

La célula dentro de la célula

QTC-026 · De los quarks a la consciencia

El universo, la vida y cómo llegamos a saberlo

Autor: Juan Segurola

Versión: v1.1 ES · 5 de septiembre de 2026

Perfil epistémico: Interpretación científica actual

Licencia: All Rights Reserved

Resumen del artículo

Una célula eucariota no es la descendiente agrandada de un solo linaje simple. Las mitocondrias conservan ascendencia bacteriana dentro de un hospedador cuya maquinaria informacional está emparentada con arqueas; los plastos registran una adquisición cianobacteriana posterior. Genomas, membranas, sistemas de división e importación de proteínas convierten la endosimbiosis en conocimiento establecido. El mecanismo histórico exacto es menos seguro. Los modelos discrepan sobre la complejidad del hospedador, el metabolismo que unió a los socios y si las mitocondrias llegaron antes o después de grandes innovaciones eucariotas. La transferencia génica trasladó mucha biología del orgánulo al núcleo, mientras orgánulos reducidos y pérdidas secundarias borraron huellas. El artículo separa la fusión segura de sus reconstrucciones discutidas y explica por qué la ascendencia eucariota es una red de historias unidas.

En 60 segundos

Mitocondrias y plastos comenzaron como bacterias dentro de otras células. Sus genomas reducidos, árboles génicos bacterianos, membranas, sistemas de división e importación de proteínas convergen en esa conclusión. El linaje hospedador que produjo eucariotas está emparentado con arqueas, y las arqueas Asgard figuran entre sus parientes conocidos más cercanos. Lo no resuelto es la secuencia: ¿un hospedador complejo y fagocítico incorporó al antepasado mitocondrial o la simbiosis ayudó a construir la complejidad eucariota? Hipótesis metabólicas, relojes moleculares y duplicaciones antiguas responden distinto. La integración trasladó genes al núcleo e hizo dependientes a los orgánulos de proteínas importadas. Hidrogenosomas y mitosomas son parientes mitocondriales modificados; Monocercomonoides perdió el orgánulo secundariamente. Los plastos surgieron de una cianobacteria y se propagaron mediante nuevas fusiones. Paulinella adquirió otro orgánulo fotosintético mucho después. El acontecimiento central es seguro; socios, metabolismo y orden exactos siguen siendo reconstrucción activa. Las pruebas apoyan una fusión, pero dejan varias rutas científicamente competitivas.

Por qué importa esta pregunta

Todo animal, planta, hongo y protista hereda una célula ensamblada mediante una asociación antigua. Esa historia cambia qué es un linaje: no un hilo sellado, sino un sistema capaz de unir genomas, membranas y metabolismos. También ofrece un modelo de confianza científica. Varias observaciones establecen la endosimbiosis, mientras las mismas pruebas permiten discrepancias sobre mecanismo y tiempo. Separar esas capas evita dos errores opuestos: tratar la fusión como

especulación o presentar un relato elegante como suceso grabado. La célula dentro de la célula es a la vez un hecho de ascendencia y una reconstrucción inacabada.

1. La célula eucariota es un compuesto histórico

La pregunta

Una mitocondria parece una parte normal de la célula. ¿Por qué afirmar que desciende de una bacteria separada y cómo puede seguir visible una fusión tras más de mil millones de años de evolución compartida?

Una célula eucariota contiene historias que no comenzaron juntas. Sus mitocondrias descienden de bacterias; en plantas y algas, los plastos descienden de cianobacterias.[1,3–5,25] Los socios formaron un linaje reproductivo, pero genes y máquinas moleculares conservan direcciones filogenéticas distintas. Una célula puede ser organismo y registro de una asociación antigua a la vez.

La conclusión no descansa en parecerse a un microbio con forma de judía. Genomas de orgánulos, afinidades génicas bacterianas, química de membranas, división e importación de proteínas controlada por el núcleo convergen en endosimbiosis.[3,4,22,23] Cada línea tiene límites. Juntas explican más que un modelo donde todos los compartimentos nacieron solo al plegarse la membrana del hospedador.

El artículo de Lynn Sagan de 1967 reunió un origen simbiótico amplio para las células eucariotas y ayudó a recuperar una tradición con autores anteriores.[1,2] Las filogenias moleculares posteriores transformaron las propuestas mitocondrial y plástida de síntesis audaz en ascendencia establecida. El crédito es plural: proponer, integrar y comprobar fueron logros distintos en tiempos distintos.

La caricatura habitual —una bacteria tragada por una célula ya moderna— empieza demasiado acabada. La eucariogénesis implicó transferencia génica prolongada, acoplamiento metabólico y construcción de tráfico.[3,18,33,36] Se discute cuánta complejidad poseía ya el hospedador. Lo seguro es la integración; el orden exacto de sus pasos celulares se reconstruye, no se observa.

