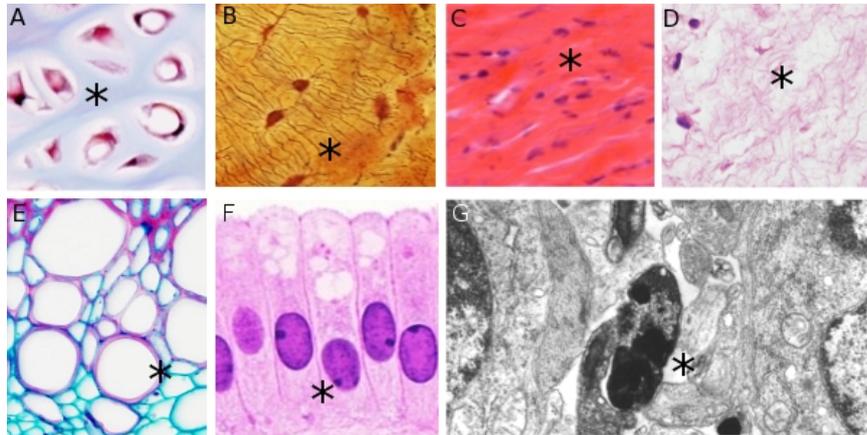


ATLAS de HISTOLOGÍA VEGETAL y ANIMAL

La célula

1. INTRODUCCIÓN



Manuel Megías, Pilar Molist, Manuel A. Pombal
Departamento de Biología Funcional y Ciencias de la Salud.
Facultad de Biología. Universidad de Vigo.
(Versión: Noviembre 2014)

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/canvas/Scribus>)

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).

ÍNDICE

1. Introducción	4
2. Diversidad celular	6
3. Descubrimiento	8
4. Teoría celular	12
5. Origen de la célula	13
6. Endosimbiosis	18

1. Introducción

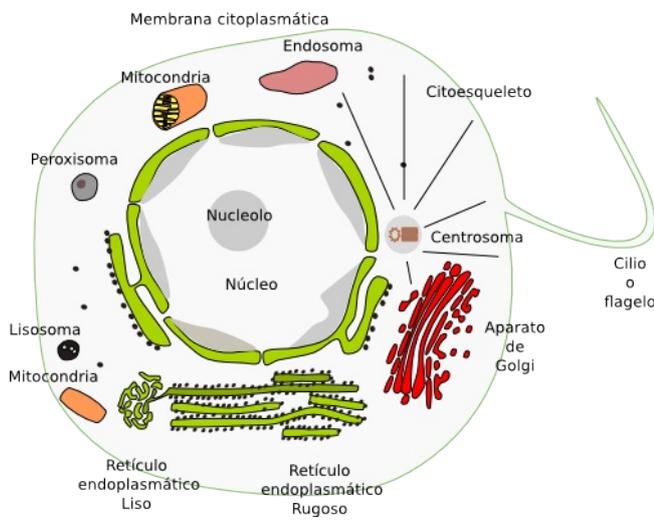
Esta parte del atlas está dedicada a la citología (más comúnmente denominada biología celular), y en ella vamos a estudiar la organización de la célula. Pero, ¿A qué llamamos célula? La siguiente es una buena definición: una célula es la unidad anatómica y funcional de los seres vivos. Las células pueden 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 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.

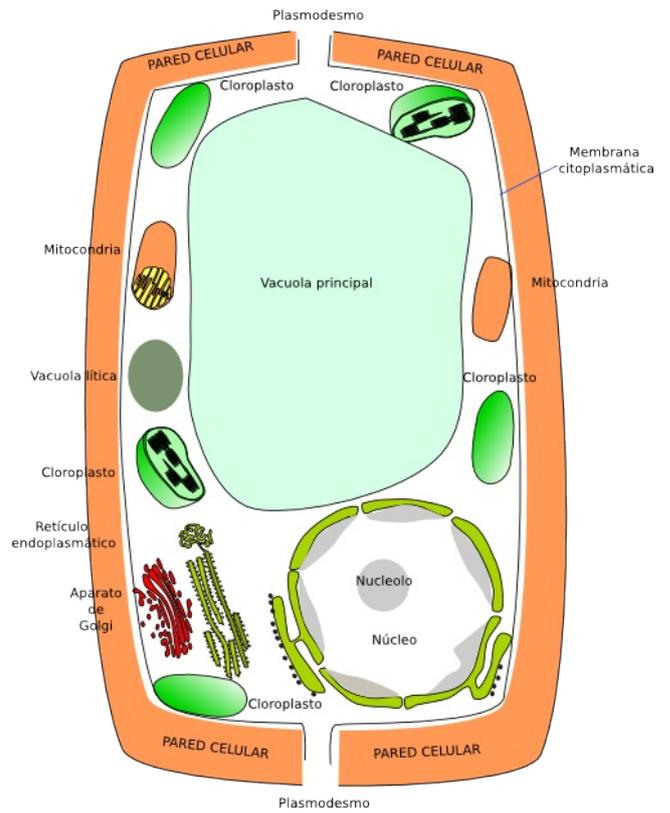
La célula eucariota posee compartimentos internos delimitados por membranas. Entre éstos se encuentra el núcleo, delimitado por una doble unidad de membrana, en cuyo interior se

