

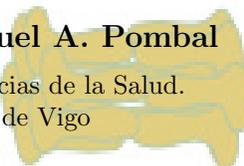
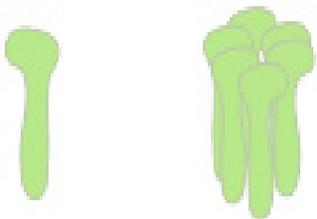
INTRODUCCIÓN

Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal

Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.

Facultad de Biología. Universidad de Vigo

(Versión: Junio 2021)



Este documento es una edición en pdf del sitio
<http://mmegias.webs.uvigo.es/inicio.html>.

Todo el contenido de este documento se distribuye bajo
la licencia Creative Commons del tipo BY-NC-SA
(Esta licencia permite modificar, ampliar, distribuir y usar
sin restricción siempre que no se use para fines comerciales,
que el resultado tenga la misma licencia y que se nombre
a los autores)

La edición de este documento se ha realizado con el software \LaTeX
(<http://www.latex-project.org/>), usando Texstudio
(www.texstudio.org/) como editor.

Contenidos

1	Introducción	1
2	Diversidad celular	3
3	Descubrimiento	5
4	Teoría celular	9
5	Origen de la célula	10
6	Origen de las células eucariotas	15
7	Endosimbiosis	19

1 Introducción

Esta parte del atlas está dedicada a la citología (más comúnmente denominada biología celular), y en ella vamos a estudiar la organización de la célula. Pero ¿a qué llamamos célula? La siguiente es una buena definición: una célula es la unidad anatómica y funcional de los seres vivos. Las células pueden aparecer aisladas o agrupadas formando organismos pluricelulares. En ambos casos la célula es la estructura más simple a la que consideramos viva. Hoy se reconocen tres linajes celulares presentes en la Tierra: las arqueas y las bacterias, que son procariontes unicelulares, y las células eucariotas, que pueden ser unicelulares o formar organismos pluricelulares. Las procariontes (anterior al núcleo) no poseen compartimentos internos rodeados por membranas, salvo excepciones, mientras que las eucariotas (con núcleo verdadero) contienen orgánulos membranosos internos. Uno de los compartimentos membranosos de las células eucariotas es el núcleo.

Toda célula, procariota o eucariota, es un conjunto de moléculas altamente organizado. De hecho, poseen numerosos compartimentos con funciones definidas. Vamos a considerar a un compartimento celular como un espacio, delimitado o no por membrana, donde se lleva a cabo una actividad necesaria o importante para la célula. Uno de los compartimentos presentes en todas las células es la membrana plasmática o plasmalema, que engloba a todos los demás compartimentos celulares y permite delimitar el espacio celular interno del externo.

La célula eucariota posee compartimentos internos delimitados por membranas. Entre éstos se encuentra el núcleo, delimitado por una doble unidad de membrana, en cuyo interior se encuentra el material genético, o ADN, que contiene la información necesaria para que la célula pueda llevar a cabo las tareas que permiten su supervivencia y reproducción. Entre el núcleo y la membrana plasmática se encuentra el citosol, un gel acuoso que contiene numerosas moléculas que intervienen en funciones estructurales, metabólicas, en la homeostasis, en la señalización, etcétera. Cabe destacar a los ribosomas en la producción de proteínas, al citoesqueleto

para la organización interna de la célula y para su movilidad, a numerosos enzimas y cofactores para el metabolismo y a muchas otras moléculas más. Entre la membrana celular y el núcleo se encuentran también los orgánulos, que son compartimentos rodeados por membrana que llevan a cabo funciones como la digestión, respiración, fotosíntesis, metabolismo, transporte intracelular, secreción, producción de energía, almacenamiento, etcétera. Las mitocondrias, los cloroplastos, los peroxisomas, los lisosomas, el retículo endoplasmático, o las vacuolas, entre otros, son orgánulos. El citoplasma es el citosol más el conjunto de orgánulos (Figuras 1 y 2).

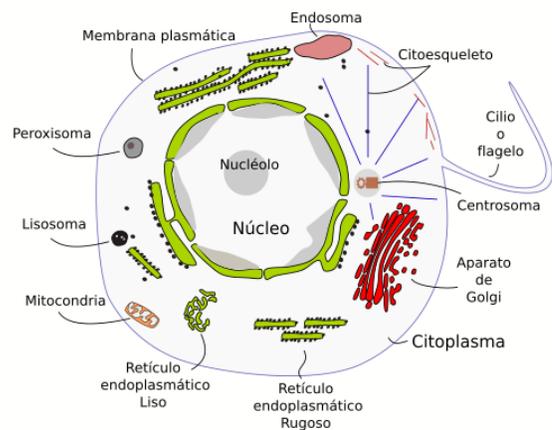


Figura 1: Esquema de los principales componentes de una célula animal.

Las células de los organismos pluricelulares están rodeadas por un componente extracelular, externo a la membrana plasmática, denominado matriz extracelular. Este conjunto de moléculas está sintetizado por las propias células y es esencial para formar los tejidos, establecer las propiedades de éstos, y para modular la propia fisiología celular. En las plantas la matriz extracelular se denomina pared celular (Figura 2).

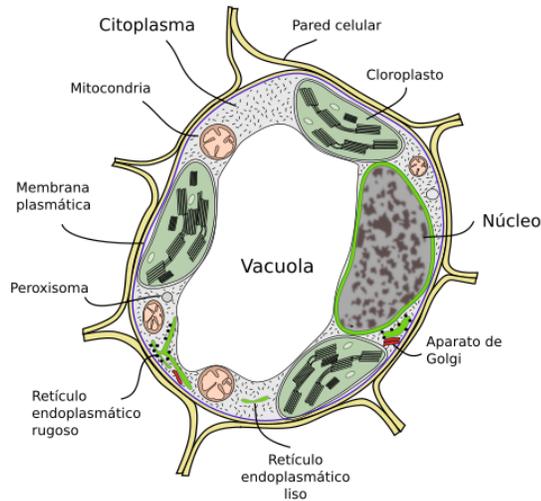


Figura 2: Esquema de los principales componentes de una célula vegetal.

Las células procariontas, bacterias y arqueas, se definen habitualmente como células que carecen de orgá-

nulos, al contrario que las células eucariotas. Aunque esto es cierto, en la mayoría de los casos existen procariontas que poseen orgánulos, considerando un orgánulo como un compartimento rodeado por membrana. Sin embargo, no son compartimentos aislados sino que sus membranas se continúan con la membrana plasmática, es decir, se producen por invaginación de ésta. Se han descrito al menos 4 tipos de estos orgánulos en procariontas: tilacoides, clorosomas, magnetosomas y carboxisomas.

En las siguientes páginas vamos a hacer un recorrido por el interior de la célula eucariota, pero también por sus alrededores. Algunos aspectos del funcionamiento celular no los podremos tratar con tanta profundidad como nos gustaría, como por ejemplo la expresión génica o el metabolismo celular. Ambos, por sí solos, necesitan un espacio enorme que desvirtuaría la idea que queremos dar de la célula. Existen multitud de sitios en Internet especializados en estos aspectos. Los distintos elementos que vamos a "visitar" y el orden en el que lo haremos están indicados en el menú lateral derecho.

2 Diversidad celular

Las células son variables en forma y función. Esto fue una de las causas que hizo difícil llegar a la conclusión de que todos los organismos vivos están formados por unidades variables, pero con una organización básica común, denominadas células. La otra gran dificultad fue su tamaño diminuto.

1. Tamaño celular

El tamaño de las células se expresa en micrómetros (μm). Un micrómetro o micra es la milésima parte de un milímetro (10⁻³ mm), es decir, la millonésima parte de un metro (10⁻⁶ m). Una célula eucariota típica mide entre 10 y 30 μm . Esto es cierto para las células que forman parte de un gusano y para las que componen un elefante. La diferencia es que en el elefante hay más células. Para hacerse una idea de lo pequeñas que son las células imaginemos que estiramos una persona que mide 1,70 metros hasta la altura del Everest, que mide unos 8500 metros. Las células estiradas de este gigante medirían 1,3 centímetros, más pequeñas que una moneda de un céntimo de euro (sería un gigante formado por monedas de céntimo de euro).

Pero hay células eucariotas que se escapan de las dimensiones más comunes y pueden ser muy pequeñas, como los espermatozoides, cuya cabeza puede medir menos de 4 μm de diámetro, mientras que otras como los huevos de algunas aves o reptiles pueden medir más de 10 centímetros (decenas de miles de μm) en su diámetro mayor, pero sólo la yema del huevo, puesto que la clara no es parte de la célula. Piénsese en el huevo de un avestruz. Algunas células pueden tener prolongaciones de su citoplasma que miden varios metros, como sucede con las neuronas del cerebro de la jirafa que inervan las partes más caudales de su médula espinal. Más pequeñas que las células eucariotas son las células procariotas que suelen medir en torno a 1 o 2 μm de diámetro, siendo las más pequeñas los micoplasmas con dimensiones menores a 0,5 μm (Figura 3).

