

ÁNGEL REGLERO CHILLÓN
CATEDRÁTICO DE BIOQUÍMICA Y
BIOLOGÍA MOLECULAR
FACULTAD DE VETERINARIA

**DE LA
EVOLUCIÓN QUÍMICA A
LA BIOLÓGICA**

LECCIÓN INAUGURAL
DEL CURSO ACADÉMICO
1999-2000



UNIVERSIDAD DE LEÓN
1999

1:5
G

ÁNGEL REGLERO CHILLÓN
CATEDRÁTICO DE BIOQUÍMICA Y
BIOLOGÍA MOLECULAR
FACULTAD DE VETERINARIA

DE LA
EVOLUCIÓN QUÍMICA A
LA BIOLÓGICA

LECCIÓN INAUGURAL
DEL CURSO ACADÉMICO
1999-2000



UNIVERSIDAD DE LEÓN
1999

1149623x
01210199

UNIVERSIDAD DE LEÓN



7903169144

BIBLIOTECA ULE
VALIADO DIALNET
NO EXPURCABLE

UNIVERSIDAD DE LEÓN
Secretariado de Publicaciones
© Ángel Reglero Chillón
I.S.B.N.: 84-7719-766-0
Dp. L.: LE-1414-1999
Imprime: Servicio de Imprenta
Universidad de León
León - España

SUMARIO

Antecedentes	11
Introducción	13
Nacimiento de la materia: La gran explosión	14
La formación de los otros elementos químicos	18
La formación de las moléculas	21
Las reacciones químicas que forman moléculas	23
Condiciones de la tierra primitiva	25
Aparición de las biomoléculas	26
Aparición de los biopolímeros	30
La protocélula	34
El origen del código genético	40
Las primeras células	43
Evolución de los procesos bioquímicos	47
La fermentación	47
Fijación del nitrógeno	49
Cadenas de transporte de electrones y anillos de porfirinas	50
La fotosíntesis	51
La aparición del oxígeno	53
Las primeras células productoras de oxígeno	54
Los eucariotas unicelulares	57
Los organismos multicelulares	63
Bibliografía	65

Magnífico y Excelentísimo Sr. Rector,

Excelentísimas e Ilustrísimas Autoridades,

Compañeros Universitarios,

Señoras y Señores:

Las circunstancias de la vida han hecho que hoy me corresponda impartir la lección inaugural de este nuevo curso 1999-2000, y digo circunstancias, ya que quien debía encontrarse hoy aquí, en esta tribuna y en este momento, debía ser el que fue mi compañero en la Facultad de Veterinaria y sobre todo el que fue mi amigo, el Profesor Pedro Cármenes, a quien desde este estrado quiero dedicar esta lección.

Quiero, en primer lugar y antes de comenzar, expresar mi agradecimiento a quienes fueron mis profesores y maestros en Zamora y Salamanca, a quienes han sido o son mis compañeros y amigos de las Universidades de Salamanca y León, a todos ellos por lo que me enseñaron y ayudaron.

A finales del pasado mes de Abril, el Sr. Rector me encargó cumplir con este honor, y ante tan excepcional situación tuve que elegir un tema teniendo en cuenta el amplio y variado auditorio que asiste a esta serie de actos, pretendí que fuese interesante, entretenido, dentro de lo que cabe, y por qué no, polémico, que provoque la reflexión, el intercambio de ideas y la discusión. Es, por todo ello, por lo que he decidido elaborar un texto que recoja de una forma abreviada, la evolución de la materia, que incluya la evolución química (nuclear y molecular), la protobiológica (protocelular) y la biológica; desde la nada en su más amplio sentido de lo que significa esta palabra, hasta la aparición de la célula eucariótica.

Antecedentes

Preguntas tales como ¿de dónde venimos?, ¿cómo se formaron los primeros átomos, las primeras moléculas, las primeras células?, ¿cómo aparecieron los primeros seres multicelulares?, ¿cómo se pudo formar el primer vestigio de vida?, son cuestiones que han preocupado al hombre desde el inicio de su historia, interrogantes para los que se han intentado dar respuestas satisfactorias por parte de la comunidad científica. Para algunos, se han encontrado, para otros, sin embargo, la Ciencia todavía tendrá que esperar años o quizás siglos para que los pueda responder. Posiblemente se necesite algún descubrimiento excepcional. Como sugiere Miller, uno de los científicos más relevantes en este campo, quizás todavía no se ha dado con el truco correcto, “cuando se encuentre la respuesta, será tan condenadamente simple que todos nos preguntaremos ¿cómo no se me ocurrió antes?”.

A lo largo de muchos siglos las diferentes civilizaciones siempre han tenido sus propias ideas acerca de cómo han surgido los seres vivos. Así en la antigua China, en los libros hindús, en las tablas babilónicas, en el antiguo Egipto y en relatos de los Griegos se encuentran escritos en los que se menciona que los seres vivos, como los insectos, gusanos, aves y otros organismos vivos, surgen a partir de materia inerte como fango, estiércol, y tierra. Es decir, son capaces de nacer por generación espontánea.

Todos los filósofos griegos, desde Tales de Mileto a Epicuro y los estoicos admitieron la generación espontánea como un hecho incontestable. Aristóteles hizo una síntesis de todo lo defendido hasta aquel momento y describió diferentes casos de generación espontánea, creando su propia

teoría. Aristóteles creía que los seres vivos resultaban de la fusión de un cierto principio pasivo o “materia” con un principio activo o “forma”. Este pensamiento ejerció una enorme influencia en escuelas filosóficas posteriores, tanto griegas como romanas. Las mismas ideas se perpetuaron hasta el siglo XVIII. Así, autoridades teológicas como San Basilio, una de las principales figuras de la Iglesia Oriental, o San Agustín, de la Iglesia Occidental, pasando por San Alberto Magno, Santo Tomás y otros teólogos menos conocidos defendieron la generación espontánea de los seres vivos como una expresión de la Divina Providencia, y teniendo en cuenta el reconocimiento que tuvo la doctrina de Santo Tomás de Aquino en la Iglesia Católica, ésta ha mantenido a lo largo de varios siglos la validez del principio de la generación espontánea de los organismos, según el cual los seres vivos nacen a partir de materia inerte bajo el influjo de un principio sobrenatural. Sorprendentemente esta teoría sobrevivió hasta mediados del siglo XIX. Su fin llegó por los experimentos de Louis Pasteur, quién demostró sin ningún género de dudas que la teoría de la generación espontánea no era cierta, la frase “todo ser vivo procede de otro ser vivo” es de una generalidad absoluta.

La primera teoría de la evolución, digna de tal nombre, fue anterior a Pasteur. Apareció a principios del siglo pasado, el pensador Lamarck en su obra “Filosofía Zoológica” propuso una evolución gradual de los organismos, desde los más simples a los más complejos, en un proceso que hace responsable al medio ambiente y que abarca a todos los seres vivos. Fue Charles Darwin, contemporáneo de Pasteur, quien estableció en 1859 la teoría de la evolución más difundida y más conocida, publicada en la obra: “El origen de las especies por medio de la selección natural”. A partir de

entonces se ha considerado que todas las especies vivas, incluyendo la nuestra, han evolucionado de otras. Los modernos estudios bioquímicos hacen que resulte difícil dudar que el origen de todas las especies puede remontarse a un antecesor común único.

Introducción

Se define la célula como la unidad básica de los seres vivos que nace, se reproduce y muere, es la unidad responsable de la existencia de la vida. Está formada principalmente por moléculas pequeñas, como glúcidos, lípidos, aminoácidos y otros compuestos nitrogenados, que pueden agruparse en macromoléculas, como proteínas y ácidos nucleicos y están constituidas mayoritariamente por muy pocos elementos químicos: carbono (C)*, hidrógeno (H), oxígeno (O) y nitrógeno (N). Estos elementos, junto con el helio (He) y el neón (Ne) que no aparecen en los seres vivos, son asimismo los elementos más abundantes del Universo, aunque hay otros muchos que también son necesarios, como el azufre (S), el fósforo (P), el calcio (Ca), el sodio (Na), etc., y otros que en concentraciones muy pequeñas son indispensables para que se lleven a cabo muchas reacciones enzimáticas. Si descendiéramos otro nivel en la escala química, observaríamos que todos estos elementos quedan reducidos a electrones (e^-), protones (p) y neutrones (n), en último término cualquier materia viva se compone de dos tipos de partículas, los quarks y los electrones.

*Nota: Cuando en el texto aparezca, por primera vez, el nombre de un elemento químico o de un compuesto químico se indicará entre paréntesis su símbolo o su fórmula química, respectivamente.

Hemos ido pasando del complejo organismo vivo a las partículas más elementales, los quarks, pero al final siempre surge la cuestión ¿de dónde proceden estas partículas?, ¿cómo se fueron asociando y organizando?. Intentar contestar a estas preguntas es describir la evolución desde el momento del nacimiento del Universo hasta nuestros días, es hacer historia, la historia de la vida.

Nacimiento de la materia: La gran explosión.

¿Cuándo comenzó el Universo?. Desde siempre, en todas las culturas el hombre ha tenido su leyenda propia sobre la creación, en la nuestra, en el relato bíblico que se encuentra en el libro del Génesis se dice: “Dijo, pues, Dios: Sea hecha la luz. Y la luz quedó hecha”.

Fue en la década de los años 60 cuando los cosmólogos propusieron una teoría universalmente aceptada en la cual la creación del Universo tuvo lugar en un punto a partir del cual se originaron el tiempo y el espacio, punto que tenía la singularidad de carecer de dimensiones espaciales y temporales, punto que el hombre no puede imaginar, ni describir, ni explicar con las actuales leyes de la física, punto a partir del cual hay un después pero no un antes, pues antes no había nada.

Nuestra verdadera historia, nuestra única historia, comenzó hace 15.000 millones de años (actualmente hay investigadores que datan la edad del Universo en 12.000 millones de años).

En aquel instante toda la materia del Universo estaba concentrada en un lugar y en un momento dado, en el momento de la “creación”, un enorme estallido de una magnitud tal que sobrepasa lo imaginable por el hombre,

estallido llamado “Big Bang” o Gran Explosión (Octavio Paz propuso llamarlo el “Gran Pum”), hace que la masa comience a separarse de ese origen y el Universo empieza a expandirse.

Ese lugar se caracterizaba por su temperatura y su densidad, que llegaron a ser prácticamente infinitas pero, ¿por qué explotó en ese momento y no 40.000 años antes o, más fácil, un segundo antes o un segundo después?, ¿qué había antes?, ¿de dónde salió todo?, son interrogantes que por el momento no tienen respuesta y quizás no la tengan nunca, son preguntas que trascienden de la ciencia.

Para entender qué ocurrió cuando estalló todo, conviene separar la historia del Universo en tres periodos de tiempo.

El primer periodo comprende desde el tiempo cero hasta el tiempo 10^{-43} s, es el llamado tiempo de Plank. A este intervalo de tiempo, donde la temperatura y la densidad eran tan extraordinariamente elevadas, no se puede aplicar las leyes de la física tal y como las conocemos. No tenemos leyes físicas para esas condiciones de tan alta energía en las que predominan las interacciones nucleares fuerte y débil. Por lo que no podemos describir el estado del Universo en esa importante etapa de su nacimiento.

El segundo período comprende el tiempo que va desde el 10^{-43} s y el 10^{-11} s. Este intervalo de tiempo se puede estudiar con las leyes físicas actuales con bastante aproximación, aunque en realidad son extrapolaciones. Los experimentos no se pueden reproducir en los laboratorios, pero los datos que se obtienen son bastante razonables y creíbles.

El tercer periodo abarca desde el tiempo 10^{-11} s desde la gran

explosión hasta nuestros días. Tanto el principio de este periodo como el final, se pueden estudiar con las leyes de la física, existiendo actualmente laboratorios donde se pueden hacer aproximaciones a lo que ocurrió durante las diferentes etapas de este intervalo de tiempo y aunque las teorías que describen este periodo no están totalmente finalizadas, están lo suficientemente demostradas, como para que puedan ser aceptadas por la comunidad científica.

