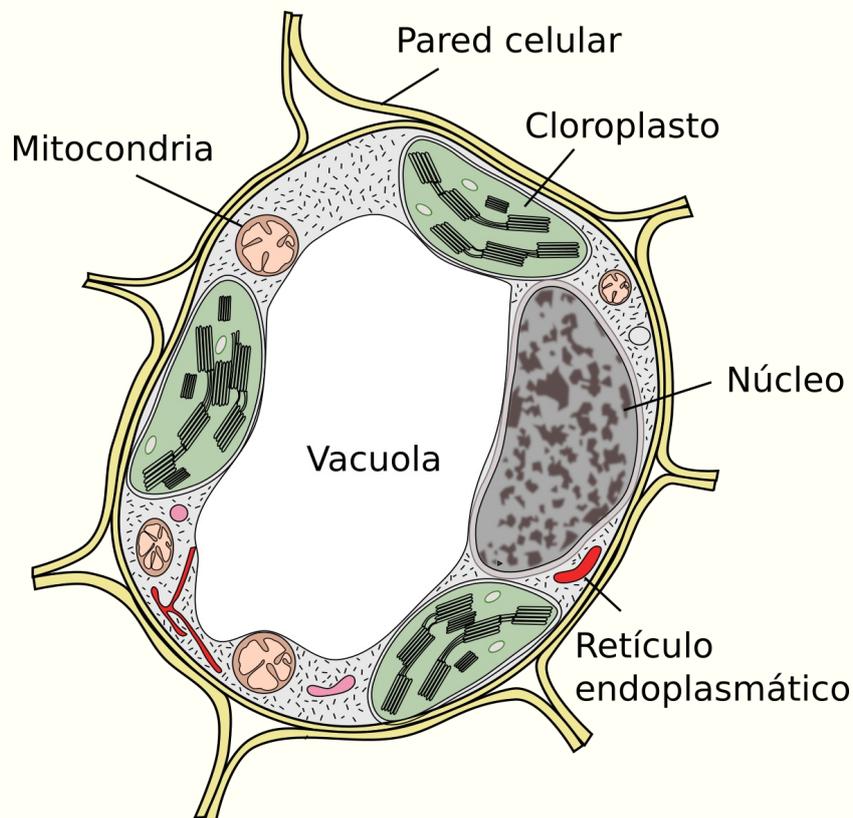


# *Atlas de Histología Animal y Vegetal*

## LA CÉLULA

# 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 2017)

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

y

ha sido creado con el programa Scribus

(<http://www.scribus.net/>)

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 CÉLULA

## INTRODUCCIÓN

### ÍNDICE

---

Introducción .....	4
Diversidad celular .....	6
Descubrimiento .....	8
Teoría celular .....	13
Origen de la célula .....	14
Origen de los eucariotas .....	20
Endosimbiosis .....	23
Bibliografía .....	26

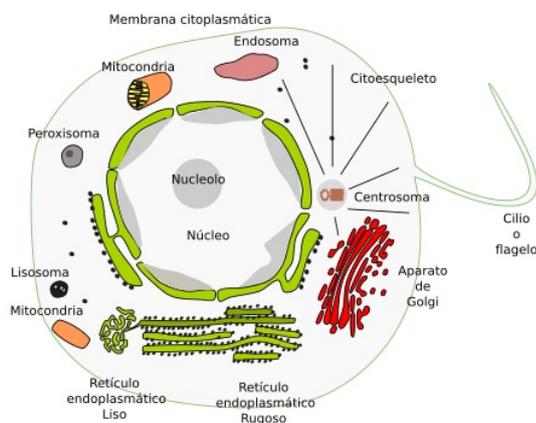
## INTRODUCCIÓN

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 procariotas unicelulares, y las células eucariotas, que pueden ser unicelulares o formar organismos pluricelulares. Las procariotas (anterior al núcleo) no poseen compartimentos internos rodeados por membranas, salvo excepciones, mientras que las eucariotas (núcleo verdadero) contienen orgánulos membranosos internos. Uno de los compartimentos membranosos de las eucariotas es el núcleo.

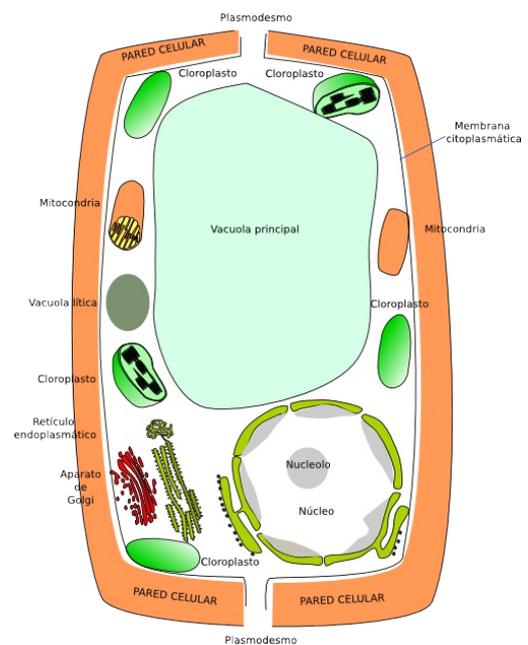
Toda célula, procariota o eucariota, es un conjunto de moléculas altamente organizado. De hecho, posee numerosos compartimentos con funciones definidas. Vamos a considerar a un compartimento celular como un espacio, delimitado o no por membranas, donde se lleva a cabo una actividad necesaria o importante 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



Esquema de los principales componentes de una célula animal.



Esquema de los principales componentes de una célula vegetal.

citoplasma es el citosol más el conjunto de orgánulos.

Las células procariotas, bacterias y arqueas, se definen habitualmente como células que carecen de orgánulos, al contrario que las células eucariotas. Aunque esto es cierto en la mayoría de los casos existen procariotas 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: 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 panel lateral izquierdo.

## 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 estructura básica común, denominadas células. La otra gran dificultad fue su tamaño diminuto.

### Tamaño celular

El tamaño de las células se expresa en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ). Un micrómetro o micra es la milésima parte de un milímetro (10<sup>-3</sup> milímetros), es decir, la millonésima parte de un metro (10<sup>-6</sup> metros). Una célula eucariota típica mide entre 10 y 30  $\mu\text{m}$ . Esto es cierto para las células que forman parte de un gusano y para las que



Algunos ejemplos de dimensiones celulares.

