

POR EL GANADOR DEL ROYAL SOCIETY PRIZE Y DEL BIOCHEMICAL SOCIETY AWARD

NICK LANE

LA CUESTIÓN VITAL



¿POR QUÉ LA VIDA ES COMO ES?

Ariel

Nick Lane

La cuestión vital

¿Por qué la vida es como es?

Traducción de Joandomènec Ros,
Catedrático de ecología de la Universidad de Barcelona

Ariel

Título original: *The Vital Question. Why is life the way it is?*

Publicado originalmente por Profile Books, Londres

1.^a edición: enero de 2016

© 2015: Nick Lane

© 2016 de la traducción: Joandomènec Ros

Derechos exclusivos de edición en español
reservados para todo el mundo y propiedad de la traducción:

© 2015: Editorial Planeta, S. A. Avda. Diagonal, 662-664 - 08034 Barcelona

Editorial Ariel es un sello editorial de Planeta, S. A.

www.ariel.es

ISBN 978-84-344-2306-0

Depósito legal: B. 28.339 - 2015

Impreso en España por Limpergraf

El papel utilizado para la impresión de este libro
es cien por cien libre de cloro y está calificado como papel ecológico.

No se permite la reproducción total o parcial de este libro, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión en cualquier forma o por cualquier medio, sea éste electrónico, mecánico, por fotocopia, por grabación u otros métodos, sin el permiso previo y por escrito del editor. La infracción de los derechos mencionados puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (Art. 270 y siguientes del Código Penal).

Diríjase a CEDRO (Centro Español de Derechos Reprográficos) si necesita
fotocopiar o escanear algún fragmento de esta obra.

Puede contactar con CEDRO a través de la web www.conlicencia.com
o por teléfono en el 91 702 19 70 / 93 272 04 47

Índice

Introducción: ¿Por qué la vida es como es?	9
--	---

PARTE I EL PROBLEMA

1. ¿Qué es la vida?	29
2. ¿Qué es vivir?	69

PARTE II EL ORIGEN DE LA VIDA

3. Energía en el origen de la vida	109
4. La aparición de las células	147

PARTE III COMPLEJIDAD

5. El origen de las células complejas	187
6. El sexo y los orígenes de la muerte	227

PARTE IV PREDICCIONES

7. El poder y la gloria	277
-------------------------------	-----

Epílogo: Desde las profundidades	325
Glosario	337
Agradecimientos	347
Bibliografía	355
Lista y créditos de las ilustraciones	387
Índice analítico	391

1

¿Qué es la vida?



Imperturbables noche y día, los radiotelescopios escudriñan los cielos. Cuarenta y dos de ellos se encuentran esparcidos en un grupo poco definido en la sierra cubierta de maleza del norte de California. Sus cuencos blancos parecen caras inexpresivas, todas dirigidas al unísono y esperanzadas hacia algún punto situado más allá del horizonte, como si se tratara de un punto de reunión para invasores extraterrestres que intentaran ir a casa. La incongruencia es apropiada. Los telescopios pertenecen al SETI,¹ la búsqueda de inteligencia extraterrestre, una organización que ha estado explorando los cielos en busca de señales de vida desde hace medio siglo, infructuosamente. Incluso los protagonistas no son demasiado optimistas acerca de sus probabilidades de éxito; pero cuando la financiación se agotó hace algunos años, un llamamiento directo al público pronto hizo que el Conjunto de Telescopios Allen estuviera de nuevo operativo. Según mi opinión, la empresa es un símbolo conmovedor del inseguro sentido de la humanidad acerca de nuestro lugar en el universo, y en realidad de la fragilidad de la propia ciencia; tecnología de ciencia ficción tan inescrutable que parece omnisciencia, dedicada a un sueño tan ingenuo que apenas tiene base científica: que no estamos solos en el universo.

1. *Search for Extraterrestrial Intelligence. (N. del t.)*

Incluso si el conjunto no consigue nunca detectar vida, sigue siendo valioso. Quizá no sea posible observar en el sentido opuesto a través de estos telescopios, pero este es su poder real. ¿Qué es exactamente lo que esperamos encontrar ahí afuera? ¿Acaso la vida en otros lugares del universo será tan parecida a nosotros que también emplea ondas de radio? ¿Pensamos que la vida en otros lugares tiene que estar basada en el carbono? ¿Necesitará agua? ¿Oxígeno? En realidad, estas preguntas no son acerca de la constitución de la vida en algún otro lugar del universo: se refieren a la vida en la Tierra, acerca de por qué la vida es de la manera como la conocemos. Estos telescopios son espejos, que reflejan estas preguntas a los biólogos terrestres. El problema es que la ciencia tiene que ver con predicciones. Las cuestiones más apremiantes de la física son acerca de *por qué* las leyes de la física son como son: ¿qué principios fundamentales predicen las propiedades conocidas del universo? La biología es menos predictiva, y no tiene leyes comparables a las de la física, pero aun así la capacidad predictiva de la biología evolutiva es embarzosamente mala. Sabemos muchísimas cosas sobre los mecanismos moleculares de la evolución y sobre la historia de la vida en nuestro planeta, pero muchas menos sobre qué partes de esa historia son azar (trayectorias que podrían haberse desarrollado de manera muy diferente en otros planetas) y qué pizcas están dictadas por las leyes o las limitaciones físicas.

Y ello no se debe a falta de esfuerzo. Este terreno es el patio en el que juegan premios Nobel jubilados y otras figuras señeras de la biología; pero a pesar de toda su sabiduría e intelecto, no consiguen empezar a ponerse de acuerdo entre ellos. Hace cuarenta años, en los albores de la biología molecular, el biólogo francés Jacques Monod escribió su famoso libro *Le Hasard et la Nécessité*, que propugna de manera sombría que el origen de la vida en la Tierra fue un accidente anómalo, y que estamos solos en un universo vacío. Las líneas finales del libro se acercan a la poesía, una amalgama de ciencia y metafísica:

La antigua alianza está ya rota; el hombre sabe al fin que está solo en la inmensidad indiferente del universo, de donde surgió por azar. Igual que su destino, su deber no está escrito en ninguna parte. Puede escoger entre el reino arriba o la oscuridad abajo.

Desde entonces, otros han argumentado en el sentido opuesto: que la vida es un resultado inevitable de la química cósmica. Surgirá rápidamente, casi en todas partes. Una vez la vida medra en un planeta, ¿qué ocurre a continuación? De nuevo, no hay un consenso. Las limitaciones ingenieriles pueden obligar a la vida a seguir rutas convergentes hasta lugares parecidos, con independencia de dónde empezó. Debido a la gravedad, es probable que los animales que vuelen sean livianos y posean algo parecido a alas. En un sentido más general, puede ser necesario que la vida sea celular, compuesta de pequeñas unidades que mantengan sus entrañas diferentes del mundo exterior. Si tales restricciones son dominantes, la vida en otras partes puede parecerse mucho a la vida en la Tierra. Y al revés; quizá impere la contingencia: la estructura de la vida depende de los supervivientes aleatorios de accidentes globales como el impacto del asteroide que aniquiló a los dinosaurios. Hagamos retroceder el reloj hasta la época del Cámbrico, hace quinientos millones de años, cuando los animales aparecieron por primera vez y de forma explosiva en el registro fósil, y dejemos que de nuevo avance. ¿Sería este mundo paralelo semejante al nuestro? Quizá las colinas estarían llenas de gigantescos pulpos terrestres.