2. Número

La mayoría de los organismos vivos son unicelulares, es decir, son una única célula. Dentro de éstos



Figura 3: Algunos ejemplos de dimensiones celulares.

son las bacterias los más abundantes, las cuales son células procariotas (anteriores al núcleo). También las especies eucariotas unicelulares son muy abundantes. Los organismos que podemos ver a simple vista son mayoritariamente pluricelulares, es decir, están formados por muchas células. Son los animales, las plantas y los hongos. En general, cuanto mayor es un organismo pluricelular más células tiene, puesto que el promedio en tamaño de las células es similar entre organismos. Hay, sin embargo, ejemplos en los que un aumento de tamaño se consigue por aumento en el tamaño celular. Las estimaciones del número de células que posee un organismo del tamaño similar al ser humano son variables y van desde 10¹³ (un 1 seguido de 13 ceros) hasta 10¹⁴ (un 1 seguido de 14 ceros), pero para hacerse una idea baste decir que se estima que en el cerebro humano hay unos 86.000 millones de neuronas y en el cerebro de un ratón unos 15.000 millones. Las células más abundantes del cuerpo humano son los glóbulos rojos y las neuronas del sistema nervioso. De cualquier manera, el número de células procariotas que se estima hay en la Tierra excede de largo el número de células eucariotas. Baste con decir que asociadas a nuestro cuerpo hay más células procariotas que las células eucariotas que lo componen.

3. Forma

Es común representar a las células animales con formas redondeadas pero probablemente esa sea la forma menos común que adoptan en los organismos. La morfología de las células en los tejidos animales es diversa, ¡enormemente diversa! Puede variar desde redondeada a estrellada, desde multilobulada a filiforme. También las células vegetales presentan formas variadas condicionadas por su pared celular, aunque las formas cuboidales o prismáticas son las más comunes. Véanse los siguientes ejemplos en la Figura 4. Esta variedad de formas es una de las causas por

las que se tardó tanto en formular la teoría celular y en darse cuenta que todos los organismos vivos estaban formados por células con muy diversas formas y tamaños.

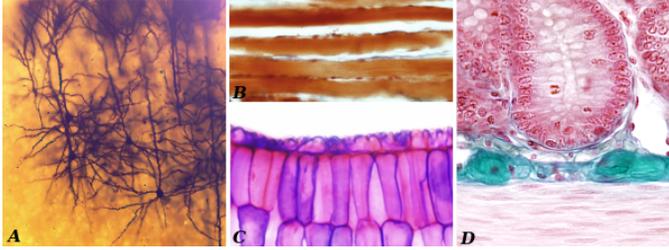


Figura 4: Diversas formas celulares. A) Neuronas de la corteza cerebral. B) Células musculares esqueléticas vistas longitudinalmente. C) Células vegetales de una hoja. Se puede ver la diferencia entre las células parenquimáticas, grandes y alargadas, y las de la epidermis, en la parte superior, pequeñas e irregulares. D) Distintos tipos celulares del tracto digestivo. Las células más rojizas de la parte superior son epiteliales, las alargadas pálidas de abajo son músculo liso y las verdosas situadas entre ambas son células del tejido conectivo.

4. Función

Los organismos que son una única célula son muy variados morfológicamente, dependiendo de su forma de vida y del medio al que se hayan adaptado. En estos casos, una sola célula debe realizar todas las

funciones necesarias para su supervivencia y reproducción. Un organismo pluricelular, por su parte, también tiene que realizar numerosas funciones para mantener su integridad y reproducción, las cuales son llevadas a cabo por muchos tipos de células especializadas diferentes funcionando coordinadamente. Estas funciones son extremadamente complejas y variadas, desde las relacionadas con la alimentación, la detoxificación, el movimiento, la reproducción, el soporte, o la defensa frente a patógenos, hasta las relacionadas con el pensamiento, las emociones o la consciencia. Todas estas funciones las llevan a cabo células especializadas como las células del epitelio digestivo, las hepáticas, las musculares, las células germinales, las óseas, los linfocitos o las neuronas, respectivamente. La especialización supone la disponibilidad de una maquinaria molecular necesaria para su función, sobre todo formada por proteínas, que adoptan las formas más dispares para ser eficientes. Algunas funciones necesarias en un organismo pueden llevarse a cabo por células pertenecientes a un solo tipo, pero más comúnmente se necesita la cooperación de varios tipos celulares actuando de manera coordinada. Incluso, algunas funciones requieren que la célula muera tras su diferenciación como las células, que forman las uñas, o las del xilema, las cuales forman los vasos conductores de árboles plantas, que son el principal componente de la madera.

3 Descubrimiento

Hoy aceptamos que los organismos están formados por células, pero llegar a esa conclusión ha sido un largo camino. El tamaño de la mayoría de las células es menor que el poder de resolución del ojo humano, que es de aproximadamente 200 micrómetros (0,2 mm). El poder de resolución se define como la menor distancia a la que se pueden discriminar dos puntos. Por tanto, para ver las células se necesitó la invención de artilugios con mayor poder de resolución que el ojo humano: los microscopios. Éstos usan la luz visible y lentes de cristal que proporcionan los aumentos. Su poder de resolución máximo es de 0,2 micrómetros, mil veces mayor que el ojo humano. Pero incluso con el uso de los microscopios se tardó en identificar a las células como unidades que forman a todos los seres vivos, debido fundamentalmente a la diversidad de formas y tamaños que presentan y también a la mala calidad de las lentes que formaban parte de los primeros microscopios.

1. Introducción

La historia del descubrimiento de la célula comienza cuando a principios del siglo XVII se fabrican las primeras lentes y el aparataje para usarlas, apareciendo los primeros microscopios. El concepto de célula está estrechamente ligado a la fabricación y perfeccionamiento de los microscopios, por tanto, a la tecnología.

Algunos de los descubrimientos y proposiciones conceptuales más relevantes en el descubrimiento de la célula se describen a continuación por orden cronológico.

2. Siglo XVII

1590-1600. A. H. Lippershey, Z. Janssen y H. Janssen (padre e hijo) son considerados como los inventores del microscopio compuesto, es decir, dos lentes de aumento colocadas cada una a un lado de un tubo. El perfeccionamiento de esta organización y de sus componentes permitiría observar más tarde a las células.

1610. G. Galilei describe la cutícula de los insectos. Había adaptado lentes del telescopio para inventar de

manera independiente el microscopio compuesto.

1664. R. Hooke (físico, meteorólogo, biólogo, ingeniero, arquitecto) publicó un libro titulado *Micrographia*, donde describe la primera evidencia de la existencia de las células. Estudió el corcho y vio una disposición en forma de panal de abeja. A cada camarita la llamó celdilla o célula (Figura 5). Aunque no intuyó que aquellas celdas eran la unidad funcional de los seres vivos, la denominación de célula ha permanecido para nombrar a lo que había dentro de esas camaritas y luego se aplicó también para los descubrimientos en los animales.

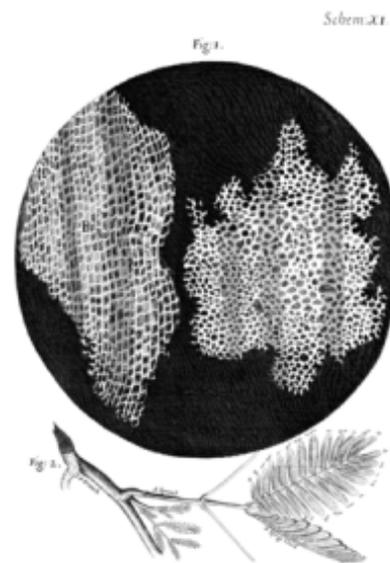


Figura 5: Dibujo hecho por R. Hooke que representa a láminas de corcho vistas al microscopio. A cada una de las estructuras huecas que forman el entramado a modo de panal de abeja les llamó celdillas o células. Apareció en *Micrographia*. 1664.

1670-1680. N. Grew y M. Malpighi extendieron estas observaciones a otras plantas. N. Grew describió lo mismo que R. Hooke y a estas camaritas les llamó burbujas de fermentación (igual que en el pan). Introdujo el término de parénquima vegetal y realizó muchos dibujos de tejidos vegetales. M. Malpighi puso nombre a muchas estructuras vegetales como las tráqueas (por su similitud con las tráqueas de los insectos). Estos autores establecieron de forma detallada la organización de las estructuras microscópicas de los vegetales, que quedó bien descrita.

Las lentes eran de muy mala calidad, con grandes aberraciones cromáticas, y los microscopistas aportaban mucha imaginación. Así, G. d'Agoty consiguió ver niños completamente formados en la cabeza de un espermatozoide, el homúnculo.

1670. A. van Leeuwenhoek construyó en la misma época microscopios simples, con una sola lente, pero con una perfección que le permitió alcanzar los 270 aumentos, más de lo que los microscopios compuestos ofrecían por aquella época. Puede ser considerado como el padre de la microbiología puesto que fue el primero en publicar observaciones de bacterias y protistas (eucariotas unicelulares). Observó gotas de agua, sangre, esperma, glóbulos rojos, etcétera. Llegó a pensar que todos los animales estaban formados por glóbulos, pero no alcanzó a asociarlos con las celdas de las plantas. Incluso, cuando se consiguieron estudiar tejidos animales con más detalle, tuvo que pasar tiempo antes de que se hiciera una asociación entre los "animalúnculos" que había descrito A. van Leeuwenhoek y las células de los tejidos animales.

En el siglo XVIII se produjeron grandes avances en el tallado de las lentes que consiguieron imágenes más nítidas. La tecnología para fabricar mejores lentes que mejoraron sustancialmente los microscopios comenzó en el siglo XVIII y continuó durante el XIX. Se atribuye a C. M. Hall (1729) el descubrimiento de un método para eliminar las aberraciones cromáticas de las lentes, es decir, defectos por descomposición de la luz al pasar por la lente. Se aplicó primero a los telescopios. De 1791 a 1806, F. Beeldsnijder y H. Van Deyl, construyeron los primeros objetivos sin aberraciones para los microscopios. En 1812, D. Brewster utiliza por primera vez objetivos de inmersión. En 1820-1837, G. B. Amici perfeccionó las lentes para microscopios, corrigiendo sus aberraciones, y diseñó objetivos con un poder de resolución y nitidez antes nunca alcanzados en los microscopios compuestos. Su diseño de los objetivos se sigue utilizando en los microscopios modernos.