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 citoplasma es el citosol más el conjunto de orgánulos.

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.



Esquema de los principales componentes de una célula animal.



Esquema de los principales componentes de una célula vegetal.

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

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 milímetros), es decir, la millonésima parte de un metro (10-6 metros). 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 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 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. Piénsese en el huevo de un avestruz, pero sólo en la yema, puesto que la clara no es parte de la célula. 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 .

Forma

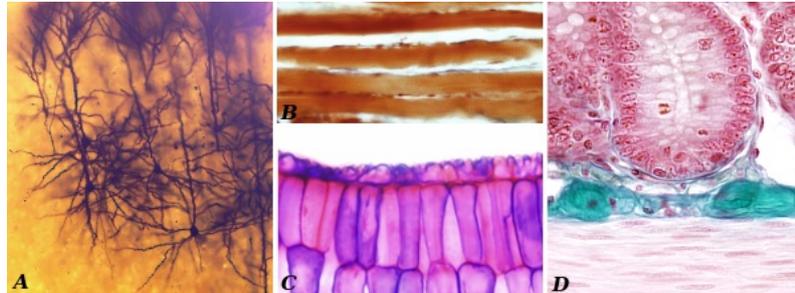
Es común representar a las células animales con formas redondeadas pero probablemente esa sea la forma menos común que adoptan en los organismos. La morfología de las células en los tejidos animales es diversa, ¡enormemente diversa! Puede variar desde redondeada a estrellada, desde multilobulada a filiforme. 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:

Función

Un organismo tiene que realizar numerosas funciones para mantener su integridad, las 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.



Algunos ejemplos de dimensiones celulares.



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.

3. 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 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:

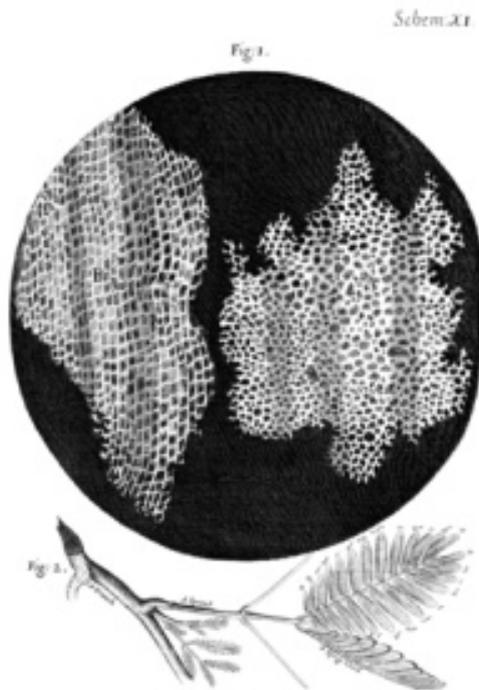
1600. A. H. Lippershey, Z. Janssen y H. Janssen (padre e hijo). Se les atribuye la invención del microscopio compuesto, es decir, colocar dos lentes de aumento, una a cada lado de un tubo. El perfeccionamiento de esta organización y de sus componentes permitiría observar más tarde a las células.

1610. Galileo Galilei describe la cutícula de los insectos. Había adaptado lentes del telescopio al microscopio. 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



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.

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.

Las lentes eran de muy mala calidad, con grandes aberraciones cromáticas, y los microscopistas aportaban mucha imaginación. Así, Gaultier d'Agosty 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 (observa los glóbulos rojos).