Al principio de este periodo el Universo se “enfrió” hasta 10^{15} K (mil billones de grados), su densidad, medida con los estándares terrestres actuales era de $3,8 \times 10^9 \text{ g/cm}^3$ y era una mezcla homogénea y caliente formada por quarks, electrones y neutrinos (ν) además de los transmisores de las fuerzas, a saber fotones (γ), bosones y gluones. Los quarks se fueron agrupando entre sí y formaron neutrones y protones y sus antipartículas. Después, cuando la temperatura descendió por debajo de 10 billones de grados, desapareció la antimateria quedando un exceso de neutrones y de protones.

En el tiempo 10^{-6} s se inicia la “era hadrónica” (los hadrones se consideran agregados de quarks que se mantienen unidos por una fuerza nuclear fuerte), que se extiende hasta el tiempo 10^{-4} s, pudiéndose considerar esta era como la verdadera prehistoria de la materia. Este periodo se inicia con una temperatura de 3,5 billones de grados y termina con una temperatura de 1,5 billones de grados, quedando al final una sopa de protones, neutrones, leptones, antileptones y fotones.

A partir de 10^{-4} s tiene lugar la desintegración de los neutrones en protones, electrones y antineutrinos, pero esta reacción queda compensada

por la creación de neutrones y antineutrinos a partir de reacciones entre protones y electrones.

Después de 1 s y debido a que la temperatura era inferior a diez mil millones de grados, en la sopa quedaban solamente electrones, nucleones, fotones y neutrinos, precisamente los constituyentes de la materia viva que conocemos en el mundo en que vivimos. A partir de este momento, el Universo ya tenía los “ladrillos” para formar los átomos, las moléculas, las biomoléculas, los biopolímeros, las protocélulas, las células, etc. etc. etc.

Al cabo de 1 minuto de la explosión inicial, la temperatura bajó a mil millones de grados. A esta temperatura los núcleos formados eran estables, y comienza un proceso que se conoce como nucleosíntesis primordial, por el que se forman núcleos ligeros como los del helio-4, deuterio (D), helio-3, y tritio (T). Al final, el resultado fue que casi todos los núcleos formados fueron los correspondientes al hidrógeno y al helio aunque también aparecieron pequeñas cantidades de otros pertenecientes al litio (Li), berilio (Be) y boro (B) aunque de momento no aparecieron núcleos más pesados, como el del carbono. Todos ellos no podían tener su corteza electrónica pues la temperatura era todavía muy alta. Se podría decir que el Universo era como una gigantesca bomba atómica de las llamadas de fusión. Este periodo dura unos minutos, al cabo de los cuales la temperatura descendió hasta los 300 millones de grados, con lo que se llega al final del periodo de la nucleosíntesis primordial en el que tenemos un medio con una densidad similar a la del agua y con una composición bastante simple: núcleos ligeros, principalmente de hidrógeno y helio, además de electrones, neutrinos, antineutrinos y fotones.

Se inicia a partir de ahora una nueva época, la era de la radiación, que duró un millón de años. En los primeros 300.000 no pasó nada en especial ya que aunque había muchos núcleos ligeros y muchos electrones, la temperatura era todavía muy alta, lo que impedía que se estabilizaran los átomos que se formaban cuando a los respectivos núcleos se les intentaban unir los correspondientes electrones. El Universo continuaba enfriándose y llegó el momento en que los átomos formados ya eran estables, así, surgieron los átomos de los elementos más ligeros principalmente los del hidrógeno, helio y litio. De estos elementos nacieron las diversas estructuras que constituyen el Universo actual. A partir de entonces se rompe el equilibrio entre la materia y la radiación, se entra en la era que se conoce como “era del desacoplo”.

La formación de los otros elementos químicos.

Una vez formados los primeros átomos de hidrógeno, helio y litio ¿qué ocurrió?, ¿dónde y cómo se combinaron entre sí para formar los demás elementos del sistema periódico?.

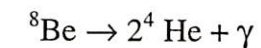
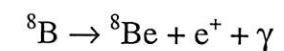
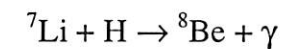
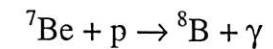
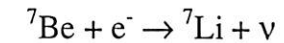
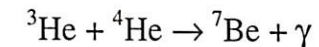
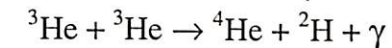
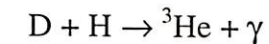
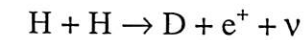
En este proceso tuvieron un papel imprescindible las estrellas. Una estrella, como la define Francisco Sánchez es: “una agrupación de partículas elementales confinadas gravitatoriamente, que se asocian para producir elementos químicos de peso creciente a partir del más ligero, el hidrógeno”.

La capacidad de las estrellas para sintetizar átomos pesados es función de su masa: cuanto menor es su masa, menor es su capacidad para sintetizar átomos. De esta forma las estrellas se pueden dividir en dos categorías a efectos de la producción de elementos químicos: estrellas masivas o de alta

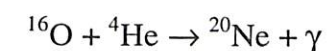
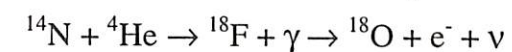
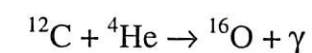
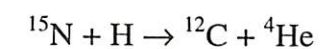
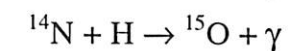
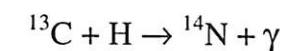
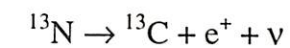
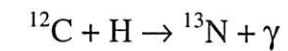
eficiencia y estrellas medianas o de baja eficiencia. Las estrellas masivas son las menos numerosas, su masa está comprendida entre 10 y 100 masas solares y son las que producen mayor variedad de elementos, carbono, nitrógeno, oxígeno, azufre, fósforo, berilio, silicio (Si), sodio, magnesio (Mg). Los fabrican con gran eficacia y los van liberando al medio interestelar.

Las reacciones nucleares que tienen lugar en estas estrellas, según Sánchez, son las siguientes:

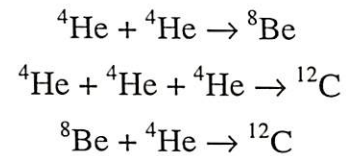
Protón-protón



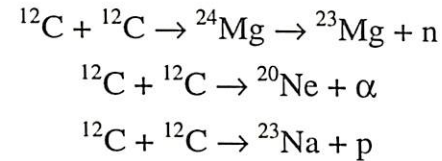
Ciclo CNO



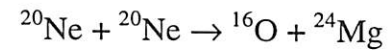
Proceso triple alfa



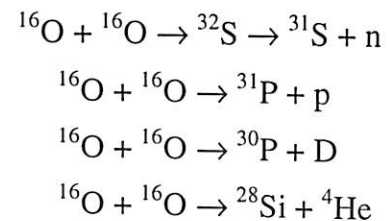
Combustión del carbono



Combustión del neón



Combustión del oxígeno



A partir de todos estos elementos y por reacciones más complicadas y no bien conocidas se sintetizan otros elementos, cromo (Cr), manganeso (Mn), hierro (Fe), níquel (Ni), cobalto (Co), zinc (Zn), etc.

Las otras “fábricas” de elementos químicos son las estrellas medianas. Sus masas varían entre la del sol y diez masas solares, la eficacia sintética de estas estrellas es inferior a la de las estrellas masivas, sin embargo, la compensan por su gran número. Los mecanismos nucleosintéticos que utilizan son análogos a los anteriormente citados, su velocidad de síntesis es menor y también es menos variado el número de átomos pesados que

producen, siendo éstos principalmente los que corresponden al carbono, al nitrógeno y al helio. Este grupo de estrellas constituye en conjunto un elemento clave de la evolución química del Universo y a él pertenece nuestro sol.

Puede dar la impresión que el proceso de nucleosíntesis de elementos químicos que tiene lugar en las estrellas es perfectamente conocido, pero no hay nada más lejos de la realidad. Es preciso que la física nuclear avance para descifrar las muchas incógnitas que existen acerca de cómo fue y cómo es la formación de los elementos que existen en el Universo y que no son diferentes de los que existen en la tierra y en los seres vivos.

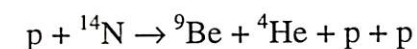
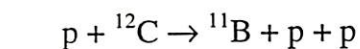
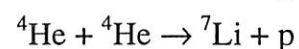
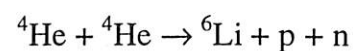
La formación de las moléculas.

La unión de dos o más átomos por enlaces iónicos o covalentes da lugar a lo que conocemos con el nombre de una molécula. En un principio, los núcleos y los átomos de los elementos biogénicos producidos por las estrellas fueron liberados al medio interestelar (espacio entre las estrellas de una galaxia) donde los núcleos captaron electrones y poco a poco completaron sus orbitales para constituir nuevos elementos químicos capaces de reaccionar entre sí o con diferentes átomos para formar moléculas. Además, en ese medio se encontraban también radicales diatómicos (C_2 , CN, CH, NH, OH) precursores de gran parte de moléculas, procedentes también de las estrellas de donde habían sido expulsados al espacio interestelar. Todas estas especies químicas confluyeron en un gran tubo de reacción que es el medio interestelar cuyo tamaño es casi infinitamente mayor que la de una estrella (10^{22} veces mayor) y que tiene una concentración bajísima (átomos por volumen de medio), solamente uno

por cm^3 . Para tener una idea de esta magnitud diremos que la atmósfera terrestre contiene 310^{19} átomos por cm^3 o que el mayor vacío que se puede conseguir tiene todavía 10^8 átomos por cm^3 .

Para que se forme una molécula es necesario que interaccionen en proximidad dos o más átomos iguales o diferentes. Teniendo en cuenta la concentración de los átomos en el medio interestelar, la probabilidad de choque es muy baja, por lo que la velocidad de formación de moléculas será extraordinariamente lenta. Sin embargo, en el Cosmos, por muy pequeña que sea la probabilidad para que se produzca un proceso, éste siempre termina realizándose. En el Universo no hay prisas, las magnitudes, de tiempo y espacio son tan grandes, y la materia en valor absoluto tan abundante, que los resultados globales siempre son muy significativos. Así, los átomos correspondientes al hidrógeno, oxígeno, carbono, nitrógeno, etc. se combinan entre sí para dar lugar a moléculas que, o bien permanecen en forma gaseosa o bien se condensan en forma de sólidos amorfos o cristalinos. Ha nacido la síntesis química de compuestos tal y como la conocemos hoy.

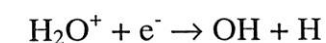
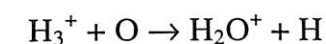
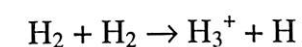
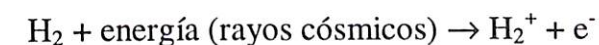
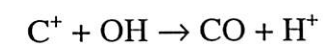
Además de la síntesis de moléculas nuevas, en el medio interestelar se formaron núcleos de elementos que son inestables a temperaturas elevadas como ${}^6\text{Li}$, ${}^9\text{Be}$, y los isótopos ${}^{10}\text{B}$ y ${}^{11}\text{B}$, por procesos en los que intervienen rayos cósmicos y núcleos de elementos ligeros o pesados, en reacciones como las que a continuación se indican:

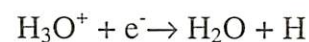
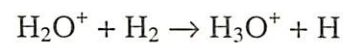


Las reacciones químicas que forman moléculas

Ya tenemos en el espacio interestelar elementos muy abundantes, H, O, C, N y He. Existen además pequeñas cantidades del resto de elementos del sistema periódico, excepto aquellos que sólo se han sintetizado en el laboratorio, junto con diversas fuentes de energía como las suministradas por los fotones ultravioleta, los rayos cósmicos y aquellas radiaciones procedentes de la desintegración de los elementos radiactivos. En estas condiciones, las reacciones ionizantes en las que intervienen iones y radicales libres son las que mayor posibilidades tienen para llevarse a cabo. Debido a las bajas concentraciones de los elementos y a las bajas temperaturas, los procesos que dieron lugar a las moléculas fueron tortuosos y complicados.