3. Siglo XVIII

1759. La primera aproximación para colocar en el mismo plano a los animales y a las plantas la hizo C. F. Wolf, que dijo que existía una unidad fundamental de forma globular en todos los seres vivos. En

su obra *Theoria generationis* argumenta con sus observaciones que los organismos vivos se forman por desarrollo progresivo y las estructuras aparecen por crecimiento y diferenciación de otras menos desarrolladas. Estas ideas eran contrapuestas a la que por aquella época existía: la teoría preformacionista, la cual proponía que los gametos llevaban organismos minúsculos ya formados y que llegaban a su estado adulto sólo por el aumento de tamaño de cada una de sus partes.

4. Siglo XIX

1820-1830. La gestación de la teoría celular comenzó en Francia con H. Milne-Edwards y F. V. Raspail (Figuras 6 y 7), que observaron una gran cantidad de tejidos de animales diferentes y publicaron que los tejidos estaban formados por unidades globulares, pero con desigual distribución. Incluyeron a los vegetales y además dieron a estas vesículas un contenido fisiológico. R. J. H. Dutrochet, también francés, escribió "si uno compara la extrema simplicidad de esta estructura chocante, la célula, con la extrema diversidad de su contenido, está claro que constituye la unidad básica de un estado organizado, en realidad, todo es finalmente derivado de la célula" (Figura 8). Estudió muchos animales y plantas y llegó a la conclusión de que las celdas de los vegetales y los glóbulos de los animales eran la misma cosa, pero con morfología diferente. Fue el primero que les asignó alguna función fisiológica. F. V. Raspail era químico y propuso que cada célula era como un laboratorio gracias al cual se organizan los tejidos y los organismos. Él dijo, y no R. Virchow, "Omnis cellula e cellula", toda célula proviene de otra célula.



Figura 6: F. V. Raspail



Figura 7: Dibujo de tejido graso que aparece en *Chemie organique fondé sur des méthodes nouvelles d'observation* por F. V. Raspail (1833).

1831. R. Brown describe el núcleo. Esto es controvertido puesto que en una carta de A. van Leeuwenhoek a R. Hook en 1682 describe una estructura en el interior de los glóbulos rojos de la sangre de un pez que no podría ser otra cosa más que un núcleo, aunque no le llamó de ninguna manera. Además, en 1802, el checo F. Bauer describió una estructura celular que no podía ser otra cosa sino un núcleo.

1832. B. Dumortier describe la división binaria en células de las plantas. Detalla la aparición de la pared entre las nuevas células y propone que ese es el mecanismo de proliferación de las células.

1835. R. Wagner describe el nucléolo.

1837. J. E. Purkinje, en *Chequia*, uno de los mejores histólogos de su época, propuso las ideas básicas de la teoría celular y ya dijo, no sólo que los tejidos animales estaban formados por células, sino también que los tejidos animales eran básicamente análogos a los tejidos vegetales.

1838. M. J. Schleiden, botánico alemán, formaliza el primer axioma de la teoría celular para las plantas (no estudió tejidos animales). Es decir, todas las plantas están formadas por unidades llamadas células. T. Schwann, fisiólogo alemán, hizo extensivo ese concepto a los animales y por extensión a todos los seres vivos en su publicación *Mikroskopische Untersuchungen*. Fue más allá diciendo que tanto células animales como vegetales estaban gobernadas por los mismos principios.

Aunque tradicionalmente se atribuye la unificación

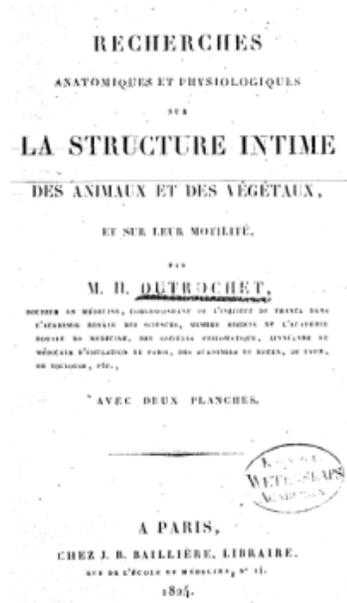


Figura 8: Portada de la publicación *Recherches anatomiques et physiologiques sur la structure intime des animaux et des végétaux, et sur leur motilité* de R. J. H. Dutrochet (1824).

de postulados de la teoría celular a Schleiden y Schwann, hay al menos otros cuatro científicos que llegaron antes a la misma conclusión: Oken (1805), R. J. H. Dutrochet (1824), J. E. Purkinje (1834) y Valentin (1834), donde destaca R. J. H. Dutrochet (ver más arriba).

1839-1843. F. J. F. Meyen, F. Dujardin y M. Barry conectaron y unificaron diferentes ramas de la biología al mostrar que los protozoos eran células individuales nucleadas similares a aquellas que formaban parte de los animales y de las plantas, y además propusieron que los linajes celulares continuos son la base de la vida.

1839-1846. J. E. Purkinje y H. van Mohl, de manera independiente, y estudiando las células de las plantas, llaman al contenido interior de las células, excluyendo al núcleo, protoplasma. Colocar a las células vegetales y animales en el mismo plano no era frecuente en aquella época. Puesto que la idea de membrana en realidad se refería a las paredes celulares de las plantas por error, y las animales no la poseían, cuando se estudiaron con detalle células sin pared se llegó a la conclusión de que la entidad viva de la célula era el

protoplasma. N. Pringsheim (1854) dijo que el protoplasma era la base material de la vida en las plantas.

1856. R. Virchow propuso a la célula como la forma más simple de manifestación viva y que a pesar de ello representa completamente la idea de vida, es la unidad orgánica, la unidad viviente indivisible. "The cell, as the simplest form of life-manifestation that nevertheless fully represents the idea of life, is the organic unity, the indivisible living One". A mediados del XIX esta teoría quedó consolidada.

La palabra "célula" y el concepto de "célula" como unidad de vida no tuvieron una buena relación durante el siglo XIX. Se había propuesto el concepto de protoplasma (Purkinje, 1839) que definía la sustancia interior de esas celdas, es decir, el citoplasma actual. Durante el siglo XIX ambas palabras compitieron para hacerse con el significado de unidad anatómica y fisiológica de los seres vivos, pero la palabra célula ganó la batalla. La palabra protoplasma ha desaparecido prácticamente de los libros de texto. Esta batalla de conceptos se produjo porque en aquella época no se tenía una idea clara de dónde residía la vida, si en el conjunto de la célula o en su interior, el protoplasma como fuerza vital.

1858. El uso de colorantes para estudiar los organismos vivos supuso un avance sin precedentes en la identificación de manera diferencial de estructuras microscópicas en los tejidos y en las propias células. Se atribuye a J. von Gerlach las primeras pruebas con soluciones de carmín en tejido nervioso. En 1829, P. Mayer introduce la tinción de hematoxilina y eosina como una tinción combinada de dos colorantes.

1879. W. Flemming describe la separación de cromosomas e introduce el término de mitosis.

1899. C. E. Overton propone una naturaleza lipídica para la interfaz entre el protoplasma y el medio externo, y sugirió la existencia de una fina capa de lípidos rodeando al protoplasma.

5. Siglo XX

1932. Aparece el microscopio electrónico. Con él se pudieron estudiar estructuras internas de la célula

que eran del orden de nanómetros (0.001 micrómetros) (Figura 9). Un hecho que quedó resuelto con el microscopio electrónico es la existencia de la membrana plasmática rodeando a la célula, era la primera vez que se podía observar, pero también membranas formando parte de estructuras internas. El interior de la célula eucariota se mostró complejo y rico en compartimentos. Hacia 1960 ya se había explorado la célula a nivel ultraestructural.

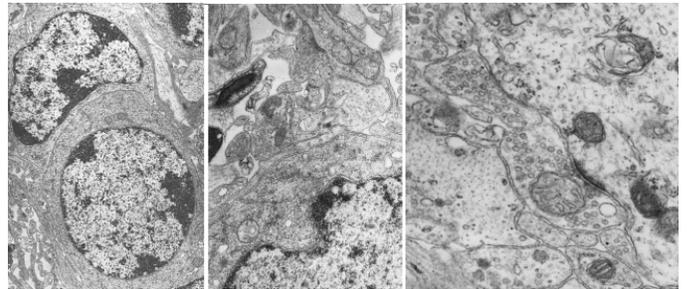


Figura 9: Imágenes tomadas con un microscopio electrónico de transmisión. Se puede ver la capacidad de estos microscopios observando el incremento de resolución de las imágenes de izquierda a derecha. Las líneas negras de la imagen de la derecha corresponden a las membranas celulares.

Bibliografía

Cavalier-Smith, T. 2010. Deep phylogeny, ancestral groups and the four ages of life. *Philosophical transactions of the Royal Society B*. 365: 111-132

Harris, H. 2000. *The birth of the cell*. Yale University Press. ISBN-10: 0300082959

Hook, R. 1664. *Micrographia*. Ver en US National Library of Medicine

Ling, G. 2007. History of the membrane (pump) theory of the living cell from its beginning in mid-19th century to its disproof 45 years ago - though still taught worldwide today as established truth. *Physiological chemistry and physics and medical NMR* 39: 1-67.