Una de las razones para disponer telescopios encarados hacia el espacio es que en la Tierra tratamos con un tamaño muestral de uno. Desde un punto de vista estadístico, no podemos decir qué limitó la evolución de la vida en la Tierra, si es que algo lo hizo. Pero si esto fuera cierto, no habría base para escribir este libro, o cualquier otro. Las leyes de la física se aplican en todo el universo, como hacen las propiedades y la abundancia de los elementos, de ahí la química plausible. La vida en la Tierra posee muchas propiedades extrañas que durante siglos han desafiado a la mente de los mejores biólogos: características tales como el sexo y el envejecimiento. Si a partir de primeros principios (a partir de la constitución química del universo) pudiéramos predecir por qué surgieron dichas características, por qué la vida es como es, entonces tendríamos otra vez acceso al mundo de la probabilidad estadística. La vida en la Tierra no es realmente una muestra de uno, sino que a efectos prácticos es una variedad infinita de organismos que evolucionan a lo largo de un tiempo infinito. Pero la teoría evolutiva no

predice, a partir de primeros principios, por qué la vida en la Tierra tomó la dirección que tomó. Con ello no quiero decir que piense que la teoría evolutiva es errónea (no lo es), sino simplemente que no es predictiva. Mi argumento en este libro es que en realidad hay fuertes limitaciones a la evolución (limitaciones energéticas) que sí que hacen posible predecir algunos de los rasgos más fundamentales de la vida a partir de primeros principios. Antes de poder abordar estas limitaciones, hemos de considerar por qué la biología evolutiva no es predictiva, y por qué estas restricciones energéticas han pasado desapercibidas en gran medida; de hecho, por qué apenas nos hemos dado cuenta de que existe un problema. Únicamente en los últimos años ha resultado aparente sin ambages, y sólo para aquellos que siguen la biología evolutiva, que existe una discontinuidad profunda e inquietante en el meollo mismo de la biología.

Hasta cierto punto, podemos culpar al DNA de este lamentable estado de cosas. Irónicamente, puede decirse que la era moderna de la biología molecular, y de toda la extraordinaria tecnología del DNA que conlleva, se inició con un físico, específicamente con la publicación del libro de Erwin Schrödinger *What is Life?*² en 1944. Schrödinger planteó dos puntos clave: primero, que de alguna manera la vida resiste la tendencia universal a la descomposición, el aumento de entropía (desorden) que estipula la segunda ley de la termodinámica; y segundo, que el truco de la evasión local que la vida hace de la entropía reside en los genes. Propuso que el material genético es un cristal «aperiódico», que no posee una estructura estrictamente repetitiva, y de ahí que pueda actuar como un «código», que según dicen es la primera vez que se utilizó el término en la literatura biológica. El propio Schrödinger suponía, junto con la mayoría de los biólogos de la época, que el cuasicristal en cuestión tenía que ser una proteína; pero al cabo de una década frenética, Crick y Watson habían inferido la estructura cristalina del propio DNA. En su segundo artículo en *Nature* en 1953, escribieron: «Por lo tanto, parece probable que la secuencia precisa de las bases sea el código que porta la información genética». Esta frase es la base de la biología moderna.

2. Hay versión española: *¿Qué es la vida?* (Barcelona, Tusquets, 2007). (N. del t.)

En la actualidad, la biología es información, las secuencias de genomas se disponen *in silico*³ y la vida se define en términos de transferencia de información.

Los genomas son la puerta de entrada a un país encantado. Las resmas de código, 3.000 millones de letras en nuestro caso, se leen como una novela experimental, un relato ocasionalmente coherente en cortos capítulos entrecortados por bloques de texto repetitivo, versos, páginas en blanco, oleadas de conciencia: y una puntuación peculiar. Una proporción minúscula de nuestro propio genoma, menos del 2 %, codifica proteínas; una porción mayor es reguladora; y la función del resto es susceptible de causar broncas desmedidas entre científicos que de otro modo son educados.⁴ Esto aquí no tiene mayor importancia. Lo que es claro es que los genomas pueden codificar hasta decenas de miles de genes y una gran cantidad de complejidad regulatoria, capaz de especificar todo lo necesario para transformar una oruga en una mariposa o un niño en un humano adulto. La comparación de los genomas de animales, plantas, hongos y amebas unicelulares demuestra que entran en juego los mismos procesos. Podemos encontrar variantes de los mismos genes, los mismos elementos reguladores, los mismos replicadores egoístas (como los virus) y los mismos tramos de fruslerías repetitivas en genomas de tamaños y tipos enormemente diferentes. Las cebollas, el trigo y las amebas poseen más genes y más DNA que nosotros. Los anfibios, como las ranas y las salamandras, tienen tamaños de genoma que superan los dos órdenes de magnitud, y el genoma de algunas salamandras es 40 veces más largo que el nuestro, mientras que algunas ranas lo tienen de un tamaño que

3. Literalmente, «en silicio», es decir, en un ordenador o mediante simulación informática. (*N. del t.*)

4. Hay una ruidosa disputa acerca de si todo este DNA no codificador sirve para algún propósito útil. Algunos dicen que sí, y que el término «DNA trasto» debería abandonarse. Otros plantean la «prueba de la cebolla»: si la mayor parte del DNA no codificador sirve realmente para una finalidad útil, ¿por qué una cebolla necesita cinco veces más de este que un ser humano? Según mi opinión, es prematuro abandonar el término. Trasto no es lo mismo que basura. La basura se tira inmediatamente; los trastos se guardan en el garaje, con la esperanza de que un día resulten ser útiles. (*N. del a.*) [A pesar de la distinción que el autor hace entre *junk* y *garbage*, en español el término «DNA basura» está muy arraigado, y será difícil cambiarlo por «DNA trasto» (o cachivache), que serían los adjetivos adecuados. (*N. del t.*)]

es menos de un tercio del nuestro. Si tuviéramos que resumir en una sola frase las limitaciones estructurales de los genomas, tendría que ser «cualquier cosa vale».

Esto es importante. Si los genomas son información, y no hay limitaciones importantes en el tamaño y la estructura del genoma, entonces tampoco hay limitaciones en la información. Esto no significa que no existan en absoluto limitaciones en los genomas. Es evidente que las hay. Las fuerzas que actúan sobre los genomas incluyen la selección natural, así como factores más aleatorios: duplicación accidental de genes, cromosomas o genomas enteros, inversiones, supresiones e invasiones de DNA parásito. El resultado de todo esto depende de factores tales como el nicho ecológico, la competencia entre especies y el tamaño de la población. Desde nuestro punto de vista, todos estos factores son impredecibles. Forman parte del ambiente. Si el ambiente está especificado de forma precisa, podremos llegar quizá a predecir el tamaño del genoma de una especie determinada. Pero un número infinito de especies viven en una variedad sin fin de microambientes, que van desde el interior de otras células hasta las ciudades humanas y hasta las profundidades presurizadas de los océanos. No es tanto «cualquier cosa vale» como «todo vale». Cabe esperar encontrar tanta variedad en los genomas como factores hay que actúan sobre ellos en estos ambientes diversos. Los genomas no predicen el futuro, sino que recuerdan el pasado: reflejan las exigencias de la historia.