A partir de este tipo de reacciones se fueron formando iones como O^+ , OH^+ , H_2O^+ , H_3O^+ , H_2^+ , H_3^+ , etc., y moléculas como CO (monóxido de carbono) y H_2O (agua).





Otras de las reacciones más importantes del medio interestelar son aquellas en la que participaron elementos como el Fe y el Si. Estos átomos son inestables en presencia del oxígeno, por lo que tenderán a combinarse con él formando óxidos, que pueden ser sólidos. Al principio formaron microagregados que evolucionaron con el tiempo a granos de polvo, así, se formaron óxidos como óxido ferroso (FeO), óxidos de silicio (SiO y SiO₂) o incluso los silicatos (SiO₄) que tuvieron un papel importante como soportes de reacciones.

Sin embargo, este tipo de reacciones no puede explicar la formación de la molécula más abundante del medio interestelar el hidrógeno, ya que en ambientes muy fríos como los que se dan en el espacio interestelar, las reacciones entre especies neutras son inviables. En estas condiciones, cuando dos átomos de hidrógeno se aproximan no pueden combinarse, debido a que la energía de activación es muy alta, la reacción está termodinámicamente prohibida. Sin embargo estos procesos sí pueden tener lugar en la superficie de un sólido y en el medio interestelar existen granos sólidos formados por silicatos sobre los que se pueden sintetizar gran número de moléculas, desde moléculas sencillas como, agua, amoníaco (NH₃), metano (CH₄), hasta moléculas de complejidad superior como pueden ser algunos hidrocarburos aromáticos policíclicos. Hoy día se han identificado en torno a un centenar de moléculas en el espacio interestelar. De todas ellas vamos a destacar las siguientes: hidrógeno, agua, amoníaco, monóxido de carbono, formaldehído, tioformaldehído, ácido cianhídrico, cianoetileno, nitruro de fósforo y cianamida, a partir de las cuales se puede

sintetizar la mayoría de las biomoléculas que forman parte de los organismos vivos.

Como indica Oró: “El Universo es esencialmente orgánico y está preparado para que la vida aparezca donde se den las condiciones idóneas”.

Condiciones de la tierra primitiva

La tierra se formó hace 4.500 millones de años, por la acumulación de los llamados planetesimales, (aglomeración de granos de polvo interestelar de dimensiones en torno a un km). La acreción de éstos, les llevó a la formación de los planetas, entre ellos la tierra.

No se conocen las condiciones medioambientales en las que se encontraba la tierra primitiva durante sus primeros 700 millones de años, ya que no existe ningún rastro geológico de esas fechas, siendo la edad de las rocas más antiguas que se conocen en torno a los 3.900 millones de años.

Se supone que al enfriarse la tierra se fue creando una atmósfera a partir de los gases formados bajo la corteza, el agua se propagó por la superficie terrestre y se formaron los océanos. La naturaleza de la atmósfera primitiva ha venido siendo, a lo largo de la historia, tema de controversias y conjeturas. Así, Darwin sugirió que en ella había toda clase de sales de amonio y de fosfato, Oparin y Urey pensaron más en una atmósfera rica en metano, amoníaco y agua, mientras Haldane y Calvin presupusieron una atmósfera rica en dióxido de carbono.

Los conocimientos de hoy permiten suponer que esta atmósfera estuvo formada por moléculas oxidadas como CO₂, moléculas parcialmente

oxidadas como N_2 y CO y moléculas reducidas como H_2 , CH_4 , NH_3 , SH_2 (ácido sulfhídrico) moléculas todas ellas que fueron producidas en el periodo inicial de formación de la tierra. Gran parte de los elementos biogénicos fueron probablemente incorporados a la superficie, atmósfera e hidrosfera, del planeta por colisión de cometas, meteoritos y otros cuerpos celestes durante los primeros 700 millones de años. En estas condiciones, los radicales y las moléculas producidos por la colisión debieron dar lugar a la formación de compuestos orgánicos de diferente complejidad.

Las fuentes de energía que podían inducir cambios químicos en los gases que se encontraban en la tierra, bien en la atmósfera, bien en el agua, fueron principalmente la radiación solar, las descargas eléctricas y las ondas de choque producidas por las colisiones de los cometas. Además, pudieron ser de importancia las radiaciones ionizantes procedentes del sol y en menor grado la radiactividad terrestre.

Estas eran las condiciones tanto de la materia como de la energía que permitieron en la tierra el comienzo de las síntesis de las moléculas indispensables para la vida.

Aparición de las biomoléculas

La presencia de sustancias orgánicas en objetos extraterrestres sugiere que las biomoléculas que forman parte de los seres vivos pueden sintetizarse en el Universo y pudieron formarse en la tierra hace 4.500 millones de años, a través de reacciones químicas. Ya que en aquel periodo no había oxígeno que pudiera oxidar estos compuestos orgánicos, ni ningún tipo de células que pudiera metabolizarlos, estas moléculas orgánicas debieron ser muy

estables. Como consecuencia, en algunos puntos, que pudieron ser los océanos, se acumularon estas moléculas, dando lugar a una disolución concentrada de compuestos orgánicos, que Haldane y Oparin denominaron como “sopa caliente” o “sopa orgánica”. Con el tiempo estas moléculas fueron reaccionando entre sí formando los correspondientes biopolímeros.

El punto de partida que permitió explicar cómo se originaron las biomoléculas en la tierra primitiva fue el experimento de Stanley Miller, quien, en 1953, publicó en la revista Science un trabajo que fue la llave para abrir la puerta de la investigación sobre la síntesis de los compuestos orgánicos que forman parte de los organismos vivos. Dada la trascendencia que tuvo dicho experimento voy a intentar resumirlo a continuación.

Miller construyó un aparato en el que se imitaban las condiciones físicas y químicas que existían en la tierra y en la atmósfera primitiva y que lógicamente pueden o pudieron existir en otros planetas del Universo. En él introdujo hidrógeno, metano y amoníaco (la atmósfera), además le aplicó descargas eléctricas de alta energía y suministró a todo el recipiente calor y vapor de agua, que se condensaba en forma de lluvia. El aparato se dejó funcionar varios días, a lo largo de los cuales se fue analizando el contenido de lo que allí existía, detectando que habían aparecido moléculas que antes no estaban. Este cambio se debía a que los átomos de las moléculas de hidrógeno, de metano, de amoníaco y de agua habían reaccionado entre sí para formar moléculas más complejas.

Cuando se identificaron estas nuevas especies químicas se encontraron ácidos, como fórmico, acético, propiónico, láctico, glicólico, cianhídrico, succínico, aminobútrico, aminoisobútrico, α -hidroxibútrico, iminoacético,

iminodiacético-propiónico, también se detectaron otros compuestos como urea y metilurea, y otros que quizás fueron los más interesantes, aminoácidos como glicocola, alanina, ácido aspártico y ácido glutámico, compuestos que son sillares de las proteínas, biopolímeros orgánicos sin los cuales no es posible la vida.

Este ensayo constituyó un hito en la explicación del origen de la vida; a partir de este instante las publicaciones de este tipo se multiplicaron. Así, el español Juan Oro demostró que la formación de adenina, un componente de los ácidos nucleicos, se puede llevar a cabo a partir de ácido cianhídrico. Su grupo también sintetizó guanina, ácidos grasos, pirimidinas como uracilo y timina, desoxirribosa, ribonucleótidos y desoxirribonucleótidos, es decir: a partir de las moléculas interestelares, y en las condiciones que se presuponen que existían en la atmósfera primitiva, se pueden sintetizar en el laboratorio los monómeros bioquímicos más importantes.

Mención aparte dentro de este apartado merece la aparición de los fosfolípidos. La importancia de estas biomoléculas en el origen de la vida ya fue reconocida en 1954 por Haldane y en 1967 por Bernal. Sin embargo, no fue hasta el año 1978, cuando el grupo de Oro utilizando cianamida como agente condensante logró la síntesis de acilgliceroles, glicerolfosfato, ácido fosfatídico, fosfatidilcolina y fosfatidiletanolamina, componentes importantes de las membranas de la mayor parte de las células.

La validez de estos experimentos quedó asegurada cuando se demuestra que a partir de unas doce moléculas interestelares se pudieron obtener en el laboratorio todos los biomonómeros fundamentales. Además, gran parte de estos compuestos se han encontrado cuando se analizan los

meteoritos que han caído sobre la tierra. Valga como ejemplo que en uno caído en Murchinson, Australia, en 1969, se han identificado cuatro aminoácidos proteinogénicos y cuatro que no lo son, en proporciones semejantes a las obtenidas en el laboratorio en condiciones prebióticas.

A pesar de que la teoría de Miller sobre la formación de biomoléculas está tan aceptada que se encuentra citada hasta en los libros de texto, ha sido seriamente cuestionada. Estudios realizados por Kasting en 1993 sugieren que la atmósfera en la etapa prebiótica no era tan reductora como suponía Miller, probablemente no contenía ni amoníaco, ni metano, y por tanto no habría sido tan favorable para la síntesis de monómeros orgánicos. Además, en aquella era, la tierra estuvo bombardeada continuamente por cometas y meteoritos. “Da la impresión de que la vida no se originó en una charca templada y tranquila sino en el centro de una fuerte tempestad”, asegura McKay del Centro Ames de Investigaciones de la NASA. A medida que la teoría de Miller se tambaleaba y nuevas hipótesis surgían, en una de ellas se especuló con que la presencia de los compuestos orgánicos en la tierra llegaron procedentes del exterior. Esta teoría estaría apoyada por el hecho real de que en la composición de numerosos cuerpos celestes, planetas, satélites, cometas, etc. se han detectado diferentes compuestos orgánicos, por lo que se puede deducir según esta propuesta que los cometas tuvieron un papel muy importante en el aporte de moléculas bioquímicas a la tierra primitiva.

La versión más extremista de esta hipótesis fue propuesta el siglo pasado por Arrhenius. Es la hipótesis de la Panspermia según la cual, los microorganismos que se encontraban en el espacio hicieron de semilla en la tierra; la mayoría de los científicos la rechazan, nunca se han encontrado

microorganismos en el espacio, y parece improbable que en el futuro se encuentren.

Otros investigadores mantienen que la vida no comenzó ni en el espacio ni en el agua, sino en manantiales termales supercalientes existentes en las profundidades de los océanos. Los principales defensores de esta teoría indican que estas fuentes pudieron aportar la energía y los nutrientes necesarios para crear y mantener la vida. Además, el interior de estas fuentes habría proporcionado protección frente a los impactos extraterrestres.

La última teoría y más insólita fue hecha por Wächtershäuser, abogado en ejercicio que fundó y dirige una empresa en Munich especializada en patentes y que antes de ejercer la abogacía se doctoró en química orgánica, de donde le vino su interés por el origen de la vida, defiende que “la vida empezó siendo un proceso metabólico, esto es, una reacción química cíclica dirigida por alguna fuente energética que tuvo lugar en la superficie de un sólido”. Como superficie sólida aboga por la pirita, un mineral metálico formado por un átomo de hierro y dos de azufre. De acuerdo con esta hipótesis la formación de pirita (FeS_2) a partir de carbonato ferroso (FeCO_3) y ácido sulfhídrico (SH_2) según la siguiente reacción: $\text{FeCO}_3 + 2\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{FeS}_2 + \text{H}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$ produce una energía que se puede utilizar por el CO_2 para originar biomoléculas.

Aparición de los biopolímeros

Los resultados anteriormente citados han proporcionado un fuerte apoyo a la teoría de la evolución química, en la que se presupone que los

compuestos bioquímicos aparecieron en el universo en dos fases: en la primera se formaron los monómeros; en la segunda, a partir de ellos se sintetizaron las moléculas oligoméricas y poliméricas.

