

# El origen de las células eucariotas

*Animales, plantas y hongos deben su existencia a una transformación en virtud de la cual bacterias diminutas y elementales se convirtieron en células grandes y dotadas de una organización compleja*

Christian de Duve

Hace unos 3700 millones de años aparecieron sobre la Tierra los primeros seres vivos. Eran microorganismos pequeños, unicelulares, no muy distintos de las bacterias actuales. A las células de ese tenor se las clasifica entre los procariotas, porque carecen de núcleo (*karyon* en griego), un compartimento especializado donde se guarda la maquinaria genética. Los procariotas alcanzaron pleno éxito en su desarrollo y multiplicación. Gracias a su notable capacidad de evolución y adaptación, dieron origen a una amplia diversidad de especies e invadieron cuantos hábitats el planeta podía ofrecerles.

La biosfera estaría repleta de procariotas si no se hubiera dado el avance extraordinario del que surgió una célula perteneciente a un tipo muy distinto: eucariota, es decir, que posee un núcleo genuino. (El prefijo *eu*, de origen griego, significa "bueno".) Las consecuencias de este acontecimiento marcaron el inicio de una nueva época. En nuestros días todos los organismos pluricelulares están constituidos por células eucariotas, que tienen una complejidad mucho mayor que las procariotas. Si no hubieran aparecido las células eucariotas, no existiría ahora la extraordinaria variedad, tan rica en gamas, de la vida animal y vegetal en nuestro planeta; ni tampoco habría hecho acto

de presencia el hombre para gozar de tanta diversidad y arrancarle sus secretos.

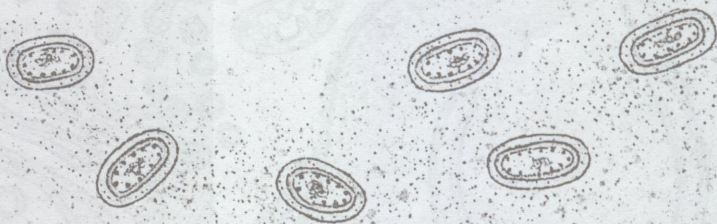
Las células eucariotas surgieron con toda probabilidad de antepasados procariotas. Pero, ¿cómo? De entrada se trata de una cuestión difícil de abordar. No han sobrevivido representantes de las etapas intermedias, ni nos han dejado fósiles que proporcionen alguna pista directa. Sólo podemos examinar el producto eucariota final, algo realmente diferente de cualquier célula procariota. Sin embargo, el problema ha dejado de ser insoluble. Con las herramientas de la moderna biología, los investigadores han descubierto parentescos reveladores entre bastantes rasgos eucariotas y procariotas, que arrojan luz sobre el proceso a través del cual los eucariotas pudieron originarse a partir de células procariotas.

Para poder apreciar esa asombrosa trayectoria de la evolución necesitamos conocer, siquiera en sus grandes líneas, las diferencias fundamentales entre ambos tipos de células. Las eucariotas tienen un tamaño mucho mayor que las células procariotas (en términos de volumen unas 10.000 ve-

ces); asimismo, el depósito de su información genética está mucho más organizado en las primeras. En las células procariotas todo el archivo genético se halla constituido por un solo cromosoma, formado por una ristra de ADN circular que está en contacto directo con el resto de la célula. En las células eucariotas la mayor parte del ADN se almacena, de un modo mucho más estructurado, en los cromosomas. Estos se agrupan a su vez dentro de un recinto central bien definido, el núcleo. La región que rodea el núcleo (el citoplasma) está segmentada por una serie de membranas que dan lugar a una elaborada red de compartimentos que cumplen funciones muy dispares. Los elementos esqueléticos del interior citoplasmático aportan a las células eucariotas el sostén estructural interno. Con la ayuda de diminutos motores moleculares, tales elementos capacitan a las células para que los compartimentos intercambien entre sí su contenido y los propulsen en sus movimientos de un sitio a otro.

Además, la mayoría de las células eucariotas se distinguen de las pro-

1. CELULAS procariotas y eucariotas. Difieren en tamaño y complejidad. Las primeras (*derecha*) miden en torno a un micrometro de diámetro; el de las células eucariotas oscila entre diez y treinta micrometros. Estas últimas, representadas aquí por un alga verde hipotética (*página siguiente*), presentan múltiples estructuras especializadas y diversas, incluido un núcleo diferenciado que contiene el conjunto principal del material genético de la célula.



CELULAS PROCARIOTAS

cariotas por la existencia, en su citoplasma, de varios millares de estructuras organizadas, los orgánulos, cuyo tamaño viene a ser el de una célula procariota. Entre los orgánulos, destacan los peroxisomas (que realizan diversas funciones metabólicas), las mitocondrias (centrales energéticas de las células) y, en las algas y células vegetales, los plastos (donde acontece la fotosíntesis). Con semejante variedad de orgánulos e intrincadas estructuras internas, hasta los eucariotas unicelulares, pensemos en levaduras o amebas, resultan organismos dotados de extraordinaria complejidad.