Esa distinción fija la frontera. QTC-023 siguió la ascendencia común de toda vida y QTC-024 mostró que los microbios aún dominan diversidad y metabolismo planetarios. Aquí preguntamos cómo historias microbianas unidas produjeron la célula eucariota. QTC-027 preguntará qué construyeron después los linajes con esa célula.[3,4]

En qué punto estamos

La célula eucariota es un compuesto sin ser una alianza temporal: la integración creó un linaje duradero a partir de historias aún detectables. Para ver por qué esa conclusión se volvió segura, el paso siguiente es inspeccionar las pruebas conservadas en los orgánulos: genomas, membranas, división y dependencia de proteínas codificadas fuera.

2. Dos membranas y genomas bacterianos

Mitocondrias y plastos contienen ADN, pero no copias diminutas de un genoma bacteriano. Sus cromosomas están reducidos, reorganizados y difieren entre linajes.[3,4,25,27] Genes ribosómicos y

proteicos conservados sitúan, sin embargo, secuencias mitocondriales con bacterias y plástidas con cianobacterias.[7,25,29,31] La reducción registra dependencia, no pérdida de ascendencia.

Una comparación bioquímica temprana conectó *Paracoccus denitrificans* con la respiración mitocondrial; después, filogenias de secuencia situaron genes mitocondriales entre Alphaproteobacteria.[6,7] La primera comparación fue productiva sin hacer de *Paracoccus* el antepasado. Los seres actuales son primos tras enorme divergencia; un antepasado es una población histórica, no la especie moderna más parecida.

Dos membranas circundantes encajan con un origen intracelular. Pero su número no repite mecánicamente una fagocitosis.[24,25,28] Membranas interna y externa adquirieron proteínas, contactos y funciones nuevos; algunos plastos sumaron membranas mediante endosimbiosis posteriores. La topología sostiene una historia solo junto con composición, direccionamiento y filogenia.

La división del orgánulo contiene elementos bacterianos, aunque el hospedador la controla y distintos eucariotas la remodelaron.[3,4,23,32] El mismo mosaico aparece en membranas bioenergéticas: maquinaria bacteriana antigua de transferencia electrónica funciona junto a proteínas surgidas o reclutadas tras la integración. Llamar bacteria a todo el orgánulo borraría casi toda su historia posterior.

Ninguna observación soporta sola el caso. El ADN podría ser material transferido; una doble membrana tiene otras causas; la fisión está extendida.[2,3,24] La fuerza reside en su acuerdo con importación y árboles genéticos. La endosimbiosis predice un paquete correlacionado de herencia bacteriana y control del hospedador, y ese paquete es lo que contienen las células.

En qué punto estamos

Genomas y biología celular vuelven difícil eludir la ascendencia bacteriana, pero ascendencia es menos específica que identidad. Las pruebas sitúan mitocondrias cerca de Alphaproteobacteria sin nombrar una bacteria viva como progenitora. Esa brecha abre el problema siguiente: ¿hasta dónde pueden acercarse las filogenias al antepasado mitocondrial desaparecido y qué metabolismo poseía?

3. El antepasado mitocondrial

La pregunta

Si los genes mitocondriales son bacterianos, su rama debería tener parientes. Pero la filogenia profunda cambia con los genomas muestreados y los modelos evolutivos. ¿Cuánto de la bacteria fundadora puede identificar un árbol moderno con confianza hoy?

Las secuencias establecieron una relación alfa-proteobacteriana, pero la rama exacta sigue abierta.[5,7,8] Un análisis situó las mitocondrias fuera de Alphaproteobacteria muestreadas; otro, con modelos de variación entre sitios y ramas, las favoreció como grupo hermano.[5,8] Ambos rechazan descender literalmente de una especie viva nombrada. Discrepan sobre topología profunda, no sobre origen bacteriano.

La filogenia profunda es difícil por razones previsibles. Los genes mitocondriales son antiguos, reducidos y cambian rápido; muchos pasaron al núcleo o desaparecieron. Muestreo, atracción de ramas largas, sesgo composicional y elección de genes mueven la rama.[4,5,8] Un modelo sofisticado mejora el ajuste sin convertir un antepasado no observado en organismo muestreado.

Los candidatos anteriores aún importan históricamente. *Paracoccus* iluminó semejanza respiratoria y Rickettsiales atrajo porque la vida intracelular recuerda la simbiosis.[6,8] Más muestreo y análisis atentos al sesgo debilitaron identificaciones literales. Superado no significa inútil: esas propuestas generaron comparaciones que separaron semejanzas ancestrales, convergentes o propias de vivir dentro de células.