A partir de nucleótidos, ¿cómo se puede llegar a los oligonucleótidos y polinucleótidos, es decir a los conocidos ácidos nucleicos?, a partir de aminoácidos ¿cómo se formaron las proteínas?, ¿qué características físicas tenía el medio para que se formasen los primeros polímeros biológicos por síntesis química?

Los biopolímeros son moléculas, por lo general, muy lábiles, su estabilidad química es pequeña, por lo que se deben sintetizar en condiciones físicas de presión y temperatura no desnaturizante. Es posible que las reacciones de polimerización de monómeros se realizaran en disoluciones acuosas, a temperaturas moderadas entre 0 y 70°C, a unas concentraciones determinadas de las sustancias reaccionantes, y pH neutro, teniendo en cuenta que desde el punto de vista cinético son reacciones desfavorecidas. Asimismo, fue necesaria la presencia de un catalizador o un agente condensante. Entre las moléculas interestelares que se han encontrado y que pudieron intervenir en las síntesis de biopolímeros, están la cianamida y ciertos compuestos imidazólicos que pudieron catalizar la formación de péptidos y oligonucleótidos.

Otra forma de facilitar la polimerización es por eliminación del agua que se produce en este tipo de reacciones, o realizando éstas a temperaturas elevadas. Se sabe que los aminoácidos pueden polimerizar a temperaturas altas y que en la tierra hace 4.000 millones de años existían zonas con temperaturas entre 100 y 180°C, por lo que perfectamente pudieron tener

lugar reacciones de condensación de aminoácidos. Hoy día se sabe que péptidos que se forman al azar pueden dar lugar a sustancias con propiedades catalíticas, moléculas que pueden actuar como enzimas con actividades hidrolásicas, descarboxilásicas, o transaminásicas, aunque las velocidades con las que catalizan las reacciones son mucho más bajas que las obtenidas con las verdaderas enzimas. La polimerización de ribonucleótidos para formar RNA (ácido ribonucleico) puede tener lugar a altas temperaturas o en presencia de catalizadores inorgánicos, mientras que la polimerización de desoxirribonucleótidos (moléculas que forman parte del DNA) no es factible llevarla a cabo en estas condiciones. Se ha supuesto que los RNA fueron seguramente los polinucleótidos que surgieron en esa etapa de la evolución de la tierra. El DNA (ácido desoxirribonucleico) se incorporaría posteriormente en etapas avanzadas de la evolución biológica.

Una hipótesis muy interesante apareció en los años 80, para explicar el proceso de polimerización. Garzón propone que los depósitos de Uranio del Precámbrico constituyeron ambientes especialmente favorables para la síntesis de biopolímeros, debido a que estas acumulaciones constituyeron fuentes energéticas localmente muy intensas. Es decir, los depósitos de uranio pudieron comportarse como reactores nucleares autoregulados por agua. Este autocontrol originó una serie de oscilaciones térmicas que se tradujo en una sucesión de periodos secos y húmedos que pudieron favorecer la síntesis de los biopolímeros.

En la etapa prebiótica aparecen los primeros polímeros que se habrían formado al azar, siguiendo las leyes de la química. Serían polímeros no homogéneos formados, en el caso de las proteínas, por aminoácidos de la serie D y de la serie L; en el caso de los RNA, la diversidad sería mayor en

función de las diferentes clases y conformaciones que los glúcidos pueden adoptar así como de los diferentes tipos de enlaces que se pudieron formar. Entre los interrogantes no resueltos de la evolución está el por qué ésta eligió los aminoácidos L, que son los que forman las proteínas de nuestro mundo biológico, en lugar de los de la serie D. Se sabe que los aminoácidos L son ligeramente más estables que los de la serie D y que además, desde un punto de vista energético, las proteínas que están formadas por aminoácidos de la misma serie son estructuralmente más estables. Estas pequeñas diferencias pudieron ser las que decidieron que la evolución eligiera los aminoácidos de la serie L para la formación de las proteínas naturales. ¿Cómo pudieron aparecer los actuales polímeros biológicos con las propiedades funcionales que hoy tienen ?. Probablemente, aunque algunos se pudieron sintetizar por las leyes del azar, otros resultarían de la evolución de los polímeros no homogéneos. Esta evolución daría lugar al resultado que todos conocemos: polímeros esteroquímicamente homogéneos formados por veinte aminoácidos de la serie L, polímeros a los que hemos dado el nombre de péptidos y proteínas, y polinucleótidos, los denominados ácidos nucleicos, formados por cuatro nucleótidos.

Es imposible saber si estas reacciones fueron las que tuvieron lugar en la tierra primitiva. Todos estos hechos indican sin embargo que, en las condiciones que existían en la época prebiótica fue posible que se sintetizaran péptidos y oligonucleótidos.

Como indica Montero, se podría decir que: “en la etapa previa a la evolución prebiótica tendría lugar una síntesis *cuasi* aleatoria, sin ningún control o direccionalidad todo ello dirigido solo por las leyes físico-químicas”. En esta etapa se homogeneizarían las propiedades

estereoquímicas de los polímeros apareciendo el vocabulario del futuro lenguaje biológico. Desde este momento empezarían a actuar otras leyes, las leyes evolutivas diferentes de las propiamente físico-químicas.

La protocélula

A partir de ahora se entra en la etapa más compleja y menos conocida de nuestra cadena evolutiva, en la que reaccionaron y/o se asociaron entre sí moléculas como glúcidos, lípidos, aminoácidos, proteínas, polinucleótidos, etc. que se encontraban a altas concentraciones en la charca prebiótica y que dieron lugar al primer sistema molecular capaz de reproducirse, capaz de evolucionar. Nos encontramos en el paso que más interrogantes plantea en relación con el origen de la vida en la tierra. La etapa que se conoce como, evolución protobiológica, en la que aparece la primera protocélula.

Hoy el funcionamiento de un gran número de sistemas biológicos se ha establecido con gran precisión, se ha determinado la estructura y la función de gran número de moléculas de los seres vivos, se ha descifrado el código genético, se ha averiguado el papel que tienen las mitocondrias, los lisosomas, los otros orgánulos celulares y las diferentes membranas. Es fácil deducir que toda esta complejidad no existió en los primeros momentos de la aparición de lo que podíamos llamar "vida" hace 3.500 millones de años en que se data la aparición de las protocélulas.

Es imposible saber si estas reacciones, a las que nos hemos referido en los apartados anteriores, fueron las que tuvieron lugar en la tierra primitiva. Todos estos experimentos indican, como ya expusimos anteriormente, que en las condiciones que se supone que existían en la época prebiótica sí fue

factible que se sintetizaran péptidos y oligonucleótidos.

Hoy todavía no existe un acuerdo unánime por parte de los investigadores sobre cómo se produjo este fenómeno asociativo, aunque existen algunas teorías que están avaladas por datos experimentales. Una de las hipótesis más aceptadas es la que implica la molécula del RNA.

Los RNA son moléculas que se pudieron sintetizar en la etapa prebiótica y presentaban grandes ventajas frente a otros compuestos existentes en el caldo primordial. Así, estos polinucleótidos además de tener capacidad informativa, el RNA es capaz de ordenar monómeros para reproducir su propia secuencia, aspecto que las proteínas no pueden hacer, también tienen propiedades catalíticas entre las que se incluyen actividades de síntesis y degradación de ácidos nucleicos, actividades tales como: RNA-polimerásica, RNA-ligásica, endonucleásica y exonucleásica. Como dice Hopkins, "La aparición del primer catalizador biológico, el primer enzima, ha sido el suceso más importante de la historia del Universo, con él, el mundo pasó de estéril a fecundo y de la no vida a la vida".

Lazcano y Oró han sugerido que la evolución del material genético pudo ocurrir en al menos tres fases. En una primera aparecieron genomas de moléculas semejantes a ácidos nucleicos, "nucleic acid-like"; en una segunda, estas moléculas se transformaron en los genomas de RNA bicatenario y por último éstos evolucionaron a los genomas de doble hélice de DNA tal y como los conocemos en la célula de hoy. Estos investigadores, teniendo en cuenta las propiedades de los ácidos nucleicos, han explicado la evolución desde el RNA como única macromolécula portadora de la información celular al DNA de doble hélice de los sistemas celulares

actuales. La idea de que los genomas celulares de RNA son anteriores en el tiempo al DNA se justifica por los siguientes hechos: 1º) La síntesis de proteínas puede tener lugar en ausencia de DNA pero no del RNA. 2º) Los RNA pueden funcionar como enzimas. 3º) La biosíntesis de desoxirribonucleótidos se realiza a partir de ribonucleótidos.

Se ha aceptado prácticamente por toda la comunidad científica que el RNA es un buen candidato para ser una molécula ancestral con capacidades autorreplicativas, por lo que pudo haber precedido al DNA como material genético. Se puede decir que las células modernas con genomas de DNA y con actividades enzimáticas, principalmente de naturaleza proteica, son descendientes del mundo del RNA, es decir de antiguos sistemas biológicos en los que ambos, genomas y enzimas eran RNA.

Una vez formadas las primeras moléculas con capacidad replicativa tuvieron lugar una serie de ensamblajes y asociaciones, quizás de forma no enzimática, entre diferentes biomoléculas y biopolímeros. Oro propuso que la transición del estadio molecular al estadio celular se podría explicar a través de la cooperación de las siguientes moléculas protocelulares fundamentales:

A) RNA autorreplicativo codificador. Proto-RNA-catalítico. El tamaño de las cadenas de RNA en condiciones prebióticas hace 3.500 millones de años, debería ser del tamaño de los tRNA (ácido ribonucleico transferente) actuales con capacidad catalítica y capaz de formar complejos con otros oligonucleótidos complementarios. Estos oligonucleotidos tendrían como mucho 4 bases diferentes y guanosina en el OH terminal 3'.

B) Molécula traductora del código. Proto-aminoácido-tRNA. Sería un pequeño oligonucleótido con un aminoácido terminal unido al OH 3', y tendría capacidad para la formación de péptidos.

C) Péptido enzimático. "Protoenzima". Péptido lineal de pequeño tamaño con aminoácidos como arginina, histidina o serina y con alguna actividad catalítica.

D) Protomembrana. Desde mi punto de vista, uno de los acontecimientos más importantes en el origen de la vida fue la aparición de compartimentos que permitieran a las moléculas estar totalmente separadas de su entorno y con capacidad para la autorreproducción. La primera aproximación a este sistema la hizo Oparin tomando como modelos los coacervados. A finales del siglo pasado se pudo observar que las soluciones de coloides hidrófilos pueden experimentar un fenómeno de desdoblamiento. En este caso la solución se separa en dos capas: una rica en sustancias coloidales y otra claramente delimitada de la capa anterior, es un líquido que no contiene coloides. Bungenberg de Jong bautizó al fluido rico en coloides con el nombre de coacervado y a la solución pobre, líquido equilibrante. Según Oparin la aparición de coacervados representó una importantísima etapa en el proceso evolutivo. Oparin realizó numerosos experimentos con coacervados utilizando mezclas de biopolímeros, proteínas y ácidos nucleicos. En alguno obtuvo el crecimiento y la duplicación del sistema, es decir, se produjo un proceso autopoyético; la formación de coacervados hizo que las diferentes biomoléculas que hasta aquel instante se encontraban en la charca prebiótica distribuidas de forma uniforme, se concentrasen en puntos definidos adoptando además una cierta organización espacial.

Otro modelo diferente al anterior ha sido sugerido por Day quien propuso la utilización de los liposomas (estructura esférica formada artificialmente a partir de fosfolípidos que puede englobar en su interior diferentes moléculas) como uno de los mejores modelos de laboratorio para el estudio de los sistemas precelulares.

Estos cuatro tipos de moléculas o sistemas protocelulares anteriormente citados muestran las propiedades más esenciales de la vida. Es lógico que formasen parte de una célula ancestral, por lo que en un momento dado tuvieron que integrarse en una entidad celular funcional. Oro ha sugerido que la evolución protocelular se produjo en tres fases de complejidad progresiva.