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 a 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  $\mu\text{m}$  de diámetro, mientras que otras como los huevos de algunas aves o reptiles pueden medir más de 10 centímetros (decenas de miles de  $\mu\text{m}$ ) en su diámetro mayor, pero sólo la yema, 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

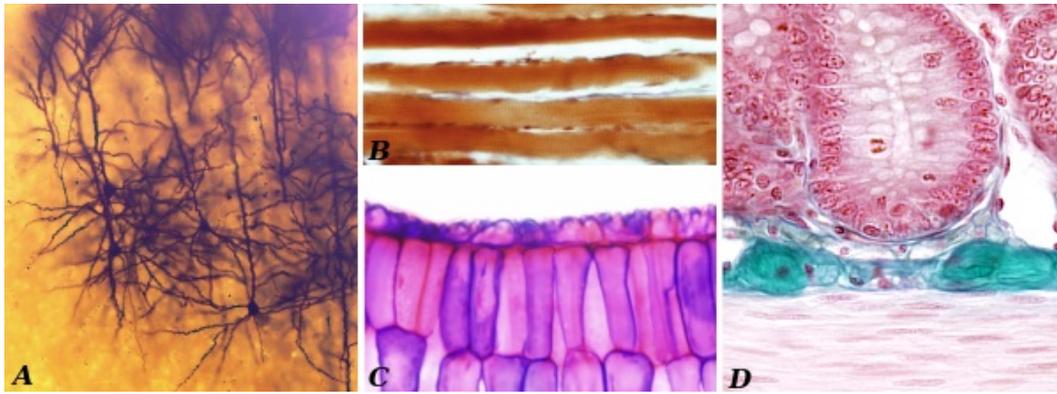
varios metros, como sucede con las neuronas del cerebro de la jirafa que inervan las partes más caudales de su médula espinal. Más pequeñas que las células eucariotas son las células procariotas que suelen medir en torno a 1 o 2  $\mu\text{m}$  de diámetro, siendo las más pequeñas los micoplasmas con dimensiones menores a 0.5  $\mu\text{m}$ .

### Número

La mayoría de los organismos vivos son unicelulares, es decir, son una sola célula. Dentro de éstos son las bacterias los más abundantes, las cuales son células procariotas (sin 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. Las estimaciones del número de células que posee un organismo del tamaño similar al ser humano son variables y van desde 10<sup>13</sup> (un uno seguido de 13 ceros) hasta 10<sup>14</sup> (un uno seguido de 14 ceros), pero para hacerse una idea baste decir que se estima que en el cerebro humano hay unas 86.000 millones de neuronas y en el cerebro de un ratón unas 15.000 millones. Las células más abundantes del cuerpo humano son los glóbulos rojos y las neuronas del sistema nervioso.

### 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,



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 violetas 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.

aunque las formas cuboidales o prismáticas son las más comunes. Véanse los siguientes ejemplos:

### **Función**

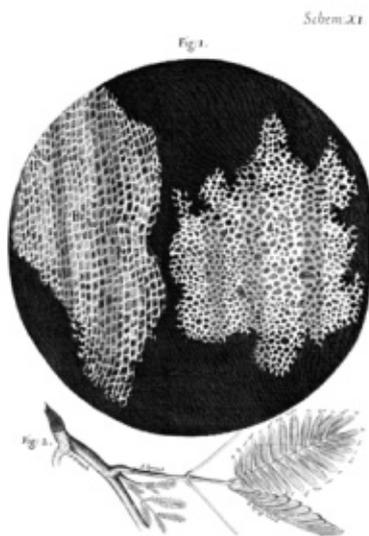
Los organismos que son una célula son muy variados morfológicamente, lo que depende de su forma de vida y del medio al que se haya adaptado. Un organismo pluricelular, por su parte, tienen que realizar numerosas funciones para mantener su integridad, la cuales son llevadas a cabo por muchos tipos de células 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.

## DESCUBRIMIENTO

Hoy aceptamos que los organismos están formados por células, pero llegar a esa conclusión fue un largo camino. Como hemos dicho en el apartado anterior, el tamaño de la mayoría de las células es menor que el poder de resolución del ojo humano, que es de aproximadamente 200 micras (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 micras, mil veces mayor que el ojo humano. Pero incluso con el uso de los microscopios se tardó en llegar a identificar a las células como unidades que forman a todos los seres vivos, lo cual fue 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.

La idea de que la materia se subdivide en unidades pequeñas se remonta a los griegos. Leocippus y Demócrito dijeron que la materia se componía de pequeñas partes a las que llamaron átomos (sin parte), que ya no podían dividirse más. Otros como Aristóteles, sin embargo, defendían una continuidad en



Este dibujo hecho por R. Hooke 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 las llamó celdillas o células. Apareció en *Micrographia*. 1664.

la materia, donde no habría espacios vacíos. Desde esta época hasta el siglo XVII hubo científicos y pensadores que se posicionaron en uno u otro bando, tanto al referirse a la materia inanimada como a la animada.

La historia del descubrimiento de las partes más pequeñas de las que están formados los seres vivos es la historia del descubrimiento de la célula. Ésta 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. Es curioso, sin embargo, que el inicio de la fabricación de lentes y microscopios fue impulsado por la necesidad de comprobar la calidad de las telas, no la de estudiar organismos vivos.

Algunos de los descubrimientos y proposiciones conceptuales más relevantes en el descubrimiento de la célula son los siguientes:

**1590-1600.** A. H. Lippershey, Z. Janssen y H. Janssen (padre e hijo). Se les atribuye la invención del microscopio compuesto, es decir, colocar dos lentes de aumento, una a cada lado de un tubo. El perfeccionamiento de esta organización y de sus componentes permitiría observar más tarde a las células.

**1610.** Galileo Galilei describe la cutícula de los insectos. Había adaptado lentes del telescopio para inventar de manera independiente el microscopio compuesto. 1625. Francisco Stelluti describe la superficie de las abejas. Hasta ahora sólo se veían superficies.