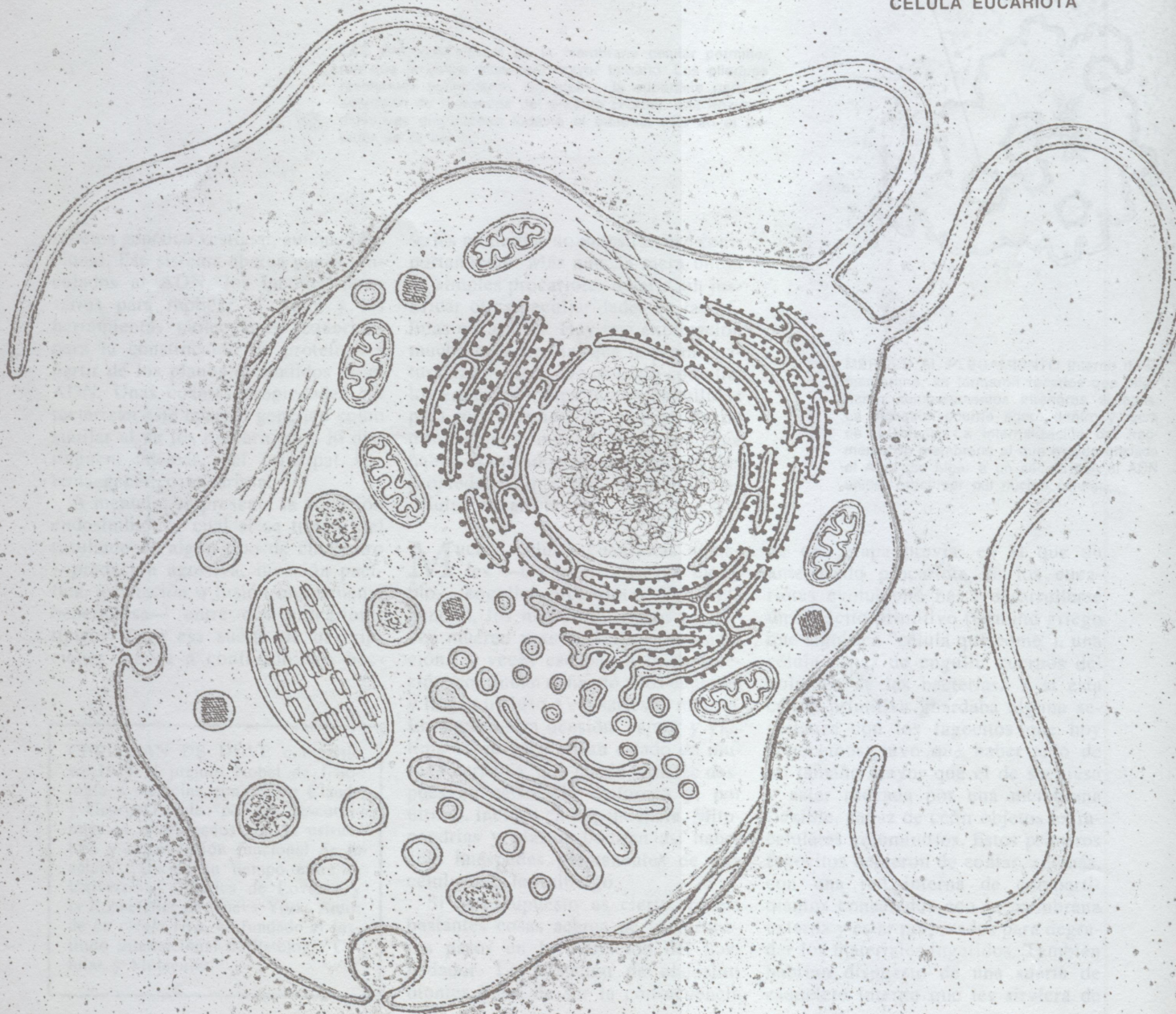
La organización de las células procariotas es mucho más rudimentaria.

Y, sin embargo, procariotas y eucariotas están, sin ningún género de dudas, emparentados. Eso se hace patente en cuanto nos fijamos en sus múltiples semejanzas genéticas. Se ha podido establecer la época aproximada en que la rama eucariota se desprendió del tronco procariota. Dicha divergencia comenzó en un pasado remoto, distante probablemente más de 3000 millones de años. Los acontecimientos posteriores en el desarrollo de los eucariotas, que pudieron suceder en el transcurso de más de mil millones de años, estarían aún envueltos en el misterio si no hubiera sido por una pista iluminadora, surgida del análisis de numerosos orgánulos alojados en el citoplasma.

Desde hacía más de un siglo, venían los biólogos sospechando que las mitocondrias y los plastos descendían de bacterias adoptadas por alguna célula hospedadora como endosimbiontes (etimológicamente, "vivir juntos en el interior"). Pero la idea no empezó a gozar del favor de los expertos hasta que la recuperó Lynn Margulis en 1967, quien trabajaba en la Universidad de Boston; desde entonces Margulis la ha defendido con ardor, al principio no sin fuerte oposición. No necesitamos ya de sus dotes persuasivas. Las pruebas del origen bacteriano de mitocondrias y plastos son hoy aplastantes.

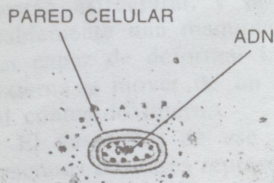
Los datos más convincentes son la presencia en estos orgánulos de un

#### CELULA EUCARIOTA



## Primeros pasos en la evolución de una célula eucariota

La transformación de una célula procariota en eucariota pudo haber comenzado con la serie de cambios esquematizados en estas dos páginas.



CON LA PERDIDA DE LA PARED CELULAR empezaría probablemente todo. La célula se quedó revestida de sólo una membrana flexible con muchos ribosomas adosados (*puntos negros*); en los ribosomas se ensamblan las proteínas que sirven aquí para la síntesis de enzimas digestivas que se liberan al exterior.

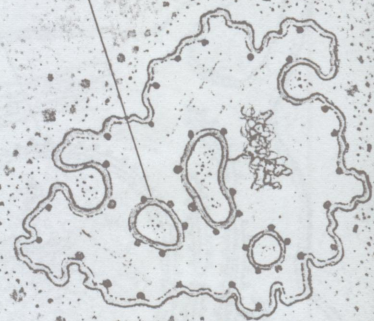


LAS ONDULACIONES de la membrana celular permitieron que la célula alcanzara mayor tamaño. Los pliegues resultantes aumentaron, en efecto, la superficie para la absorción de nutrientes del entorno (*verde*). Las enzimas digestivas degradaban todavía el material sólo en el exterior de la célula.

ONDULACION DE LA MEMBRANA



VESÍCULA INTRACELULAR



MERCED AL PLEGAMIENTO interno de la membrana, se formaron recodos que originaron compartimentos interiores aislados. La digestión ocurría ahora dentro y fuera de la célula. La internalización del fragmento de membrana al que estaba anclado el ADN dio lugar a un sáculo con el ADN unido, precursor del núcleo celular.

sistema genético vestigial, aunque funcional. Ese sistema abarca genes vinculados al ADN, los medios necesarios para replicar el ADN y las herramientas moleculares requeridas para la construcción de proteínas a partir de los planos escondidos en el ADN. Unas cuantas propiedades caracterizan este aparato genético como similar al de los procariotas y lo distinguen, además, del principal sistema genético eucariota.

A menudo, se presenta la adopción endosimbiótica cual si se tratara del resultado de algún tipo de encuentro —predación agresiva, invasión pacífica, asociación o fusión mutuamente beneficiosa— entre dos procariotas típicos. Pero esa suerte de descripciones induce a confusión: las bac-

terias modernas no muestran ese comportamiento. Más aún, la mera unión de simples procariotas dejaría sin justificar otras peculiaridades de las células eucariotas. Hay una explicación mucho más directa, que la propia naturaleza sugiere. De acuerdo con ella, los endosimbiontes fueron engullidos para alimentación de una célula de dimensiones mucho mayores, que había adquirido ya muchas de las propiedades que hoy definen a las células eucariotas.