1ª Fase. Formación y encapsulación de los RNA catalíticos.

Las propiedades polimerizantes y autorreplicativas de los Proto-RNA-catalíticos, permiten suponer que la encapsulación de estos biopolímeros en un liposoma o protomembrana en presencia de los sustratos adecuados haría posible la biosíntesis autorreplicativa de RNA que induciría la división del liposoma. Se podría considerar que de este sistema surgiría una protocélula de RNA. En principio, una de las formas más antiguas de vida.

2ª Fase. Proceso de traducción.

La traducción es el proceso que conduce a la síntesis de una cadena polipeptídica utilizando como molde una molécula de RNA. En esta fase de la evolución protocelular se requieren aminoácidos y oligonucleótidos, formándose moléculas híbridas entre ellos, los llamados proto-aminóacido-tRNA. Estas moléculas por interacción con el RNA codificador darían lugar

a los primeros protoenzimas, así se inició un proceso de autocatálisis entre los péptidos enzimáticos y el RNA informacional. Se trataría de un sistema liposómico con una intensa capacidad autopoyética. Este tipo de protocélulas permanecería hasta la aparición del proto-DNA.

3ª Fase. Aparición del DNA.

La doble hélice de DNA fue consecuencia de las limitaciones que presenta el RNA desde el punto de vista tanto de su estabilidad como de la fidelidad de la información genética. Las ventajas más importantes para la transición evolutiva del RNA al DNA son los siguientes: 1) los polidesoxirribonucleótidos son mucho más estables que los polirribonucleótidos. 2) La información del DNA es mucho más fidedigna, debido a que las mutaciones en el DNA se pueden corregir más fácilmente que las que se producen en el RNA. 3) La citosina, base que forma parte del RNA es fácilmente desaminada a uracilo, lo cual no puede ocurrir con la timina del DNA. 4) La ausencia de filtros en la atmósfera primitiva pudo hacer que la luz ultravioleta produjese gran número de mutaciones. La selección natural induciría la implantación de la doble hélice de DNA ya que en esas condiciones es mucho más estable que la de RNA. Por todo lo anterior, primeramente, se formaría la protocélula ancestral de DNA que tiene una capacidad codificadora de la máxima fidelidad, posteriormente y con la aparición de los protorribosomas, la evolución protocelular alcanzaría el mayor escalón de perfeccionamiento. Así debió aparecer la protocélula ancestral de los seres vivos actuales.

El origen del código genético

Durante la evolución precelular dos cuestiones tuvieron que resolverse para que los RNA pudieran almacenar la información que posteriormente daría lugar a los correspondientes péptidos y proteínas. En primer lugar se tuvo que establecer una correspondencia entre la secuencia de nucleótidos de los RNA y el orden de los aminoácidos en las proteínas. Es decir, tuvo que aparecer un código. En segundo lugar, se debió desarrollar un programa para traducir estas secuencias.

En la actualidad se sabe que en todas las células, el orden lineal de nucleótidos de los ácidos nucleicos especifican de forma indirecta la secuencia de aminoácidos de las proteínas con lo que se cumpliría con el primer requerimiento suponiendo que existiese también un código semejante desde el inicio de la evolución hace 4.000 millones de años.

¿Por qué un código?. El código genético tal y como lo conocemos hoy, se descubrió en el año 1961 cuando Nirenberg y Matthaei demostraron que se podía inducir la síntesis de polifenilalanina, en extractos que carecían de mRNA (ácido ribonucleico mensajero), cuando se añadía un m-RNA sintético, (el homopolímero poliuridilato o poli U).

Poco después comenzaron las especulaciones acerca del desarrollo de este código durante la evolución, sugiriéndose que su aparición fuese gradual, en escalones y no todo a la vez. Los mecanismos de almacenamiento y de recuperación de la información en la etapa precelular fueron inexactos y sencillos, evolucionando a medida que avanzaba hacia sistemas más especializados y complejos. Las fuerzas de la evolución que impulsaron el desarrollo de este lenguaje tuvieron que tener en cuenta la

utilidad del producto de la traducción: las proteínas primitivas. Dado que en la etapa primitiva la glicina y la alanina fueron los aminoácidos más abundantes, los péptidos que se sintetizaron en aquellas condiciones tuvieron que estar constituidos principalmente por estos aminoácidos y sus funciones estarían relacionadas con la regulación del pH, la unión a un ion metálico o a un nucleótido. Suponiendo que un péptido interviniese en la síntesis de un oligonucleótido con una secuencia específica que codificase para el propio péptido, el ciclo de interdependencia péptido-oligonucleótido habría quedado establecido, de forma que el aumento de concentración de péptido específico acumularía más oligonucleótido. Si, además, surgió un sistema de traducción que garantizara las secuencias específicas de los péptidos, el primer código genético habría nacido.

Hoy se llama código genético al conjunto de correlaciones entre cada triplete (tres nucleótidos consecutivos) del m-RNA y el correspondiente aminoácido de la proteína. Sin embargo, el mecanismo por el que se escogió este código de tripletes de nucleótidos se desconoce ya que no se sabe hasta la fecha de ningún tipo de complementariedad química entre los aminoácidos y los tripletes. Si en las primeras etapas fue más simple, es una pregunta difícil de concretar.

¿Pudo haber un código que utilizase uno o dos nucleótidos para cada aminoácido?. Hay autores que han sugerido que en tiempos prebióticos, quizás cada uno de los aminoácidos se codificó por dos nucleótidos. Esto pudo ser posible, ya que con frecuencia en el código genético actual cuando un aminoácido se codifica por varios tripletes, los dos primeros nucleótidos son siempre fijos, variando el tercero. A este último se le ha dado el nombre de "bamboleante". De este modo, parece que las dos letras iniciales del

código pudieron haberse decidido en primer lugar en la evolución.

Es de destacar que el código no es consecuencia del azar, ya que aminoácidos similares presentan codones con grandes similitudes como ocurre con los codones para los aminoácidos alifáticos de cadenas largas (leucina, isoleucina y valina) al igual que sucede para los aminoácidos de tipo básico (arginina y lisina) o tipo ácido (ácido aspártico y ácido glutámico).

Probablemente en el inicio, el código genético fue inexacto, no diferenciando entre aminoácidos de propiedades parecidas. Con el tiempo el código evolucionó para ser capaz de especificar para cada uno de los aminoácidos cuyo resultado quedó plasmado en las diferentes estructuras proteicas.

Se han hecho algunas hipótesis sobre cómo se seleccionaron los codones primitivos y cómo se realizó, en aquellas etapas de la evolución, la síntesis de proteínas en ausencia de ribosomas, pero no existe ninguna prueba experimental de cómo pudo llevarse a cabo. Se ha especulado que en este mecanismo de traducción debieron existir los siguientes elementos:

- 1) Una secuencia de oligonucleótidos sencillos.
- 2) Un adaptador que hiciese la función del actual t-RNA.
- 3) Una serie de compuestos polipeptídicos que facilitasen las reacciones globales.

A partir de la primera traducción, el sistema fue evolucionando hasta el actual que prácticamente es universal para todas las especies.

Las primeras células

Antiguamente se creía que todos los seres vivos eran o animales o vegetales. Cuando se descubrieron los microorganismos se les incluyó entre los vegetales y a medida que avanzaron los conocimientos sobre el mundo microscópico se fueron añadiendo otras categorías, hongos, protozoos y bacterias. A pesar de todo, parecía que las células pertenecían a dos grupos diferenciados: los eucariotas (del griego “eu”, εὖ = bien y “karyon”, κάρυον = nuez , núcleo), células con núcleo y los procariotas (del latín *pro* = en vez), que carecían de él. Sin embargo, en los años 1970, el mundo científico se vio obligado a hacer una revisión de esta clasificación, cuando se descubrió un grupo de organismos que no pertenecía a ninguna de las dos categorías anteriormente citadas. No poseían núcleo, en esto se parecen a los procariotas, en otros aspectos se asemejan a los eucariotas, y en la estructura de ciertas moléculas no son ni los unos ni los otros. Filogenéticamente son tan antiguos como ellos, por lo menos, y algunos presentan, además, un metabolismo totalmente compatible con el entorno físico-químico que existió en los primeros tiempos de vida sobre la tierra.

Con los medios de que disponemos hoy no es posible saber de una forma directa cuál era la naturaleza de las células primitivas. Los fósiles mas antiguos identificados como células simples datan de hace 3.000 millones de años y han aparecido en estructuras macroscópicas denominadas estromatolitos. Se cree que son capas de bacterias fotosintéticas por su parecido con los estromatolitos de reciente fosilización, formados a partir de bacterias fotosintéticas, generalmente cianobacterias. Aparte de esto, poco se puede saber acerca de las estructuras de las proteínas o de las estructuras de sus genes en las células primitivas.

Para reconstruir los acontecimientos evolutivos primitivos los bioquímicos miramos más a las células actuales que a los fósiles. La propia célula encierra claves de su pasado en las secuencias de aminoácidos de sus proteínas y en las secuencias de nucleótidos de sus ácidos nucleicos. Estos datos alcanzan hasta el periodo en el que existía el antepasado común de todas las células.

La secuencia genética de las células encierra su propio pasado. Los genes que hay en una célula son copia de los que existieron muchos años atrás. No son una copia exacta pues las mutaciones han producido cambios en las secuencias genéticas originales pero con frecuencia existen vestigios de su primer estado.

La secuencia genética suministra una triple información evolutiva: puede revelar relaciones genealógicas, ser una medida del tiempo de evolución y un registro de las características ancestrales. A partir de un amplio conjunto de secuencias relacionadas puede construirse un árbol filogenético en el que las distancias desde los extremos de las ramas hasta las bifurcaciones midan los tiempos relativos de divergencia. Finalmente, las comparaciones entre un conjunto de secuencias homólogas permiten reconstruir con cierta precisión diversas versiones ancestrales de un gen. Dado que la relación entre un gen y sus productos (proteínas o RNA) es generalmente colineal, el estudio de la secuencia de las proteínas o de los RNA es tan útil para hacer estudios filogenéticos como la secuencia del propio gen. Entre las moléculas que más se han utilizado para hacer estos estudios se encuentran las moléculas del RNA ribosómico. Este compuesto es fácil de aislar y además parece haber permanecido constante a lo largo de grandes distancias evolutivas; algunas porciones de sus secuencias cambian

con la suficiente lentitud como para que la secuencia ancestral no quede totalmente borrada. De este tipo de análisis se han diferenciado dos clases de organismos bacterianos no superpuestos y separados de los eucariotas. La inmensa mayoría de las bacterias comunes conocidas tienen unas secuencias de RNA ribosómicas similares; son las denominadas actualmente eubacterias. El segundo gran grupo se encuentran en hábitats poco usuales, engloba: organismos dependientes de sal (halófilos), productores de metano (metanógenos) y aquellos que se desarrollan en ambientes ácidos y temperaturas altas (termoácidofilos). Para resaltar el origen antiguo de este segundo grupo de bacterias se les denomina arqueobacterias (del griego "arkhaios", αρχαιος = antiguo). Comparando los RNA ribosómicos de todos los eucariotas estudiados con los de eubacterias y arqueobacterias se han obtenido resultados diferentes, por lo que se puede deducir que la evolución ha conducido a tres líneas independientes de células: las eubacterias, las arqueobacterias y las eucariotas. Sin embargo, a pesar de que las secuencias de RNA ribosómicos que marcan las tres líneas son diferentes, todas las moléculas del RNA ribosómico tienen una estructura general en forma de vástago y lazo que está altamente conservada, lo que puede ser un indicio claro de que las tres clases de organismos surgieron de un precursor común.

¿Cuál fue la naturaleza de este antepasado común?. Se supone que el antepasado fue parecido a un procariota, la forma de vida más simple que existe hoy, pero debieron precederle otras formas más sencillas aunque nada sabemos de sus características. Esta célula ancestral cuya naturaleza y características se desconocen por completo, ha sido denominada progenote.

