

Eucariotas, endosimbiosis y organización compleja

CHO-014 · Cosmic History and Its Observers

Una historia científica cronológica desde el universo temprano hasta el presente

Identificador: CHO-014 · Versión: v1.0 · Autor: Juan Segurola

Idioma: Español

Función del artículo: Columna cronológica con superposición de prioridad

Ventana del artículo: [1.800 Ga, 720 Ma atrás]; superposición de prioridad hasta 2.800 Ga

Corte de eventos: 11 septiembre 2026 · Corte de búsqueda bibliográfica: 11 septiembre 2026

Tipo de documento: Síntesis académica; no es investigación primaria y no ha sido revisado por pares

Resumen

Contexto

Entre aproximadamente 1.8 miles de millones y 720 millones de años atrás, la vida eucariota adquirió un registro fósil progresivamente más informativo sobre arquitectura celular, multicelularidad, linajes fotosintéticos, ecología e interacción trófica. El registro es discontinuo, y sus cambios aparentes dependen en parte de la preservación y del muestreo.

Evidencia

Esta síntesis integra fuentes controladas de texto completo paleontológicas, de biomarcadores, filogenómicas y cronoestratigráficas. Distingue eucariotas posibles de probables, asignaciones de grupo total de asignaciones de grupo corona, fósiles de estimaciones de relojes moleculares, adquisición de orgánulos de divergencia de linajes y observaciones locales de interpretaciones más amplias. Las afirmaciones respaldadas únicamente por resúmenes, metadatos o una fuente primaria no consultada no se elevan en esta síntesis.

Síntesis

La evidencia actual sitúa los fósiles convincentemente eucariotas más antiguos cerca de 1.7 miles de millones de años, mientras que varios candidatos más antiguos siguen siendo inciertos o han sido debilitados por análisis posteriores. La organización macroscópica y multicelular apareció en más de una forma, incluidas grandes láminas celulares, filamentos simples y cuerpos cenocíticos o coloniales. Las afinidades propuestas con algas rojas de grupo corona cerca de 1.6 miles de millones de años siguen discutidas, mientras que registros posteriores proporcionan asignaciones de grupo corona más ampliamente aceptadas. Los estudios de relojes moleculares sitúan grandes transiciones eucariotas y endosimbióticas en intervalos amplios y dependientes del modelo, y discrepan sobre si la adquisición mitocondrial precedió o siguió a gran parte del ensamblaje de la complejidad celular eucariota. Los fósiles corporales y biomarcadores del Toniense tardío muestran cambios ecológicos y composicionales, pero la diversidad observada sigue entrelazada con la intensidad de muestreo. Microfósiles perforados de entre 780 y 740 millones de años proporcionan evidencia de depredación sobre eucariotas sin identificar al depredador ni implicar cognición.

Conclusión

El intervalo registra un mosaico de transiciones, no un único paso hacia la complejidad. En el límite del Criogénico, la vida eucariota incluía arquitecturas celulares diversas, varias estrategias multicelulares, linajes fotosintéticos establecidos e interacciones tróficas. El momento y el orden de adquisición de orgánulos, las afinidades de varios fósiles tempranos y la escala de la diversificación toniense siguen abiertos o dependientes del modelo.

Palabras clave: eucariotas; LECA; mitocondrias; plastidios; multicelularidad; Proterozoico; relojes moleculares; biomarcadores; Toniense; depredación

1. Orientación cronológica

Este artículo sigue el intervalo desde 1.800 miles de millones de años atrás hasta la base del Criogénico, aproximadamente 720 millones de años atrás [11]. Una superposición temática de prioridad más amplia se extiende hasta 2.800 miles de millones de años atrás para que los candidatos publicados más antiguos puedan evaluarse en lugar de excluirse silenciosamente. Esa superposición cambia el límite de búsqueda, no la columna cronológica del artículo.

Las fechas de este intervalo no describen todas el mismo tipo de evidencia. Una edad radiométrica puede restringir un estrato por encima o por debajo de un horizonte fósil; un reloj molecular estima un nodo bajo un modelo; un biomarcador es una molécula medida cuyo productor biológico requiere una inferencia separada; y la morfología de un fósil no establece por sí sola su posición filogenética exacta. La síntesis utiliza, por tanto, intervalos, restricciones unilaterales e interpretaciones atribuidas cuando la evidencia lo exige.