**1644.** J. B. Odierna observa y describe las primeras disecciones de animales.

**1664.** Robert 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, pero él no tenía consciencia de que eso era una estructura similar a la que conocemos hoy en día como células. En realidad

creía que esos espacios eran lugares por donde se moverían los nutrientes de las plantas. 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 camarillas y luego se aplicó también para descubrimientos en los animales.

**1670-1680.** N. Grew y M. Malpighi extendieron estas observaciones a otras plantas. Pero aún pensaban que eran saquitos llenos de aire. N. Grew describió lo mismo que R. Hooke y los 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). También trabajó con tejidos animales y estudió la red capilar pero de forma muy rudimentaria. Estos autores establecieron de forma detallada la organización de las estructuras microscópicas de los vegetales, que quedó bien descrita. Sin embargo, seguían sin dar importancia a las celdas, a las que veían como cámaras de aire y nada más.

Como curiosidad, al contrario que Malpighi, que pensaba que las celdas eran espacios aislados, Grew pensó que las cavidades de las celdas eran igual que los huecos en los tejidos dejados por los hilos. Así, Grew comparó el entramado de las celdas que vio en sus muestras con los encajes de los tejidos de las prendas de vestir. Se ha sugerido que esto llevó al error de llamar tejidos al conjunto de células y matriz extracelular. Igualmente desafortunado fue la adopción del nombre de celda para la unidad funcional de los organismos.

Las lentes eran de muy mala calidad, con grandes aberraciones cromáticas, y los microscopistas aportaban mucha imaginación. Así, Gautier d'Agoty consiguió ver niños completamente formados en la cabeza de un espermatozoide, el homúnculo. Sin embargo, durante este periodo se producían avances constantes en el tallado de lentes y por consiguiente en una mayor nitidez y poder de resolución de los microscopios. Destacaron J. Huddle (1628-1704) que fue maestro de A. van Leeuwenhoek y J. Swammerdan.

Se cree que la primera célula animal en ser observada con el microscopio fue la sangre, cosa que

ocurrió antes de 1673. Pero no se sabe si fue Malpighi, Swammerdan o Leeuwenhoek quien fue el primero.

**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. Realizó descripciones de multitud de materiales biológicos con unos detalles hasta entonces desconocidos. Observó gotas de agua, sangre, espermatozoos, 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 Leeuwenhoek y las células de los tejidos animales.

**1757.** Von Haller propone que los tejidos animales estaban formados por fibras.

**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. Ésta sería globular al principio, como en los animales, y luego aire que después se llenaría con savia, como en los vegetales. También dijo que el crecimiento se produciría por adición de nuevos glóbulos. Sin embargo, es posible que lo que observara con sus microscopios fueran artefactos. 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.

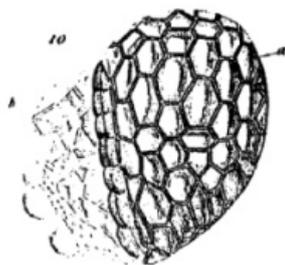
**1792.** L. Galvani establece la naturaleza eléctrica de la contracción muscular.

**1827.** G. Battista Amici corrigió muchas aberraciones de las lentes de los microscopios.

**1820-1830.** La gestación de la teoría celular comenzó en Francia con H. Milne-Edwards y F. V. Raspail, 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 ". 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 y propuso que unas células se creaban dentro de las otras (en contra de la teoría de la generación espontánea). F.V. Raspail era químico y propuso que cada célula era como un laboratorio gracias al cual se organizan los tejidos y los organismos. Pero creía que cada célula, a modo de muñeca rusa, poseía nuevas vesículas que se iban independizando, incluso propuso que tendrían sexo (la mayoría eran hermafroditas). Él dijo, y no R. Virchow, "Omnis cellula e cellula", toda célula proviene de otra célula.



F.V. Raspail



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



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

**1831.** R. Brown describe el núcleo. Esto es controvertido puesto que en una carta de Leuwenhoek a 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. M. J. Schleiden, posteriormente, postularía que todas las células contienen un núcleo (cosa que no siempre es cierta).

**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 y le hace rechazar otras teorías que existían por entonces como las que proponían que las células se creaban unas dentro de otras a modo de muñecas rusas, o que aparecían espontáneamente.

**1835.** R. Wagner describe el nucléolo.

**1837.** J. 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 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 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.

Schwann también definió a la célula como una estructura rodeada por una membrana (estructura que no vio, y que ya había sido imaginada por Dutrochet dos años antes mediante estudios de ósmosis). Lo que Schleiden y Schwann describieron como membranas era en realidad la pared celular de las células vegetales más el citoplasma periférico de éstas. Se entiende que también propusieron que el núcleo estaba inserto en la membrana. Schwann fue más allá y propuso que esa membrana (errónea) sería como una barrera capaz de mantener un medio externo separado de un medio interno a modo de barrera, cosa que se ha demostrado cierta, pero para la membrana celular auténtica.

Aunque tradicionalmente se atribuye la unificación 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), Dutrochet (1824), Purkinje (1834) y Valentin (1834), donde destaca Dutrochet (ver más arriba). Las malas lenguas aseguran que Schwann conocía los escritos de Dutrochet y cogió "prestadas" sus ideas. Schwann y Schleiden también habían apoyado la idea de que las nuevas células surgían sólo desde el interior de células preexistentes, cosa que se demostró errónea.

**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. Con lo cual, la historia evolutiva de los seres vivos podía representarse en un solo árbol de la vida donde las plantas, los animales, los hongos y los organismos unicelulares estaban conectados entre sí.