Pudo haber sido un organismo funcional, de reproducción lenta, o

pudo haber sido un grupo amorfo con un sistema de transcripción y traducción primitivas, a partir del cual se desarrollaron tipos muy diferentes de células de las que sólo han sobrevivido tres.

Si ninguna de las células actuales es la precursora evolutiva de las otras líneas celulares, ¿cómo era el genoma del progenote?. La hipótesis más aceptada es aquella que supone que la célula antepasada pudo haber tenido propiedades de los tres linajes de células que existen en la actualidad.

Una posible ruta de la evolución temprana podría resumirse como sigue. La era prebiótica terminó cuando apareció un sistema genético codificado por RNA que fue capaz de dar lugar a un mecanismo transcripción-traducción primitivo donde existieron secuencias que no codificaban proteínas (intrones) y que estaban insertas entre secuencias que sí codificaban (exones) en la mayoría de los genes. En esta fase el genoma funcional era RNA. Posteriormente se desarrolló una actividad similar a la que tiene la transcriptasa inversa que permitió que la información que existía en el RNA se copiase en forma de DNA, donde se almacenó en forma estable. Simultáneamente aparecieron las membranas y con ellas, el progenote. A partir de él, por crecimiento celular rápido, el progenote perdió parte de su genoma, los intrones, y adquirió las actividades sintéticas. El progenote dió lugar así a arqueobacterias y eubacterias. Por otra parte, el progenote por crecimiento celular lento conservaría la totalidad de su genoma, y con la participación de las arqueobacterias formaría el urcariota que es el antecesor de las células eucarióticas.

Teniendo en cuenta todo lo anterior se puede concluir que del estudio comparado de las secuencias de RNA ribosómico surge un árbol de linaje

celular de la evolución con un antepasado común a todos los organismos vivos.

Evolución de los procesos bioquímicos

La fermentación

Las primeras células pudieron ser compartimentos rodeados por membranas de naturaleza lipídica que tuvieran en su interior agua, ácidos nucleicos, enzimas, y ribosomas, y con escasa capacidad para sintetizar sus propios componentes. Sus necesidades metabólicas tenían que cubrir las tomando del exterior las moléculas que necesitaban.

En esta etapa de la evolución biológica, hace 3.000 millones de años, la radiación solar que llegaba a la tierra era muy intensa, y puesto que no existían filtros como el oxígeno y ozono que actuaran como barrera y absorbieran la radiación, la síntesis de compuestos orgánicos en el planeta debió ser muy abundante. Las primeras células fueron probablemente heterótrofas, capaces de cubrir sus necesidades nutritivas y sintéticas tomando del exterior aminoácidos, glúcidos, y lípidos, y utilizando como energía la que presumiblemente obtenían de la hidrólisis de nucleótidos como el adenosintrifosfato (ATP). Hoy día se sabe que las condiciones fisicoquímicas que existían en aquel período, permitían la síntesis de ATP a partir de gases y fosfatos.

A medida que crecía la población celular la concentración de los nutrientes orgánicos fue disminuyendo y como consecuencia de ello las células tuvieron que desarrollar sus propios mecanismos para sintetizarlos.

Hace millones de años estos organismos heterótrofos tuvieron que

desarrollarse en una atmósfera carente de oxígeno. Posiblemente, la primera ruta metabólica que surgió fue un proceso semejante al de la glucólisis anaeróbica o fermentación, que consiste en la transformación de ciertos compuestos orgánicos, especialmente glúcidos, en otros compuestos más oxidados, liberando a la vez una energía que se utiliza para la síntesis de ATP. Esta fermentación se lleva a cabo actualmente a través de una ruta metabólica que fue descubierta en el año 1.930 por Embder-Meyerhof, en la que una molécula de glucosa se degrada a ácido pirúvico, generando dos moléculas de ATP. Las transformaciones posteriores de ácido pirúvico en ausencia de oxígeno da lugar a los diferentes tipos de fermentaciones. Simultáneamente a estos procesos, los organismos tuvieron que desarrollar los sistemas de transporte a través de la membrana primitiva, primero mediante difusión, después mediante transporte activo, para obtener los nutrientes existentes en el medio.

Hoy conocemos dos tipos de bacterias que pudieran ser similares a las primeras células de hace 3.500 millones de años, y que pueden utilizarse como modelos vivos de este periodo denominado “arqueano”. Son los lactobacilos y los clostridios. De los primeros se genera ácido láctico como producto final de la fermentación, y son las bacterias que producen el yogur y que dan sabor a ciertos quesos. Los clostridios viven en la tierra y en el agua y algunos pueden producir graves enfermedades en el hombre.

La fermentación es una forma poco eficiente de utilización energética, los productos finales que se excretan al medio todavía poseen una energía química apreciable. A medida que fue pasando el tiempo los microorganismos evolucionaron desarrollando nuevas rutas metabólicas que les permitieron utilizar como alimentos estos productos de desecho.

Fijación del nitrógeno

Además de la fermentación los microorganismos desarrollaron nuevas rutas metabólicas. De todas ellas merece mención especial la que se refiere a la fijación del nitrógeno atmosférico. Sin ella, la mayor parte del nitrógeno terminaría en la atmósfera y acabaría la vida sobre la tierra.

El nitrógeno elemental es diatómico cuando se presenta en estado gaseoso. La distancia entre sus núcleos es de $1,095 \text{ \AA}$, lo que indica que el enlace entre ellos corresponde a un enlace triple. Esta estructura es muy estable, su energía de enlace es de $222,5 \text{ Kcal por mol}$, por lo que se necesita una energía considerable para romperlo. En la naturaleza pocos organismos son capaces de realizar esta disociación. Sin embargo, los clostridios son capaces de incorporar nitrógeno atmosférico a las biomoléculas. En este proceso, el nitrógeno molecular se reduce a amoníaco, el cual aportará nitrógeno para la síntesis de proteínas y ácidos nucleicos.

La fijación de nitrógeno está catalizada por un complejo enzimático denominado nitrogenasa, que es sensible al oxígeno, se inhibe por amoníaco y utiliza moléculas como la ferredoxina o la flavodoxina como transportadores de electrones.

En la era “arqueana” sólo los clostridios podían reducir el nitrógeno. En la actualidad otros grupos tienen esta capacidad, como las bacterias simbióticas rizobios, de gran importancia en agricultura, que infectan las raíces de determinadas plantas leguminosas causando el desarrollo de nódulos esféricos. En estos nódulos, las bacterias reducen el N_2 , transformándolo en amoníaco. Se ha calculado que el total del nitrógeno

fijado por estos microorganismos es del orden del 10^{11} kg por año. Los eucariotas, sin embargo, no tienen esa capacidad.

Cadenas de transporte de electrones y anillos de porfirinas.

De nuevo se dio un paso evolutivo cuando en un grupo de bacterias representadas por los disulfovibrios, surgió una nueva ruta metabólica. Estos nuevos organismos son capaces de producir ATP transportando electrones hasta el sulfato, que se convierte en sulfuro. Estos electrones no pasan directamente, sería un salto de energía demasiado elevado, sino que lo hacen gradualmente a través de un nuevo sistema metabólico que hoy llamamos cadena de transporte electrónico. Los electrones van saltando de unas moléculas a otras por la acción de enzimas específicas y liberando una energía que se utiliza para formar ATP. En los primeros organismos de la evolución biológica en los que aparecieron estas rutas metabólicas, el aceptor final de electrones fue el sulfato.

La aparición de este tipo de cadenas tuvo grandes consecuencias en toda la evolución biológica, y actualmente son parte indispensable en la respiración de todos los organismos así como en el proceso de fotosíntesis. Las moléculas que forman parte de esta cadena de transporte, las enzimas y los transportadores de electrones son semejantes en todos los organismos, tanto eucariotas como procariotas. Es interesante destacar cómo los sistemas de transporte de electrones se fueron introduciendo en distintas rutas metabólicas para transformar la energía redox en energía anabólica.

Entre los transportadores mención especial se debe hacer de los citocromos, proteínas de peso molecular pequeño y que llevan unido a la

fracción proteica un núcleo de porfirina. Estas moléculas tuvieron que aparecer muy pronto, posiblemente en los orígenes de los propios disulfovibrios, poco después de que apareciesen las bacterias que sólo son fermentadoras, ya que estas no tienen porfirinas.

El anillo de las porfirinas fue el responsable de la autotrofia celular. Su aparición favoreció que las células desarrollasen un nuevo mecanismo, la fotosíntesis, que hizo que los organismos no dependiesen del aporte de sustancias orgánicas externas para sobrevivir.

La fotosíntesis

El momento exacto en que apareció la fotosíntesis no es fácil de precisar. Se han encontrado en África grandes cantidades de rocas ricas en carbono, seguramente residuos fotosintetizadores, que tienen más de 3.000 millones de años, deduciéndose que la fotosíntesis debe ser tan antigua como las rocas que contienen esos filones.

Como ya vimos anteriormente, las principales indicaciones paleontológicas acerca de la naturaleza de las primitivas bacterias no han surgido de los microfósiles individuales sino de los llamados estromatolitos (capas de bacterias fotosintetizadoras, cianobacterias, incrustadas en minerales). La mayor parte de las cianobacterias actuales son bacterias fotosintetizadoras que viven donde hay oxígeno. En nuestros días hay investigadores que opinan que las cianobacterias evolucionaron a partir de otras bacterias fotosintetizadoras anaerobias, lo que implica que la fotosíntesis debió aparecer hace más de 3.000 años.

La fotosíntesis es el proceso mediante el cual las células forman

glúcidos a partir de dióxido de carbono y de agua, utilizando la luz como fuente de energía. A medida que comenzaron a escasear los compuestos orgánicos que, a través de la fermentación, suministraban energía a las células, los organismos tuvieron que evolucionar para poder utilizar otras fuentes energéticas. Es posible que a partir de los anillos de porfirina existentes se formasen moléculas con capacidad para dirigir la energía solar hacia la síntesis de compuestos orgánicos. Estos pigmentos pudieron ser las clorofilas, y el mecanismo que se desarrolló se llama fotosíntesis. En tiempos primitivos las bacterias fotosintetizadoras desempeñaron un papel muy importante y tal vez decisivo para la evolución de la vida sobre la Tierra.

Los microorganismos fotosintetizadores necesitan luz por lo que las bacterias fotosintetizadoras primitivas desarrollaron mecanismos que hicieron que aquellas detectasen las zonas luminosas, y sistemas de movilidad para dirigirse a ellas, lo que proporcionó a estas células grandes ventajas sobre sus competidores inmóviles. Pero existía un peligro; la luz visible que utilizaban las bacterias no llegaba sola sino acompañada de la radiación ultravioleta, y no habiendo aún ni oxígeno ni ozono (O_3) que la filtrase, la luz ultravioleta podía desnaturalizar las proteínas, producir mutaciones en los ácidos nucleicos y causar la muerte celular. Por ello los organismos fotosintetizadores tuvieron que buscar barreras de protección frente a esta radiación. Algunos lo hicieron en disoluciones ricas en sales que sólo dejan pasar la luz visible, mientras otros sintetizaron pigmentos para absorber la radiación ultravioleta.

La aparición de la fotosíntesis condujo a dos hechos muy importantes. En primer lugar los organismos no dependían ya de compuestos orgánicos

exógenos para su supervivencia, sino que, a partir de un compuesto inorgánico como era el dióxido de carbono, podían elaborar sus propios nutrientes. La parte más espectacular de este proceso es la absorción de la luz por las clorofilas que conduce a la formación de ATP y poder reductor en forma de $NADPH_2$ (dinucleótido de nicotinamida y adenina fosfato reducido, compuesto que interviene en reacciones redox). Posteriormente en una fase que no necesita luz, la llamada fase oscura, estos ATP y $NADPH_2$ se utilizarán para la conversión del dióxido de carbono en hexosas y otros compuestos orgánicos.