Consideremos de nuevo otros mundos. Si la vida trata de información, y la información no está limitada, entonces no podemos predecir qué aspecto tendrá la vida en otro planeta, sólo que no contravendrá las leyes de la física. Tan pronto como ha surgido alguna forma de material hereditario, ya se trate de DNA o de otra cosa, entonces la trayectoria de la evolución se vuelve libre de restricciones por la información e impredecible a partir de primeros principios. Lo que aparezca realmente por evolución dependerá del ambiente exacto, de las contingencias de la historia y del ingenio de la selección. Pero volvamos a la Tierra. Esta afirmación es razonable para la enorme variedad de la vida tal como existe actualmente; pero, simplemente, no es verdad para la mayor parte de la larga historia de la Tierra. Durante miles de millones de años, parece que la vida estuvo limitada de maneras que no pueden interpretarse fácilmente

en términos de genomas, historia o ambiente. Hasta hace poco, la peculiar historia de la vida en nuestro planeta estaba lejos de ser clara, e incluso en la actualidad existe mucho alboroto acerca de los detalles. Permítame el lector que esboce el panorama que está surgiendo, y que lo contraste con versiones más antiguas que ahora parecen ser erróneas.

Una breve historia de los primeros 2.000 millones de años de la vida

Nuestro planeta tiene unos 4.500 millones de años de antigüedad. Durante su historia inicial, durante unos 700 millones de años, estuvo arruinado por un duro bombardeo de asteroides, mientras el naciente sistema solar se asentaba. Un impacto colosal y temprano con un objeto del tamaño de Marte formó probablemente la Luna. A diferencia de la Tierra, cuya geología activa remueve continuamente la corteza, la superficie prístina de la Luna conserva pruebas de este bombardeo temprano en sus cráteres, que se han datado a partir de rocas que los astronautas del *Apollo* trajeron a la Tierra.

A pesar de la ausencia de rocas terrestres de edad comparable, existen todavía algunas pistas de las condiciones en la Tierra temprana. En particular, la composición de los circones (minúsculos cristales de silicato de circonio, de menor tamaño que granos de arena, que se encuentran en muchas rocas) sugiere que había océanos mucho antes de lo que se pensaba. Podemos decir a partir de la datación con uranio que algunos de estos cristales asombrosamente robustos se formaron hace entre 4.000 y 4.400 millones de años, y después se acumularon como granos detríticos en rocas sedimentarias. Los cristales de circón se comportan como minúsculas jaulas que atrapan contaminantes químicos, lo que refleja el ambiente en el que se formaron. La química de los primeros circones sugiere que se formaron a temperaturas relativamente bajas, y en presencia de agua. Lejos de la imagen de un infierno volcánico, con océanos de lava hirviendo, que las impresiones de los artistas captaron vívidamente en lo que técnicamente se denomina el período «Hadeano», los cristales de circón indican un mundo acuático más tranquilo con una superficie terrestre limitada.

Asimismo, la antigua idea de una atmósfera primordial repleta de gases tales como metano, hidrógeno y amoníaco, no soporta el escrutinio de los circones. Elementos traza como el cerio se incorporan a los cristales de circón sobre todo en su forma oxidada. El elevado contenido de cerio en los circones más antiguos sugiere que la atmósfera estaba dominada por gases oxidados que emanaban de volcanes, en especial dióxido de carbono, vapor de agua, nitrógeno gas y dióxido de azufre. Esta mezcla no es diferente en composición a la del aire en la actualidad, excepto que faltaba el oxígeno, que no fue abundante hasta mucho más tarde, después de la aparición de la fotosíntesis. Leer la constitución de un mundo que hace mucho tiempo que desapareció a partir de unos cristales de circón, pocos y dispersos, pone mucho peso en lo que no dejan de ser granos de arena, pero esto es mejor que no disponer de prueba alguna. Dicha evidencia conjura de manera consistente un planeta que era sorprendentemente parecido al que conocemos hoy en día. Algún impacto ocasional de asteroides pudo haber vaporizado parcialmente los océanos, pero es improbable que hubiera afectado a cualesquiera bacterias que vivieran en los océanos profundos... si es que ya habían surgido por evolución.

Las primeras pruebas de vida son igualmente poco sólidas, pero pueden remontarse a algunas de las rocas más antiguas conocidas de Isua y Akilia, en el sudoeste de Groenlandia, que tienen unos 3.800 millones de años de antigüedad (véase la figura 2 para un cronograma). Estas pruebas no son en la forma de fósiles o de moléculas complejas derivadas de células vivas («biomarcadores»), sino que se trata simplemente de una ordenación no aleatoria de los átomos de carbono en el grafito. El carbono se encuentra en dos formas estables, o isótopos, que tienen masas marginalmente distintas.⁵ Los enzimas (proteínas que catalizan las reacciones en las células vivas) tienen una ligera preferencia por la forma más ligera, el carbono-12, que por lo tanto tiende a acumularse en la materia orgánica. El lector puede imaginar que los átomos de carbono son diminutas bolas

5. Existe asimismo un tercer isótopo, inestable, el carbono-14, que es radiactivo, y que se descompone con una vida media de 5.570 años. Se suele usar para datar artefactos humanos, pero no es útil para períodos geológicos, y por tanto no es relevante para nuestro presente relato.

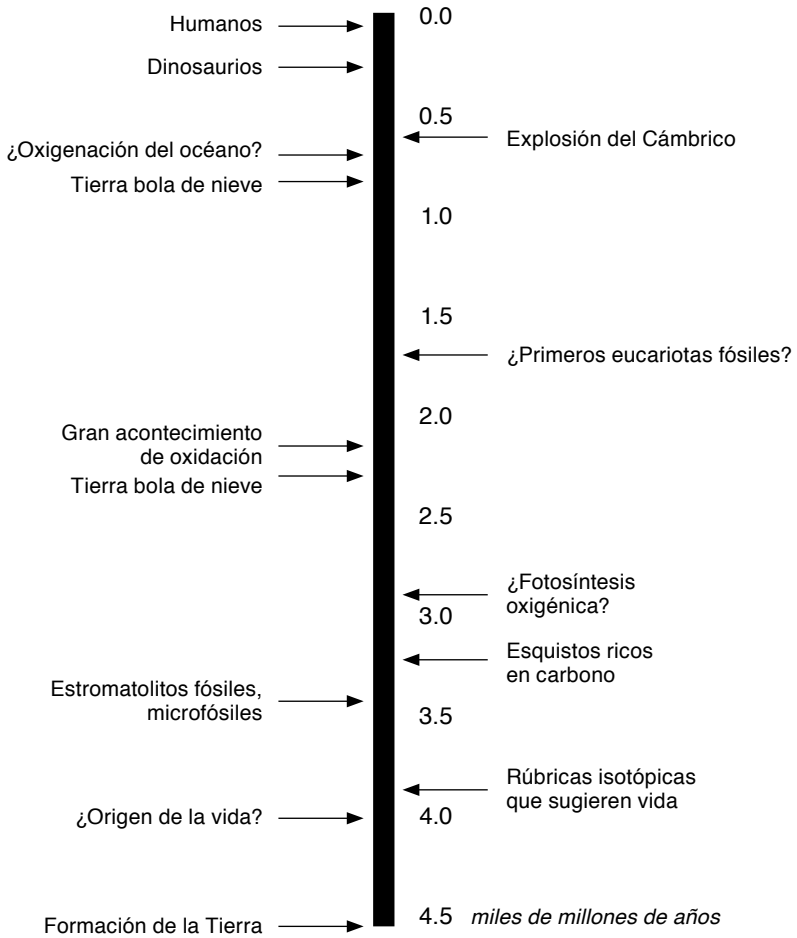


FIG. 2. **Un cronograma de la vida.** El cronograma muestra fechas aproximadas para algunos acontecimientos clave en la evolución temprana. Muchas de tales fechas son inciertas y abiertas al debate, pero la mayoría de las pruebas sugieren que bacterias y arqueos surgieron aproximadamente entre 1.500 y 2.000 millones de años antes que los eucariotas.