El metabolismo es más difícil de reconstruir que la posición. La bacteria fundadora pudo ser aerobia, anaerobia facultativa o metabólicamente flexible; mitocondrias modernas, anaerobias e hidrogenosomas conservan subconjuntos distintos.[4,13,21] Pérdida génica y redireccionamiento ocultan el inventario inicial. Una vía actual demuestra posibilidad y herencia, no el pacto ecológico exacto que inició la asociación.

Una conclusión es más firme: el antepasado común de los eucariotas vivos ya poseía mitocondria o derivado.[3,4,19,21] Linajes anaerobios y parásitos modificaron, redujeron o perdieron funciones repetidamente. Incluso Monocercomonoides, sin orgánulo mitocondrial detectable, desciende de antepasados que lo tuvieron. Una ausencia secundaria no es una etapa premitocondrial superviviente.

En qué punto estamos

El antepasado mitocondrial estaba emparentado con alfaaproteobacterias, pero su primo muestreado más cercano y su fisiología siguen abiertos. El otro socio se reconstruye con otro archivo: genes informacionales nucleares y genomas arqueanos. Seguirlo desplaza la historia desde la bacteria incorporada hasta el linaje hospedador, cuya identidad también cambió con nuevo muestreo.

4. El hospedador arqueano

Los genes nucleares eucariotas no cuentan una ascendencia simple. Sistemas de información —replicación, transcripción y traducción— muestran fuerte afinidad arqueana, mientras muchos genes metabólicos tienen historias bacterianas.[3,11,16,35] Transferencia, duplicación y pérdida diferencial complican cada porcentaje. El mosaico amplio es robusto; un inventario repartido limpiamente entre dos donantes exactos no lo es.

Los análisis filogenómicos sitúan cada vez más a los eucariotas dentro de Archaea en un árbol de dos dominios.[9,10,12] El hospedador queda emparentado con arqueas, no como tercer linaje primario independiente junto a Bacteria y Archaea. Raíz y modelos aún importan. «Dentro de Archaea» limita la ascendencia sin nombrar especie ni forma celular.

Las arqueas Asgard afinaron ese límite. Sus genomas contienen homólogos de proteínas que en eucariotas participan en citoesqueleto, remodelado de membranas y tráfico, y sus ramas quedan cerca de eucariotas en muchos análisis.[9,10] Esas proteínas firma señalan capacidades ancestrales. No prueban que una célula Asgard ya tuviera núcleo o fagocitosis.

Prometheoarchaeum syntrophicum aportó el primer representante Asgard cultivado tras años de enriquecimiento.[11] Crece despacio, depende de socios metabólicos y forma protrusiones, hechos que volvieron físicamente imaginables modelos sintróficos. Sigue siendo una especie moderna separada del hospedador por enorme tiempo. Un cultivo restringe posibilidades; no representa de nuevo la eucariogénesis.

El hospedador tiene, pues, dirección pero no retrato. Afinidad Asgard, maquinaria informacional arqueana y aportes metabólicos bacterianos definen partes del problema.[10,11,14,18] Dejan abiertos linaje exacto, socios y complejidad previa. Reconstrucciones génicas de 2026 sugieren además asociaciones con más fuentes microbianas que las capturadas por una fórmula limpia de dos partes.[15,16]

En qué punto estamos

Genomas y cultivos Asgard redujeron el hospedador desde una abstracción hasta un linaje emparentado con arqueas y con capacidades celulares comprobables. No revelaron la secuencia de la fusión. Ahí divergen más los modelos: si el metabolismo unió primero socios simples, si la fagocitosis precedió la entrada y si la energía mitocondrial causó o siguió a la complejidad.

5. Cómo ocurrió la fusión

La pregunta

Los socios están mejor delimitados que su encuentro. Sin un fósil de la fusión, ¿pueden realmente genes antiguos, metabolismo y membranas distinguir un hospedador que tragó una presa de socios que primero dependieron entre sí?

Ninguna roca conserva la primera endosimbiosis mitocondrial. Los mecanismos deben satisfacer filogenia, bioenergética, topología de membranas y orden de innovaciones eucariotas.[3,18,33] Eso no los vuelve meros relatos: cada modelo arriesga predicciones distintas. Sí significa que nombrar una vía plausible no equivale a observar el acontecimiento histórico.

La hipótesis del hidrógeno propone un hospedador arqueano dependiente del hidrógeno producido por un socio bacteriano anaerobio facultativo.[13,34] La dependencia metabólica estabilizaría la asociación antes de la integración. Es suficientemente específica para contrastarla con vías ancestrales, pero esas vías se reconstruyen tras transferencia y pérdida. Sigue activa, no es biografía establecida del primer eucariota.