<http://micro.magnet.fsu.edu/index.html>

4 Teoría celular

La teoría celular sintetiza los principales descubrimientos citados en el apartado anterior en los siguientes postulados:

1.- La unidad estructural y funcional de los seres vivos es la célula.

2.- Todos los seres vivos están constituidos por unidades básicas denominadas células.

3.- Las células se originan exclusivamente por división de otras células.

Se puede añadir que las células pueden vivir de forma aislada, constituyendo seres unicelulares, o como parte de organismos complejos pluricelulares. En este último caso, las células se asocian formando poblaciones que se reparten las funciones del organismo, especializándose cada tipo celular en una o varias misiones determinadas.

Siendo estrictos, uno de estos postulados está formulado de manera incompleta: "toda célula procede de otra célula". Como veremos en el siguiente apartado, la teoría sobre el origen de la vida es la teoría del origen de la célula, y en ella se sostiene que las primeras células aparecieron gracias a procesos fí-

sico-químicos. Por tanto, podríamos reformular este postulado diciendo que toda célula procede de otra célula, excepto las primeras células en el origen de la vida.

Un avance que también puede hacer reformular el postulado 3 viene del campo de la biología sintética. Se han realizado experimentos en los que se ha sintetizado un genoma bacteriano completo en el laboratorio, y se ha incluido en otra bacteria a la que previamente se le había eliminado su propio ADN (Gibson et al., 2010). El resultado es una célula producida en el laboratorio, aunque sólo el ADN se ha sintetizado químicamente. Sin embargo, puede ser el primer paso hacia una síntesis artificial en el laboratorio de una célula completa exclusivamente a partir de moléculas orgánicas sencillas. Recientemente se ha sintetizado un cromosoma eucariota completo (Annaluru et al., 2014).

Bibliografía

Gibson DG, et al. Creation of a bacterial cell controlled by a chemically synthesized genome. *Nature*. 2010. 329(5987):52-56.

Annaluru N, et al. Total synthesis of a functional designer eukaryotic chromosome. *Nature*. 2014. 344(6179):55-58.

5 Origen de la célula

El problema del origen de la vida es el problema del origen de la célula. No se sabe cómo apareció la primera célula en la Tierra, pero se acepta que su origen fue un fenómeno físico-químico. Esta visión llegó con las propuestas de A.I. Oparin y J.B.S. Haldane en torno a los años 20 del siglo pasado (también fue sugerida por C. Darwin en una carta personal).

Puesto que es un proceso físico-químico surgen dos posibilidades interesantes en el campo de la biología. a) Podemos crear vida. Se podría "fabricar" una célula utilizando las moléculas que existen hoy en día en las células actuales y colocándolas todas juntas dentro de una vesícula membranosa. b) Vida extraterrestre. Existe la posibilidad de que en otro lugar del Universo se hayan dado las condiciones necesarias, similares a las que se dieron en la Tierra, para la aparición de la vida extraterrestre.

1. ¿Qué es un ser vivo?

Para investigar el origen de la vida deberíamos saber reconocer a un ser vivo. Podemos decir que es un organismo que tiene la cualidad de la vida. Pero ¿qué es la vida? Actualmente se tiende a no proponer una definición sino a considerar a la vida como un conjunto de propiedades que debería poseer un organismo para ser considerado como vivo. Se suelen incluir:

- Reproducción o transmisión de información codificada por el ácido desoxirribonucleico o ADN.
- Mantenimiento de la homeostasis interna gracias a su capacidad para obtener energía externa (metabolismo).
- Tener capacidad para producir respuestas a estímulos externos o internos.
- Evolución condicionada por la interacción con el medio externo, capacidad para la adaptación (evolución darwiniana).
- Etcétera.

2. ¿Dónde aparecieron las primeras células?

Aunque se acepta que la formación de las primeras

células ocurrió en la Tierra a partir de moléculas orgánicas que existían en el agua, hoy en día no se descarta que parte de las moléculas orgánicas que se necesitaron para crear la vida se sintetizaran en otros planetas o en el propio espacio. Algunos meteoritos presentan una gran cantidad de materia orgánica, incluyendo algunas de relevancia biológica como aminoácidos, nucleótidos y azúcares. La teoría de la panspermia (literalmente, semillas en todas partes) postula un origen extraterrestre de la vida o de las "semillas" de la vida que llegaron a la Tierra. Por tanto, sería plausible la existencia en otros planetas de organismos similares a los de la Tierra.

3. ¿Cuándo aparecieron las primeras células?

La Tierra se formó hace unos 4.500 millones de años. Los indicios fósiles sugieren que los primeros seres orgánicos que dejaron huellas aparecieron entre 3500 y 3800 millones de años atrás (Figura 10). El proceso físico-químico de formación de estos primeros organismos debió empezar antes, en una etapa denominada prebiótica.

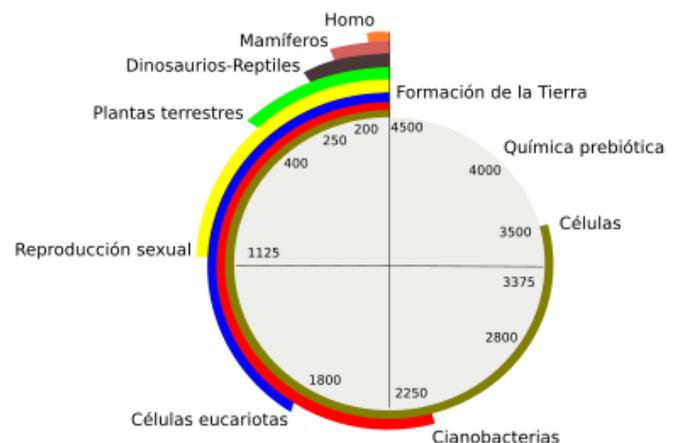


Figura 10: Secuencia temporal aproximada de la aparición de la vida en la Tierra y algunos de los organismos que emergieron después.

4. ¿Cómo aparecieron las primeras células?

Intuitivamente podemos imaginar una serie de pasos necesarios para la aparición de las primeras células a partir de sustancias químicas:

Formación de moléculas orgánicas

Las células están formadas por moléculas orgánicas, además del agua e iones. Las principales son proteínas, nucleótidos, azúcares y grasas. ¿Cómo se formaron? a) Condiciones físicas extremas. Si se coloca en un matraz una disolución acuosa con sustancias como CO_2 , amoníaco, metano e hidrógeno, y se les somete a una alta temperatura y a descargas eléctricas, se consigue que se formen pequeñas moléculas orgánicas como cianuro de hidrógeno, formaldehído, aminoácidos, azúcares, purinas y pirimidinas. Éste fue el experimento que realizaron Miller y Urey intentando simular las condiciones primitivas (Figura 11). No demuestra que estas moléculas se formaran así en el origen de la vida, pero es una prueba de que se pueden formar mediante reacciones físico-químicas. Hoy se tiende a situar esa síntesis prebiótica en los alrededores de las fumarolas, donde se darían condiciones propicias y habría una cierta protección. b) Origen extraterrestre. Es seguro que las moléculas orgánicas se formaron y se siguen formando en el espacio y se encuentran en meteoritos y cometas. Es posible que gracias a cometas y meteoritos que chocaron con la Tierra de una forma masiva aportaran suficiente materia orgánica para el comienzo de la vida.

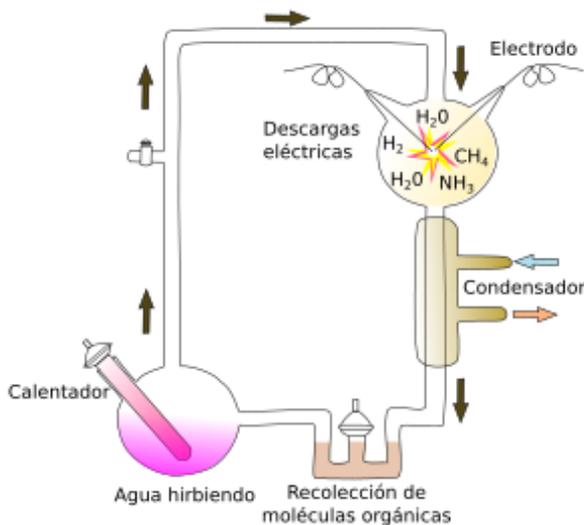


Figura 11: Esquema del sistema ideado por Miller-Urey en el que se demuestra que se pueden sintetizar moléculas orgánicas complejas a partir de otras más simples, cuando estas últimas se someten a condiciones supuestamente similares a las de la Tierra primigenia. Años 50 del siglo XX.