**1839-1846.** Purkinje y van Mohl, de manera independiente, llaman al contenido interior de las células, excuyendo al núcleo, protoplasma estudiando a

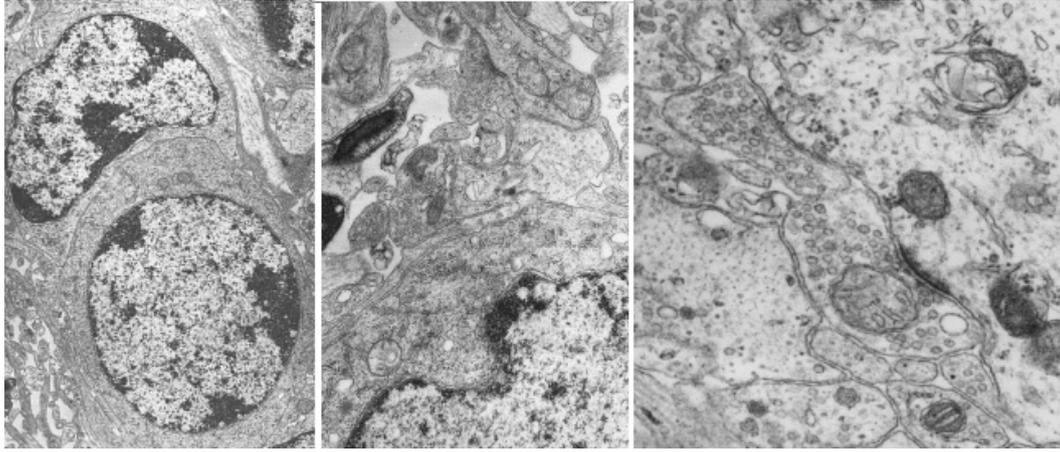
las células de las plantas. Previamente llamado sarcode por Dujardin (1835) en las células animales. Fue F. Cohn (1850) quién se dio cuenta que el protoplasma y el sarcode eran la misma cosa. Colocar a las células vegetales y animales en el mismo plano no era frecuente en aquella época. Puesto que la 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. Por esa época, se estableció que el protoplasma era el que controlaba la actividad celular por lo que la idea de membrana desapareció de nuevo como elemento fundamental de la célula. Esto era lógico puesto que con el microscopio no se puede ver la membrana.

**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.

**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, basándose en que experimentos de ósmosis y de trasiego de lípidos entre el protoplasma y el medio externo.

**1932.** Aparece el microscopio electrónico. Fue inventado en Alemania por M. Knoll y E. Ruska, y desarrollado en las décadas de los 30 y los 40 del siglo XX. El microscopio óptico usa el espectro de la luz visible, pero por sus propiedades de longitud de onda no puede discriminar dos puntos que estén a menos de 0.2 micras de distancia. Con el microscopio electrónico se pudieron estudiar estructuras internas de la célula que eran del orden de nanómetros (10-3 micras). 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



Imágenes tomadas en 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.

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.

## 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 se observan de forma aislada, constituyendo seres unicelulares, o como parte de organismos complejos multicelulares o pluricelulares. En este último caso, las células se asocian formando poblaciones que se reparten las funciones del organismo, especializándose cada tipo celular en una misión determinada.

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 físico-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 de laboratorio en los cuales se ha sintetizado un genoma bacteriano y se ha incluido en otra bacteria a la que previamente se le ha 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 en el laboratorio de una célula completa exclusivamente a partir de moléculas orgánicas. Recientemente se ha sintetizado un cromosoma eucariota completo (Annaluru et al., 2014).

## 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). Todo el desarrollo de la teoría de la aparición de las primeras células está basado en especulaciones y en experimentos de laboratorio que simulan las supuestas condiciones de la Tierra en sus orígenes. Estos experimentos apoyan en mayor o menor medida tales ideas. Puesto que es un proceso físico-químico surgen dos posibilidades interesantes. a) 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. Actualmente se están dando los primeros intentos serios para conseguirlo desde una rama de la biología denominada biología sintética. Ya se puede sintetizar en una máquina todo el ADN de una célula procariota y se ha conseguido sintetizar un cromosoma eucariota. 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, probablemente en muchos planetas y en muchas ocasiones, incluso en estos momentos.

Para investigar el origen de la vida deberíamos saber reconocer a un ser vivo. ¿Qué es un ser vivo? Intuitivamente somos capaces de identificar a los seres que consideramos vivos. Sin embargo, escribir una definición es más complicado. Podemos decir que es un organismo que tiene la cualidad de la vida. Esto es algo que los define sin ninguna duda. Pero nos encontramos con otro problema de definiciones: ¿Qué es la vida? No existe un consenso entre los científicos sobre las palabras que deben definir sin ninguna duda el concepto vida. Se da la paradoja de que la Biología, parte de la ciencia que estudia la vida y a los seres vivos, se ocupa de algo mal definido, casi una intuición. 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. O dicho de otro modo, un organismo debería cumplir con una serie de

propiedades si queremos considerarlo como que posee vida o está vivo. Sin embargo, tampoco existe consenso sobre cuántas y cuáles son esas propiedades, aunque se suelen incluir:

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

Este inconveniente de la definición de la vida afecta a la búsqueda de vida en otros planetas. Intuitivamente sabemos lo que buscamos pero sólo porque pudiera parecerse a lo que conocemos en la Tierra y no porque se ajuste a una definición que acote perfectamente qué es la vida o a un organismo vivo. Hoy en día no se descarta que parte de las moléculas orgánicas que se necesitan para crear la vida se dieran en otros planetas o en el propio espacio, y que tales componentes fueran transportados por asteroides y cometas hasta la Tierra. Sería plausible la existencia en otros planetas de organismos similares a los de la Tierra porque algunos planetas pudieron tener agua, como se ha demostrado en la Luna o en Marte, y posiblemente las condiciones para la aparición de la vida tal y como la entendemos en la Tierra.

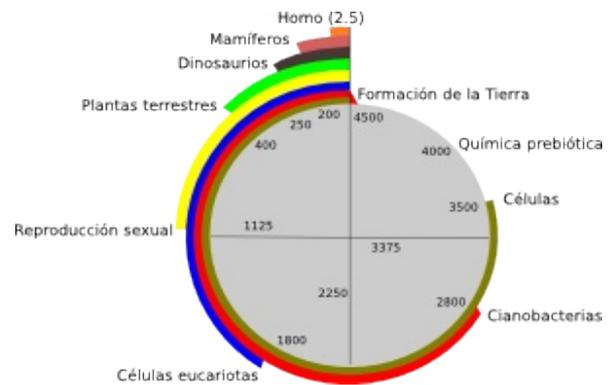
La teoría de la panspermia (literalmente, semillas en todas partes) postula un origen extraterrestre de la vida o de las semillas de la vida que llegaron a la Tierra. Hay observaciones que lo apoyan. Diversos asteroides, alguno marciano, contienen sustancias orgánicas complejas. Hoy se sabe que la química del Universo está plagada de sustancias carbonadas y, aunque no hay evidencias de que las primeras células llegaran del espacio exterior, sí se cree que la lluvia inicial de meteoritos que sufrió la Tierra en sus orígenes fue una fuente inmensa de moléculas orgánicas. De cualquier

manera todo el proceso del origen de la vida seguiría siendo un proceso físico-químico.