Muchas células eucariotas actuales —los leucocitos, por ejemplo— engullen procariotas. Por regla general, los microorganismos atrapados mueren y se someten a degradación. A veces escapan a la destrucción, continúan dañando a los captores y llegan incluso a causarles la muerte. En alguna rara ocasión, captor y víctima sobreviven en un estado de mutua tolerancia, que puede tornarse después en asistencia recíproca y, por último, incluso en dependencia. Mitochondrias y plastos podrían así haber sido huéspedes permanentes de una célula que los albergó.

Si este supuesto es cierto, revela bastantes cosas acerca de los primeros pasos en la evolución del hospedador. La adopción de endosimbiontes hubo de ser la consecuencia

de una etapa previa, en la que un antepasado procariota de los eucariotas evolucionó hasta desarrollarse un fagocito primitivo (término griego que significa "célula que come"), una célula capaz de engullir cuerpos del volumen de las bacterias. Y si esta célula primitiva guardaba alguna semejanza con los fagocitos que hoy conocemos, tuvo que haber sido de un tamaño mayor que el de su presa y estar rodeada por una membrana flexible, capaz de ceñir objetos extracelulares voluminosos. Estos primeros fagocitos debieron de contar, además, con una red interna de compartimentos conectados con la membrana externa y estar preparados para degradar los materiales ingeridos. También habrían dispuesto de una suerte de esqueleto interno que les sirviera de

CHRISTIAN DE DUVE compartió en 1974 el premio Nobel de fisiología y medicina con Albert Claude y George Palade "por sus descubrimientos relacionados con la estructura y organización funcional de la célula". Divide su tiempo entre la Universidad Católica de Lovaina y la Rockefeller de Nueva York. Autor de *La célula viva*, ha fundado el Instituto Internacional de Patología Celular y Molecular.

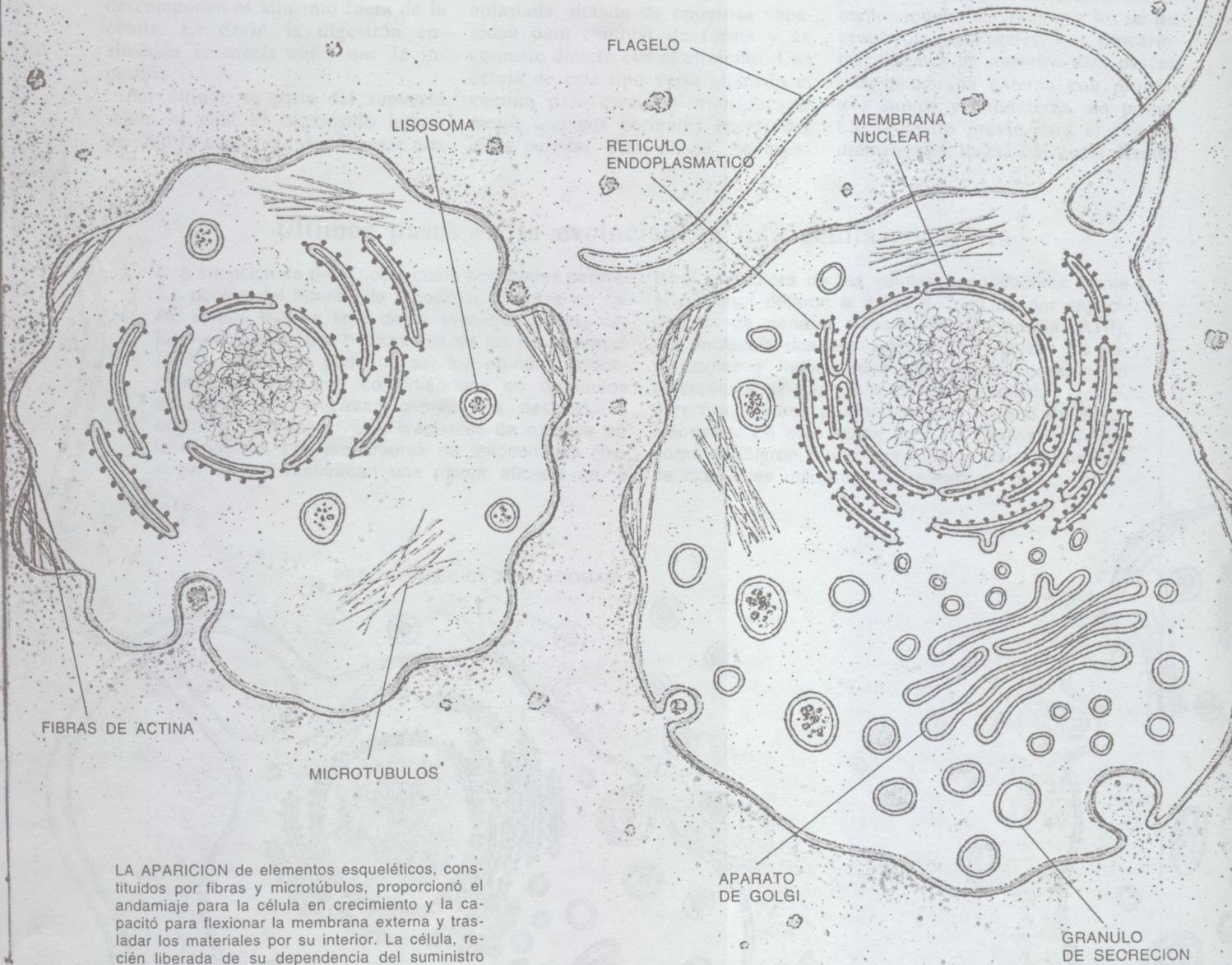
sostén estructural, y portarían probablemente una maquinaria molecular capaz de deformar la membrana externa y mover de un sitio a otro el contenido interno.

El desarrollo de ese tipo de estructuras celulares representa la esencia de la transición de procariotas a eucariotas. El problema mayor estaría en el diseño de una explicación plausible de la construcción progresiva de estos rasgos que fuera congruente con la operación de la se-

lección natural. Cada cambio pequeño introducido en la célula tiene que haber incrementado su posibilidad para sobrevivir y reproducirse (con una ventaja selectiva), de suerte que la innovación se extendiera con rapidez por el conjunto de la población.