Formación de polímeros

Ya tenemos moléculas orgánicas, pero las más importantes para la célula suelen aparecer en forma de polímeros complejos y no como moléculas simples: las cadenas de aminoácidos forman las proteínas y los polinucleótidos forman el ADN y el ARN. Habría varias posibilidades:

a) Calor sobre compuestos secos. Hay experimentos en los cuales la aplicación de calor sobre componentes secos lleva a la aparición de polímeros orgánicos.

b) Catálisis por superficies minerales. Los minerales pueden haber sido importantes en el origen de la vida por varias razones: concentran, seleccionan, hacen de molde y catalizan reacciones de moléculas orgánicas. Los minerales podrían haber servido además como lugares de protección frente a las adversas condiciones atmosféricas y como sustratos o moldes para la polimerización y las reacciones químicas.

c) Fumarolas. El proceso de formación de moléculas orgánicas se produce hoy en día en las fumarolas, que, bajo unas condiciones de presión y calor elevados, con la ayuda de minerales, pueden producir polímeros orgánicos.

d) Fuentes hidrotermales de agua dulce. Estos serían lugares de agua dulce en contacto con fuentes volcánicas donde sería posible la hidratación-deseccación constante de reductos que podrían aumentar la concentración de moléculas orgánicas y favorecer la reacción entre ellas a altas temperaturas. Este ambiente es más favorable para formar membranas espontáneamente a partir de lípidos anfipáticos que el agua de mar.

e) Membranas lipídicas. Distintos experimentos en laboratorio muestran que las membranas lipídicas, como las que hoy tienen las células, podrían ser centros de atracción, selección y concentración de moléculas simples. Esta posibilidad es interesante puesto que resolvería el problema de cómo las membranas englobaron a unas moléculas determinadas y no a otras, y cómo se llegó a la primera protocélula.

Membrana celular

Uno de los principales eventos en el origen de las células fue el desarrollo de una envuelta que aislara un medio interno y otro externo. Esto tiene muchas ventajas: a) permite tener todos los componentes necesarios próximos para las reacciones metabólicas y se hace más eficiente el proceso de replicación; b) se evita que variantes ventajosas de moléculas orgánicas sean aprovechadas por grupos competidores, es decir, egoísmo evolutivo; c) se gana una cierta independencia respecto a las alteraciones del medio externo favoreciendo la homeostasis interna. Las membranas lipídicas se producen fácilmente de forma espontánea a partir de ácidos grasos anfipáticos, es decir, moléculas que tienen una parte cargada eléctricamente y otra que es hidrófoba.

Hay dos posibilidades para la asociación entre moléculas como nucleótidos y aminoácidos y las membranas (Figura 12). a) Podemos especular que estas membranas iniciales formaron pequeñas bolsas o vesículas que englobaron poblaciones de moléculas. En otro momento, debido al crecimiento de su contenido interno, estas bolsas debieron adquirir la capacidad de estrangularse y dar dos unidades hijas con características semejantes a la parental. Se producirían reacciones moleculares internas gracias a que las membranas serían permeables a moléculas pequeñas, pero no a los polímeros creados internamente, a los cuales no les sería fácil escapar. b) Otra posibilidad es que hubo una asociación inicial de moléculas orgánicas simples con membranas de lípidos. Este sistema de polímeros (oligopéptidos y oligonucleótidos) y membranas fue ganando en complejidad y dependencia hasta que algunos polímeros atravesaron la propia membrana y quedaron en su interior. Si esto fue así, cambiaría el orden de los acontecimientos puesto que las membranas serían los verdaderos protagonistas para la formación de las primeras protocélulas.

La posibilidad de que las membranas pudieran ser en realidad el elemento que disparara la atracción de moléculas y la reacción entre ellas para formar estructuras moleculares más complejas abre posibilidades sorprendentes. Las membranas son mucho más estables en aguas dulces que en aguas saladas, por lo que surge la posibilidad de que, en estos supuestos, las primeras células aparecieran en aguas dulces, en vez

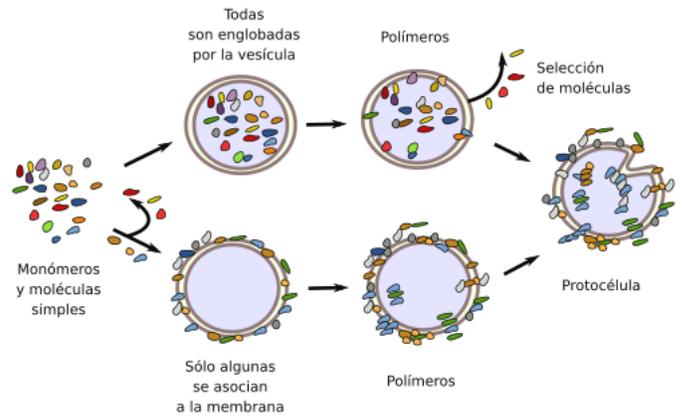


Figura 12: Modelo de "la vida fuera de la vesícula" en el que la membrana es el elemento clave para seleccionar, concentrar y favorecer las reacciones de las moléculas (modificado de Black y Blosser, 2016).

de en el mar.

Autorreplicación

El evento quizá más importante para pasar de la química prebiótica a conseguir una química celular fue la autorreplicación. En el modelo del mundo ARN el replicador es la molécula de ARN (ver más abajo) y en el modelo del mundo metabólico la replicación se conseguiría después de que las primeras reacciones metabólicas empezaran a funcionar.

Con la autorreplicación se consigue la propiedad de la transmisión de la información, que es una de las propiedades de la vida. Dentro de cada vesícula membranosas se crearían réplicas moleculares más o menos exactas al original. Así, diferentes vesículas membranosas se enriquecerían en ciertas variantes moleculares y competirían más eficientemente y aprovecharían más favorablemente los materiales libres. Con este proceso de competición por los recursos se emprende otra carrera que es la de la evolución darwiniana (variabilidad más selección natural), otra gran propiedad de la vida. Algunos autores proponen que no hubo una primera molécula autorreplicante sino sistemas de reacciones químicas con capacidad para aumentar el número de sus componentes moleculares y así crecer. Es decir, se replicaría el sistema de reacciones y sus componentes.

Mundo ARN. Suponiendo que el primer autorrepli-

cante fuera una molécula, ¿qué molécula podría autorreplicarse? Todas las miradas se vuelven al ARN. Esta idea se basa en la capacidad enzimática que poseen las moléculas de ARN (denominadas por ello ribozimas). Por ejemplo, la maduración del ARNm de las células eucariotas por parte de las ribonucleoproteínas o la síntesis de proteínas en los ribosomas por parte de los ARN ribosómicos son ejemplos de actividad catalítica llevada a cabo por el ARN. No es descabellado, aunque improbable, pensar que existieran moléculas de ARN con la capacidad de unir ribonucleótidos y hacerlo con una secuencia similar de bases a la suya propia. Podrían usar como molde la complementariedad de su propia secuencia de nucleótidos. Además, la secuencia condiciona el plegamiento tridimensional de la molécula de ARN, lo que afecta a su estabilidad y a su actividad (Figura 13). Ocurrirían fallos durante la autorreplicación que producirían moléculas de ARN con distintas secuencias y por tanto con distintas propiedades. Entre ellas comenzaría una competencia darwiniana por los recursos. Por todo ello se ha propuesto que existió un mundo dominado por el ARN en la etapa prebiótica.

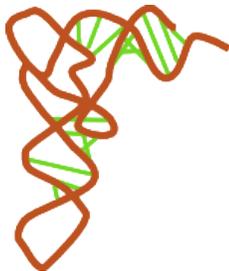


Figura 13: Éste es un esquema tridimensional de un ARN de transferencia existente en las células actuales. La secuencia de ribonucleótidos hace que se establezcan uniones por complementariedad de bases (trazos verdes). Esto le provoca una disposición tridimensional.

Sin embargo, en un "mundo metabólico" basado en sistemas de reacciones químicas, la replicación no sería la característica de una molécula concreta sino de todo un sistema de moléculas. Para ello se necesitaría un aislamiento del medio externo (secuestro en una vesícula membranosa), capacidad de tomar energía y moléculas del medio, crecer, dividirse y la capacidad para aumentar su complejidad de reacciones químicas.

Interacciones moleculares

Independientemente de la molécula o moléculas con capacidad de autorreplicación y competición, tendría que darse en algún momento la interacción entre moléculas diferentes (proteínas, ADN, ARN, lípidos y azúcares) y la formación de complejos y reacciones heterogéneas. Con estas interacciones se seleccionarían no ya unas pocas moléculas sino grupos heterogéneos de moléculas que actuarían en cooperación, coevolución.

Código genético

En algún momento el ARN tuvo que intervenir en la síntesis de las proteínas. Para ello hubo que inventar un código que identificara una secuencia de nucleótidos con un aminoácido determinado. Esto es lo que actualmente se denomina el código genético, en el que tres bases nucleotídicas codifican para un aminoácido determinado. Este código parece arbitrario y es prácticamente universal para todos los organismos vivos. A estas protocélulas de las cuales partieron todas las demás células que conocemos hoy en día se les denomina LUCA (en inglés: Last universal common ancestor).

ADN

Actualmente la información que transmiten los organismos a su descendencia está codificada en forma de ADN. El ADN tiene una serie de ventajas sobre el ARN: al ser el ADN una doble hélice es más estable, es más fácil de replicar y permite reparaciones más eficientes. En algún momento de la evolución, antes de LUCA, debió darse el paso de la información desde el ARN al ADN, y quedar este último como base para la conservación, lectura y transmisión de la información de las protocélulas.

Bibliografía

- Black RA, Blosser MC. 2016. A self-assembled aggregate composed of a fatty acid membrane and the building blocks of biological polymers provides a first step in the emergence of protocells. *Life*. 6: 33 .
- Michalak R. 2006. RNA world - the dark matter of evolutionary genomics. *Journal of evolution biology*. 19(6): 1768-1774.

Müller UF. 2006. Recreating an RNA world. *Cell and molecular life science.* 63: 1278-1293.

Oparin AI. 1970. *Origen de la vida en la Tierra.* Editorial Tecnos S.A. Traducción de la tercera edición rusa.

Orgel LE. 1994. Origen de la vida sobre la Tierra. *Investigación y Ciencia.* 219: 47-53.