Los modelos de hospedador primero conceden a la célula arqueana complejidad interna o fagocitosis antes de la entrada mitocondrial. Los de mitocondria temprana vuelven la simbiosis central para construir esos rasgos.[13–15,18,33] Cada campo contiene variantes, y temprano o tardío exige referencia. Núcleo, endomembranas, citoesqueleto e importación no tuvieron que aparecer juntos.

Los análisis de edad génica muestran promesa y fragilidad. Un estudio de 2016 infirió adquisición tardía; trabajos sobre duplicaciones antiguas de 2021 y 2026 reconstruyeron otras secuencias, incluida considerable complejidad previa.[14,15,33] Raíz, paralogía oculta, transferencia, pérdida y reloj cambian el orden. Una estimación molecular no es un intermedio fotografiado.

Un modelo energético sostiene que muchas membranas bioenergéticas internas dieron a los eucariotas potencia por gen para ampliar genomas y complejidad.[17,18] Es influyente y cuantitativo. Su necesidad se discute porque la escala moderna quizá no reproduzca la ecología ancestral y una ventaja no fija el tiempo. Las mitocondrias transformaron la energía; que fueran el disparador requerido sigue abierto.

En qué punto estamos

Los modelos mecanísticos convierten una fusión establecida en historias causales rivales. Sus desacuerdos son útiles porque muestran qué observaciones aún carecen de orden. Cualquiera que fuera la ruta inicial, persistir exigió otra transformación: genes trasladados, proteínas devueltas desde el citosol y bacterias antes autónomas convertidas en orgánulos reducibles casi hasta volverlos irreconocibles.

6. Los genes se trasladaron, los orgánulos encogieron

La transferencia génica endosimbiótica movió genes desde los genomas de orgánulos hasta cromosomas nucleares.[22,24,31] Un gen trasladado solo servía al orgánulo si su producto podía expresarse y regresar al compartimento correcto. La transferencia acopló reducción genómica con una logística nueva. El núcleo no confiscó simplemente ADN; la biología celular tuvo que reconstruir la entrega.

Hoy la mayoría de proteínas mitocondriales y plástidas se codifican en el núcleo y entran mediante complejos de translocación.[23,24,32] Secuencias de direccionamiento conducen precursores por membranas y el hospedador coordina su producción con el genoma residual. Los canales modernos son sistemas derivados. Su complejidad registra integración prolongada, no un aparato ya listo antes de la endosimbiosis.

Por qué algunos genes permanecen dentro sigue sin resolverse. Control redox cerca de membranas electrónicas, hidrofobicidad, cambios del código y barreras a una transferencia eficaz pueden contribuir.[3,22,24] Cada orgánulo retuvo inventarios distintos. Una explicación atractiva no tiene que regir todo gen, y un genoma pequeño no demuestra integración incompleta.

Algunas mitocondrias cambiaron tanto que primero se trataron como ausencias. Mitosomas de Entamoeba y numerosos hidrogenosomas carecen de fosforilación oxidativa familiar, pero conservan maquinaria o ascendencia mitocondrial.[20,21] La reducción siguió a la adaptación anaerobia o parásita. Estos orgánulos muestran por qué buscar solo centrales aerobias borraría sistemáticamente historia mitocondrial.

Monocercomonoides llega más lejos: no se detecta orgánulo mitocondrial y una función esencial de ensamblaje hierro–azufre fue sustituida por un sistema citosólico.[19] El linaje anida entre eucariotas con mitocondrias. Perdió el orgánulo secundariamente. La excepción refuerza así la diferencia evolutiva entre ausencia ancestral y pérdida tras integración profunda.

En qué punto estamos

La integración puede ocultar sus propias pruebas: genes transferidos dejan un genoma diminuto, proteínas importadas difuminan el origen y la pérdida secundaria borra el compartimento. Los plastos sufrieron la misma conversión amplia de endosimbionte en orgánulo controlado y añadieron otra complicación: la fotosíntesis se propagó cuando eucariotas enteros se asociaron dentro de otros eucariotas.

7. Los plastos repitieron la lógica

La pregunta

Las mitocondrias podrían parecer un accidente evolutivo demasiado antiguo para compararlo bajo las mismas reglas físicas. Los plastos y Paulinella aportan otras fusiones. ¿Qué rasgos se repiten y cuáles pertenecen solo a una ruta hacia la dependencia del orgánulo?

Los plastos primarios proceden de un endosimbionte cianobacteriano integrado en el antepasado de Archaeplastida.[25–29] Genomas plástidos y genes cianobacterianos nucleares conservan esa ascendencia. La rama cianobacteriana exacta depende del muestreo y la filogenia temprana. Como en mitocondrias, la confianza es máxima en el origen amplio y menor en el donante preciso.

Transferencia génica e importación cambiaron otra vez la propiedad. Análisis comparativos asignan historia cianobacteriana a miles de genes nucleares, mientras sistemas de direccionamiento devuelven muchos productos al plasto.[22,31,32] Los recuentos varían por pérdida, otras transferencias y árboles difíciles. El proceso está establecido aunque el donante de un gen sea incierto.

