>
20. Smyth DR, Bowman JL, Meyerowitz EM. Early flower development in Arabidopsis. *Plant Cell*. 1990;2(8):755-67. Disponible en: <https://doi.org/10.1105/tpc.2.8.755>
21. Pfannebecker KC, Lange M, Rupp O, Becker A. Seed plant-specific gene lineages involved in carpel development. *Mol Biol Evol*. 2017;34(4):925-42. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/molbev/msw297>
22. Reyes-Olalde JI, Zúñiga-Mayo VM, Montes RAC, Marsch-Martínez N, de Folter S. Inside the gynoecium: At the carpel margin. *Trends Plant Sci*. 2013;18(11):644-55. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.08.002>
23. Reyes-Olalde JI, Zúñiga-Mayo VM, Marsch-Martínez N, de Folter S. Synergistic relationship between auxin and cytokinin in the ovary and the participation of the transcription factor SPATULA. *Plant Signal Behav*. 2017;12(10):e1376158. Disponible en: <https://doi.org/10.1080/15592324.2017.1376158>
24. Andres-Robin A, Reymond MC, Dupire A, Battu V, Dubrulle N, Mouille G, et al. Evidence for the Regulation of Gynoecium Morphogenesis by ETTIN via Cell Wall Dynamics. *Plant Physiol*. 2018;178(3):1222-32. Disponible en: <https://doi.org/10.1104/pp.18.00745>
25. Alvarez J, Smyth DR. CRABS CLAW and SPATULA, two Arabidopsis genes that control carpel development in parallel with AGAMOUS. *Development*. 1999;126(11):2377-2386. Disponible en: <https://doi.org/10.1242/dev.126.11.2377>
26. Ortiz-Ramírez CI, Plata-Arboleda S, Pabón-Mora N. Evolution of genes associated with gynoecium patterning and fruit development in Solanaceae. *Ann Bot*. 2018;121(6):1211-30. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcy007>
27. Soltis DE, Albert VA, Leebens-Mack J, et al. The Amborellagenome: an evolutionary reference for plant biology. *Genome Biol*. 2008;9(3):402. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/gb-2008-9-3-402>
28. Drew, B.T.; Ruhfel, B.R.; Smith, S.A.; Moore, M.J.; Briggs, B.G.; Gitzendanner, M.A.; Soltis, P.S.; Soltis, D.E. Another look at the root of the angiosperms reveals a familiar tale. *Syst Biol*. 2014;63(3):368-82. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syt108>
29. Chase MW, Christenhusz MJM, Fay MF, Byng JW, Judd WS, Soltis DE, Mabberley DJ, Sennikov AN, Soltis PS, Stevens PF. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2016;181(1):1-20. Disponible en: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/boj.12385>

30. Pabón-Mora N, Suárez-Baron H, Ambrose BA, González F. Flower Development and Perianth Identity Candidate Genes in the Basal Angiosperm *Aristolochia fimbriata* (Piperales: Aristolochiaceae). *Front Plant Sci.* 2015.
31. Qin L, Hu Y, Wang J, al. e. Insights into angiosperm evolution, floral development and chemical biosynthesis from the *Aristolochia fimbriata* genome. *Nat. Plants.* 2021;7(9):1239-1253. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41477-021-00990-2>
32. Nystedt B, Street N, Wetterbom A, et. al. Secuencia genómica de la píceas y evolución del genoma de las coníferas. *Nature.* 2013;497:579-584. Disponible en: <https://www.nature.com/articles/nature12211>
33. Wan T, Liu Z, Leitch IJ, al. e. The *Welwitschia* genome reveals a unique biology underpinning extreme longevity in deserts. *Nat Commun.* 2021;12:4247. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24528-4>
34. De La Torre AR, Piot A, Liu B, Wilhite B, Weiss M, Porth I. Functional and morphological evolution in gymnosperms: A portrait of implicated gene families. *Evol Appl.* 2019;13(1):210-227. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/eva.12839>
35. Amborella Genome Project. The Amborella genome and the evolution of flowering plants. *Science.* 2013;342(6165):1241089. Disponible en: <https://doi.org/10.1126/science.1241089>
36. Rivarola Sena AC, Andres-Robin A, Vialette AC, Just J, Launay-Avon A, Borrega N, et al. Custom methods to identify conserved genetic modules applied to novel transcriptomic data from *Amborella trichopoda*. *J Exp Bot.* 2022;73(8):2487-2498. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jxb/erac044>