Peretó J. 2005. Controversies on the origin of life. *International microbiology.* 8: 23-31.

Robinson R. 2005. Jump-starting a cellular world: Investigating the origin of life, from soup to networks. *PLoS Biology.* 3(11): e396.

Shapiro R. 2007. El origen de la vida. *Investigación y Ciencia.* 371: 18-25.

Warmflash D, Weiss B. 2006. ¿Vino de otro mundo la vida?. *Investigación y Ciencia.* 352: 24-31.

6 Origen de las células eucariotas

Las primeras células que aparecieron en la Tierra fueron las células procariotas hace unos 3500 millones de años. Procariota significa anterior al núcleo, es decir, no tienen el ADN encerrado en un compartimento membranoso. De hecho, estas células tienen una organización relativamente sencilla con una membrana que delimita un espacio interno donde se producen las reacciones químicas. Por fuera de la membrana tienen una cápsula y en ocasiones muestran prolongaciones como son los flagelos bacterianos que permiten la movilidad, y los pilis para el intercambio de material genético. Esta forma celular fue la única en los primeros años de la vida en la Tierra. Se conocen dos grandes grupos de procariotas: las bacterias y las arqueas.

1. ¿Cuándo?

La aparición de la célula eucariota fue un evento evolutivo que ocurrió hace unos 1500-2000 millones de años, es decir, unos 1500 millones de años después de que lo hicieran las primeras células procariotas. Su aparición supuso una transición evolutiva, es decir, fue algo nuevo y diferente a lo que había anteriormente y presentó suficientes novedades como para abrir nuevos caminos evolutivos hasta entonces inexplorados. Así, las células eucariotas llegaron a una complejidad morfológica y estructural no conocida hasta entonces, destacando un complejo sistema de compartimentos membranosos internos, incluidos el núcleo y el citoesqueleto. También fueron capaces de incorporar genomas completos (que dieron lugar a las mitocondrias y a los cloroplastos), descubrieron la reproducción sexual, y permitieron la aparición de algo desconocido hasta entonces: los organismos pluricelulares (cosa que ha ocurrido varias veces de forma independiente).

2. ¿De quién?

Esta cuestión no está resuelta todavía, pero se acepta que fue la consecuencia de la colaboración entre los dos tipos celulares que existían entonces: las arqueas y las bacterias. Se propone que los eucariotas son monofiléticos, es decir, todas las células eucariotas, incluyendo plantas, animales, hongos, algas

y los eucariotas unicelulares, descienden de un único ancestro denominado LECA (last eukaryotic common ancestor). Por tanto, y mientras no se demuestre lo contrario, la célula eucariota sólo se inventó una vez por la evolución. Mediante el estudio comparado de genes se ha llegado a la conclusión de que LECA tenía un genoma tan complejo como los eucariotas actuales y probablemente era morfológica y estructuralmente parecida a los eucariotas actuales.

No cabe duda de que LECA se formó a partir de células procariotas, pero ¿a partir de cuál se formó, de las bacterias o de las arqueas? Hay un gran problema en esta elección. Las células eucariotas actuales parecen ser quimeras, en las que coexisten genes heredados de los dos tipos de procariotas. Unos genes trabajan en la traducción, transcripción y replicación de los genes (denominados genes informacionales) y están estrechamente relacionados con los de arqueas, mientras que los que están implicados en el metabolismo energético e intermediario, en la síntesis de componentes celulares como aminoácidos, lípidos y nucleótidos (denominados genes operacionales) son más parecidos a los genes bacterianos. Para complicar más la cosa, incluso aquellos genes de origen arqueano, no proceden de un solo grupo de arqueas, sino que son el legado de varios grupos. Sin embargo, numerosas evidencias tienden a colocar a los eucariotas en la rama de las arqueas (ver Figura 1).

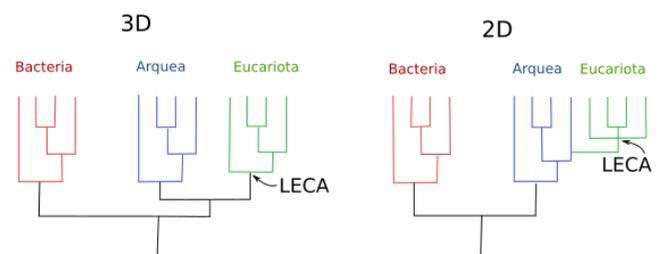


Figura 14: En la imagen A se propone que los eucariotas se originaron a partir de un ancestro común compartido con las arqueas. Este es el modelo 3D. En la imagen B se propone que LECA se formó directamente de una rama de los eucariotas. Éste es el modelo 2D. LECA (last eukaryotic common ancestor) es la célula de la que descienden todas las células eucariotas actuales.

Atendiendo a los estudios filogenéticos (comparación de secuencias de nucleótidos de algunos

genes) se tiende a colocar a los eucariotas como descendientes de un grupo de arqueas. Actualmente se ha descubierto un grupo de arqueas denominado grupo Asgard, entre las que están las lokiarqueas, que son las procariotas más próximas evolutivamente a los eucariotas cuando se comparan secuencias de ciertos genes. Hay que tener cuidado con estas clasificaciones porque para ellas se utilizan los genes denominados informacionales (aquellos encargados de procesar el ADN y que se supone que han cambiado menos). Los que defienden este origen consideran que estos genes son los que se transmiten de “padres” a “hijos” directamente y no entre células no relacionadas, y por tanto los importantes a la hora de establecer relaciones evolutivas. Las lokiarqueas también tienen otros genes relacionados con el citoesqueleto y con la organización de las membranas internas homólogos a los de eucariotas. Curiosamente, todavía no se ha visto una lokiarquea, sino que su existencia se ha deducido por un estudio metagenómico, es decir, se cogió agua cerca de una fumarola y se aisló todo el ADN que contenía y posteriormente se estudió qué organismos había, analizando sólo el ADN. Se han encontrado en lugares anóxicos, lo que hace presuponer que las células vivían en ambientes sin oxígeno y que sólo gracias a la adquisición de las bacterias tolerantes al oxígeno (las futuras mitocondrias) pudieron colonizar ambientes más oxigenados. Al no saber cómo son morfológicamente no se pueden establecer similitudes con las células eucariotas en cuanto a tamaño o complejidad estructural.

Pero en realidad, en el núcleo de una eucariota hay 2 o 3 veces más genes de origen bacteriano que de arqueas. Hay otro problema adicional, las membranas de los eucariotas no tienen cadenas de isoprenoides en sus ácidos grasos ni enlaces tipo éter, ambos típicos de las membranas de las arqueas, y por tanto se puede decir que tienen una membrana más bacteriana. Por otra parte, hay quien aún sostiene que en realidad los eucariotas surgieron por una fusión directa entre una arquea y una bacteria y que los genes encargados de manipular el ADN fueron los de la arquea, mientras que los bacterianos se encargaron del metabolismo, incluida la síntesis de moléculas de membrana. Es decir, no hay una rama que parte de arqueas sino una rama completamente nueva creada a partir de

dos ramas distantes.

3. ¿Cómo?

Hay un hecho clave en la aparición de LECA y es qué importancia tuvo la incorporación del antepasado de las mitocondrias. Hay autores que sugieren que esta incorporación fue la desencadenante y motor de la evolución hasta LECA, mientras que otros autores sugieren que la célula que engulló al antecesor bacteriano de las mitocondrias ya era muy compleja, tanto genómicamente como estructuralmente, y por tanto la endosimbiosis sólo fue un paso más en la evolución hasta LECA (ver Figura 15). Hay multitud de modelos que intentan explicar cómo ocurrió el proceso evolutivo que desembocó en LECA, pero hay dos líneas principales:

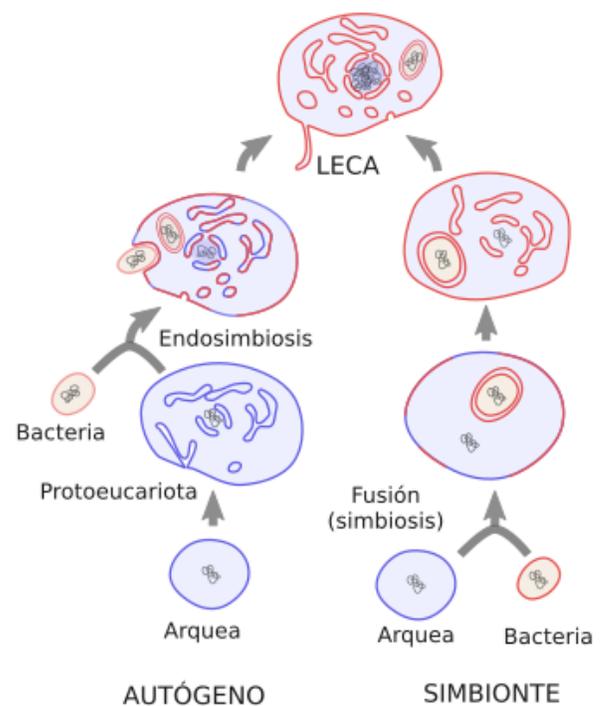


Figura 15: Modelos que explican la formación de la primera célula eucariota (LECA). Los colores de las membranas indican que tipo celular las controla (modificado de López-García y Moreira, 2015)

Modelo simbiote. Propone una fusión directa entre una arquea y una bacteria, y no existiría un protoeucariota como tal. Aquí habría sólo dos ramas principales de células iniciales, arqueas y bacterias. Los eucariotas serían una tercera rama surgida de la

fusión de estas dos ramas. Hoy en día se han encontrado bacterias con endosimbiontes. Este evento de fusión dispararía el proceso de incremento de complejidad celular, y la bacteria terminaría siendo una mitocondria. En esta simbiosis las dos células se repartirían el funcionamiento celular: arquea el ADN y bacteria el metabolismo. Hay una variante de este modelo en la que la asociación entre bacterias y arqueas no tuvo por qué ser una incorporación de una célula dentro de otra en un momento determinado, sino que la asociación ocurrió a lo largo de mucho tiempo. Habría ocurrido transferencia lateral de genes de la bacteria a la arquea debido a que las condiciones ambientales favorecieron la proximidad física entre ambas. Se propone la teoría del hidrógeno en el que la bacteria produciría hidrógeno para el metabolismo de la arquea y la arquea produciría sustancias carbonadas que usaría la bacteria. Finalmente hubo una incorporación física de la bacteria dentro de la arquea, la cual ya tenía muchos genes bacterianos. Cómo se produjo esta inclusión no está claro. Casi se ha asumido que fue por fagocitosis, pero en realidad no hay ninguna evidencia experimental que apoye esta idea.