La fotosíntesis se propagó después mediante endosimbiosis secundarias y posteriores. Un hospedador eucariota retuvo otro eucariota fotosintético, produciendo plastos con membranas adicionales e historias del hospedador, del plasto y a veces de un núcleo residual.[24–26,28] Los grupos algales vivieron adquisiciones, reemplazos y pérdidas. Una palabra —plasto— cubre orgánulos con números desiguales de antepasados anidados.

Paulinella chromatophora aporta un caso independiente y mucho más joven. Su cromatóforo derivado de cianobacteria sufrió reducción genómica e integración, con genes del endosimbionte fundador y otras bacterias contribuyendo a funciones del hospedador.[30] Paulinella no es una fase hacia los plastos vegetales. Es otro experimento que vuelve comparativamente accesible la organelogénesis temprana.

La comparación revela recurrencia y contingencia. Se repiten herencia estable, dependencia metabólica, reducción genómica, transferencia y direccionamiento; cambian socios, vías y membranas.[25,30] Un segundo orgánulo fotosintético primario muestra que la organelogénesis puede repetirse físicamente. No demuestra que la fusión mitocondrial siguiera el mismo mecanismo.

En qué punto estamos

Plastos y Paulinella convierten un suceso antiguo en ciencia comparada. Confirman requisitos recurrentes de herencia y control del hospedador, mientras revelan varias rutas por membranas y transferencia génica. La consecuencia final rebasa los orgánulos: cuando los linajes se fusionan, genes distintos conservan árboles distintos y la ascendencia eucariota se vuelve una red que aún debe sostener una historia coherente.

8. Una fusión cambió el árbol

Un gen ribosómico nuclear, uno mitocondrial y uno plástido pueden seguir tres ramas distintas sin contradicción.[3,16,35] Cada árbol responde sobre un componente heredado. La historia de especie

debe explicar cómo quedaron unidos. Tratar un marcador como organismo entero convertiría estructura endosimbiótica real en conflicto aparente.

La fórmula «hospedador arqueano más alfa-proteobacteria» captura dos ascendencias centrales, pero no cada gen nuclear.[15,16,35] Transferencias bacterianas, asociaciones virales, duplicaciones antiguas y pérdida diferencial añaden capas. Un análisis de 2026 infirió asociaciones microbianas diversas durante la eucariogénesis.[16] Asociación en un árbol no identifica automáticamente otro endosimbionte permanente; el cuadro más rico depende del método.

Las redes no vuelven obsoletos los árboles. La descendencia vertical aún conecta progenitores y descendientes, y los árboles enraizados siguen siendo esenciales para genes y linajes celulares.[3,35] Las redes añaden aristas donde la herencia cruzó linajes. Hay que demostrar esas aristas con historias génicas, mecanismos y tiempo compatibles, no reemplazar toda rama difícil por una fusión imprecisa.

La confianza debe seguir la escala. Un origen mitocondrial anterior a la diversificación de los eucariotas vivos está bien apoyado; especie hospedadora, pacto metabólico y orden de innovaciones exactos no.[4,18,21,36] El perfil queda en interpretación científica actual. Observaciones establecidas sostienen una célula compuesta, mientras su tesis incluye una reconstrucción cuya secuencia interna sigue revisable.

Esa célula compuesta permitió historias posteriores sin dictarlas. Las mitocondrias transformaron el metabolismo, el núcleo y las endomembranas reorganizaron información y tráfico, y los plastos abrieron mundos fotosintéticos. La fusión también dejó genes distintos con árboles distintos.[3,35] QTC-027 pregunta cómo sigue siendo rastreable la descendencia cuando transferencia y virus conectan linajes.

En qué punto estamos

La célula dentro de la célula es historia establecida a gran escala y reconstrucción inacabada en detalle. Genomas independientes revelan la fusión; el control del hospedador explica su duración; el desacuerdo marca la secuencia perdida, no ignorancia del suceso. Desde esta célula integrada, la serie pasa a la herencia ramificada, la transferencia génica y los virus.

Lo que sabemos y cómo lo sabemos

- Mitocondrias y plastos tienen origen endosimbiótico bacteriano apoyado por genomas, filogenia e importación controlada.[3,4,22–25]
- El linaje hospedador eucariota está emparentado con arqueas, y Asgard figura entre sus parientes conocidos más cercanos.[9–12]
- El antepasado de los eucariotas vivos ya poseía mitocondria o derivado mitocondrial.[3,4,19,21]
- Transferencia al núcleo e importación proteica transformaron endosimbiontes en orgánulos dependientes.[22–24,31,32]

Lo que todavía no sabemos

- El linaje bacteriano exacto más cercano al antepasado mitocondrial.
- El linaje arqueano hospedador preciso y su complejidad celular antes de la fusión.
- Si sintrofía metabólica, fagocitosis u otra interacción inició la endosimbiosis estable.