de ping-pong: las bolas algo más pequeñas botan algo más rápidamente, de modo que es más probable que impacten en enzimas, y por ello es más probable que se conviertan en carbono orgánico. Por el contrario, la forma más pesada, el carbono-13, que constituye únicamente el 1,1 % del carbono total, tiene más probabilidades de quedarse en los océanos y puede en cambio acumularse cuando se precipita carbonato en rocas sedimentarias como la caliza. Estas minúsculas diferencias son consistentes hasta el extremo que a menudo se consideran diagnósticas de la vida. No sólo el carbono, sino otros elementos como el hierro, el azufre y el nitrógeno son fraccionados de manera parecida por las células vivas. Se ha informado de dicho fraccionamiento isotópico en las inclusiones de grafito en Isua y Akilia.

Se han puesto en tela de juicio todos los aspectos de este trabajo, desde la edad de las propias rocas hasta la existencia misma de los pequeños granos de carbono que se pretende que signifiquen presencia de seres vivos. Y todavía más: ha quedado claro que el fraccionamiento isotópico no es en absoluto algo único de la vida, sino que puede ser imitado, aunque de manera más débil, por procesos geológicos que tienen lugar en las fumarolas hidrotermales. Si las rocas de Groenlandia son realmente tan antiguas como parece, y si contienen ciertamente carbono fraccionado, esto no constituye todavía prueba de la existencia de vida. Esto puede parecer desalentador, pero en otro sentido no es menos de lo que cabría esperar. Argumentaré que la distinción entre un «planeta vivo» (un planeta geológicamente activo) y una célula viva es sólo una cuestión de definición. No existe una línea divisoria estricta. La geoquímica da paso a la bioquímica sin solución de continuidad. Desde este punto de vista, el hecho de que no podamos distinguir entre geología y biología en estas rocas antiguas es adecuado. Aquí tenemos un planeta vivo que da origen a la vida, y los dos no pueden separarse sin romper un continuo.

Si avanzamos unos pocos cientos de millones de años, la evidencia de la vida es más tangible: tan sólida y descifrable como las rocas antiguas de Australia y Sudáfrica. Allí existen microfósiles que tienen aspecto de células, aunque intentar situarlos en grupos modernos es una tarea ingrata. Muchos de estos fósiles minúsculos están revestidos de carbono, que de nuevo presenta rúbricas isotópicas deladoras, pero que ahora

son algo más consistentes y pronunciadas, lo que sugiere un metabolismo organizado en lugar de procesos hidrotermales casuales. Y hay estructuras que parecen estromatolitos, estas catedrales abovedadas de vida bacteriana, en las que las células crecen capa sobre capa, las capas enterradas se mineralizan y se transforman en piedra, y en último término construyen estructuras rocosas asombrosamente laminadas, de un metro de alto. Más allá de estos fósiles directos, hace 3.200 millones de años hay características geológicas a gran escala, de cientos de kilómetros cuadrados de superficie y de decenas de metros de potencia, notablemente las formaciones de hierro bandeado y los esquistos ricos en carbono. Solemos pensar que las bacterias y los minerales ocupan reinos diferentes, lo vivo frente a lo inanimado, pero de hecho muchas rocas sedimentarias se depositan, a una escala colosal, mediante procesos bacterianos. En el caso de las formaciones de hierro bandeado (que son de una belleza pasmosa, en sus bandas de rojo y negro), las bacterias extraen electrones del hierro disuelto en el océano (este hierro «ferroso» es abundantísimo en ausencia de oxígeno) y dejan atrás el pellejo insoluble, la herrumbre, que se hunde hasta las profundidades. Sigue siendo un misterio por qué estas rocas ricas en hierro son listadas, pero aquí también la rúbrica isotópica delata la mano de la biología.

Estos enormes depósitos indican no sólo vida, sino fotosíntesis. No la forma familiar de fotosíntesis que vemos a nuestro alrededor en las hojas verdes de las plantas y en las algas, sino un precursor más sencillo. En todas las formas de la fotosíntesis, la energía de la luz se emplea para arrancar electrones de un donante renuente. Después los electrones son introducidos en el dióxido de carbono para formar moléculas orgánicas. Las diversas formas de fotosíntesis difieren en su fuente de electrones, que pueden proceder de todo tipo de lugares distintos, siendo los más comunes el hierro disuelto (ferroso), el sulfuro de hidrógeno o el agua. En cada caso, los electrones son transferidos al dióxido de carbono, y dejan atrás los desechos: depósitos de hierro oxidado, azufre elemental (alcrebite) y oxígeno, respectivamente. La nuez más difícil de cascar, con mucho, es el agua. Hace 3.200 millones de años la vida extraía electrones de casi todo lo demás. La vida, como observó el biólogo Albert Szent-Györgyi, no es otra cosa que un electrón en busca

de un lugar para descansar. Es motivo de debate el momento exacto en el que tuvo lugar el paso final de extraer electrones del agua. Hay quien dice que fue un acontecimiento temprano en la evolución, pero el peso de las pruebas sugiere ahora que la fotosíntesis «oxigénica» surgió hace entre 2.900 y 2.400 millones de años, no mucho antes de un período cataclísmico de agitación global, la crisis de mediana edad de la Tierra. Extensas glaciaciones globales, conocidas como la «Tierra bola de nieve», fueron seguidas por la oxidación generalizada de las rocas terrestres, hace unos 2.200 millones de años, que dejaron «lechos rojos» oxidados como señal definitiva de presencia de oxígeno en el aire: el «Gran Evento de Oxidación». Incluso las glaciaciones globales indican un aumento del oxígeno atmosférico. Al oxidar el metano, el oxígeno retiró del aire un potente gas de invernadero, desencadenando la congelación global.⁶

Con la evolución de la fotosíntesis oxigénica, la caja de herramientas metabólicas de la vida estaba esencialmente completa. Es improbable que nuestro recorrido con paradas programadas de cerca de dos mil millones de años de historia de la Tierra (tres veces más extenso que toda la duración de los animales) sea exacto en todos sus detalles, pero será bueno hacer una breve pausa para considerar qué es lo que el panorama general dice acerca de nuestro mundo. Primero, la vida surgió muy pronto, probablemente hace entre 3.500 y 4.000 millones de años, si no antes, en un mundo acuático no distinto del nuestro. Segundo, hace entre 3.500 y 3.200 millones de años, las bacterias ya habían inventado la mayoría de las formas del metabolismo, incluidas múltiples formas de respiración y de fotosíntesis. Durante mil millones de años, el mundo fue un caldero de bacterias, que exhibían una inventiva de bioquímica que apenas podemos imaginar.⁷ El fraccionamiento isotópico

6. Este metano fue producido por bacterias metanógenas, o más específicamente arqueos, que si hay que creer las rúbricas de los isótopos de carbono (los metanógenos producen una señal particularmente fuerte), prosperaban antes de 3.400 millones de años atrás. Tal como se indicó anteriormente, el metano no era un constituyente importante de la atmosfera primordial de la Tierra.