Modelo autógeno o endógeno. Existiría una célula protoeucariota que procedería de un ancestro común compartido con las arqueas. Esta célula habría evolucionado de manera independiente, adquiriendo la mayoría de las complejidades que aparecen en una célula eucariota actual, incluyendo endomembranas y citoesqueleto, pero aún no tendría a las mitocondrias. Tendría la capacidad fagocitar y en algún momento engulló a una alfaprotobacteria, que no fue digerida y pasó a vivir dentro de la protoeucariota. Con el tiempo los genes de la bacteria endosimbionte tomarían el control del metabolismo general, pero no de la manipulación del ADN. Sin embargo, no se han encontrado formas intermedias entre eucariotas y procariotas, y, sobre todo, no se han encontrado células eucariotas sin mitocondrias (aquellas células que no tienen mitocondrias tienen otros orgánulos derivados de éstas). Este modelo tiene además un gran hándicap, y es que para formar todo este sistema funcional de membranas se requieren muchas proteínas, y por tanto mucha energía, cosa que no parece que tal célula pudiera ser capaz de generar.

4. Endomembranas

Una de las características que distingue a las células eucariotas de las procariotas es su sistema de endomembranas, cuyo origen evolutivo todavía permanece sin aclarar. La idea tradicional es que tales compartimentos internos se produjeron por invaginación de la membrana plasmática de la procariota arquea, de modo que el interior del retículo o del aparato de Golgi es como si fuera homólogo al exterior celular. En relación con esto, y aceptando que la célula hospedadora fue un ancestro arqueano y la huésped fue un ancestro bacteriano, permanece la cuestión de cómo se cambiaron los lípidos de la membrana plasmática de origen arqueano (cadenas de isoprenoides y enlaces éter en los lípidos) por los de origen bacteriano actuales (lípidos sin isoprenos y sin enlaces tipo éter).

Los procariotas actuales no generan vesículas internas, es decir, no son capaces de hacer endocitosis, aunque sí pueden invaginar su membrana y crear cisternas membranosas internas que permanecen conectadas con la membrana plasmática. Sin embargo, tanto arqueas como bacterias pueden generar vesículas hacia el exterior, es decir, vesículas extracelulares. Es muy interesante que esta capacidad se mantiene en las mitocondrias actuales, las cuales son capaces de generar vesículas denominadas "vesículas derivadas de mitocondrias", las cuales quedan libre en el citosol.

Gould y colaboradores, (2016) proponen una aproximación nueva a cómo se pudo generar el sistema de endomembranas en las células eucariotas: sería el resultado de la fusión de vesículas liberadas por los ancestros de las mitocondrias que quedaron como endosimbiontes en el interior de una arquea. La generación y fusión de vesículas intracelulares explicaría el retículo endoplasmático/aparato de Golgi, y también el cambio de composición de la membrana por fusión de tales vesículas con la membrana arqueana. Todo este proceso no requeriría una gran innovación evolutiva. En este modelo, el interior del retículo endoplasmático no es homólogo al espacio extracelular sino a la región intermembranosa de la mitocondria.

Hay algunas evidencias que apoyan esta prop-

uesta. Los contactos entre membranas del retículo endoplasmático y las mitocondriales son frecuentes, la N-glicosilación que acontece en el retículo endoplasmático también ocurre frecuentemente en bacterias, y en el espacio intermembranoso se almacena calcio, al igual que el interior del retículo. También hay indicios de que las mitocondrias pudieron ser las responsables de la formación de los peroxisomas por vesículas derivadas desde las membranas de las propias mitocondrias. Curiosamente, la envuelta nuclear, y por tanto el núcleo, sería más probable que se hubiese formado una vez que el retículo endoplasmático estuviese desarrollado, y no por fusión de las vesículas del endosimbionte.

La idea general es que la incorporación del ancestro bacteriano fue por fagocitosis, pero en este modelo el tráfico vesicular, y por tanto la fagocitosis, se desarrollaron después de la incorporación del ancestro de la mitocondria. La incorporación de un procariota dentro de otro procariota no es un gran problema porque hoy en día hay ejemplos de procariotas endosimbiontes de otras procariotas, que se han generado por mecanismos diferentes a la fagocitosis. Además, algunas proteínas necesarias para la formación de compartimentos de endocitosis o fagocitosis, como la dinamina, tienen homólogos en las bacterias, pero no en las arqueas.

Generar una célula con tal complejidad de membranas, con citoesqueleto, flagelos, etcétera, requeriría mucha energía. Por eso la teoría protoeucariota o arqueozoa de la generación autógena del sistema de endomembranas podría haber sido muy difícil sin una fuente de energía. Tal complejidad requiere una cantidad enorme de proteínas y aproximadamente el 75

Un dato curioso es qué paso con el sistema de producción de ATP de la arquea. Las células procariotas

son capaces de producir ATP en su membrana plasmática gracias a las proteínas ATPasa. Pero una vez incorporada una bacteria en su interior, con su propia ATPasa y con una capacidad de producción energética mucho mayor, la ATPasa arqueana pasó de la membrana plasmática al sistema de endomembranas y se estableció en el compartimento endosomal/lisosomal/vacuolar para funcionar de manera contraria: gastar ATP para transportar protones y acidificar tales compartimentos, permitiendo así la digestión intracelular.

Bibliografía

Archivald, JM. 2015. Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution. *Current biology*. 25: R911-R921.

Dey G, Thattai M, Baum B. 2016. On the archaeal origins of eukaryotes and the challenges of inferring phenotype from genotype. *Trends in cell biology*. 26: 476-485 .

Gould SB, Garg SG, Martin WF. 2016. Bacterial vesicle secretion and the evolutionary origin of the eukaryotic endomembrane system. *Trends in microbiology*. 24: 525-534.

Koonin, EV. 2010. The origin and early evolution of eukaryotes in the light of phylogenomics. *Genome biology*. 11: 209 .

López-García P, Moreira D. 2015. Open questions on the origin of eukaryotes. *Trends in ecology and evolution*. 30: 697-708 .

Martin WF, Neukirchen S, Zimorski V, Gould SB, Sousa FL. 2016. Energy for two: new archaeal lineages and the origin of mitochondria. *Bioessays*. 38: 850-856 .

7 Endosimbiosis

Se cree que todos los organismos han evolucionado a partir de un tipo celular que apareció hace unos 3500 millones de años denominado LUCA (en inglés, Last Universal Common Ancestor). Esta célula debió ser sencilla, supuestamente semejante a los procariontes actuales. Sin embargo, la complejidad celular de algunas de estas primeras células aumentó, dando lugar a la aparición de las células eucariotas. Todas las células eucariotas actuales se cree que proceden de una de estas células iniciales, a la que se denomina LECA (en inglés, Last Eukaryotic Common Ancestor). Las células eucariotas actuales tienen compartimentos membranosos internos como el núcleo y diversos orgánulos como retículo endoplasmático, aparato de Golgi, endosomas, mitocondrias, cloroplastos, etcétera, además del citoesqueleto. Los primeros restos fósiles apuntan a que las células eucariotas estaban ya presentes hace unos 1500 millones de años, pero se cree que aparecieron mucho antes.

1. Definición

Mereschokovsky (1905, 1910) fue el primero en proponer que los cloroplastos son los descendientes de una célula procariota incorporada por una eucariota. A este proceso le llamó simbiogénesis, que derivó en el término endosimbiosis. Posteriormente se incluyeron a las mitocondrias también como resultado de un proceso de simbiogénesis. Así, tanto mitocondrias como cloroplastos constituyeron en el pasado formas libres de células primitivas procariotas. Estas células fueron incorporadas por otras células, evolucionaron y cambiaron con el tiempo, llegando hasta nuestros días transformadas en orgánulos celulares. Hoy en día se acepta que tanto mitocondrias como cloroplastos se originaron por endosimbiosis. Algunos autores han postulado que los peroxisomas, los cilios y los flagelos también se formaron por procesos de endosimbiosis, aunque hay poco soporte experimental.