RECHERCHES
ANATOMIQUES ET PHYSIOLOGIQUES
SUR
LA STRUCTURE INTIME
DES ANIMAUX ET DES VÉGÉTAUX,

ET SUR LEUR MOTILITÉ.

PAR
M. H. DUTROCHET,

DOCTEUR EN MÉDECINE, CORRESPONDANT DE L'ACADÉMIE DE FRANCE DANS
L'ACADÉMIE ROYALE DES SCIENCES, MEMBRE RÉGULIER DE L'ACADÉMIE
ROYALE DE MÉDECINE, DES SOCIÉTÉS ANATOMIQUES, LITTÉRAIRES ET
MÉTÉOROLOGIQUES DE PARIS, DES ACADEMIES DE BOLOGNE, DE LYON,
DE TOULOUSE, ETC.,

AVEC DEUX PLANCHES.



A PARIS,

CHEZ J. B. BAILLIÈRE, LIBRAIRE.

RUE DE L'ÉCOLE DE MÉDECINE, N° 11.

1825.

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).

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. 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.

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

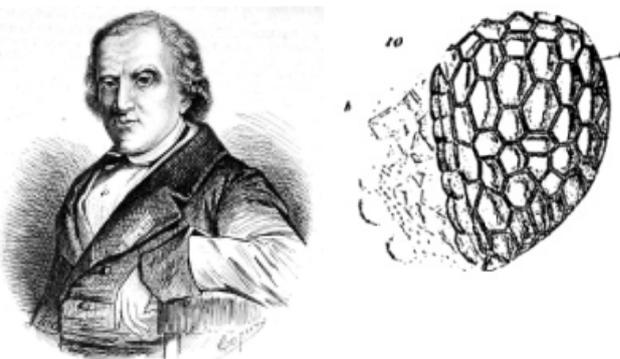
los seres vivos. Ésta sería globular al principio, como en los animales, y luego aire que después se llenaría con savia, como en los vegetales. También dijo que el crecimiento se produciría por adición de nuevos glóbulos. Sin embargo, es posible que lo que observara con sus microscopios fueran artefactos.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

1831. R. Brown descubre el núcleo.

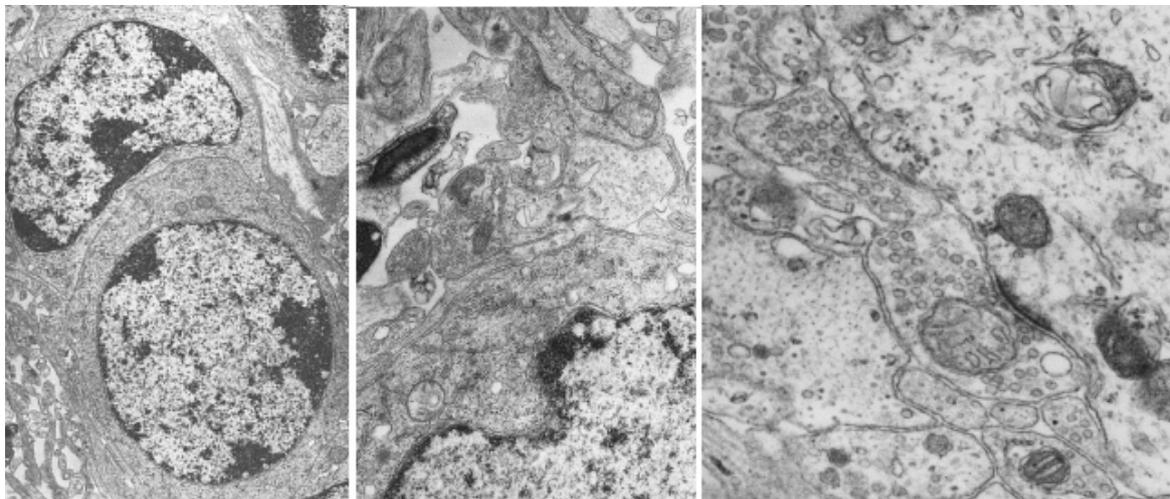
1838. M. J. Schleiden formaliza el primer axioma de la teoría celular para las plantas. Es decir, todas las plantas están formadas por unidades llamadas células. T. Schwann hizo extensivo ese concepto a los animales y por extensión a todos los seres vivos.

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 podría representarse en un solo árbol de la vida donde las plantas, los animales, los hongos y los organismos unicelulares estaban conectados entre sí.