2. Estado inicial heredado

Al comienzo del intervalo, la vida ya había alterado los ambientes terrestres, pero un registro seguro de organismos eucariotas seguía siendo escaso. Algunas señales históricamente influyentes ya no respaldan las inferencias que en otro tiempo se extrajeron de ellas. En particular, el reanálisis de biomarcadores hidrocarbonados arcaicos encontró contaminación y concluyó que esos compuestos ya no proporcionan evidencia válida de eucariotas hacia aproximadamente 2.7 miles de millones de años atrás [9]. Esto elimina un antiguo anclaje temprano sin demostrar que los eucariotas estuvieran ausentes.

Los candidatos morfológicos más antiguos que la ventana del artículo también requieren cautela. *Diskagma*, procedente de un paleosuelo de unos 2.2 miles de millones de años, se ha comparado con líquenes u hongos, pero sus afinidades siguen siendo inciertas y una alternativa procariota continúa siendo viable [12]. Estos fósiles son evidencia de estructura biológica no resuelta, no hitos seguros de la historia eucariota.

3. De células probables a organizaciones diferenciadas

Una síntesis reciente sitúa los fósiles convincentemente eucariotas más antiguos en torno a 1.7 miles de millones de años y trata formas aún más antiguas como *Grypania* como eucariotas posibles, no probables [1]. La distinción importa. La afinidad eucariota no se establece por el tamaño solamente, y una afirmación cronológica de prioridad solo tiene sentido dentro de un conjunto de comparación declarado.

El Grupo Limbunya del norte de Australia conserva fósiles ornamentados y con prolongaciones en estratos restringidos a ser más antiguos que 1642 ± 3.9 millones de años. El conjunto respalda afinidad con el grupo total de los eucariotas, no una asignación de grupo corona. Dentro de él, los autores describen *Limbunyasphaera operculata* como el taxón operculado más antiguo conocido [2]. El superlativo es, por tanto, una afirmación atribuida sobre el conjunto de comparación publicado, no una afirmación universal que un descubrimiento posterior no pueda revisar.

Varios registros muestran que el tamaño macroscópico y la multicelularidad se desarrollaron en formas que no pueden reducirse a una única trayectoria. En la Formación Gaoyuzhuang, compresiones carbonáceas aparecen por debajo de un nivel de ceniza de 1560 ± 5 millones de años y por encima de unidades volcánicas más antiguas. Algunas alcanzan 30 centímetros de longitud y casi 8 centímetros de anchura, mientras que fragmentos preservados contienen células densamente empaquetadas de aproximadamente 10 micrómetros. Los autores las interpretan como eucariotas multicelulares probablemente fotosintéticos con diferenciación limitada, pero su posición exacta dentro de Eukarya sigue sin resolverse [16]. El mismo estudio proporciona un control negativo útil: compresiones más antiguas del norte de China que carecen de estructura celular diagnóstica podrían representar en cambio tapetes microbianos alterados o redepositados [16].

El fósil filamentoso *Qingshania magnifica* procede de un horizonte situado por debajo de un nivel de ceniza fechado en 1634.8 ± 6.9 millones de años. Su morfología respalda multicelularidad simple y fotosíntesis probable, mientras que su afinidad filogenética exacta sigue siendo incierta [3]. Esto no contradice el material de Gaoyuzhuang. La construcción filamentosa, las láminas celulares y los tejidos diferenciados son caracteres organizativos distintos, y ningún espécimen aislado establece una primera aparición universal de la multicelularidad.

Horodyskia añade otra posibilidad organizativa. Los especímenes carbonáceos tonienses conservan paredes orgánicas y se han interpretado como organismos macroscópicos ensamblados mediante organización cenocítica o colonial [13]. La biogenicidad, la afinidad eucariota y el mecanismo específico de organización son preguntas separadas; la interpretación no autoriza una afirmación sobre cognición, sentiencia o rango evolutivo.

4. Grupos corona y el problema de la afinidad

Los fósiles de alrededor de 1.6 miles de millones de años ilustran por qué la morfología y la filogenia deben permanecer separadas. *Rafatazmia* y *Ramathallus*, preservados tridimensionalmente, se interpretaron como probables algas rojas de grupo corona [5]. Un análisis integrado fósil-genómico posterior consideró que su asignación a Archaeplastida corona no era inequívoca [7]. Los fósiles y su detalle celular son observaciones reales; su posición en el grupo corona sigue discutida.