- El orden relativo de mitocondria, núcleo, endomembranas, citoesqueleto y maquinaria fagocítica.
- Por qué ciertos genes permanecen en genomas de orgánulos mientras otros pasaron al núcleo.

Qué podría hacernos cambiar de opinión

- Más genomas bacterianos y arqueanos que estabilicen las ramas filogenéticas más profundas.
- Análisis independientes de duplicaciones antiguas y relojes que converjan en un orden de innovaciones.
- Diversidad Asgard cultivada y sintrofías experimentales que vuelvan probable o inviable una fusión propuesta.
- Reconciliación de árboles que muestre contaminación, paralogía oculta o transferencia posterior en una ascendencia central.
- Un linaje eucariota demostrablemente amitochondriado de forma primitiva.

Si solo recuerdas una cosa

Mitocondrias y plastos son descendientes bacterianos integrados. Su ascendencia está establecida; hospedador, metabolismo y orden de innovaciones que produjeron la primera célula eucariota siguen reconstruyéndose en detalle.

Artículos relacionados

- QTC-023 — LUCA: el antepasado que reconstruimos
- QTC-024 — El planeta microbiano
- QTC-027 — De la información a la herencia: árbol, red y virus

Referencias

[1] Lynn Sagan. On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14, 255–274 (1967). DOI 10.1016/0022-5193(67)90079-3. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(67\)90079-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(67)90079-3)

[2] Maureen A. O'Malley. The first eukaryote cell: An unfinished history of contestation. *Studies in History and Philosophy of Biological and Biomedical Sciences* 41, 212–224 (2010). DOI 10.1016/j.shpsc.2010.07.010. <https://doi.org/10.1016/j.shpsc.2010.07.010>

[3] T. Martin Embley; William Martin. Eukaryotic evolution, changes and challenges. *Nature* 440, 623–630 (2006). DOI 10.1038/nature04546. <https://doi.org/10.1038/nature04546>

[4] Andrew J. Roger; Sergio A. Muñoz-Gómez; Ryoma Kamikawa. The Origin and Diversification of Mitochondria. *Current Biology* 27, R1177–R1192 (2017). DOI 10.1016/j.cub.2017.09.015. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.09.015>

[5] Sergio A. Muñoz-Gómez; Edward Susko; Kelsey Williamson; Laura Eme; Claudio H. Slamovits; David Moreira; Purificación López-García; Andrew J. Roger. Site-and-branch-heterogeneous analyses of an expanded dataset favour mitochondria as sister to known Alphaproteobacteria. *Nature Ecology & Evolution* 6, 253–262 (2022). DOI 10.1038/s41559-021-01638-2. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01638-2>

[6] Philip John; F. R. Whatley. *Paracoccus denitrificans* and the evolutionary origin of the mitochondrion. *Nature* 254, 495–498 (1975). DOI 10.1038/254495a0. <https://doi.org/10.1038/254495a0>