37. Parajuli S, Adhikari B, Nepal MP. Insights into genetics of floral development in *Amborella trichopoda* Baill. through genome-wide survey and expression analysis of MADS-Box transcription factors. *Sci Rep.* 2025;15:5297. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41598-025-88880-x>
38. Povilus RA, Losada JM, Friedman WE. Floral biology and ovule and seed ontogeny of *Nymphaea thermarum*, a water lily at the brink of extinction with potential as a model system for basal angiosperms. *Ann Bot.* 2014;115(2):211-26. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcu235>
39. Povilus RA, DaCosta JM, Grassa C, Satyaki PRV, Moeglein M, Jaenisch J, et al. Water lily (*Nymphaea thermarum*) genome reveals variable genomic signatures of ancient vascular cambium losses. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2020;117(15):8649-8656. Disponible en: <https://doi.org/10.1073/pnas.1922873117>
40. Bernhardt P, Sage T, Weston P, Azuma H, Lam M, Thien LB, et al. The pollination of *Trimenia moorei* (Trimeniaceae): Floral volatiles, insect/wind pollen vectors and stigmatic self-incompatibility in a basal angiosperm. *Ann Bot.* 2003;92(3):445-58. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mcg157>
41. Thien LB, White D, Yatsu L. The reproductive biology of a relict *Illicium floridanum* Ellis. *Am J Bot.* 1983;70(5):719-27. Disponible en: <https://agris.fao.org/search/en/providers/122621/records/6473665be17b74d222547777>
42. Goodwin S, McPherson JD, McCombie WR. Coming of age: Ten years of next-generation sequencing technologies. *Nature Reviews Genetics.* 2016;17(6):333-351. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/nrg.2016.49>
43. Dodsworth S, Pokorny L, Johnson MG, Kim JT, Maurin O, Wickett NJ, et al. Hyb-Seq for flowering plant systematics. *Trends Plant Sci.* 2019;24(10):887-891. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2019.07.011>
44. Jiao Y, Leebens-Mack J, Ayyampalayam S, al. e. A genome triplication associated with early diversification of the core eudicots. *Genome Biol.* 2012;13(R3).
45. Michael TP, Jupe F, Bemm F, al. e. High contiguity *Arabidopsis thaliana* genome assembly with a single nanopore flow cell. *Nat Commun.* 2018;9(541). Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03016-2>
46. Guo X, Fang D, Sahu SK, al. e. *Chloranthus* genome provides insights into the early diversification of angiosperms. *Nat Commun.* 2021;12(1):6930. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-26922-4>
47. M.I. L, Huber W, Anders S. Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-seq data with DESeq2. *Genome Biol.* 2014;15(12):550. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>
48. Robinson MD, McCarthy DJ, Smyth GK. edgeR: a Bioconductor package for differential expression analysis of digital gene expression data. *Bioinformatics.* 2010;26(1):139-40. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp616>

49. Langfelder P, Horvath S. WGCNA: an R package for weighted correlation network analysis. *BMC Bioinformatics*. 2008;9:559. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/1471-2105-9-559>
50. Jones P, Binns D, Chang HY, Fraser M, Li W, McAnulla C, et al. InterProScan 5: genome-scale protein function classification. *Bioinformatics*. 2014;30(9):1236-40. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu031>
51. Emms DM, Kelly S. OrthoFinder: phylogenetic orthology inference for comparative genomics. *Genome Biol*. 2019;20(1):238. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s13059-019-1832-y>
52. Zhao T, Zwaenepoel A, Xue JY, al. e. Whole-genome microsynteny-based phylogeny of angiosperms. *Nat Commun*. 2021;12(1):3498. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23665-0>
53. Jiao Y, Wickett NJ, Ayyampalayam S, Chanderbali AS, Landherr L, Ralph PE, et al. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*. 2011;473(7345):97-102. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/nature09916>
54. Steenwyk JL, King GM. The promise and pitfalls of synteny in phylogenomics. *PLoS Biol*. 2024;22(5):e3002632. Disponible en: <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002632>