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.

1932. Aparece el microscopio electrónico. 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). El interior de la célula eucariota se mostró complejo y rico en compartimentos. Hacia 1960 ya se había explorado la célula a nivel ultraestructural.



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.

Bibliografía específica

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

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

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

<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 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).

Bibliografía específica

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). 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

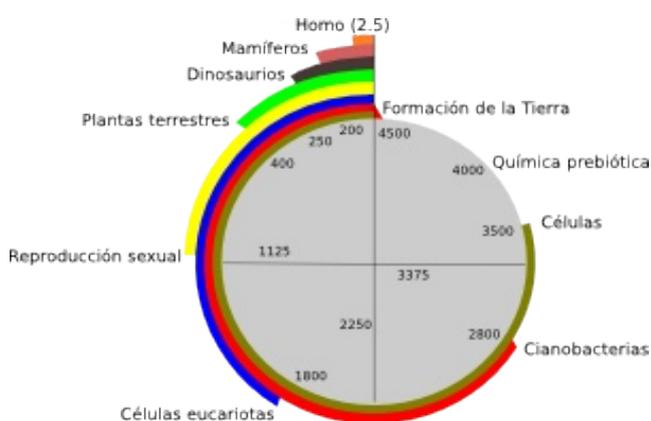
a los seres vivos, se ocupa de algo mal definido, casi una intuición. Actualmente se tiende a no proponer una definición sino a considerar a la vida como un conjunto de propiedades que debería poseer un organismo para ser considerado como vivo. O dicho de otro modo, un organismo debería cumplir con una 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.



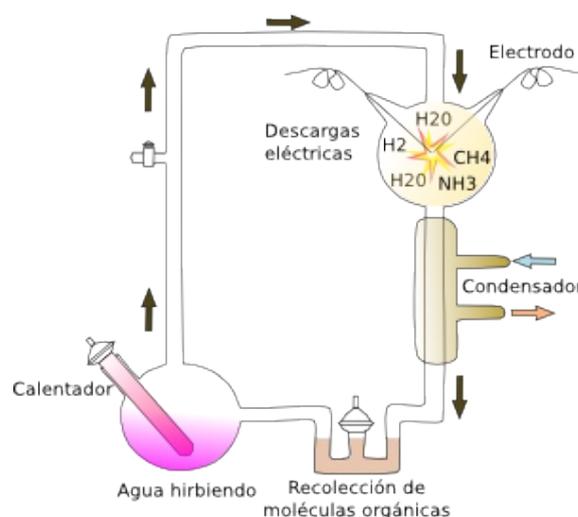
Secuencia temporal aproximada de la aparición de la vida en la Tierra y algunos de los organismos que emergieron después.

¿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 CO₂, 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



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.

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, 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.

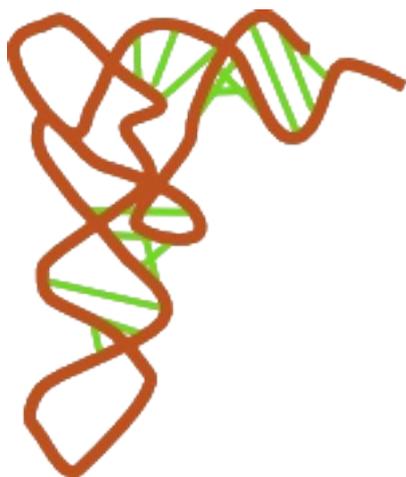
2.- Formación de polímeros. Ya tenemos moléculas orgánicas, pero las más importantes para la célula suelen aparecer en forma de polímeros complejos y no como moléculas simples: las cadenas de aminoácidos forman las proteínas y los polinucleótidos forman el ADN y el ARN. La formación de polímeros es uno 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.

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. Estas moléculas se organizan en soluciones acuosas formando películas finas. Las membranas de los organismos vivos poseen las mismas moléculas anfipáticas: glicerofosfolípidos y esfingolípidos. Podemos especular que estas películas 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.

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 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 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 membranosas que los contiene producirían nuevos sistemas similares al primero (ver más abajo).



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.

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 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. 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.

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 membranosas), 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.

Bibliografía específica

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.

Peretó 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.