7. Durante la mayor parte de este capítulo me referiré sólo a las bacterias en aras de la simplicidad, aunque quiero decir procariotas, que incluyen bacterias y arqueos, tal como se comentó en la Introducción. Volveremos a la importancia de los arqueos hacia el final del capítulo.

sugiere que todos los ciclos principales de nutrientes (carbono, nitrógeno, azufre, hierro, etc.) ya estaban en marcha antes de hace 2.500 millones de años. Pero sólo con el aumento del oxígeno, desde hace 2.400 millones de años, transfiguró la vida nuestro planeta hasta el punto de que este mundo bacteriano próspero podría haber sido detectado como un planeta vivo desde el espacio. Sólo entonces empezó la atmósfera a acumular una mezcla reactiva de gases, como el oxígeno y el metano, que las células vivas reponen continuamente, lo que delata la mano de la biología a una escala planetaria.

El problema con los genes y el ambiente

Hace tiempo que se reconoce que el Gran Evento de Oxidación fue un momento crucial en la historia de nuestro planeta vivo, pero en los últimos años su importancia ha cambiado de forma radical, y la nueva interpretación es fundamental para mi argumentación en este libro. La versión antigua considera que el oxígeno fue el determinante *ambiental* crítico para la vida. El oxígeno no especifica qué es lo que evolucionará, indica la argumentación, pero permite la evolución de una complejidad mucho mayor: suelta el freno. Los animales, por ejemplo, se ganan la vida moviéndose físicamente, persiguiendo presas o siendo perseguidos. Obviamente, ello requiere una gran cantidad de energía, de modo que es fácil imaginar que los animales no podrían existir en ausencia de oxígeno, que proporciona casi un orden de magnitud más de energía que otras formas de respiración.⁸ Esta afirmación es tan sosa y poco interesante que ni siquiera vale la pena ponerla en entredicho. Esto es parte

8. Esto no es estrictamente cierto. La respiración aerobia produce casi un orden de magnitud más de energía utilizable que la fermentación, pero la fermentación no es en absoluto, técnicamente, una forma de respiración. La verdadera respiración anaerobia utiliza sustancias diferentes del oxígeno, como el nitrato, como aceptor de electrones, y estas proporcionan casi tanta energía como el propio oxígeno. Pero estos oxidantes sólo pueden acumularse a niveles adecuados para la respiración en un mundo aerobio, pues su formación depende del oxígeno. De modo que incluso si los animales acuáticos pudieran respirar utilizando nitrato en lugar de oxígeno, sólo podrían hacerlo en un mundo oxigenado.

del problema: no invita a una consideración ulterior. Podemos dar por sentado que los animales necesitan oxígeno (aunque esto no es siempre cierto), y lo tienen, de modo que el oxígeno es un común denominador. Los problemas reales en biología evolutiva tienen que ver pues con las propiedades y el comportamiento de los animales o las plantas. O esto es lo que parece.

Esta concepción respalda implícitamente la historia de la Tierra que aparece en los manuales. Solemos pensar que el oxígeno es saludable y bueno, pero en realidad, desde el punto de vista de la bioquímica primordial, no lo es en absoluto: es tóxico y reactivo. A medida que los niveles de oxígeno aumentaron, cuenta el relato de los libros de texto, este gas peligroso supuso una fuerte presión de selección para todo el mundo microbiano. Hay relatos crueles de la extinción en masa que acabó con todos ellos, lo que Lynn Margulis denominó el «holocausto del oxígeno». El hecho de que no haya trazas de dicho cataclismo en el registro fósil no debería preocuparnos mucho (se nos asegura): estos bichos eran muy pequeños y todo aquello ocurrió hace mucho, muchísimo tiempo. El oxígeno obligó a nuevas relaciones entre las células: simbiosis y endosimbiosis, en las que las células intercambiaron entre ellas y dentro de ellas útiles de supervivencia. A lo largo de cientos de millones de años, la complejidad aumentó gradualmente, a medida que las células aprendían no sólo a habérselas con el oxígeno, sino también a aprovecharse de su reactividad: desarrollaron la respiración aerobia, que les confería mucha más energía. Estas células grandes, complejas y aerobias empaquetan su DNA en un compartimento especial, llamado núcleo, lo que se refleja en su nombre, «eucariotas»: literalmente, «de núcleo verdadero». Reitero que este es un relato de manual; argumentaré que es erróneo.

Hoy en día, todos los seres vivos complejos que vemos a nuestro alrededor, todas las plantas, animales, algas, hongos y protistas (células grandes, como las amebas), están compuestos de estas células eucariotas. Los eucariotas aumentaron progresivamente hasta dominar a lo largo de mil millones de años, continúa el relato, en un período conocido, irónicamente, como los «aburridos mil millones», pues en el registro fósil ocurrieron pocas cosas. Aun así, entre hace 1.600 y 1.200 millones de años empezamos a encontrar fósiles de unicelulares que se parecen mucho a eucariotas, y algunos de los cuales incluso en-

cajan cómodamente en grupos modernos, como las algas rojas y los hongos.

Después vino otro período de agitación global y una sucesión de Tierras bola de nieve hace unos 750-600 millones de años. Poco después, los niveles de oxígeno aumentaron rápidamente hasta cerca de los niveles modernos; y los primeros fósiles de animales aparecen abruptamente en el registro fósil. Los primeros fósiles grandes, de hasta un metro de diámetro, son un grupo misterioso de formas con aspecto de frondes que la mayoría de los paleontólogos interpretan como animales filtradores, aunque algunos insisten en que son simplemente líquenes: los fósiles ediacarianos⁹ o, de manera más cariñosa, vendobiontes. Después, tan abruptamente como aparecieron, la mayoría de estas formas desaparecieron en una extinción en masa propia, para ser sustituidas, en los albores de otra era, el Cámbrico, hace 541 millones de años (una fecha tan emblemática entre los biólogos como 1066¹⁰ o 1492), por una explosión de animales más reconocibles. Grandes y móviles, con ojos complejos y apéndices inquietantes, estos feroces depredadores y sus temibles presas acorazadas irrumpieron en la escena evolutiva, con colmillos y garras rojos, Darwin con aspecto moderno.¹¹

¿Qué parte de este escenario hipotético es en realidad errónea? A primera vista parece ser plausible. Pero en mi opinión el subtexto está equivocado; y cuántas más cosas sabemos, también lo están muchos de los detalles. El subtexto está relacionado con la interacción entre los genes y el ambiente. Todo el escenario gira alrededor del oxígeno, que supuestamente es la variable ambiental clave, que permitió el cambio genético, al dejar de presionar el freno a la innovación. Los niveles de oxígeno aumentaron dos veces, en el Gran Evento de Oxidación hace 2.400 millones de años, y otra vez hacia el final del eterno período Precámbrico, hace 600 millones de años (figura 2). Cada vez, según el relato clásico, el aumento de oxígeno liberó de limitaciones a estructura y función. Después del Gran Evento

9. De Ediacara, colinas cerca de Adelaida, Australia. (*N. del t.*)

10. Fecha de la batalla de Hastings y de la invasión normanda de Inglaterra. (*N. del t.*)

11. El lector interesado puede consultar, entre otros textos, *La vida maravillosa. Burgess Shale y la naturaleza de la historia*, de S. J. Gould (Barcelona, Crítica, 1991). (*N. del t.*)

de Oxidación, con sus nuevas amenazas y oportunidades, las células intercambiaron entre ellas en una serie de endosimbiosis, y acumularon gradualmente la complejidad de las verdaderas células eucariotas. Cuando los niveles de oxígeno aumentaron por segunda vez, antes de la explosión del Cámbrico, se dejaron de lado por completo las limitaciones físicas, como por arte de magia, y revelaron por primera vez la posibilidad de animales. Nadie afirma que el oxígeno impulsó físicamente estos cambios; más bien, transformó el paisaje selectivo. A lo largo de las magníficas vistas panorámicas de este nuevo paisaje sin limitaciones, los genomas se expandieron libremente, al hallarse finalmente sin trabas su contenido en información. La vida floreció y llenó todos los nichos concebibles, de todas las maneras posibles.