¿Qué fuerzas habrán impulsado la evolución de un procariota primitivo hacia una moderna célula eucariota? Antes de responder a la cuestión es forzoso hacer algunas consideraciones y aceptar ciertos supuestos. En

primer lugar, que la célula ancestral se alimentaba de los desechos excretados por otros organismos; era lo que los biólogos denominan heterótrofo. Vivía, pues, en un medio donde encontraba el alimento. Quizá residiera, y ésa es una posibilidad interesante, en colonias mixtas de procariotas del estilo de las que han fosilizado en capas rocosas de estromatolitos. Todavía hoy perviven colonias de estromatolitos, formadas por capas de heterótrofos cubiertas



LA APARICION de elementos esqueléticos, constituidos por fibras y microtúbulos, proporcionó el andamiaje para la célula en crecimiento y la capacidad para flexionar la membrana externa y trasladar los materiales por su interior. La célula, recién liberada de su dependencia del suministro de alimentos, aprendió a engullir macropartículas y digerirlas en su interior. Acabó absorbiendo todo su alimento de esta forma, utilizando enzimas que se vertían a los sáculos digestivos por medio de una red de compartimentos interiores en expansión. Algunos de estos compartimentos se aplanaron y rodearon el conjunto, cada vez mayor, de ADN.

POR FIN, SE DESARROLLO un fagocito primitivo, como consecuencia de una serie creciente de cambios evolutivos. Esta célula utilizaba flagelos, proyecciones en forma de látigo, para su propulsión. El fagocito adquirió también un núcleo verdadero (a medida que los compartimentos que rodeaban el ADN se fundieron entre sí), junto con una familia cada vez más compleja de estructuras celulares que evolucionaron a partir de trozos internalizados de la membrana celular.

por organismos fotosintéticos que se multiplican con la ayuda de la luz solar y suministran alimentos a las capas subyacentes. El registro fósil nos revela que ese tipo de colonias existía ya hace más de 3500 millones de años.

De acuerdo con una segunda hipótesis, corolario de la primera, el organismo ancestral tenía que digerir su alimento. Debemos suponer que ello sucedió (a la manera de lo que observamos en la mayoría de los modernos procariotas heterótrofos) por medio de enzimas segregadas que descomponen el alimento fuera de la célula. Es decir, la digestión enzimática acontecía antes que la ingestión.

Por último, se parte del supuesto según el cual el organismo habría perdido la capacidad de elaborar una

pared celular, la cubierta rígida que rodea la mayoría de los procariotas y que les proporciona el sostén y protección estructural necesarios frente a las agresiones externas. Pese a su fragilidad, existen todavía, incluso en ambientes hostiles, formas desnudas de este tipo que poseen vida independiente. En el caso que estamos considerando, la colonia de estromatolitos ofrecería al organismo primitivo un refugio excelente.

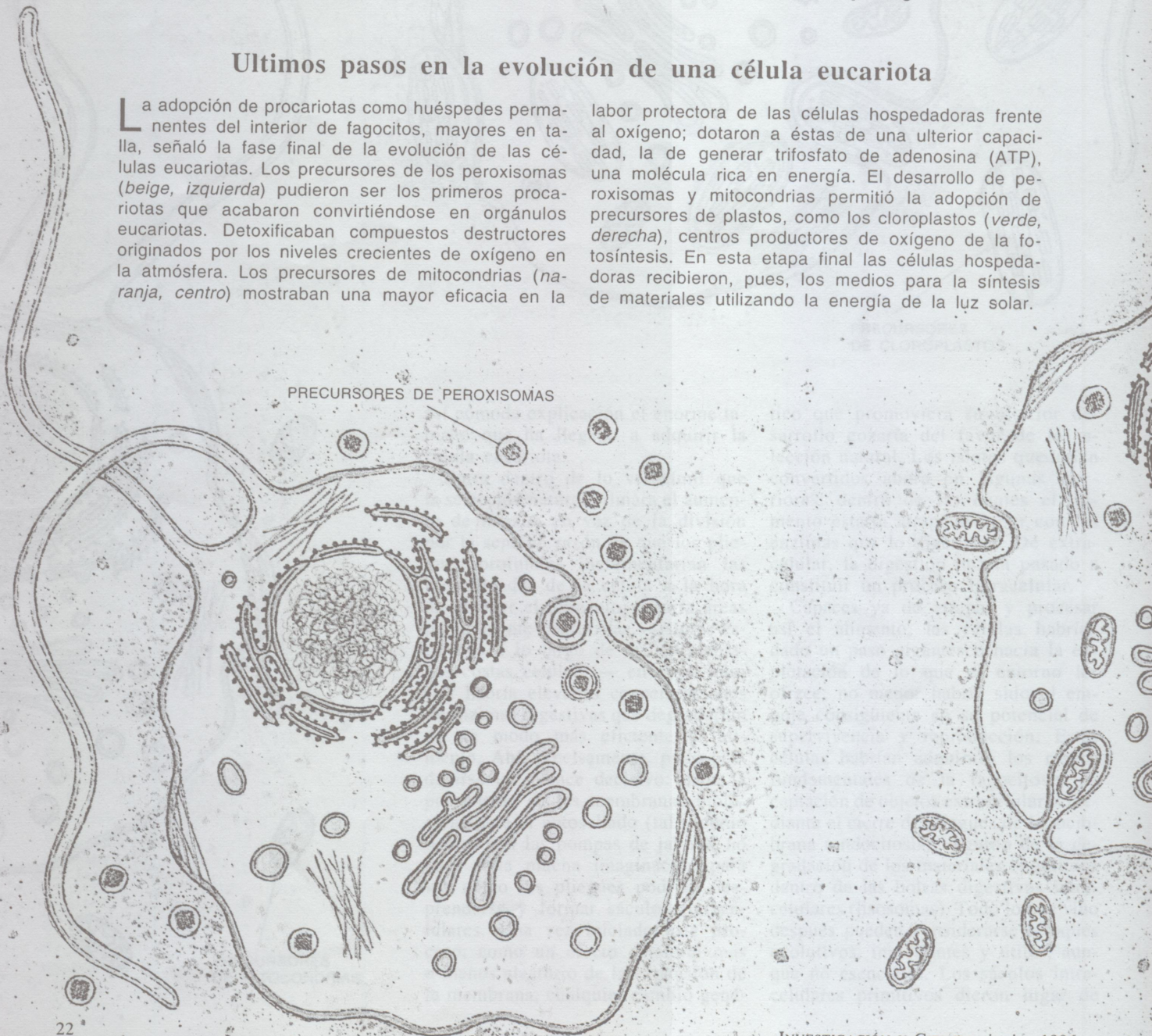
Acceptadas estas tres premisas, podemos imaginarnos el organismo ancestral como una burbuja flexible, aplastada, dotada de poderosa capacidad para cambiar de forma y en contacto directo con el alimento. Una célula de este tipo vería allanado el camino para crecer y multiplicarse mejor que sus parientes encerrados entre paredes. Para crecer, no nece-