**¿Cuándo apareció la vida en la Tierra?** 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. Durante los 500 millones de años iniciales las condiciones no fueron muy propicias para la aparición de las células puesto que habría altas temperaturas, carencia de atmósfera protectora, una lluvia constante de meteoritos, etcétera. Pero sólo unos 1000-1200 millones de años después ya parece que hubo organismos microscópicos que dejaron restos orgánicos. Esto implica que el proceso físico-químico de formación de estos primeros organismos debió empezar antes de esos 1000-1200 millones de años, en una etapa denominada prebiótica.

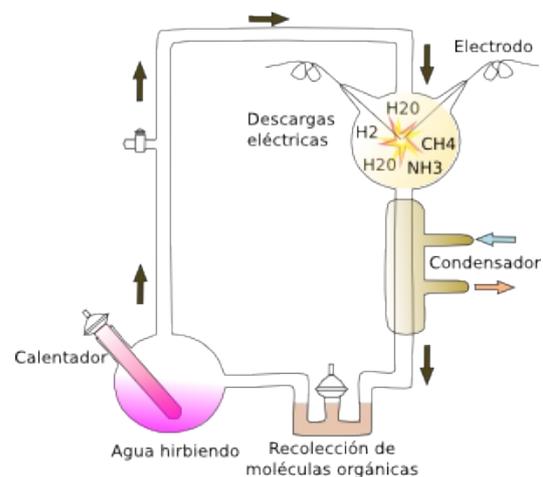
Intuitivamente podemos imaginar una serie de pasos necesarios para la aparición de las primeras células a partir de sustancias químicas. No hay acuerdo en el orden, ni en las condiciones o los protagonistas de ellas, pero de una otra forma estos pasos deben haberse producido:

**1.- Formación de moléculas orgánicas.** Las células están formadas por moléculas orgánicas que son los ladrillos de los que está hecha la vida, 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<sub>2</sub>, 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 (necesarios para formar nucleótidos). Éste fue el experimento que realizaron Miller y Urey intentando simular las condiciones primitivas. Ello no demuestra que estas moléculas se formaran así en el origen de la vida, pero es una prueba de que las moléculas orgánicas se pueden formar mediante reacciones físico-químicas. Además, debido a la diversidad de los ambientes terrestres se pudieron dar multitud de condiciones diferentes que favorecieron la creación de unas moléculas u otras. Hoy se tiende a situar esa síntesis prebiótica en las profundidades del mar, más concretamente en los alrededores de las fumarolas,



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

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.



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

**2.- 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. La

formación de polímeros es uno de los grandes problemas en las teorías del origen de la vida, puesto que no se ha encontrado un sistema de polimerización prebiótico que satisfaga completamente. 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. La catálisis por parte de estructuras minerales como polifosfatos o minerales catalíticos produce polímeros con secuencias aleatorias. Los minerales podrían haber servido como lugares de protección frente a las adversas condiciones atmosféricas y como sustratos o moldes para la polimerización y las reacciones químicas. En este punto se ha demostrado que ciertas arcillas son capaces de atraer moléculas orgánicas, entre ellas el ARN, y favorecer su polimerización. 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. Una idea que apoya el nacimiento de la célula en aguas dulces es la ausencia de iones divalentes como el calcio y el magnesio, los cuales desestabilizan las membranas y dificultan su autoensamblado. 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. Sobre estas membranas, las moléculas estarían próximas y en un entorno aportado por los lípidos que favorecería las reacciones químicas como las que se dan entre bases de nucleótidos y entre aminoácidos. Esta posibilidad es interesante puesto que resolvería el problema de cómo las membranas englobaron a unas moléculas determinadas y no a otras, y como se llegó a la primera protocélula.

**3.- 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. Esto es el egoísmo evolutivo; c) se gana una cierta independencia respecto a las alteraciones del medio externo favoreciendo la homeostasis interna. Las membranas lipídicas son fáciles de producir a partir de moléculas de ácidos grasos anfipáticos, es decir, que tienen una parte cargada eléctricamente y otra es hidrófoba. Los lípidos iniciales es probable que no fueran similares a los actuales, puesto que los actuales se sintetizan por un proceso metabólico complejo. Cualquiera que fueran los primeros lípidos, estas moléculas se organizaron en soluciones acuosas formando películas finas. Las dos cadenas de ácidos grasos que tienen los lípidos de membrana actuales permiten que se ensamblen en capas cuando están a una concentración de micromolar. Si tuvieran una sola cadena tendrían que estar en rangos de milimolar para formar membranas. Una longitud de cadena entre 14 y 10 carbonos en el ácido graso es la idónea para una mayor estabilidad. Adaptar la fluidez a una temperatura actual lo facilita los dobles enlaces y la presencia de colesterol. Los tipos de lípidos y condiciones en los que se organizaron para formar las primeras membranas se desconocen. Las membranas de los organismos vivos poseen las mismas moléculas anfipáticas: glicerofosfolípidos y esfingolípidos.