- [7] D. Yang; Y. Oyaizu; H. Oyaizu; G. J. Olsen; C. R. Woese. Mitochondrial origins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 82, 4443–4447 (1985). DOI 10.1073/pnas.82.13.4443. <https://doi.org/10.1073/pnas.82.13.4443>
- [8] Joran Martijn; Julian Vosseberg; Lionel Guy; Pierre Offre; Thijs J. G. Ettema. Deep mitochondrial origin outside the sampled alphaproteobacteria. *Nature* 557, 101–105 (2018). DOI 10.1038/s41586-018-0059-5. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0059-5>
- [9] Anja Spang; Jimmy H. Saw; Steffen L. Jørgensen; Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka; Joran Martijn; Anders E. Lind; Roel van Eijk; Christa Schleper; Lionel Guy; Thijs J. G. Ettema. Complex archaea that bridge the gap between prokaryotes and eukaryotes. *Nature* 521, 173–179 (2015). DOI 10.1038/nature14447. <https://doi.org/10.1038/nature14447>
- [10] Katarzyna Zaremba-Niedzwiedzka; Eva F. Caceres; Jimmy H. Saw; Disa Bäckström; Lina Juzokaite; Emmelien Vancaester; Kiley W. Seitz; Karthik Anantharaman; Piotr Starnawski; Kasper U. Kjeldsen; Matthew B. Stott; Takuro Nunoura; Jillian F. Banfield; Andreas Schramm; Brett J. Baker; Anja Spang; Thijs J. G. Ettema. Asgard archaea illuminate the origin of eukaryotic cellular complexity. *Nature* 541, 353–358 (2017). DOI 10.1038/nature21031. <https://doi.org/10.1038/nature21031>
- [11] Hiroyuki Imachi; Masaru K. Nobu; Nozomi Nakahara; Yuki Morono; Miyuki Ogawara; Yoshihiro Takaki; Yoshinori Takano; Katsuyuki Uematsu; Tetsuro Ikuta; Motoo Ito; Yohei Matsui; Masayuki Miyazaki; Kazuyoshi Murata; Yumi Saito; Sanae Sakai; Chihong Song; Eiji Tasumi; Yuko Yamanaka; Takashi Yamaguchi; Yoichi Kamagata; Hideyuki Tamaki; Ken Takai. Isolation of an archaeon at the prokaryote–eukaryote interface. *Nature* 577, 519–525 (2020). DOI 10.1038/s41586-019-1916-6. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1916-6>
- [12] Tom A. Williams; Cymon J. Cox; Peter G. Foster; Gergely J. Szöllősi; T. Martin Embley. Phylogenomics provides robust support for a two-domains tree of life. *Nature Ecology & Evolution* 4, 138–147 (2020). DOI 10.1038/s41559-019-1040-x. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1040-x>
- [13] William Martin; Miklós Müller. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392, 37–41 (1998). DOI 10.1038/32096. <https://doi.org/10.1038/32096>
- [14] Alexandros A. Pittis; Toni Gabaldón. Late acquisition of mitochondria by a host with chimaeric prokaryotic ancestry. *Nature* 531, 101–104 (2016). DOI 10.1038/nature16941. <https://doi.org/10.1038/nature16941>
- [15] Christopher J. Kay; Anja Spang; Gergely J. Szöllősi; Davide Pisani; Tom A. Williams; Philip C. J. Donoghue. Dated gene duplications elucidate the evolutionary assembly of eukaryotes. *Nature* 650, 129–140 (2026). DOI 10.1038/s41586-025-09808-z. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09808-z>
- [16] Moisés Bernabeu; Saioa Manzano-Morales; Marina Marcet-Houben; Toni Gabaldón. Gene ancestries reveal diverse microbial associations during eukaryogenesis. *Nature* 656, 399–405 (2026). DOI 10.1038/s41586-026-10639-9. <https://doi.org/10.1038/s41586-026-10639-9>
- [17] Nick Lane; William Martin. The energetics of genome complexity. *Nature* 467, 929–934 (2010). DOI 10.1038/nature09486. <https://doi.org/10.1038/nature09486>

- [18] A. M. Poole; S. Gribaldo. Eukaryotic origins: How and when was the mitochondrion acquired?. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 6, a015990 (2014). DOI 10.1101/cshperspect.a015990. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a015990>
- [19] Anna Karnkowska; Vojtěch Vacek; Zuzana Zubáčová; Sebastian C. Treitli; Romana Petrželková; Laura Eme; Lukáš Novák; Vojtěch Žárský; Lael D. Barlow; Emily K. Herman; Petr Soukal; Miluše Hroudová; Pavel Doležal; Courtney W. Stairs; Andrew J. Roger; Marek Eliáš; Joel B. Dacks; Čestmír Vlček; Vladimír Hampl. A Eukaryote without a Mitochondrial Organelle. *Current Biology* 26, 1274–1284 (2016). DOI 10.1016/j.cub.2016.03.053. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.03.053>
- [20] Jorge Tovar; Anke Fischer; C. Graham Clark. The mitosome, a novel organelle related to mitochondria in the amitochondrial parasite *Entamoeba histolytica*. *Molecular Microbiology* 32, 1013–1021 (1999). DOI 10.1046/j.1365-2958.1999.01414.x. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2958.1999.01414.x>
- [21] Miklós Müller; Marek Mentel; Jaap J. van Hellemond; Katrin Henze; Christian Woehle; Sven B. Gould; Re-Young Yu; Mark van der Giezen; Aloysius G. M. Tielens; William F. Martin. Biochemistry and Evolution of Anaerobic Energy Metabolism in Eukaryotes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 76, 444–495 (2012). DOI 10.1128/MMBR.05024-11. <https://doi.org/10.1128/MMBR.05024-11>
- [22] Jeremy N. Timmis; Michael A. Aylliffe; Chun Y. Huang; William Martin. Endosymbiotic gene transfer: organelle genomes forge eukaryotic chromosomes. *Nature Reviews Genetics* 5, 123–135 (2004). DOI 10.1038/nrg1271. <https://doi.org/10.1038/nrg1271>
- [23] Walter Neupert; Johannes M. Herrmann. Translocation of Proteins into Mitochondria. *Annual Review of Biochemistry* 76, 723–749 (2007). DOI 10.1146/annurev.biochem.76.052705.163409. <https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.76.052705.163409>
- [24] Toni Gabaldón; Martijn A. Huynen. From Endosymbiont to Host-Controlled Organelle: The Hijacking of Mitochondrial Protein Synthesis and Metabolism. *PLoS Computational Biology* 3, e219 (2007). DOI 10.1371/journal.pcbi.0030219. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.0030219>
- [25] John M. Archibald. Endosymbiosis and Eukaryotic Cell Evolution. *Current Biology* 25, R911–R921 (2015). DOI 10.1016/j.cub.2015.07.055. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.055>
- [26] Patrick J. Keeling. The endosymbiotic origin, diversification and fate of plastids. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365, 729–748 (2010). DOI 10.1098/rstb.2009.0103. <https://doi.org/10.1098/rstb.2009.0103>
- [27] Sven B. Gould; Ross F. Waller; Geoffrey I. McFadden. Plastid Evolution. *Annual Review of Plant Biology* 59, 491–517 (2008). DOI 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092915. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092915>
- [28] G. I. McFadden. Origin and Evolution of Plastids and Photosynthesis in Eukaryotes. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 6, a016105 (2014). DOI 10.1101/cshperspect.a016105. <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a016105>
- [29] Rafael I. Ponce-Toledo; Philippe Deschamps; Purificación López-García; Yvan Zivanovic; Karim Benzerara; David Moreira. An Early-Branching Freshwater Cyanobacterium at the Origin of Plastids. *Current Biology* 27, 386–391 (2017). DOI 10.1016/j.cub.2016.11.056. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.056>