Esta concepción de la evolución puede considerarse en términos del materialismo dialéctico, fiel a los principios de algunos biólogos evolutivos importantes durante la síntesis neodarwiniana de principios a mediados del siglo xx. Los opuestos que se interpenetran son genes y ambiente, también conocidos como naturaleza y alimentación. La biología va toda de genes, y su comportamiento va todo del ambiente. Después de todo, ¿qué otra cosa hay? Bueno, la biología no va sólo de genes y ambiente, sino también de células y de las limitaciones de su estructura física, que veremos que tiene poco que ver directamente ni con los genes ni con el ambiente. Las predicciones que surgen de estas visiones dispares del mundo son asombrosamente distintas.

Tomemos la primera posibilidad, interpretar la evolución en términos de los genes y el ambiente. La falta de oxígeno en la Tierra primordial es una limitación ambiental fundamental. Añadamos oxígeno y la evolución florece. Toda la vida que está expuesta al oxígeno es afectada de una manera u otra y ha de adaptarse. Algunas células resultan ser más adecuadas para las condiciones aeróbicas, y proliferan; otras mueren. Pero hay muchos microambientes distintos. El aumento de oxígeno no inunda simplemente todo el mundo con oxígeno en una especie de ecosistema global monomaniaco, sino que oxida minerales en tierra y solutos en los océanos, y que también enriquece nichos anaerobios. Aumenta la disponibilidad de nitrato, nitrito, sulfato, sulfito, etc. Todos ellos pueden ser usados en lugar del oxígeno en la respiración celular, de modo que la respiración anaerobia medra en un mundo aerobio. Todo esto se

resume en muchas maneras diferentes de ganarse la vida en el nuevo mundo.

Imagine el lector una mezcla aleatoria de células en un ambiente. Algunas células, como las amebas, viven a base de englobar físicamente a otras células, un proceso denominado fagocitosis. Algunas son fotosintéticas. Otras, como los hongos, digieren su alimento externamente: osmotrofia. Suponiendo que la estructura celular no imponga restricciones insuperables, haríamos la predicción de que estos tipos diferentes de células descienden de varios antepasados bacterianos diferentes. Resultó que una célula ancestral era algo mejor en alguna forma primitiva de fagocitosis, otra en una forma sencilla de osmotrofia, otra en la fotosíntesis. A lo largo del tiempo, sus descendientes se hicieron más especializados y mejor adaptados a este modo de vida concreto.

Planteémoslo de manera más formal: si los niveles crecientes de oxígeno permitieron que medraran nuevos estilos de vida, esperaríamos ver una *radiación polifilética*, en la que células u organismos no relacionados (de tipos diferentes) se adaptarían de forma célere, radiando nuevas especies que llenaran nichos vacíos. Este tipo de pauta es exactamente la que vemos... a veces. En la explosión del Cámbrico, por ejemplo, radiaron docenas de diferentes tipos animales, desde las esponjas a los equinodermos, desde los artrópodos a los gusanos. Estas grandes radiaciones animales estuvieron acompañadas de radiaciones equivalentes entre las algas y los hongos, así como entre los protistas, como los ciliados. La ecología se hizo enormemente compleja, y esto por sí mismo impulsó otros cambios. Fuera o no específicamente la marea creciente de oxígeno lo que desencadenó la explosión del Cámbrico, existe un consenso general de que los cambios ambientales transformaron efectivamente la selección. Algo ocurrió, y el mundo cambió para siempre.

Contrastemos esta pauta con lo que cabría ver si hubieran dominado las restricciones de estructura. Hasta que la restricción se supera, veríamos un cambio limitado en respuesta a cualesquiera variaciones ambientales. Cabría esperar largos períodos de estasis, insensibles a los cambios ambientales, con radiaciones *monofiléticas* muy ocasionales. Esto quiere decir que si, en una rara ocasión, un grupo concreto supera sus limitaciones estructurales intrínsecas, sólo este radiará para llenar nichos va-

cíos (aunque posiblemente con demora, hasta que un cambio en el ambiente lo permita). Desde luego, también vemos esto. En la explosión del Cámbrico vemos la radiación de diferentes grupos animales... pero no múltiples orígenes de animales. Todos los grupos animales comparten un antepasado común, como de hecho hacen también todas las plantas. El desarrollo multicelular¹² complejo, que implica una línea germinal y un soma (cuerpo) distintos, es difícil. Aquí las limitaciones están relacionadas en parte con los requisitos de un programa de desarrollo preciso, que ejerce un férreo control sobre el destino de las células individuales. Pero a un nivel más laxo, un cierto grado de desarrollo multicelular es común, con hasta treinta orígenes separados de pluricelularidad entre grupos que incluyen las algas, los hongos y los mohos mucilaginosos. Pero hay un lugar en el que parece que las limitaciones de la estructura física (estructura celular) dominan hasta un grado tal que superan todo lo demás: el origen de la célula eucariota (células grandes y complejas) a partir de bacterias, como secuela del Gran Evento de Oxidación.

El agujero negro en el meollo de la biología

Si las células eucariotas complejas evolucionaron realmente en respuesta al aumento de oxígeno atmosférico, cabría predecir una radiación *polifilética*, con varios grupos diferentes de bacterias que engendrarán de manera independiente tipos celulares más complejos. Cabría esperar ver que las bacterias fotosintéticas dieran origen a algas mayores y más complejas, que las bacterias osmotróficas dieran origen a los hongos, y las células móviles depredadoras a los fagocitos, y así sucesivamente. Esta evolución de mayor complejidad podría ocurrir mediante mutaciones genéticas estándar, intercambio génico y selección natural, o mediante incorporaciones y adquisiciones de endosimbiosis, tal como concibió Lynn Margulis en la bien conocida teoría de la endosimbiosis serial. De un modo u otro, si no hay

12. Multicelular/multicelularidad, pluricelular/pluricelularidad, son términos equivalentes, y se usan indistintamente en la versión española. (*N. del t.*)

limitaciones fundamentales en la estructura celular, entonces los niveles crecientes de oxígeno tendrían que haber hecho posible una mayor complejidad con independencia de cómo esta hubiera surgido exactamente por evolución. Predeciríamos que el oxígeno liberaría las limitaciones en todas las células, permitiendo una radiación polifilética con todo tipo de bacterias diferentes haciéndose más complejas de manera independiente. Pero no es esto lo que vemos.