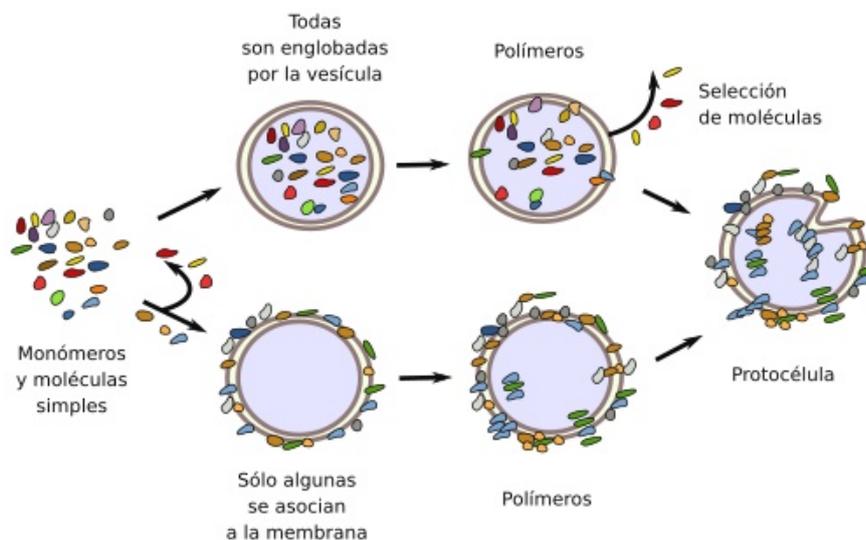
Hay dos posibilidades para la asociación entre moléculas como nucleótidos y aminoácidos y las membranas. a) Podemos especular que estas membranas iniciales formaron pequeñas bolsas o vesículas que englobaron poblaciones de moléculas. En otro momento, debido al crecimiento de su contenido interno, estas bolsas debieron adquirir la capacidad de estrangularse y dar dos unidades hijas con características semejantes a la parental. Las poblaciones de moléculas que englobaban deberían tener la capacidad incrementar su número. Este incremento se produciría por 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. Las membranas favorecen la concentración y la

producción de reacciones entre ellas. 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. El proceso de crecimiento y estrangulamiento de las vesículas con los polímeros sucedería de forma controlada posteriormente. Si esto fue así, cambiaría el orden de los acontecimientos puesto que las membranas serían las verdaderas protagonistas para la formación de las primeras protocélulas.

**4.- Autorreplicación de las primeras moléculas.** Una de las características que debieron adquirir los polímeros para aumentar su número y conseguir copias de sí mismos debió ser la capacidad de autorreplicación, es decir, la posibilidad de producir otras moléculas similares o idénticas a ellas mismas. Con ello se consigue la propiedad de la transmisión de la información, que es una de las propiedades de la vida. Esta información transmitida sería de dos tipos: secuencia de monómeros y organización espacial del polímero (¿genotipo y fenotipo?). Los materiales y la energía para producir tales descendientes estarían libres en el medio y podrían atravesar fácilmente las membranas. Dentro de cada vesícula membranosa se

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. Al dividirse la vesícula membranosa que los contiene producirían nuevos sistemas similares al primero (ver más abajo).

Suponiendo que el primer autorreplicante fuera una molécula, ¿qué molécula podría autorreplicarse? El ADN es básicamente inerte y tiene que ser manejado por las proteínas, que son las verdaderas trabajadoras de la célula. Las proteínas necesitan al ADN y el ADN a las proteínas. Entonces, ¿qué fue primero el huevo o la gallina (ADN o proteínas)? Todas las miradas se vuelven entonces al ARN. Esta idea se basa en la capacidad enzimática que poseen las moléculas de ARN (denominados por ello ribozimas). Por ejemplo, la maduración del ARNm de las células eucariotas por

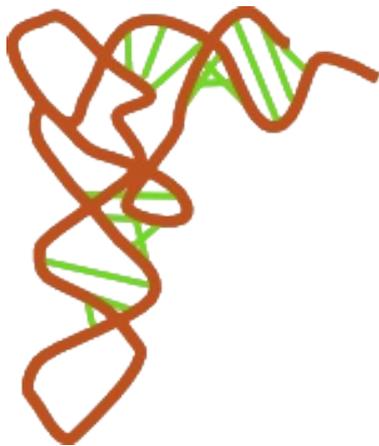


Modelo de "la vida fuera de la vesícula" en el que la membrana es el elemento clave para seleccionar, concentrar y favorecer las reacciones de las moléculas (modificado de Black y Blosser, 2016)

crearían réplicas moleculares más o menos exactas al original. Algunas de ellas tendrían mayor capacidad para autorreplicarse por lo que su proporción llegaría ser mayor que las otras variantes. Así, diferentes vesículas membranosas se enriquecerían en ciertas

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 las suya propia. Podrían usar como molde la complementariedad de su propia secuencia de nucleótidos. Pero además, la secuencia condiciona el plegamiento tridimensional de la molécula de ARN, lo que afecta a su estabilidad y a su actividad. Por tanto, la información de la secuencia de nucleótidos sería crucial para su estabilidad y capacidad de duplicación. 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. Así, la sopa inicial dentro de la vesícula se iría enriqueciendo en aquellas moléculas y sus variantes que se replicaran con más facilidad. Las secuencias ya no serían aleatorias sino que, el "genotipo" (la secuencia de bases) y el "fenotipo" (estructura espacial) conferirían a la molécula determinadas propiedades ventajosas. Por todo ello se ha propuesto que existió un mundo dominado por el ARN en la etapa prebiótica.



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, un "mundo metabólico" basado en sistemas de reacciones químicas también tiene apoyos. 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. Pero los defensores de esta teoría no niegan la existencia del ARN como molécula clave en el origen de la vida. Estos sistemas metabólicos podrían ser previos al entramado de reacciones del ARN, del que serían precursores. De hecho, algunos autores proponen que el ARN fue un parásito de estas reacciones que posteriormente pasó a formar parte de ellas y tomar el control.

### 5.- Interacciones entre moléculas diferentes.

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. Podríamos pensar en asociaciones de moléculas de ARN que en unión de polipéptidos favorecieron la replicación, o rutas metabólicas que interaccionaron con el ARN o el ADN. Con estas interacciones se seleccionarían no ya unas pocas moléculas sino grupos heterogéneos de moléculas que actuarían en cooperación, coevolución. Esto podría haber ocurrido hace 3,5 a 4 mil millones de años.

**6.- 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, lo cual sugiere que hubo una sola organización de moléculas de ARN y péptidos, de todas las posibles, que dieron lugar a todos los organismos actuales. 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).

**7.- ADN como principal soporte de la información.** Actualmente la información que transmiten los organismos a sus descendencia está codificada en forma de ADN y no de ARN o proteínas. 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. Se conocen enzimas que son capaces de realizar el paso de información contenida en el ARN al ADN, son la

retrotranscriptasas. Estas enzimas las contienen muchos virus, como el del SIDA, con un genoma de ARN que se convierte en ADN tras la infección. 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.