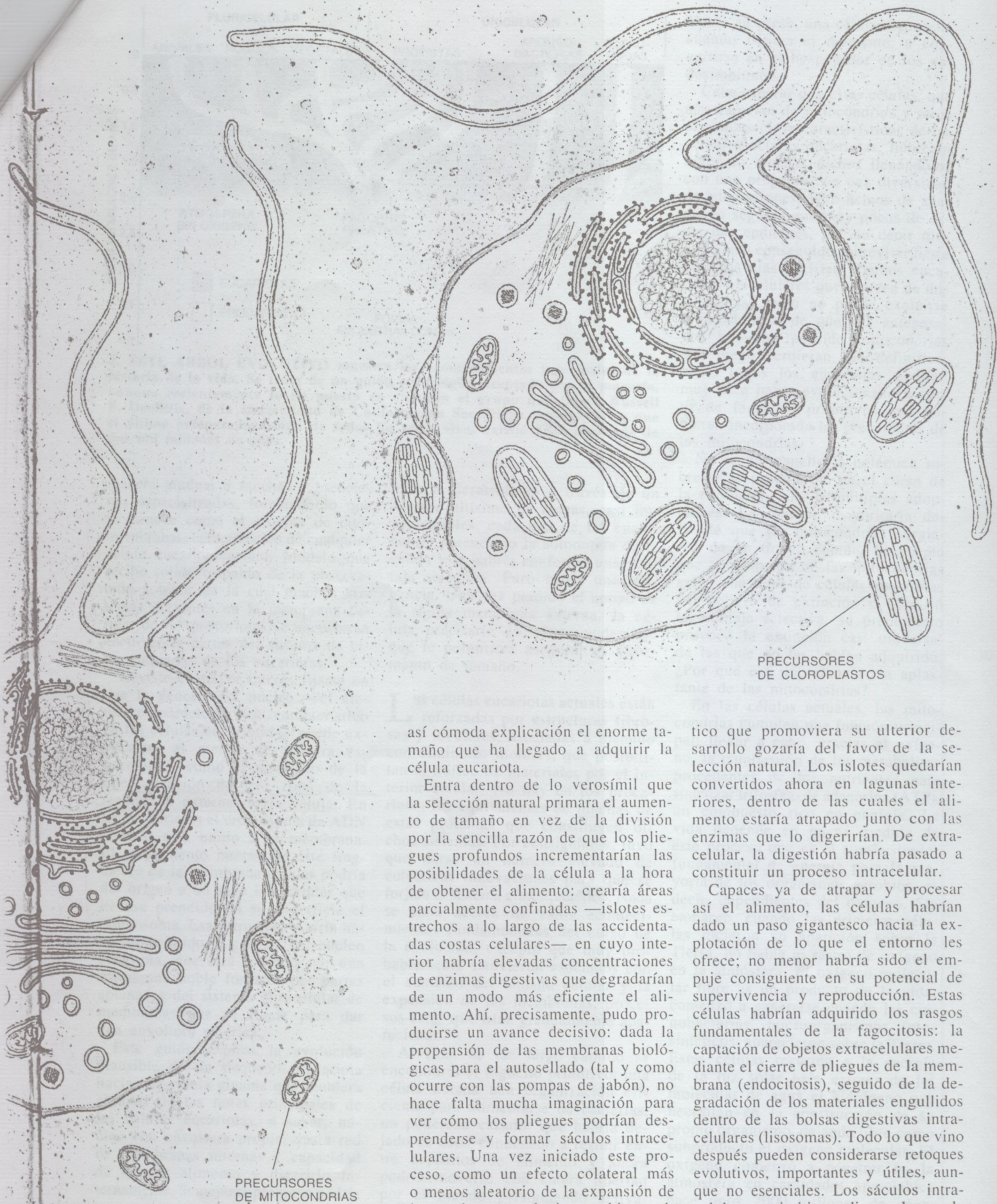
sitaría, sin embargo, responder con un reflejo automático de división, como sucede con la mayoría de las células. Cabría un comportamiento alternativo, en el que resultarían fáciles la expansión y el plegamiento de la membrana envolvente, incrementando así la superficie disponible para la captación de nutrientes y la excreción de los materiales de desecho, factores ambos limitantes del crecimiento de cualquier célula. La capacidad para crear una superficie con pliegues profundos permitiría al organismo expandirse hasta alcanzar tamaños mucho mayores que los de los procariotas habituales. Los procariotas gigantes de nuestros días poseen una membrana externa con profundos surcos y hendiduras, un probable requisito previo para el enorme diámetro que llegan a alcanzar. Recibe

### Ultimos pasos en la evolución de una célula eucariota

La adopción de procariotas como huéspedes permanentes del interior de fagocitos, mayores en talla, señaló la fase final de la evolución de las células eucariotas. Los precursores de los peroxisomas (*beige, izquierda*) pudieron ser los primeros procariotas que acabaron convirtiéndose en orgánulos eucariotas. Detoxificaban compuestos destructores originados por los niveles crecientes de oxígeno en la atmósfera. Los precursores de mitocondrias (*naranja, centro*) mostraban una mayor eficacia en la

labor protectora de las células hospedadoras frente al oxígeno; dotaron a éstas de una ulterior capacidad, la de generar trifosfato de adenosina (ATP), una molécula rica en energía. El desarrollo de peroxisomas y mitocondrias permitió la adopción de precursores de plastos, como los cloroplastos (*verde, derecha*), centros productores de oxígeno de la fotosíntesis. En esta etapa final las células hospedadoras recibieron, pues, los medios para la síntesis de materiales utilizando la energía de la luz solar.



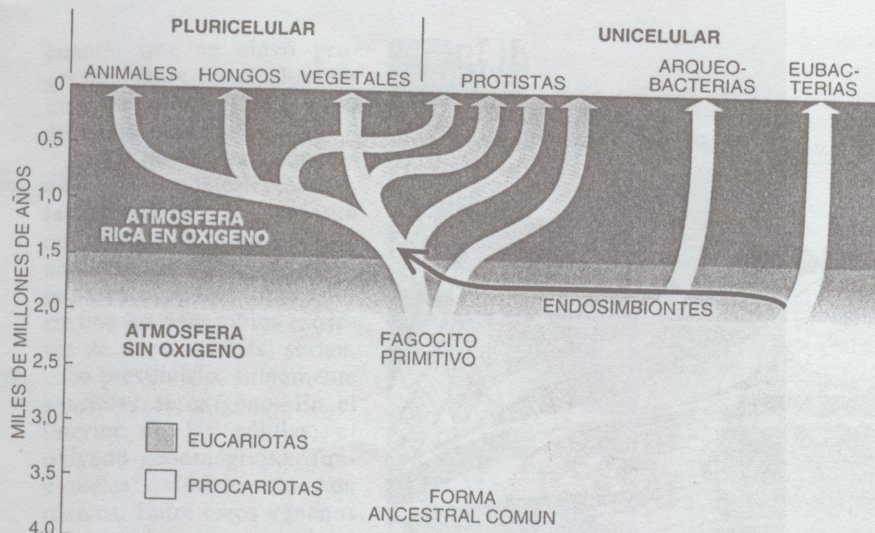


así cómoda explicación el enorme tamaño que ha llegado a adquirir la célula eucariota.