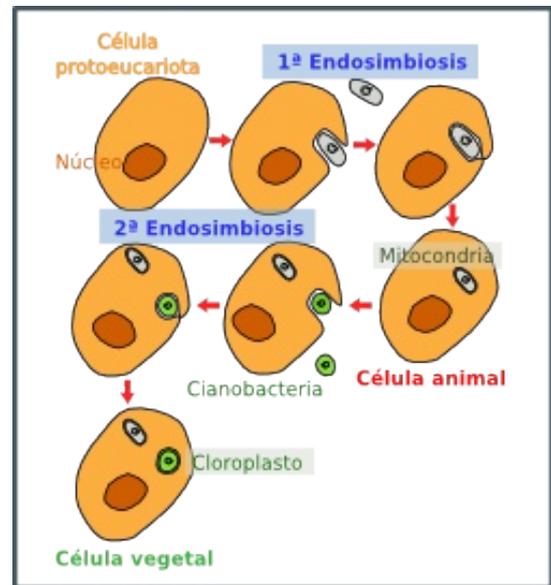
6. ENDOSIMBIOSIS

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 de estas primeras células aumentó dando lugar a la aparición de las células eucariotas. Los primeros restos fósiles apuntan a que estas células eucariotas estaban ya presentes hace unos 1500 millones de años, pero se cree que aparecieron mucho antes. Las células eucariotas tienen compartimentos membranosos internos como el núcleo y diversos orgánulos como retículo endoplasmático, aparato de Golgi, endosomas, mitocondrias, cloroplastos, etcétera.

Una teoría que explica la complejidad membranosa de las células eucariotas es la denominada teoría autógena, que postula que la aparición de las células eucariotas se debió a una complejidad creciente de la membrana plasmática que fue formando los orgánulos internos mediante invaginaciones o pliegues que se introdujeron en la célula y terminaron por desprenderse hasta formar compartimentos membranosos internos. Sin embargo, no se han encontrado formas con complejidad intermedia entre procariotas y células eucariotas, aunque algunas cianobacterias poseen cisternas membranosas internas dedicadas a la fotosíntesis.

Independientemente de cómo se formara este protoeucariota hoy en día se acepta que algunos orgánulos celulares se originaron por endosimbiosis. Mereschkovsky (1905, 1910) fue el primero en proponer que los cloroplastos eran los descendientes de una célula procariota incorporada por una eucariota. 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 englobadas e incorporadas por células protoeucariotas. En realidad se cree que fue una mala digestión, es decir, que las células protoeucariotas las comieron, las fagocitaron, pero no fueron capaces de

digerirlas. Así quedaron en el interior del protoeucariota y con el tiempo se hicieron simbioses y han llegado hasta a nuestros días transformadas en orgánulos celulares.



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 de las células procariotas en las células protoeucariotas. Las células procariotas que se convirtieron en cloroplastos se cree que fueron similares a las cianobacterias actuales.

No todos los orgánulos celulares se pueden explicar por endosimbiosis, por lo que la teoría autógena aún serviría para explicar la formación de algunos compartimentos membranosos como el retículo endoplasmático, el aparato de Golgi, las vacuolas o la envuelta nuclear, mientras que la teoría de la endosimbiosis serviría para explicar la existencia de las mitocondrias y los cloroplastos. Algunos autores postulan que los peroxisomas, los cilios y los flagelos también se formaron por procesos de endosimbiosis, aunque hay poco soporte experimental. La teoría autógena se postula como firme candidata para explicar la aparición de los orgánulos que participan en el tráfico vesicular puesto que hay

algunas observaciones que la apoyan:

a) Existen procariotas que pueden tener membranas internas, no homólogas a los orgánulos de los eucariotas, pero sugieren que se pueden producir en las células procariotas.

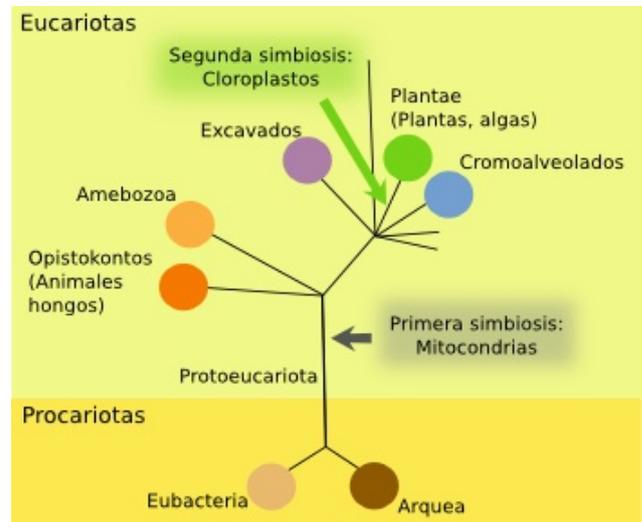
b) Los orgánulos que forman parte del tráfico vesicular están presentes en todas las células eucariotas por lo que es posible que estuvieran presentes en el ancestro común.