Existen muchas incertidumbres y controversias sobre todos y cada uno de estos pasos, y otros que no aparecen. Disputas que cuestionan el orden de los acontecimientos, el protagonismo de las moléculas, las condiciones necesarias para cada uno de ellos, etcétera. No cabe duda de que desentrañar el origen de la vida es un reto científico de primer orden.

## ORIGEN DE LOS EUCARIOTAS

Las primeras células que aparecieron en la Tierra fueron las células procariotas hace 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 muestras prolongaciones como son los flagelos que permiten la movilidad, y 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.

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 (destacan un complejo sistema de compartimentos membranosos internos, incluido el núcleo, y el citoesqueleto), 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).

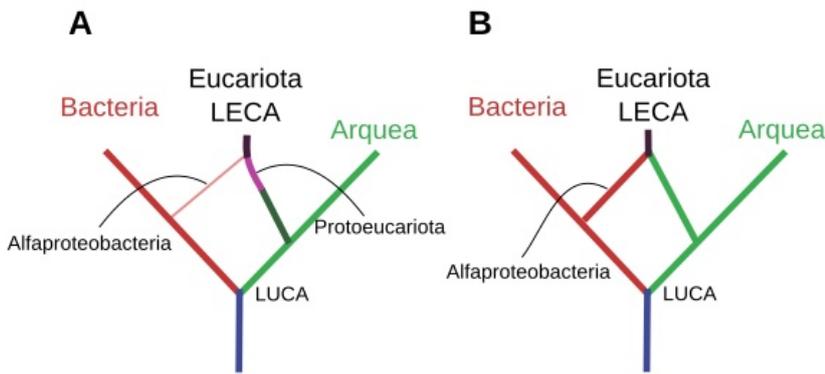
### ¿De donde surgieron las células eucariotas?

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 las 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 sola vez por la evolución. Mediante el estudio comparado

de genes se ha llegado a la conclusión 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 que LECA se formó a partir de células procariotas, pero ¿a partir de cual 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 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.

Atendiendo a los estudios filogenéticos (comparación de secuencias de los nucleótidos de algunos genes) se tiende a colocar a las eucariotas como descendientes de un grupo de arqueas. Actualmente se ha descubierto un grupo de arqueas denominada grupo Asgard, entre las que están las lokiarqueas, que son las procariotas más próximas evolutivamente a las eucariotas cuando se comparan secuencias de ciertos genes, incluidos aquellos relacionados con la remodelación de membranas y con el citoesqueleto. 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 homólogas 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



ramas distantes.

### ¿Cómo ocurrió?

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 complejo, tanto genómicamente como estructuralmente, y por tanto la endosimbiosis sólo fue un paso más en la evolución hasta LECA. Hay multitud de modelos que intentan explicar cómo ocurrió el proceso evolutivo que desembocó en LECA, pero hay dos líneas principales:

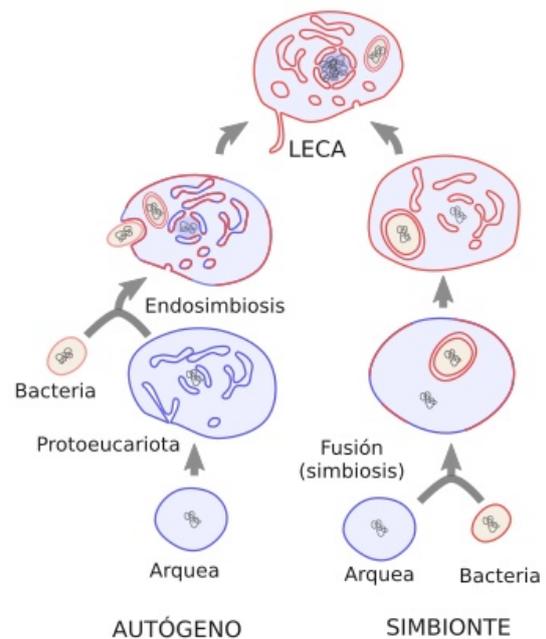
Modelo simbiote (o modelo 3D).

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. Las eucariotas serían una

En la imagen A se propone que las eucariotas se originaron a partir de una rama de las arqueas que por complejidad creciente se convirtieron en una protoeucariota, la cual incorporó una alfaproteobacteria que dio lugar a las mitocondrias, resultando entonces LECA (last eukaryote common ancestor). En la imagen B se propone que LECA se formó directamente por la fusión de una arquea y de una bacteria, sin formas anteriores protoeucariotas. Es decir, sería la fusión de los dos tipos celulares los que dispararían la eucariogénesis. LUCA (last universal common ancestor) es la célula de la que descienden todas las células actuales.

una fumarola y se asiló todo el ADN que contenía y posteriormente se estudió qué organismos había estudiando sólo el ADN. se han encontrado en lugares anóxicos, lo hace presuponer que las células eucariotas vivían en ambientes sin oxígeno y que sólo 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 las 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 aun sostiene que en realidad las 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



Modelos que explican la formación de la primera células euriota (LECA). Los colores de las membranas indican que tipo celular las controla (modificado de López-García y Moreira, 2015)

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: arqueas el ADN y bacteria el metabolismo. Hay una variante de este modelo en el 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 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 (o modelo 2D). Existiría una célula protoeucariota de procedencia arqueana que habría evolucionado de manera independiente adquiriendo la mayoría de las complejidades que aparecen en una célula eucariota actual, incluyendo endomembranas y citoesqueleto, pero aun no tendría a las mitocondrias. Tendría la capacidad fagocitar y en una de esas engulló a una alfaprotobacteria, que no fue digerida y pasó a vivir dentro de la proteucariota. 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). Pero además, el descubrimiento del grupo arqueano Asgard soporta mejor la hipótesis 2D, es decir, las eucariotas procederían de la fusión de los dos tipos de procariotas.