55. Muffato M, Louis A, Nguyen NTT, al. e. Reconstruction of hundreds of reference ancestral genomes across the eukaryotic kingdom. *Nat Ecol Evo*. 2023;7:355-366. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/s41559-022-01956-z>
56. Su LY, Li SS, Liu HCZM, Xiong AS. The origin, evolution, and functional divergence of the Dicer-like (DCL) and Argonaute (AGO) gene families in plants. *Epigenetics Insights*. 2024;17(e003). Disponible en: <https://www.maxapress.com/article/id/673f1f86fa6c585fcee17435>
57. Catalano SA, Escapa I, Pugh KD, Hammond AS, Goloboff P, Almécija S. PlaceMyFossils: An integrative approach to analyze and visualize the phylogenetic placement of fossils using backbone trees. *Syst Biol*. 2025;syaf025. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaf025>
58. Xiong X, Zhang J, Yang Y, Chen Y, Su Q, al. e. Water lily research: Past, present, and future. *Tropical Plants*. 2023;2(1). Disponible en: <https://www.maxapress.com/article/doi/10.48130/TP-2023-0001>
59. Cui X, Balcerzak M, Schernthaner J, al. e. An optimised CRISPR/Cas9 protocol to create targeted mutations in homoeologous genes and an efficient genotyping protocol to identify edited events in wheat. *Plant Methods*. 2019;15:119. Disponible en: <https://doi.org/10.1186/s13007-019-0500-2>
60. Shan S, Soltis PS, Soltis DE, Yang B. Considerations in adapting CRISPR/Cas9 in nongenetic model plant systems. *Applications in plant sciences*. 2020;8(1):e11314. Disponible en: <https://doi.org/10.1002/aps3.11314>
61. Grant-Downton RT, Dickinson HG. Epigenetics and its implications for plant biology. 1. The epigenetic network in plants. *Ann Bot*. 2005;96(7):1143-64. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/aob/mci273>
62. Vialette-Guiraud AC, Andres-Robin A, Chambrier P, Tavares R, Scutt CP. The analysis of Gene Regulatory Networks in plant evo-devo. *Journal of Experimental Botany*. 2016;67(9):2549-2563. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/jxb/erw119>
63. Clifton BE, Jackson CJ. Ancestral Protein Reconstruction Yields Insights into Adaptive Evolution of Binding Specificity in Solute-Binding Proteins. *Cell chemical biology*. 2016;23(2):236-245. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2015.12.010>
64. Jia H, Aadland K, Kolaczkowski O, Kolaczkowski B. Direct Molecular Evidence for an Ancient, Conserved Developmental Toolkit Controlling Posttranscriptional Gene Regulation in Land Plants. *Mol Biol Evol*. 2021;38(11):4765-4777. Disponible en: <https://doi.org/10.1093/molbev/msab201>
65. Ayuso-Fernández I, Molpeceres G, Camarero S, Ruiz-Dueñas FJ, Martínez AT. Ancestral sequence reconstruction as a tool to study the evolution of wood decaying fungi. *Front Fungal Biol*. Disponible en: 2022;3:1003489. <https://doi.org/10.3389/ffunb.2022.1003489>
66. Schönenberger J, Anderberg AA, Sytsma KJ. Molecular Phylogenetics and Patterns of Floral Evolution in the Ericales. *International Journal of Plant Sciences*. 2005;166(2). Disponible en: <https://www.jstor.org/stable/10.1086%2F427198>

67. Von Balthazar M, Pedersen KR, Crane PR, Stampanoni M, Friis EM. *Potomacanthus lobatus* gen. et sp. nov., a new flower of probable Lauraceae from the Early Cretaceous (Early to Middle Albian) of eastern North America. *Am J Bot.* 2007;94(12):2041-53. Disponible en: <https://doi.org/10.3732/ajb.94.12.2041>
68. Friis EM, Crane PR, Pedersen KR, Bengtson S, Donoghue PC, Grimm GW, et al. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature.* 2007;450(7169):549-52. Disponible en: <https://doi.org/10.1038/nature06278>
69. Friis EM, Marone F, Pedersen KR, Crane PR, Stampanoni M. Three-dimensional visualization of fossil flowers, fruits, seeds, and other plant remains using synchrotron radiation X-ray tomographic microscopy (SRXTM): new insights into Cretaceous plant diversity. *Journal of Paleontology.* 2014;88(4):684-701. Disponible en: <https://ui.adsabs.harvard.edu/abs/2014JPal...88..684F/abstract>
70. McElwain JC, Matthaues WJ, Barbosa C, Chondrogiannis C, O' Dea K, Jackson B, et al. Functional traits of fossil plants. *New Phytol.* 2024;242(2):392-423. Disponible en: <https://doi.org/10.1111/nph.19622>