Permítame el lector que lo explique con más detalle, pues el razonamiento es fundamental. Si las células complejas surgieron mediante selección natural «estándar», en la que las mutaciones genéticas dan origen a variaciones sobre las que actúa la selección natural, entonces cabría esperar ver todo un surtido de estructuras internas, tan variadas como el aspecto externo de las células. Las células eucariotas son maravillosamente variadas en su forma y tamaño, desde células algales gigantes, de aspecto de hoja, hasta neuronas alargadas y amebas extendidas. Si los eucariotas hubieran desarrollado la mayor parte de su complejidad en el curso de la adaptación a distintos modos de vida en poblaciones divergentes, entonces esta larga historia tendría que reflejarse también en sus estructuras internas distintivas. Pero si miramos en su interior (como haremos pronto), veremos que todos los eucariotas están hechos básicamente de los mismos componentes. La mayoría de nosotros no podríamos distinguir entre una célula vegetal, una célula renal y un protista procedente de la charca local si los situamos todos bajo el microscopio electrónico: todos tienen un aspecto notablemente parecido. Pruébelo el lector (figura 3). Si el aumento de los niveles de oxígeno eliminó las restricciones a la complejidad, la predicción a partir de la selección natural «estándar» es que la adaptación a diferentes modos de vida en diferentes poblaciones habría de conducir a la radiación polifilética. Pero no es esto lo que vemos.

Desde finales de la década de 1960, Lynn Margulis aducía que esta teoría era, en cualquier caso, equivocada: que las células eucariotas no surgieron mediante selección natural estándar, sino a través de una serie de endosimbiosis, en las que varias bacterias cooperaron juntas tan estrechamente que algunas células penetraron físicamente dentro de otras. Tales ideas se remontan a principios del siglo xx, a Richard Altmann, Konstantin

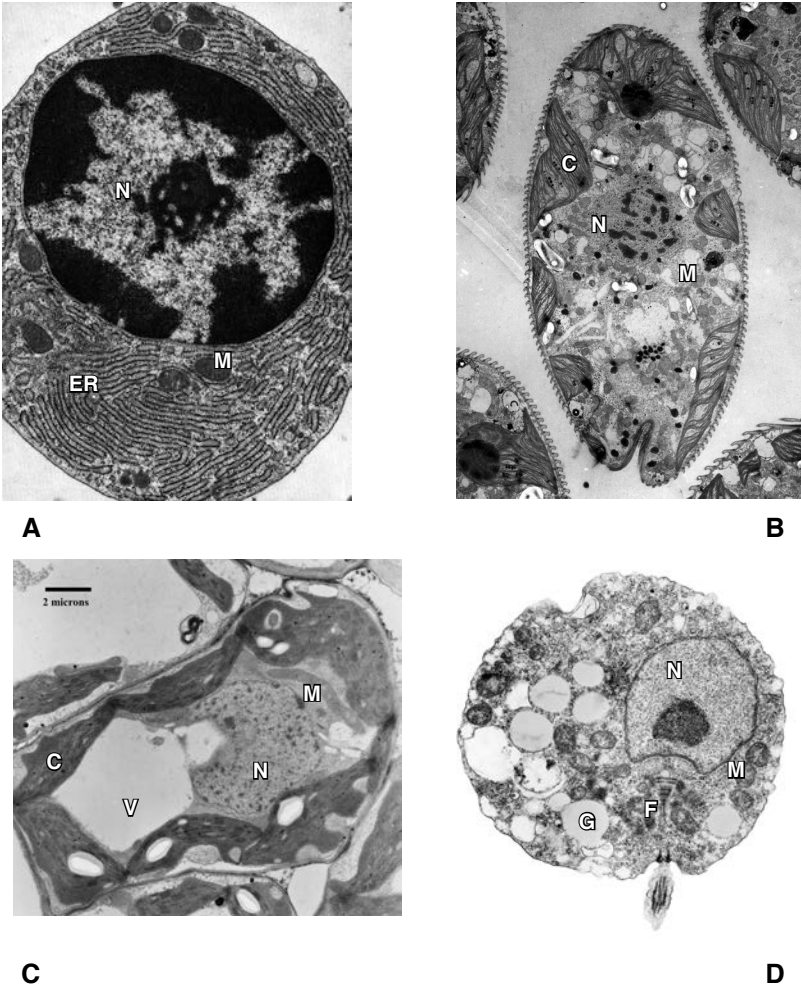


FIG. 3. La complejidad de los eucariotas. Cuatro células eucariotas diferentes que muestran una complejidad morfológica equivalente. **A** muestra una célula animal (una célula del plasma), con un gran núcleo central (N), membranas internas extensas (retículo endoplasmático, ER) tachonadas de ribosomas, y mitocondrias (M). **B** es el alga unicelular *Euglena*, que se encuentra en muchas charcas, que muestra un núcleo central (N), cloroplastos (C) y mitocondrias (M). **C** es una célula vegetal limitada por una pared celular, con una vacuola (V), cloroplastos (C), un núcleo (N) y mitocondrias (M). **D** es una zoospora de un hongo quítrido, implicado en la extinción de 150 especies de ranas; se aprecia el núcleo (N), mitocondrias (M), el flagelo (F) y cuerpos gamma (G) de función desconocida.

Mereschkowski, George Portier, Ivan Wallin y otros, que sostenían que todas las células complejas surgieron mediante simbiosis entre células más sencillas. Sus ideas no fueron olvidadas, pero sí ridiculizadas y desechadas como «demasiado fantásticas para mencionarlas ahora en la sociedad biológica educada». En la época de la revolución de la biología molecular de la década de 1960, Margulis disponía de una base más firme, aunque todavía polémica, y ahora sabemos que al menos dos de los componentes de las células eucariotas proceden de bacterias endosimbiontes: las mitocondrias (los transductores de energía en las células complejas), que derivan de α -proteobacterias; y los cloroplastos (la maquinaria fotosintética de las plantas), que proceden de cianobacterias. Asimismo, en uno u otro momento, casi todos los demás «orgánulos» especializados de las células eucariotas han sido considerados endosimbiontes, entre ellos el propio núcleo, los cilios y flagelos (extensiones sinuosas cuyo batido rítmico impulsa el movimiento de las células) y los peroxisomas (fábricas del metabolismo tóxico). Así, la teoría de la endosimbiosis serial afirma que los eucariotas están compuestos de un conjunto de bacterias, forjadas en una empresa común a lo largo de cientos de millones de años después del Gran Evento de Oxidación.

Se trata de una idea poética, pero la teoría de la endosimbiosis serial efectúa una predicción implícita equivalente a la de la selección estándar. Si fuera cierta, cabría esperar ver orígenes polifiléticos: un surtido de estructuras internas, tan variadas como el aspecto externo de las células. En cualquier serie de endosimbiosis, en la que la simbiosis dependa de algún tipo de intercambio metabólico en un ambiente concreto, cabría esperar encontrar tipos dispares de células que interactuaran en ambientes diferentes. Si tales células posteriormente se modelaran en los orgánulos de las células eucariotas complejas, la hipótesis predice que algunos eucariotas tendrían que poseer un conjunto de componentes, y otros un conjunto distinto. Cabría esperar encontrar todo tipo de situaciones intermedias y de variantes no relacionadas acechando en lugares escondidos y oscuros, como fangos pútridos. Hasta su muerte prematura debida a un derrame cerebral en 2011, Margulis se mantuvo efectivamente firme en su creencia de que los eucariotas son un tapiz rico y variado de endosimbiosis. Para ella, la endosim-

biosis era un modo de vida, una vía «femenina» inexplorada de la evolución, en la que la cooperación («trabajar en red», como ello la llamaba) superaba la competencia desagradablemente masculina entre los cazadores y los cazados. Pero en su veneración de las células vivas «reales», Margulis volvió la espalda a la disciplina informática más árida de la filogenia, el estudio de las secuencias génicas y de los genomas completos, que tiene el poder de decirnos exactamente cómo eucariotas diferentes se relacionan entre sí. Y que cuenta un relato muy diferente, y en último término mucho más convincente.