Entra dentro de lo verosímil que la selección natural primara el aumento de tamaño en vez de la división por la sencilla razón de que los pliegues profundos incrementarían las posibilidades de la célula a la hora de obtener el alimento: crearía áreas parcialmente confinadas —islotes estrechos a lo largo de las accidentadas costas celulares— en cuyo interior habría elevadas concentraciones de enzimas digestivas que degradarían de un modo más eficiente el alimento. Ahí, precisamente, pudo producirse un avance decisivo: dada la propensión de las membranas biológicas para el autosellado (tal y como ocurre con las pompas de jabón), no hace falta mucha imaginación para ver cómo los pliegues podrían desprenderse y formar sáculos intracelulares. Una vez iniciado este proceso, como un efecto colateral más o menos aleatorio de la expansión de la membrana, cualquier cambio gené-

tico que promoviera su ulterior desarrollo gozaría del favor de la selección natural. Los islotes quedarían convertidos ahora en lagunas interiores, dentro de las cuales el alimento estaría atrapado junto con las enzimas que lo digerirían. De extracelular, la digestión habría pasado a constituir un proceso intracelular.

Capaces ya de atrapar y procesar así el alimento, las células habrían dado un paso gigantesco hacia la explotación de lo que el entorno les ofrece; no menor habría sido el empuje consiguiente en su potencial de supervivencia y reproducción. Estas células habrían adquirido los rasgos fundamentales de la fagocitosis: la captación de objetos extracelulares mediante el cierre de pliegues de la membrana (endocitosis), seguido de la degradación de los materiales engullidos dentro de las bolsas digestivas intracelulares (lisosomas). Todo lo que vino después pueden considerarse retoques evolutivos, importantes y útiles, aunque no esenciales. Los sáculos intracelulares primitivos dieron lugar de



2. ESTE ARBOL EVOLUTIVO muestra los acontecimientos principales de la historia de la vida. Se trata de un guión cronológico aceptado por la mayoría, aunque recientemente lo ha puesto en cuestión el grupo que lidera Russell F. Doolittle, de la Universidad de California en San Diego. Aducen éstos que el último antepasado común de todos los seres vivos existió hace algo más de dos mil millones de años.

manera gradual a muchas subsecciones especializadas, formando lo que se conoce como el sistema de citomembranas, característico de cualquier célula eucariota actual. Modelo que recibe sólido respaldo de la observación a tenor de la cual muchos sistemas presentes en la membrana celular de los procariotas se encuentran en diversas partes del sistema de citomembranas de los eucariotas.

Reviste el mayor interés fijarse en que la génesis del núcleo —el elemento estructural más característico de las células eucariotas— puede explicarse, al menos de manera esquemática, como el resultado de la internalización de una zona de la membrana externa de la célula. En los procariotas el cromosoma de ADN circular está unido a la membrana. El plegamiento interno de este fragmento de la membrana celular podría dar origen a un saco intracelular que llevase prendido en su superficie el cromosoma. Esa estructura podría haber constituido el germen del núcleo eucariota, que está rodeado por una membrana doble formada por partes aplanadas del sistema intracelular de membranas que se funde para dar una envoltura esférica.

Este guión explica la evolución plausible de un pequeño procariota hacia una célula gigante que reuniera algunas de las notas principales de las células eucariotas, a saber, núcleo con envoltura propia, vasta red de membranas internas y capacidad de atrapar alimento y digerirlo internamente. Semejante progreso podría

haberse desarrollado a través de un número altísimo de etapas, casi imperceptibles, cada una de las cuales habría potenciado la autonomía de la célula y le habría conferido una ventaja selectiva. Pero había una exigencia. Una vez perdido el apoyo de la rígida membrana externa, la célula precisaría un cierto andamiaje que le permitiera asegurar el incremento de tamaño.

Las células eucariotas actuales están reforzadas por estructuras fibrosas y tubulares, asociadas a menudo con diminutos motores, que posibilitan el tráfico de materiales por el interior celular. No hay en los procariotas los equivalentes de muchas de estas proteínas que constituyen dichos sistemas. Por consiguiente, tuvo que darse un número elevado de auténticas innovaciones para que se forjara el sistema citoesquelético. Nada se sabe acerca de estos acontecimientos fundamentales del curso de la evolución, excepto que muy probablemente estuvieron asociados con el aumento del tamaño celular y la expansión de las membranas, procesos estos que irían gradualmente apareciendo.

Al final de tan largo camino se encontraría el fagocito primitivo: una célula dotada una organización eficiente para alimentarse de bacterias, un poderoso cazador que habría dejado de estar condenado a residir entre depósitos de alimento y ahora podría moverse con entera libertad por el mundo persiguiendo activa-

mente su presa, una célula dispuesta, cuando llegara el momento, a convertirse en el hospedador de los endosimbiontes.

Cabe esperar que estas células, que aún carecían de mitocondrias y otros orgánulos clave característicos de las actuales células eucariotas, hubieran invadido muchos nichos llenándolos con una prole con una diversidad de adaptaciones. Pero hemos de añadir en seguida que muy pocos de estos descendientes, por no decir ninguno, han conseguido sobrevivir hasta nuestros días. Existen algunos eucariotas unicelulares que carecen de mitocondrias, pero no puede excluirse la posibilidad de que sus antepasados hubieran poseído mitocondrias que luego perdieran. En definitiva, pues, todos los eucariotas podrían muy bien haber evolucionado a partir de fagocitos primitivos que hubieran incorporado los precursores de las mitocondrias.

No se ha resuelto la polémica sobre si se produjeron, en el curso de la evolución, una o múltiples adopciones. La opinión mayoritaria defiende que las mitocondrias surgieron de un tronco común. Se acepta que la adopción de las mitocondrias salvó una línea de células eucariotas del peligro de extinción o confirió tal ventaja selectiva; su predominio provocó la extinción casi universal de las que no las habían adquirido. ¿Por qué esa importancia tan aplastante de las mitocondrias?