## ENDOSIMBIOSIS

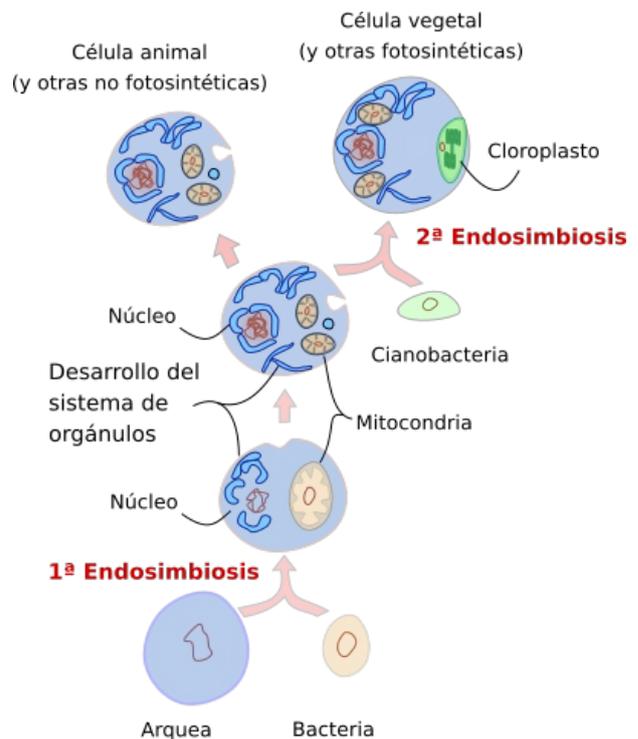
Se cree que todos los organismos han evolucionado a partir de un tipo celular que apareció hace unos 3500 millones de años denominado LUCA (en inglés, Last universal common ancestor). Esta célula debió ser sencilla, supuestamente semejante a los procariotas actuales. Sin embargo, la complejidad celular aumentó dando lugar a la aparición de las células eucariotas. Las células eucariotas 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.

Hoy en día se acepta que algunos orgánulos celulares de las células eucariotas se originaron por endosimbiosis. Mereschkovsky (1905, 1910) fue el primero en proponer que los cloroplastos son los descendientes de una célula procariota incorporada por una protoeucariota. A este proceso le llamó simbiogénesis, que derivó en el término endosimbiosis. Las mitocondrias y los cloroplastos constituyeron en el pasado formas libres de células primitivas procariotas. Estas células fueron incorporadas por otras células, llegado hasta a nuestros días transformadas en orgánulos celulares. Algunos autores han postulado que los peroxisomas, los cilios y los flagelos también se formaron por procesos de endosimbiosis, aunque hay poco soporte experimental.

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 DNA 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 no implica que una sea del huésped y la otra del hospedador. En el caso de los cloroplastos, lo que ocurrió en realidad, es que se perdió la cubierta de peptidoglicano, pero las dos membranas ya las poseía el huésped. 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 antepasados de los cloroplastos los antepasados de las cianobacterias actuales.

La teoría de la endosimbiosis postula una primera

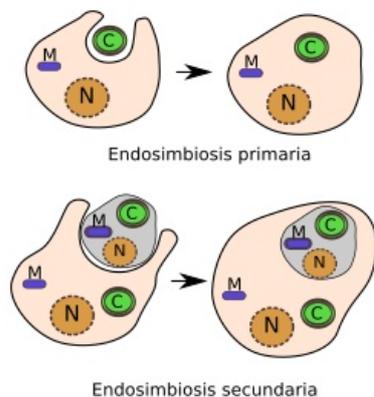


Sucesos que supuestamente llevaron a la aparición de las mitocondrias y a los cloroplastos de las células eucariotas. Ocurrió mediante dos procesos independientes de endosimbiosis. Las células procariotas que se convirtieron en cloroplastos se cree que fueron similares a las cianobacterias actuales.

fusión de procariotas. 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 fusión de las dos células. Posteriormente, tras un largo periodo de convivencia en el que la célula hospedadora desarrolló todo un sistema de orgánulos membranosos y un citoesqueleto, hubo una segunda colonización por parte de procariotas con clorofila, probablemente similares a las cianobacterias actuales, que dieron lugar a los cloroplastos, resultando en las células fotosintéticas como las de los vegetales, que poseen

tanto mitocondrias como cloroplastos. Se habrían producido endosimbiosis en serie y algunos autores hablan de la célula eucariota vegetal como una comunidad microbiana bien organizada.

Hoy se han descubierto "comunidades celulares" todavía más complejas. Una endosimbiosis primaria (no confundir con la primera endosimbiosis) resulta de asociación de una célula libre con otra célula, 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 de una alfa cianobacteria en un eucariota unicelular denominado *Paulinella chromatophora*. Los descendientes de las tres 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



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

mitocondrias y cloroplastos se "zampó" a otra eucariota que ya contenía cloroplastos y mitocondrias. 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 y a depender de la célula eucariota hospedadora. Se conocen hasta ahora tres sucesos independientes de endosimbiosis donde ha ocurrido 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.

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 cuál 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 tienen que dirigir sus productos hacia dianas concretas dentro de la célula. La gran ventaja es que el núcleo celular coordina el funcionamiento y división de los cloroplastos. Un fenómeno similar ha ocurrido con las mitocondrias.

Hoy en día se conocen muchos ejemplos de bacterias, pero ninguno de arqueas, que se localizan en células eucariotas a modo de simbiontes, incluso de bacterias dentro de arqueas, aunque no han llegado al grado de integración que observamos en mitocondrias 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 simbiontes son capaces de proveer moléculas que el hospedador necesita. Muchos invertebrados tienen bacterias que son intracelulares, llevan a cabo su ciclo de vida y pueden pasar a través de los gametos a su descendencia. Son simbiontes 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 endosimbiontes 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 fotosíntesis y de los productos resultantes se aprovecha el paramecio. Existen otros muchos ejemplos. Algunos simbiontes 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 simbiontes más integrados.

## BIBLIOGRAFÍA

Descubrimiento de la célula

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 Prerss. 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>

### Teoría celular

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.

### Origen de la célula

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 . RNA world - the dark matter of evolutionary genomics. *Journal of evolution biology*. 2006. 19(6):1768-1774.

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

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

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

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

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

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

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

### Origen de los eucariotas

Archivald, JM. 2015. Endosymbiosis and eukaryotic cell evolution. 2015. *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. 26: 476-485 .

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 .

### Endosimbiosis

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

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

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

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

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