c) Se han encontrado en bacterias algunas de las proteínas que se consideran homólogas a aquellas que participan en el tráfico vesicular de eucariotas. Por ejemplo, los translocadores del retículo endoplasmático tienen sus homólogos en las membranas de las bacterias, indicando que la membrana del retículo sería derivada de la plasmática de bacterias.

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 y la doble membrana de estos orgánulos sugiere una incorporación por invaginación de la membrana del protoeucariota. La membrana interna sería de origen procariota y la externa de origen protoeucariota. Mitocondrias y cloroplastos fueron inicialmente organismos libres que se incorporaron o se internaron en células mayores y que llegaron a tal grado de dependencia que terminaron por perder su autonomía.

La teoría de la endosimbiosis postula una primera invasión de procariotas que poseían una gran capacidad de consumir oxígeno, de los cuales resultaron las mitocondrias. El oxígeno por encima de ciertas concentraciones es tóxico y en aquella época el oxígeno debía estar presente en altas concentraciones. La capacidad de eliminarlo debió ser un beneficio para la propia célula protoeucariota. Posteriormente hubo una segunda colonización por parte de procariotas con clorofila, se cree que fueron 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 habría producido una endosimbiosis en serie y algunos autores hablan de la célula eucariota vegetal como una comunidad microbiana bien organizada.

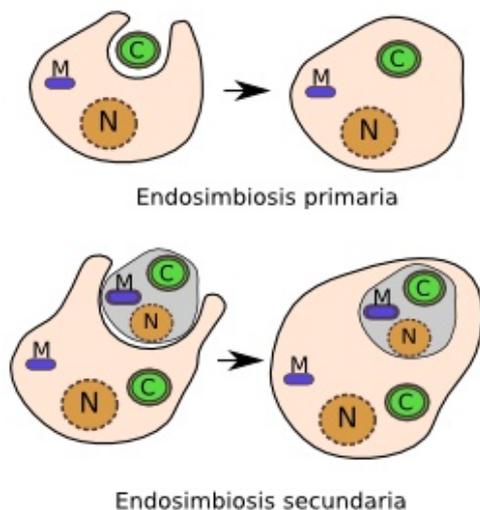


Relaciones filogenéticas de los distintos tipos celulares y cuándo se supone que ocurrieron las dos endosimbiosis aceptadas hoy en día que dieron lugar a las mitocondrias y a los cloroplastos, respectivamente. Ello no excluye endosimbiosis posteriores. Nótese que no se coloca un ancestro común. Este aspecto no está aún resuelto. Modificado de Simpson et al. 2002

Todavía hay comunidades microbianas más complejas. La endosimbiosis primaria resulta de asociaciones ancestrales (30 a 270 millones de años) y que suponen una gran alteración del ADN de la bacteria y del hospedador, que se ha adaptado para mantenerla. Los descendientes de la bacteria, mitocondrias y cloroplastos, tienen menos genes que una bacteria normal y guardan los imprescindibles para su ciclo dentro del hospedador. Una endosimbiosis secundaria ocurrió cuando una célula eucariota con 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 y a depender de la célula eucariota hospedadora. La endosimbiosis terciaria resulta cuando una célula eucariota que

había sufrido una endosimbiosis secundaria incorpora a otra eucariota que también 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. 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.



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

Hoy en día se conocen muchos ejemplos de bacterias, pero ninguno de arqueas, que se localizan en células eucariotas a modo de simbioses, 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 procariotas y eucariotas. Cualquiera que sea el tipo, los simbioses son capaces de proveer moléculas que el hospedador necesita. En

muchos invertebrados estas bacterias son intracelulares, 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 huésped 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 fotosíntesis y de los productos resultantes se aprovecha el paramecio. Existen otros muchos ejemplos. Algunos simbioses secundarios no son permanentes y producen infecciones horizontales, 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 específica

- Dacks JB, Field MC. Evolution of the eukaryotic membrane-traffic 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.