El relato depende de un gran grupo de especies (un millar o más en número) de eucariotas unicelulares que carecen de mitocondrias. Antaño se consideraba que este grupo era un primitivo «eslabón perdido» evolutivo entre las bacterias y los eucariotas más complejos, exactamente el tipo de elemento intermedio que predecía la teoría de la endosimbiosis serial. El grupo incluye el molesto parásito intestinal *Giardia*, que en palabras de Ed Yong se parece a una lágrima malévola (figura 4). *Giardia* vive haciendo honor a su aspecto, causando desagradables diarreas. No tiene un único núcleo, sino dos, de modo que es incuestionable que es un eucariota, pero carece de otros rasgos arquetípicos, notablemente de mitocondrias. A mediados de la década de 1980, el iconoclasta biólogo Tom Cavalier-Smith proponía que *Giardia* y otros eucariotas relativamente simples eran probablemente los supervivientes del período más antiguo de la evolución de los eucariotas, antes de la adquisición de las mitocondrias. Aunque Cavalier-Smith aceptaba que las mitocondrias derivan efectivamente de endosimbiontes bacterianos, tenía poco tiempo para dedicar a la teoría de la endosimbiosis serial de Margulis; en lugar de ello, presentaba (y todavía lo hace) a los primeros eucariotas como fagocitos primitivos, similares a las modernas amebas, que obtenían su sustento englobando otras células. Las células que adquirieron mitocondrias, argumentaba, ya poseían un núcleo, y un esqueleto interno dinámico que les ayudaba a cambiar de forma y a desplazarse, y maquinaria proteínica para mover materiales por su interior, y compartimentos especializados para digerir alimento internamente, etc. Adquirir mitocondrias facilitaba las cosas, ciertamente: equiparon con turbo a estas células primitivas. Pero trucar un automóvil no altera la estructura del

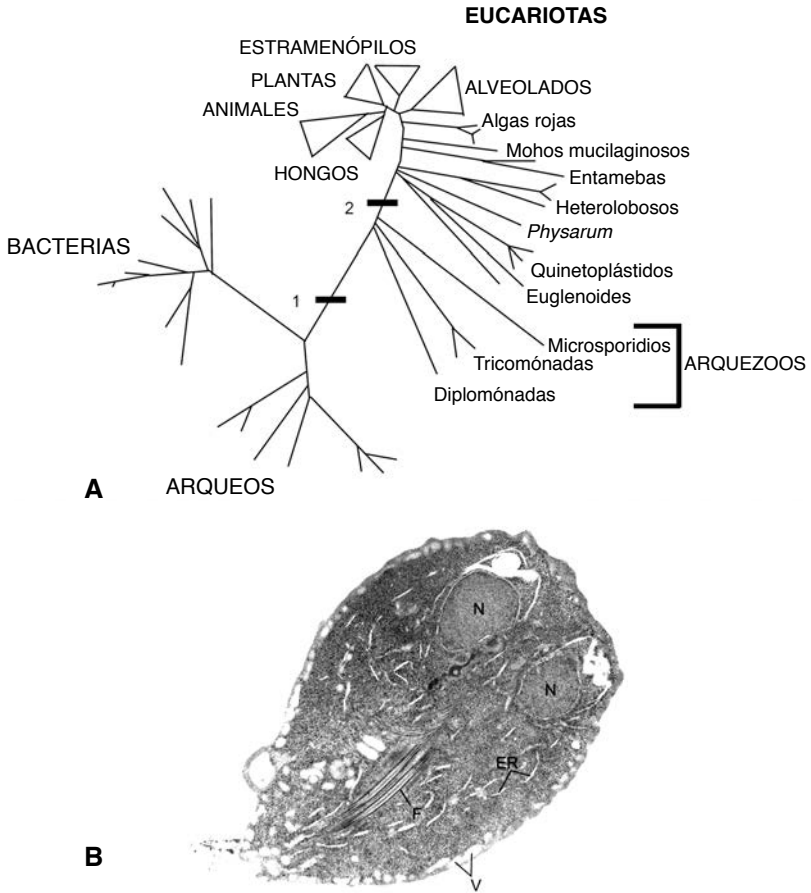


FIG. 4. Los arqueozos, el mítico (pero falso) eslabón perdido. **A** Un árbol de la vida antiguo pero engañoso basado en el RNA ribosómico, que muestra los tres reinos de bacterias, arqueos y eucariotas. Las barras marcan la supuesta evolución temprana del núcleo (1) y la supuesta adquisición tardía de las mitocondrias (2). Los tres grupos que se ramifican entre las barras constituyen los arqueozos, eucariotas presuntamente primitivos que todavía no habían adquirido mitocondrias, como *Giardia* (**B**). Ahora sabemos que los arqueozos no son en absoluto eucariotas primitivos, sino que proceden de antepasados más complejos que ya poseían mitocondrias; en realidad, surgen de la parte principal del árbol eucariota (N = núcleo; ER = retículo endoplasmático; V = vacuolas; F = flagelos).

mismo: se sigue empezando con un automóvil, que ya posee un motor, cambio de marchas, frenos, todo lo que hace que sea un coche. Equipar con turbo no cambia nada excepto la potencia de salida. Lo mismo ocurre en el caso de los fagocitos primitivos de Cavalier-Smith: todo estaba ya en su lugar excepto las mitocondrias, que simplemente proporcionaron más energía a las células. Si hay una imagen de manual de los orígenes de los eucariotas (incluso en la actualidad) es esta.

Cavalier-Smith llamó a estos eucariotas primitivos «arqueozos» (que significa animales antiguos) para reflejar su supuesta antigüedad (figura 4). Varios de ellos son parásitos que causan enfermedades, de modo que su bioquímica y sus genomas han atraído el interés de la investigación médica y la financiación que ella conlleva. A su vez, esto significa que ahora sabemos muchas cosas acerca de ellos. A lo largo de las dos últimas décadas, hemos descubierto a través de sus secuencias genómicas y de su bioquímica detallada que *ninguno* de los arqueozos es un eslabón perdido real, lo que quiere decir que no son verdaderas formas evolutivas intermedias. Por el contrario, todos ellos derivan de eucariotas más complejos, que antaño poseían una cuota completa de todo, incluidas, y en particular, mitocondrias. Perdieron su antigua complejidad mientras se especializaban para vivir en nichos más simples. Todos ellos conservan estructuras que ahora se sabe que derivan de mitocondrias por una evolución reductiva, ya sea hidrogenosomas o mitosomas. Estas no se parecen mucho a mitocondrias, aunque tienen una estructura equivalente de membrana doble, de ahí la suposición errónea de que los arqueozos no tuvieron nunca mitocondrias. Pero la combinación de datos moleculares y filogenéticos demuestra que hidrogenosomas y mitosomas proceden en realidad de mitocondrias, no de algunos otros endosimbiontes bacterianos (como había predicho Margulis). Así, todos los eucariotas poseen mitocondrias de una forma u otra. Podemos inferir que el último antepasado común eucariota ya tenía mitocondrias, tal como había predicho Bill Martin en 1998 (véase la Introducción). El hecho de que todos los eucariotas posean mitocondrias puede parecer un punto trivial, pero cuando se combina con la proliferación de secuencias de genomas procedentes del mundo microbiano, más amplio, este conocimiento ha hecho cambiar completamente nuestra comprensión de la evolución de los eucariotas.