En las células actuales, las mitocondrias cumplen una función principal: llevar a cabo, gracias al oxígeno, la combustión de los metabolitos procedentes de los nutrientes para sintetizar trifosfato de adenosina (ATP), un compuesto rico en energía. La vida depende en buena medida de este proceso que es el suministrador fundamental de energía para la mayoría de los organismos aerobios, es decir, dependientes del oxígeno. Sin embargo, cuando las primeras células hicieron su aparición sobre la Tierra, no había ni rastro de oxígeno en la atmósfera. El oxígeno molecular libre es un producto de la vida; comenzó a generarse cuando las cianobacterias, microorganismos fotosintéticos, aparecieron sobre la Tierra. Estas células recurren a la energía de la luz solar para extraer de las moléculas de agua el hidrógeno que necesitan en la construcción de su propio organismo, dejando libre como subproducto el oxígeno molecular. El oxígeno comenzó a penetrar en la atmósfera en cantidades apreciables hace unos 2000 millones de años,

cuantía que se elevó progresivamente hasta alcanzar un nivel estable hace 1500 millones de años.

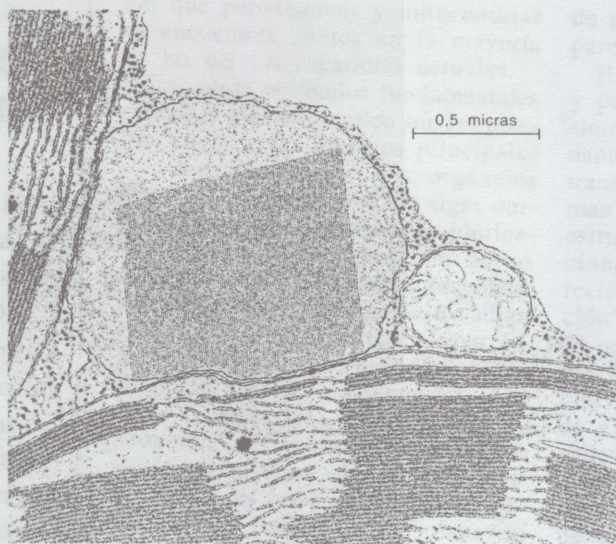
Antes de la aparición del oxígeno atmosférico, todas las formas de vida tuvieron que adaptarse a un entorno anaerobio, carente de oxígeno. Observando lo que ocurre con los anaerobios estrictos de nuestros días, serían, cabe presumirlo, sumamente sensibles al oxígeno. En el interior de las células, el oxígeno genera grupos funcionales químicos que son tóxicos. Entre estos venenos celulares se encuentran el ion superóxido, el radical hidroxilo y el peróxido de hidrógeno. Cuando hace dos mil millones de años se elevó la concentración de oxígeno, probablemente muchos de los organismos primitivos cayeron víctimas del "holocausto del oxígeno". Había entre los supervivientes cé-

lulas que hallaron refugio en lugares a los que no llegara el oxígeno o que habían desarrollado un sistema de protección frente a la toxicidad del oxígeno.

Estos hechos apuntan hacia una hipótesis bastante sugestiva. El precursor fagocítico de los eucariotas, posiblemente anaerobio, fue rescatado de la crisis del oxígeno por antepasados aerobios de las mitocondrias: células que no sólo destruían el oxígeno tóxico (convirtiéndolo en agua inocua), sino que incluso lo convertían en un aliado extraordinariamente útil. Esta hipótesis, que ha gozado de gran predicamento, explicaría de una manera muy elegante el efecto salvador de la adopción de las mitocondrias.

Pero el guión entraña una dificultad grave. La adaptación al oxígeno tuvo lugar muy probablemente de una manera gradual, comenzando con sistemas primitivos de detoxificación del oxígeno. Hubo de transcurrir un largo período antes de alcanzarse las finas complejidades de las mitocondrias actuales. ¿Cómo consiguieron sobrevivir los fagocitos anaerobios todo el tiempo que pasó antes de que surgieran los antepasados de las mitocondrias?

Hay una solución de este rompecabezas que viene sugerida por la presencia, en las células eucariotas, de otros orgánulos consumidores de oxígeno. Presentan pareja distribución general en plantas y animales



**3. CUATRO ORGANULOS** aparecen en una hoja de tabaco. Los dos cloroplastos (izquierda y abajo) y la mitocondria (centro, derecha) surgieron a partir de endosimbiontes procariotas. El peroxisoma (centro) —que contiene una inclusión cristalina prominente, muy probablemente constituida por la enzima catalasa— puede haberse derivado también de un endosimbionte.

como las mitocondrias, aunque su estructura y composición sean mucho más primitivas. Se trata de los peroxisomas [véase "Microcuerpos celulares", por Christian de Duve; INVESTIGACIÓN Y CIENCIA, julio de 1983]. Los peroxisomas, al igual que las mitocondrias, llevan a cabo reacciones metabólicas oxidativas. Sin embargo, a diferencia de las mitocondrias, no utilizan la energía extraída de estas reacciones para sintetizar ATP, sino que la liberan en forma de calor. En el proceso, convierten el oxígeno en peróxido de hidrógeno, pero a continuación destruyen este compuesto peligroso con la ayuda de una enzima llamada catalasa. Los peroxisomas contienen también una enzima que elimina el ion superóxido. Están, por tanto, cabalmente cualificados para defender de la toxicidad del oxígeno.

Presenté ya este guión argumentativo en 1969, cuando se creía que los peroxisomas eran componentes especializados del sistema de citomembranas. Por eso incluí los peroxisomas dentro del modelo general de expansión de membranas que había propuesto para explicar el desarrollo del fagocito primitivo. Después, los experimentos de Brian H. Poole, ya desaparecido, y de Paul B. Lazarow, colaboradores míos en la Universidad de Rockefeller, demostraron de una manera concluyente que los peroxisomas no guardaban relación alguna con el sistema de citomembranas.

Antes bien, adquirirían sus proteínas de una manera semejante a como lo hacen las mitocondrias y plastos (por un proceso que explicaré en seguida). Parecía, pues, razonable pensar que estos tres orgánulos hubieran comenzado siendo endosimbiontes. En coherencia con ello revisé, en 1982, mi tesis original y sugerí que los peroxisomas podrían provenir de bacterias aerobias primitivas cuya adopción precedió a la de las mitocondrias. Estos precoces detoxificadores de oxígeno podrían haber protegido a sus células hospedadoras durante todo el tiempo que transcurrió antes de que los antepasados de las mitocondrias alcanzaran la elevada eficiencia que poseyeron al adoptarlas.

Hasta ahora los investigadores no han obtenido ningún dato que apoye esta hipótesis, ni tampoco que la

desapruebe. A diferencia de mitocondrias y plastos, los peroxisomas no contienen restos de un sistema genético independiente. Esta observación, sin embargo, es compatible con la teoría de que los peroxisomas se hayan desarrollado a partir de un endosimbionte. Las mitocondrias y los plastos han perdido la mayor parte de sus genes originales que han pasado al núcleo, y los peroxisomas primitivos podrían haber perdido todo su ADN.