La segunda consecuencia de la fotosíntesis fue la aparición del oxígeno uno de los componentes más característicos de la atmósfera terrestre actual.

La aparición del oxígeno

Como siempre en la evolución podemos aplicar el dicho “el hambre agudiza el ingenio”. Los microorganismos existentes en el medio se encontraron con que la tierra se estaba empobreciendo de agentes reductores; las fuentes de hidrógeno necesarias para la fotosíntesis escaseaban, y el hidrógeno se escapaba al espacio. Como alternativa las células tuvieron que obtenerlo del agua, en un proceso denominado fotólisis del agua, por el que la molécula de agua se rompe a expensas de la energía luminosa para generar poder reductor (hidrógeno) y oxígeno molecular que se disuelve en el agua y se libera a la atmósfera. La era sin oxígeno había terminado. La era aeróbica de la evolución había comenzado.

El oxígeno es un gas altamente reactivo. Tiene seis electrones en la

última capa, y su electronegatividad es la más elevada de todos los elementos después del flúor, pudiendo formar dos enlaces covalentes con otros elementos no metálicos, como el carbono. Su presencia en la atmósfera, por reacción con la luz ultravioleta, condujo a la formación de la capa de ozono, que por su gran capacidad filtrante hizo que se redujese considerablemente la radiación ultravioleta que llegaba a la tierra. Tiene un gran poder oxidante, ya que es capaz de aceptar dos electrones, lo que hizo que se oxidasen gran parte de los compuestos orgánicos que se venían sintetizando por reacciones químicas, convirtiendo todos estos compuestos en dióxido de carbono y agua.

Muchos de los microorganismos que existían antes de la aparición de este gas, morían en presencia de él, por ejemplo los clostridios, por lo que se vieron desplazados a nichos anaeróbicos. Sin embargo su aparición indujo que surgieran otras células que podían utilizarlo como aceptor final de electrones, produciéndose durante este proceso energía de forma mucho más eficiente. Apareció así la respiración, lo que hizo que las células se hicieran más grandes y más complejas.

Las primeras células productoras de oxígeno.

La escasez de nutrientes hizo que las bacterias fotosintéticas evolucionasen hacia otros microorganismos que tolerasen el oxígeno y que durante su metabolismo lo liberasen. Estas nuevas células probablemente fueron las cianobacterias. Hoy día existen bastantes hechos que apoyan esta hipótesis y se han descubierto cianobacterias, como ya indicamos anteriormente, que se pueden considerar fósiles vivientes que pueden actuar bien como bacterias fotosintetizadoras anaeróbicas o bien como bacterias

como bacterias aeróbicas, en función de las condiciones en que se encuentren. Serían el eslabón perdido entre la vida anaeróbica y la aeróbica. La innovación que aportaron las cianobacterias fue lo que se conoce como fotosistema II. Este sistema absorbe luz a una longitud de onda más corta y por lo tanto más energética que el fotosistema I. En él se produce la fotólisis del agua, liberándose oxígeno y generándose electrones que se transfieren a través de diferentes transportadores para producir al final poder reductor en forma de NADPH₂, y energía utilizable en forma de ATP, necesarios ambos para convertir posteriormente el CO₂ en hidratos de carbono y otros compuestos orgánicos.

Actualmente, además de las bacterias citadas, existen otros organismos que realizan la función fotosintética, liberando oxígeno. Todos ellos tienen ambos fotosistemas acoplados. No se conoce ningún organismo que contenga sólo el fotosistema II aunque sí se conocen bacterias que tienen sólo el fotosistema I, lo que sugiere que en la evolución surgió primero el fotosistema I y después el fotosistema II.

La aparición del oxígeno fue un auténtico golpe de estado en la evolución, que obligó a que todas las bacterias anaeróbicas estrictas, para las que el oxígeno es un tóxico, buscaran nichos carentes de oxígeno donde refugiarse.

Durante millones de años todo el oxígeno que se generaba reaccionaba con el hidrógeno, el azufre y el carbono existentes. También se combinó con muchos elementos metálicos que se encontraban en los océanos en forma reducida, como el hierro, manganeso, etc., lo que impidió que el oxígeno se acumulara en la atmósfera. Una vez que la mayor parte de estos elementos

se habían oxidado, y que no había nada que impidiese que el oxígeno se acumulase en la atmósfera, apareció el mundo aeróbico tal y como lo conocemos actualmente.

La multiplicación de las cianobacterias constituyó un peligro para la vida. El incremento de oxígeno en la atmósfera, conllevó la aparición de radicales libres; la reducción del oxígeno (O_2), por un solo electrón origina el anión superóxido (O_2^-), un radical de enorme poder destructor, que como sabemos son especies químicas muy reactivas que desnaturalizan gran número de biomoléculas. Por ello los organismos tuvieron que defenderse, evolucionando hacia células que favoreciesen la síntesis de enzimas como catalasa, peroxidasa, o superóxido dismutasa que anulasen estos radicales.

Los microorganismos evolucionaron hacia la formación de otros mecanismos que, consumiendo oxígeno, acumulaban energía en forma de ATP. Se había llegado a la respiración, la forma más efectiva de oxidación de biomoléculas, por la que la combustión de una molécula, por ejemplo la glucosa, produciría dióxido de carbono y agua y una energía útil de 36 ATP, que equivale a un rendimiento energético del 38%. Este mecanismo de utilización de substrato se ha conservado hasta nuestros días, siendo común prácticamente en todas las especies aeróbicas eucarióticas y procarióticas que se encuentran en la Tierra.

La aparición del metabolismo aeróbico originó una gran variedad de procariotas que podían sintetizar y degradar prácticamente todas las moléculas orgánicas que existían en la Naturaleza.

Los eucariotas unicelulares

El origen de la célula eucariótica constituye uno de los mayores enigmas en el campo de las Ciencias Biológicas.

Hasta la década de los 50 no se resolvieron las incógnitas acerca de la estructura celular; fue entonces cuando mediante diversos estudios bioquímicos y genéticos se estableció que existían dos tipos radicalmente distintos de células que han persistido de forma independientes durante mil millones de años o más, las células eucarióticas y las células procarióticas.

El núcleo eucariótico se halla separado del resto de la célula por dos membranas compuestas por fosfolípidos. Los eucariontes poseen otros orgánulos subcelulares que se encuentran rodeados por membranas cerradas de fosfolípidos: las mitocondrias, que también tienen dos membranas en las que se sintetiza la mayoría del ATP celular; los retículos endoplasmáticos liso y rugoso, que son una red de membranas donde se sintetizan glucoproteínas y lípidos; las vesículas de Golgi, que procesan los constituyentes de la membrana y los vehiculan a sus lugares de destino en la célula; los lisosomas, que degradan glicoconjugados, proteínas, ácidos nucleicos, y algunos tipos de lípidos; los peroxisomas, que metabolizan el peróxido de hidrógeno; y varias vesículas menores. Las células vegetales también contienen cloroplastos, asimismo rodeados de dos membranas, que son los centros fotosintetizadores, y una gran cantidad de líquido que llena unos orgánulos denominados vacuolas.

El citoplasma de las células animales y vegetales, la región externa al núcleo, también contiene una red de proteínas fibrosas llamadas, en conjunto, citoesqueleto fibroso. Entre estas proteínas se encuentran los

filamentos de actina y la tubulina, que están organizadas por los centriolos.

Las células eucarióticas no sólo son más complejas estructuralmente sino que se diferencian de los procariotas en otros aspectos. Quizás uno de los más relevantes sea como se encuentra organizado el DNA.

La información genética de *Escherichia coli* se encuentra en una molécula circular de DNA de doble hebra con 4×10^6 pares de bases. Se dice que la célula posee un solo cromosoma, aunque la disposición del DNA en este cromosoma es muy diferente de la que hay en los cromosomas de las células eucarióticas.

Varias especies de procariotas poseen, además del DNA cromosómico, pequeñas moléculas de DNA circular llamadas plásmidos. Los plásmidos, que tienen entre 1.000 y 30.000 pares de bases, generalmente codifican proteínas que no son esenciales para el crecimiento de la célula, y son capaces de autorreplicarse.

Por el contrario, el DNA nuclear de todas las células eucarióticas se encuentra dividido entre dos o más cromosomas diferentes. El número de los cromosomas y el tamaño de los mismos es muy variable entre los diferentes eucariotas. La levadura, por ejemplo, posee de 12 a 18 cromosomas, cada uno de los cuales contiene, por término medio, sólo un 20% del DNA del cromosoma de *E. coli*. En el lado opuesto, las células humanas contienen dos juegos de 23 cromosomas, cada uno de los cuales contiene, por término medio, aproximadamente 30 veces la cantidad de DNA presente en una célula de *E. coli*. Se cree que cada cromosoma contiene una única molécula lineal de DNA bicatenario.

En la mayoría de los organismos eucarióticos, casi todas las células son diploides ($2n$), lo que significa que contienen dos ejemplares de cada cromosoma. Las células haploides ($1n$) sólo contienen un ejemplar de cada cromosoma. En los mamíferos, todas las células del cuerpo son diploides, a excepción de los gametos que son haploides.

En las células eucarióticas casi todo el DNA cromosómico se encuentra asociado a un conjunto de cinco proteínas básicas diferentes llamadas histonas. La interacción entre las histonas y el DNA es una constante. Cada secuencia de 150 a 180 pares de bases, del DNA se halla unida a una molécula de histona H1 y a dos moléculas de cada una de las histonas H2A, H2B, H3 y H4. La secuencia de aminoácidos de estas histonas se ha mantenido extraordinariamente conservada a lo largo de la evolución. La H3 de los guisantes es prácticamente idéntica a la H3 de las vacas. No se conoce la existencia de histonas en células procarióticas, pero sí de proteínas que se unen y estabilizan al DNA.

Es difícil establecer la fecha en la que los eucariotas pudieron aparecer en la Tierra, ya que no existen pruebas fósiles convincentes, siendo la más aceptada para la aparición de estos organismos la que data de hace 1.000 millones de años.

Anteriormente ya nos hemos referido a las reacciones clave de la Biología Molecular que debieron existir antes de que la primera célula pudiera surgir. Es poco probable que ninguna célula eucariótica actual sea igual o incluso parecida a las primeras células. Es posible que existan restos de evolución molecular, pero de lo que no dispone la investigación científica es de células eucarióticas fósiles ancestrales. De cualquier manera

en la evolución tuvo lugar un importante cambio con la aparición de la célula eucariótica.

Diferentes teorías se han propuesto para explicar el origen de las células eucarióticas. En la década de los 70 se propuso que, o bien los eucariotas derivaban de una célula ancestral, o que los procariotas habían desarrollado primero membranas internas, algunas de las cuales englobarían ácidos nucleicos formando el núcleo, a partir del cual se formarían los demás orgánulos celulares. Con esta explicación se podría entender el origen de los orgánulos pero no se contestaría a la pregunta de por qué el DNA nuclear es diferente al que existe en las mitocondrias.

En el siglo XIX Haeckel propuso un árbol filogenético que implicaba que la célula había evolucionado a partir de la célula procariota (entonces conocida por monera) apareciendo el dogma eucariota/procariota, según el cual todas las células que no son eucariotas son similares. Esta premisa, sin embargo, fue desechada cuando se señalaron dos líneas filogenéticas en los procariotas, las eubacterias y las arqueobacterias, que son tan diferentes entre sí como lo son de los eucariotas. Incluso las arqueobacterias en algunos aspectos son más parecidas a los eucariotas que a las eubacterias, por lo que la teoría que propugnaba que los eucariotas procedían directamente de los procariotas fue desestimada.

La similitud entre arqueobacterias y eucariotas ha originado la idea, como ya vimos anteriormente, de que estos organismos junto a las eubacterias han derivado de un ancestro universal común denominado progenote. Esta hipótesis caló rápidamente en la comunidad científica y ahora es ampliamente aceptada. A partir de ella se han propuesto nuevas

hipótesis para el origen de la célula eucariótica.