2. Evidencias

La teoría de la endosimbiosis se basa en algunas semejanzas entre las bacterias actuales con las mitocondrias y los cloroplastos: ambos orgánulos tienen

unas dimensiones parecidas a las bacterias, poseen hebras circulares de ADN en su interior y sus ribosomas son 70S, similares a los de las bacterias. Además, son capaces de replicarse de forma independiente en el interior celular. La doble membrana que presentan ya la tendrían cuando pasaron al interior de otra célula. En el caso de los cloroplastos se perdió la cubierta de peptidoglicano, pero las dos membranas también las poseía el ancestro. Mitocondrias y cloroplastos fueron inicialmente bacterias libres que se incorporaron o se internaron en otras células mayores (una arquea y una eucariota, respectivamente) y que llegaron a tal grado de dependencia que terminaron por perder su autonomía. Los antepasados de las mitocondrias podrían ser los antepasados de las alfa-proteobacterias actuales y los de los cloroplastos los antepasados de las cianobacterias actuales.

Los cloroplastos y las mitocondrias son muy diferentes a las cianobacterias y a las bacterias aerobias actuales. Por ejemplo, las cianobacterias actuales tienen unos 3000 genes, mientras que los cloroplastos actuales sólo poseen unos 100 o 200 genes. La pérdida de genes hace que los que quedan sólo codifican para un 10 % de sus proteínas. Esto es porque muchos de los genes cloroplastidiales han pasado al núcleo, el cual se encarga de sintetizar muchos de los componentes que el cloroplasto necesita. Esto es un paso bastante complicado porque tales genes tienen que expresarse en un ambiente totalmente diferente y además, sus productos, las proteínas, deben viajar por el citosol, entrar en el cloroplasto y realizar su función en compartimentos concretos dentro del cloroplasto. La gran ventaja es que el núcleo celular coordina el funcionamiento y división de los cloroplastos. Un fenómeno similar ha ocurrido con las mitocondrias.

Se ha sugerido que la adquisición de la mitocondria como suministradora de mucha energía permitió aumentar la complejidad estructural de la célula eucariota. Algunos autores han propuesto que la principal propiedad que aportaron inicialmente los ancestros de las mitocondrias fue calor, lo que permitió a las células vivir en ambientes más fríos. La producción de ATP como principal elemento beneficioso para la célula llegó mucho más tarde durante la evolución. Las procariotas termófilas, que pueden vivir a tem-

peraturas por encima de los 80°C, son fundamentalmente arqueas. Se supone que las arqueas iniciales habrían vivido en esos ambientes que debieron ser muy frecuentes en aquellos tiempos en la superficie de la Tierra; luego podrían haber conquistado zonas más frías gracias a la capacidad de los ancestros de las mitocondrias de convertir el gradiente de protones generado en su membrana interna en calor, en vez de en ATP.

3. Proceso

La teoría de la endosimbiosis postula una primera fusión de procariotas (Figura 16). Hoy se favorece la idea de que fue entre una arquea y una bacteria. Esto se produjo probablemente tras un periodo de colaboración metabólica entre ambas células, es decir, hubo una simbiosis (no endosimbiosis todavía) previa a la incorporación de la bacteria en la arquea. Posteriormente a la incorporación, la célula desarrolló todo un sistema de orgánulos membranosos y un citoesqueleto, y la bacteria se convirtió en la mitocondria con el paso del tiempo. Así, tendríamos una célula similar a las eucariotas actuales. Posteriormente, hubo una segunda colonización de estas células eucariotas por parte de procariotas con clorofila, probablemente similares a las cianobacteras actuales, que con el tiempo se transformaron en los cloroplastos, resultando en las células fotosintéticas como las de los vegetales, que poseen tanto mitocondrias como cloroplastos. Es decir, se habrían producido dos endosimbiosis en serie, por lo que algunos autores hablan de la célula eucariota vegetal como una comunidad microbiana bien organizada.

En la actualidad se conocen "comunidades celulares" todavía más complejas. Una endosimbiosis primaria (no confundir con la primera endosimbiosis) resulta de la asociación de una célula libre con otra célula, una de ellas termina dentro de la otra, lo que a la larga supone una gran alteración del ADN de la célula asimilada y del hospedador. Ambas células se han adaptado y evolucionado para mantener la endosimbiosis. Se conocen tres endosimbiosis primarias. Las más extendidas y que más impacto produjeron son la que dio lugar a las mitocondrias y la que dio lugar a los cloroplastos. Hay una tercera, que es una alfa cianobacteria que se incorporó en

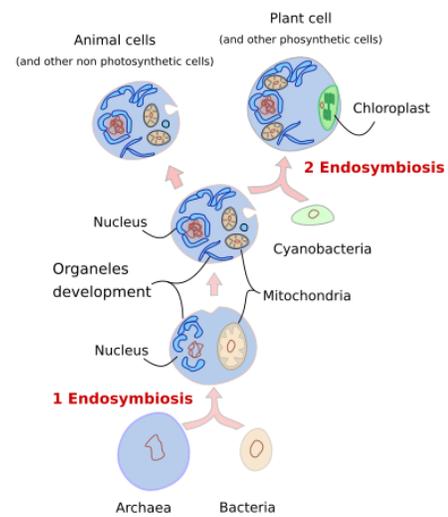


Figura 16: Sucesos que supuestamente llevaron a la aparición de las mitocondrias y a los cloroplastos de las células eucariotas. Ocurrió mediante dos procesos independientes de endosimbiosis. Las células procariotas que se convirtieron en cloroplastos se cree que fueron similares a las cianobacterias actuales.

un eucariota unicelular denominado *Paulinella chromatophora*. Los descendientes de las tres endosimbiosis primarias tienen menos genes que una bacteria común y guardan los imprescindibles para su ciclo dentro del hospedador. Una endosimbiosis secundaria (no confundir con la segunda endosimbiosis) ocurrió cuando una célula eucariota con mitocondrias y cloroplastos se "zampó" a otra célula eucariota que ya contenía cloroplastos y mitocondrias (Figura 2). Con el tiempo la célula incorporada pasó a ser endosimbionte. La célula "ingerida" perdió el núcleo, o se atrofió, y sus cloroplastos pasaron a trabajar para la célula hospedadora y a depender de ella. Actualmente, se conocen tres sucesos independientes de endosimbiosis secundaria. La endosimbiosis terciaria ocurrió cuando una célula eucariota incorporó a otra eucariota que era resultado de una endosimbiosis secundaria. De todos estos casos hay ejemplos en la naturaleza.

Hoy en día se conocen muchos ejemplos de bacterias, pero ninguno de arqueas, que se localizan en células eucariotas a modo de simbiosis, incluso de bacterias dentro de arqueas, aunque no han llegado al grado de integración que observamos en mitocondrias

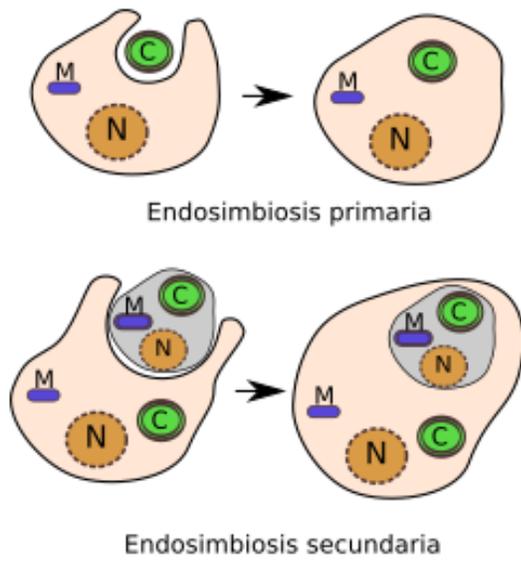


Figura 17: Esquema del proceso de formación de una endosimbiosis primaria y otra secundaria.

y cloroplastos. Son diferentes caminos que se han explorado durante la evolución en la cooperación entre distintos tipos celulares. Cualquiera que sea el tipo, los simbioses son capaces de proveer moléculas que el hospedador necesita. Por ejemplo, muchos invertebrados tienen bacterias que son intracelulares, las cuales llevan a cabo su ciclo de vida y pueden pasar a través de los gametos a su descendencia. Son simbioses obligados que realizan su ciclo en el interior de las células del hospedador y se transmiten a la descendencia. Se han adaptado de tal manera que son inocuas para el hospedador, a veces son beneficiosas

y otras necesarias. En realidad son infecciones que no producen daños importantes a los hospedadores, aunque usen la misma maquinaria que las bacterias patógenas para su reproducción. También hay endosimbioses entre eucariotas. Por ejemplo, el paramecio *Bursaria* alberga en su interior una serie de algas del tipo *Chlorella*. Este protozoo busca siempre lugares bien iluminados gracias a su gran movilidad. El alga aprovecha esta alta intensidad de luz para realizar la fotosíntesis y de los productos resultantes se aprovecha el paramecio. Existen otros muchos ejemplos. Algunos simbioses se denominan secundarios y no son permanentes, producen invasiones horizontales, es decir saltan entre individuos, su ADN no es tan grande como el de las bacterias libres, ni tan pequeño como el de otros simbioses más integrados.

Bibliografía

Dacks JB, Field MC. 2007. Evolution of the eukaryotic membrane-traffic system: origin, tempo and mode. *Journal of cell science*. 120:2977-2985.

de Duve C. 1996. El origen de las células eucariotas. *Investigación y Ciencia*. Junio:18-26.

McFadden GI. 2001. Chloroplast origin and integration. *Plant Physiol*. 125:50-53.

Poole AM, Penny D. 2006. Evaluating hypotheses for the origin of eukaryotes. *BioEssays*. 29:74-84.

Simpson AGB, Roger AJ. 2002. Eucaryotic evolution. Getting to the root of the problem. *Curr Biol*. 12:R691-R693.