Cualquiera que sea el modo de su incorporación, los peroxisomas podrían haber permitido a los eucariotas primitivos capear la crisis del oxígeno. Su distribución universal podría, pues, explicarse. La enorme ganancia que significa la recuperación de la energía proporcionada por el acoplamiento de la formación de ATP con la utilización del oxígeno justificaría la adopción subsiguiente de las mitocondrias, orgánulos que tienen la ventaja adicional de mantener el oxígeno del entorno dentro de niveles inferiores a los que los peroxisomas pueden mantener.

¿Por qué no desaparecieron los peroxisomas tras la llegada de las mitocondrias? Para cuando las células eucariotas adquirieron las mitocondrias, algunas actividades de los peroxisomas (por ejemplo, el metabolismo de ciertos ácidos grasos) debieron haber llegado a ser tan vitales, que la selección natural no pudo eliminar ya estos orgánulos primitivos. De



## Fichas bibliográficas complementarias

- El Centro de Información y Documentación Científica del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CINDOC), ofrece a los lectores de *Investigación y Ciencia* información bibliográfica adicional procedente de Bases de Datos internacionales, como complemento a la bibliografía de los artículos de la revista.
- El precio por unidad bibliográfica solicitada es de 4.000 pesetas, con el 50% de descuento para los suscriptores de *Investigación y Ciencia*.

### CUPON DE PEDIDO

El origen de las células eucariotas ..... 4.000 Ptas.

Nombre.....

Dirección Postal .....

C.P. .... Municipio.....

Provincia .....

Código de suscriptor de *Investigación y Ciencia* .....

Copie este cupón y envíelo acompañado de talón bancario, nominal al CINDOC, o de giro postal por valor de las unidades bibliográficas solicitadas.

CINDOC - Consultas Bibliográficas  
Joaquín Costa, 22  
28002 Madrid  
Télex: 22628 CIDMD/E  
Tel. (91) 563 54 82

CINDOC

ahí que peroxisomas y mitocondrias se encuentren juntos en la mayoría de las células eucariotas actuales.

Los otros orgánulos fundamentales de origen endosimbiótico son los plastos, cuyos representantes principales son los cloroplastos, los orgánulos fotosintéticos verdes de las algas unicelulares y de los vegetales pluricelulares. Los plastos proceden de las cianobacterias, procariotas responsables de la crisis del oxígeno. Su adopción como endosimbiontes tuvo lugar probablemente después de la adopción de las mitocondrias. Las ventajas selectivas que instaron la adopción de endosimbiontes fotosintéticos resultan obvias. Las células que antes habían necesitado contar con un suministro constante de alimentos prosperaron sin otros ingredientes que luz, aire, agua y unos pocos minerales en disolución. En efecto, hay datos de que las células eucariotas adquirieron plastos al menos en tres momentos diferentes, dando lugar a las algas verdes, rojas y pardas. Los miembros del primero de estos grupos originaron más tarde los vegetales pluricelulares.

Lo que había comenzado en tregua incómoda se tornó pronto en una esclavización de los prisioneros endosimbióticos capturados por sus hospedadores fagocíticos. Esa sujeción se consiguió con la transferencia paulatina de la mayoría de los genes de los endosimbiontes al núcleo de la célula hospedadora. En sí misma, la captación de genes por parte del núcleo no encierra ningún misterio. Cuando penetran genes foráneos en el citoplasma de una célula (lo observamos en los experimentos de bioingeniería), pueden fácilmente aposentarse en el núcleo y realizar allí su función. Es decir, pueden replicarse durante la división celular y servir de moldes maestros para la síntesis de proteínas. Pero sí llama la atención que la migración de los genes desde los endosimbiontes hacia el núcleo parezca haber creado más problemas que resuelto dificultades. Una vez producida dicha transferencia, las proteínas codificadas por estos genes comenzaron a elaborarse en el citoplasma de la célula hospedadora (donde se construyen los productos de todos los genes nucleares). Estas moléculas debían trasladarse después al endosimbionte para cumplir su función. Pese a un rodeo tan complicado, ese proceder no sólo aguantó los embates de la evolución, sino que también se reveló de una contundente eficacia; aquellos endosimbiontes que se reservaron copias

de genes transferidos acabaron desapareciendo.

Hoy día, las mitocondrias, plastos y peroxisomas reciben las proteínas sintetizadas en el citoplasma circundante con la ayuda de estructuras transportadoras complejas, que forman parte de sus membranas. Tales estructuras reconocen, en ciertas secciones de las moléculas proteicas recién sintetizadas, la "tarjeta de dirección" específica para cada orgánulo. El aparato de transporte permite entonces que las moléculas apropiadas atraviesen la membrana con la ayuda de energía y de proteínas especializadas (chaperonas). Estos sistemas que trasladan proteínas a los orgánulos podrían haberse desarrollado a partir de sistemas, semejantes, destinados a la secreción de proteínas que ya existían en las membranas originales de los endosimbiontes. En su nueva función, sin embargo, estos sistemas operarían desde el exterior hacia el interior.

La adopción de endosimbiontes desempeñó un papel crucial en el nacimiento de los eucariotas. Con todo, no fue ése el acontecimiento fundamental. Más significativo (y el que requirió asimismo un número mayor de innovaciones evolutivas) fue el largo y misterioso proceso que posibilitó tal incorporación: la lenta conversión, a través de más de mil millones de años, de un antepasado procariota en un gran microorganismo fagocítico que poseía la mayoría de los atributos de las células eucariotas modernas. La ciencia comienza a levantar el velo que envuelve esta transformación capital, sin la cual buena parte del mundo de los seres vivos, incluido el hombre, no hubiera existido.

### BIBLIOGRAFIA COMPLEMENTARIA

THE ORIGIN OF EUKARYOTE AND ARCHAEABACTERIAL CELLS. T. Cavalier-Smith en *Annals of the New York Academy of Sciences*, vol. 503, páginas 17-54; julio de 1987.

BLUEPRINT FOR A CELL: THE NATURE AND ORIGIN OF LIFE. Christian de Duve. Neil Patterson Publishers/Carolina Biological Supply Company, 1991.

TRACING THE HISTORY OF EUKARYOTIC CELLS: THE ENIGMATIC SMILE. Betsy D. Dyer y Robert A. Obar. Columbia University Press, 1994.

VITAL DUST: LIFE AS A COSMIC IMPERATIVE. Christian de Duve. Basic Books, 1995.