Una idea muy consensuada entre los diferentes investigadores es la que propuso Margulis hace 30 años, la llamada “Teoría de la endosimbiosis”, que, en un principio, tuvo gran número de detractores. Margulis propuso que varias células independientes se unieron, primero al azar, y después formando asociaciones más estables. A medida que pasaba el tiempo, y conforme la presión evolutiva favorecía dichas uniones simbióticas, estos simbioses llegarían a estar unidos permanentemente en un nuevo tipo de célula formado por componentes interdependientes entre sí. De acuerdo con esta idea, los organismos procariotas que eran capaces de realizar la fotosíntesis se habrían fusionado con el progenitor de las células eucarióticas, el urcariote, para formar células con cloroplastos. Asimismo, se cree que una simbiosis entre este urcariote con células procarióticas capaces de realizar la fosforilación oxidativa (proceso localizado en la membrana mitocondrial por el que se sintetiza ATP a partir de ADP, utilizando la energía que se produce en las reacciones oxidativas del ciclo de Krebs) sería el origen de las mitocondrias. Todo lo anterior está apoyado hoy en los análisis de las secuencias de los RNA de cloroplastos y de mitocondrias, que son muy similares a las secuencias de RNA de determinadas eubacterias.

La teoría de fusión de Zillig implica la posibilidad de que el genoma nuclear eucariótico pudiera ser una quimera formada por fusión entre una arqueobacteria y una eubacteria. Ello quedó confirmado por estudios filogenéticos de numerosas secuencias de proteína que indican que el núcleo celular es una quimera que recibe la mayor parte del DNA de una eubacteria Gram-negativa y de una arqueobacteria. Recientes estudios han indicado

también que la formación de membrana que envuelve al núcleo y el retículo endoplásmico fue acompañada de la duplicación de genes de unas proteínas llamadas chaperonas que facilitan el transporte a través de la membrana. Basándose en estas observaciones, Gupta y Golding sugieren que el antepasado celular eucariótico apareció como resultado de un fenómeno de endosimbiosis involucrando la fagocitosis de un eocito arqueobacteriano por una eubacteria Gram-negativa. Una hipótesis semejante a esta había sido sugerida anteriormente por el grupo de Woese.

Recientemente en el año 1998, treinta años después de que apareciera la teoría de la endosimbiosis de Margulis para explicar el origen de la mitocondria y los cloroplastos, Martin y Müller y los españoles López García y Moreira propusieron dos nuevas hipótesis para explicar el origen de los eucariotas. Ambas indican que estas células surgen a través de una asociación simbiótica metabólica o sintropia, en condiciones anaeróbicas entre una proteobacteria fermentativa que genera hidrógeno y dióxido de carbono como productos de desecho, y una arqueobacteria anaeróbica estricta dependiente de hidrógeno y que pudo haber sido una bacteria metanógena. Según estas hipótesis la mitocondria fue un orgánulo que inicialmente fue anaeróbico y que cuando variaron las condiciones ambientales evolucionó a mitocondria aeróbica.

Estas hipótesis explican el diferente mosaico de particularidades de los eucariotas. Así, tienen la maquinaria genética como las arqueobacterias, y el metabolismo intermediario propio de las eubacterias. Si estas afirmaciones son totalmente ciertas aún no lo sabemos, pero los datos que se obtengan del estudio comparativo de genomas, de la ecología microbiana y del estudio de los fósiles ayudaran a validarlas. La novedad más importante

de esta hipótesis, es que se da una explicación del origen de la célula eucariótica en términos de metabolismo, para concluir que, aunque los orígenes de la mitocondria y de los eucariotas son idénticos, apareció en primer lugar la mitocondria anaeróbica.

Los organismos multicelulares

Los organismos que observamos a nuestro alrededor están compuestos por muchas células, organizadas según esquemas complejos; son multicelulares, y aunque estos organismos existen en todos los reinos, la complejidad en el reino animal es muy superior. En los animales existen muchos tipos y tamaños de células que están diferenciadas formando tejidos que se organizan en órganos.

¿Cuándo se produjo el salto evolutivo que pasó de los organismos unicelulares a los organismos multicelulares?. Se cree que la evolución de los organismos multicelulares a partir de los organismos unicelulares se dio hace más de 1.000 millones de años. No se conoce ningún fósil claro que permita hacer una historia del origen de los organismos multicelulares, pero lo que sí es cierto es que la ventaja más importante de éstos es la posibilidad de diferenciar las funciones. Un número elevado de células permite la especialización de las mismas, lo que resulta imposible para células individuales. La especialización de los diferentes grupos celulares hizo que aparecieran diferentes conexiones intercelulares. Estas conexiones permiten a los organismos multicelulares coordinar las actividades de las células en el desarrollo embrionario, diferenciación, crecimiento y metabolismo. La innovación estructural fue particularmente crítica durante la transición de la vida acuosa a la vida seca, la cual se pudo realizar gracias a la capacidad de

las células para secretar sustancias de protección y soporte. Casi todas las células tienen una pared celular protectora exterior a la membrana celular y los organismos multicelulares desarrollaron sustancias que sirvieron de soporte.

Así sucesivamente se fueron produciendo las diferentes adaptaciones de los organismos multicelulares para poder vivir en prácticamente toda la superficie de la Tierra.

En todas las partes de la Tierra se ha encontrado vida. Cuanto más sabemos sobre nuestro planeta Tierra más evidente se hace el hecho de que su superficie ha sido alterada por el origen, evolución y desarrollo de la vida. El ambiente de la Tierra y los organismos que allí viven han evolucionado juntos durante los últimos 4.000 millones de años.

Algunos autores han defendido que la evolución es progresiva, que ha llevado a formas superiores de vida, pero si consideramos el cambio que se produjo por ejemplo cuando a partir de la bacteria fotosintetizadora aeróbica apareció el oxígeno sobre la Tierra, es más que dudoso pensar que ningún otro organismo "por superior que sea" haya sido capaz de producir un cambio tan grande en el planeta. Hoy sabemos que sin procariotes, "organismos inferiores" tanto plantas como animales "organismos superiores" dejaríamos de existir.

Así pues, el punto de vista darwiniano como una lucha despiadada por la supervivencia, es cuanto menos ingenuo. Hoy día sabemos que la vida en la Tierra es el producto de la cooperación entre células que se construyeron a partir de otras células. Estas son las bases de la continua evolución de la vida sobre la Tierra.

BIBLIOGRAFIA

- Blitz, L. (1982). *Complejos gigantes de nubes moleculares en la galaxia*. Investigación y Ciencia, 69, 48-58.
- Darnell, J., Lodish, H. y Baltimore, D. (1988). *Biología Celular y Molecular*. Labor, Barcelona.
- de Duve, C. (1996). *El origen de las células eucarióticas*. Investigación y Ciencia, 237, 18-26.
- Fortey, R. (1999). *La vida. Una biografía no autorizada*. Taurus. Madrid.
- Garzón, L. (1994). *Historia de la materia. Del Big-Bang al origen de la vida*. Nobel, Oviedo.
- Guerrero, R. (1998). *Crucial crises in biology: life in the deep biosphere*, Intern. Microbiol., 1, 285-294.
- Gupta, R.S. y Golding, G.B. (1996). *The origin of the eukariotic cell*. Trends Biochem. Sci., 21, 166-171.
- Horgan, J. (1991). *En el principio...* Investigación y Ciencia, 175, 80-90.
- Huber, C. y Wächtershäuser, G. (1998). *Peptides by activation of amino acids with CO on (Ni,Fe)S surfaces: implications for the origin of life (see comments)*. Science, 281, 670-672.

- Kasting, J.F. y Schultz, P.A. (1996). *Benefit-cost analysis and the environment*. Science, 272,1571-1573.
- Kasting, J.F., Zahnle, K.J., Pinto, J.P. y Young, A.T. (1989). *Sulfur, ultraviolet radiation, and the early evolution of life*. Orig Life Evol Biosph., 19, 95-108.
- Keller, M., Blöchl, E., Wächtershäuser, G. y Stetter, K.O. (1994). *Formation of amide bonds without a condensation agent and implications for origin of life*. Nature, 368, 836-838.
- Lazcano, A., Fastag, J., Gariglio, P., Ramirez, C. y Oró, J. (1998). *On the early evolution of RNA polymerase*. J. Mol. Evol., 27, 365-76.
- Lopez-García, P. y Moreira, D. (1999). *Metabolic symbiosis at the origin of eukaryotes*. Trends Biochem. Sci., 24, 88-93.
- Margulis, L. (1986). *El origen de la célula*. Reverté. Barcelona.
- McKay, D.S., E.K. Gibson, Jr., K.L. Thomas-Keprta, H. Vali, C.S. Romanek, S.J. Clemett, X.D.F. Chillier, C.R. Maechling, C.R. y Zare, R.N. (1996). *Search for past life on Mars: Possible relic biogenic activity in Martian meteorite ALH84001*. Science 273, 924-930.
- Miller, S.L. (1953). *A production of aminoacids possible primitive Earth conditions*. Science, 117, 528-529.
- Montero, F., Sanz, J.C. y Andrade, M.A. (1993). *Evolución prebiótica: el camino hacia la vida*. Eudema, Madrid.

- Oparin, L. (1973). *Origen de la vida sobre la tierra*. Tecnos, Madrid.
- Orgel, L.E. (1998). *The origin of life – a review of facts and speculations*. Trends Biochem. Sci., 23, 491-495.
- Oró, J. (1977). *Química prebiológica y origen de la vida*. En, Avances de la Bioquímica. (Ed. Luis Cornudella, Juan Oró, Carlos Fernández de Heredia y Alberto Sols), pág. 515-541, Salvat, Barcelona.
- Oró, J. (1986). *La evolución química y el origen de la vida*. En, Bioquímica y Biología Molecular. (Ed. Severo Ochoa, Louis Leloir, Juan Oró y Alberto Sols), pág. 554-572, Salvat, Barcelona.
- Oró, J. (1991). *Origen y evolución de la vida*. En, Nuestros orígenes: El universo, la vida, el hombre. (Ed. Antonio Fernández-Rañada) pág. 169-199. Centro de Estudios Ramón Areces, Madrid.
- Rañada, A.F. (1991). *De cómo estalló todo*. En, Nuestros orígenes: El universo, la vida, el hombre. (Ed. Antonio Fernández-Rañada) pág. 49-80. Centro de Estudios Ramón Areces, Madrid.
- Sánchez, F. (1991). *Origen de los elementos químicos: Somos polvo de estrellas*. En, Nuestros orígenes: El universo, la vida, el hombre. (Ed. Antonio Fernández-Rañada) pág. 81-136. Centro de Estudios Ramón Areces, Madrid.
- Szathmáry, E. (1999). *The origin of the genetic code*. Trends Genetic, 15, 223-229.

- Velasco, A.M., Medrano, L., Lazcano, A. y Oró, J. (1992). *A redefinition of the Asp-Asp domain of reverse transcriptases*. J. Mol. Evol., 35, 551-556.
- Vellai, T. Takács, K. Vida, G.(1998). *A new aspect to the origin and evolution of eukaryotes*. J. Mol. Evol., 46, 499-507.
- Villanueva, J.R. (1991). *Como se inicia la vida sobre la Tierra*. En, Nuestros orígenes: El universo, la vida, el hombre (Ed. Antonio Fernández-Rañada) pág. 201-235. Centros de Estudios Ramón Areces, Madrid.
- Woese, C.R. (1981). *Archibacterias*. Investigación y Ciencia, 59, 48-61.
- Wächtershäuser, G. (1988). *Pyrite formation, the first energy source for life: a hypothesis*. System. Appl. Microbiol., 10, 207-210.
- Wächtershäuser, G. (1990). *Evolution of the first metabolic cycles*. Proc. Natl. Acad. Sci., 87, 200-204.
- Wächtershäuser, G. (1994). *Life in a ligand sphere*. Proc. Natl. Acad. Sci., 91, 4283-4287.