- [30] Eva C. M. Nowack; Dana C. Price; Debashish Bhattacharya; Anna Singer; Michael Melkonian; Arthur R. Grossman. Gene transfers from diverse bacteria compensate for reductive genome evolution in the chromatophore of *Paulinella chromatophora*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 12214–12219 (2016). DOI 10.1073/pnas.1608016113. <https://doi.org/10.1073/pnas.1608016113>
- [31] William Martin; Tamas Rujan; Erik Richly; Andrea Hansen; Sabine Cornelsen; Thomas Lins; Dario Leister; Bettina Stoebe; Masami Hasegawa; David Penny. Evolutionary analysis of *Arabidopsis*, cyanobacterial, and chloroplast genomes reveals plastid phylogeny and thousands of cyanobacterial genes in the nucleus. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99, 12246–12251 (2002). DOI 10.1073/pnas.182432999. <https://doi.org/10.1073/pnas.182432999>
- [32] Enrico Schleiff; Thomas Becker. Common ground for protein translocation: access control for mitochondria and chloroplasts. *Nature Reviews Molecular Cell Biology* 12, 48–59 (2011). DOI 10.1038/nrm3027. <https://doi.org/10.1038/nrm3027>
- [33] Julian Vosseberg; Jolien J. E. van Hooff; Marina Marcet-Houben; Anne van Vlimmeren; Leny M. van Wijk; Toni Gabaldón; Berend Snel. Timing the origin of eukaryotic cellular complexity with ancient duplications. *Nature Ecology & Evolution* 5, 92–100 (2021). DOI 10.1038/s41559-020-01320-z. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01320-z>
- [34] Purificación López-García; David Moreira. The Syntrophy hypothesis for the origin of eukaryotes revisited. *Nature Microbiology* 5, 655–667 (2020). DOI 10.1038/s41564-020-0710-4. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0710-4>
- [35] Chuan Ku; Shijulal Nelson-Sathi; Mayo Roettger; Filipa L. Sousa; Peter J. Lockhart; David Bryant; Einat Hazkani-Covo; James O. McInerney; Giddy Landan; William F. Martin. Endosymbiotic origin and differential loss of eukaryotic genes. *Nature* 524, 427–432 (2015). DOI 10.1038/nature14963. <https://doi.org/10.1038/nature14963>
- [36] Thomas A. Richards; Laura Eme; John M. Archibald; Guy Leonard; Susana M. Coelho; Alex de Mendoza; Christophe Dessimoz; Pavel Dolezal; Lillian K. Fritz-Laylin; Toni Gabaldón; Vladimír Hampl; Geert J. P. L. Kops; Michelle M. Leger; Purificación López-García; James O. McInerney; David Moreira; Sergio A. Muñoz-Gómez; Daniel J. Richter; Iñaki Ruiz-Trillo; Alyson E. Santoro; Arnau Sebé-Pedrós; Berend Snel; Courtney W. Stairs; Eelco C. Tromer; Jolien J. E. van Hooff; Bill Wickstead; Tom A. Williams; Andrew J. Roger; Joel B. Dacks; Jeremy G. Wideman. Reconstructing the last common ancestor of all eukaryotes. *PLOS Biology* 22, e3002917 (2024). DOI 10.1371/journal.pbio.3002917. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3002917>