Registros posteriores respaldan asignaciones filogenéticas más estables, aunque todavía explícitamente atribuidas. Una revisión actual describe *Bangiomorpha pubescens* como el eucariota de grupo corona más antiguo ampliamente aceptado [1]. Esta formulación es deliberadamente comparativa: registra la aceptación actual sin convertir el consenso en observación directa ni borrar candidatos anteriores discutidos. En la Formación Nanfen, *Proterocladus antiquus* aparece dentro de un intervalo estratigráfico limitado por 1056 ± 22 y 947.8 ± 7.4 millones de años y se interpretó como clorofita multicelular de grupo corona [6]. El intervalo pertenece a la formación, mientras que la asignación corona es una interpretación filogenética del fósil.

Estos casos muestran por qué una única escalera desde células pequeñas a cuerpos grandes y después a grupos corona sería engañosa. Tamaño, multicelularidad, diferenciación celular y pertenencia filogenética son variables distintas. Aparecieron en combinaciones que el registro superviviente revela solo de forma desigual.

5. Endosimbiosis y ensamblaje de la célula eucariota

Mitocondrias y plastidios son centrales en la historia eucariota, pero sus adquisiciones no se conservan como eventos fósiles ordinarios. Su cronología se reconstruye a partir de historias génicas, calibraciones y modelos. Por ello, diferentes análisis producen resultados amplios y parcialmente incompatibles.

Un análisis de duplicaciones génicas estima el último ancestro común eucariota, LECA, con una edad media de 1.74 miles de millones de años y un intervalo del 95% de 1.80 a 1.67 miles de millones de años [4]. Un análisis integrado fósil-genómico proporciona en cambio para Eukaryota corona un intervalo de 1842 a 1210 millones de años [7]. Son familias de intervalos dependientes del modelo, no dos fechas directas del mismo evento observado.

La cronología y el orden de la adquisición mitocondrial están todavía menos resueltos. El análisis integrado sitúa la simbiosis mitocondrial entre 2053 y 1210 millones de años atrás [7], mientras que un análisis de ATPasas con calibración cruzada sugiere aproximadamente 1200 millones de años, con una incertidumbre sustancial para tiempos profundos [14]. Los estudios de duplicaciones génicas también discrepan sobre el orden causal. Uno infiere que gran parte de la complejidad celular eucariota se ensambló antes de la endosimbiosis mitocondrial [4]; otro concluye que la transferencia génica mitocondrial precedió al inicio de la complejidad celular eucariota [8]. El desacuerdo no puede eliminarse promediando las estimaciones porque los estudios difieren en datos, calibración y estructura del modelo.

La endosimbiosis primaria de plastidios es igualmente dependiente del modelo. Las estimaciones publicadas incluyen un intervalo de 1774 a 1118 millones de años [7], una estimación media para el último ancestro común de los plastidios de aproximadamente 1.51 miles de millones de años con un intervalo del 95% de 1.63 a 1.44 miles de millones de años [4], y una estimación próxima a 900 millones de años a partir de proteínas ATPasa duplicadas [14]. La adquisición de plastidios, el último ancestro común de los linajes portadores de plastidios y las divergencias posteriores de algas rojas o verdes no son eventos intercambiables. Los fósiles de algas pueden calibrar partes de esta historia, pero no son fósiles directos del proceso de adquisición.

6. Fósiles moleculares, ecología y registro toniense

Los biomarcadores complementan los fósiles corporales, pero tienen su propia cadena de inferencia. La molécula debe ser indígena de la roca, su aparición estratigráfica debe ser segura y su productor debe asignarse sin tratar una capacidad biosintética como exclusiva cuando no lo es. La invalidación del antiguo registro de esteranos arcaicos demuestra por qué estos controles son materiales [9].

En un manuscrito completo aceptado sobre estratos de Siberia, Rizzo y colaboradores informan de razones estero-hopano del Toniente tardío inferiores a 0.05, en contraste con razones de hasta 0.38 en el Grupo Chuar y valores de carbono orgánico total de 1.3-5.6% en peso. Interpretan la baja abundancia siberiana en un ambiente oligotrófico y sostienen que el predominio de esteranos C27 allí respalda la idea de que el ascenso toniente de las algas ocurrió ampliamente a través de los océanos [15]. Las mediciones son locales. La conclusión sobre océanos más amplios es una inferencia de los autores y no establece por sí sola abundancia, productividad o diversidad taxonómica uniformes.

El registro de fósiles corporales proporciona una advertencia paralela. Una compilación de 181 especies y 713 apariciones de 145 formaciones encontró que la diversidad aparente de eucariotas estaba fuertemente correlacionada con el número de formaciones portadoras de eucariotas muestreadas y favoreció la variación del muestreo como explicación importante del patrón observado [1]. Por tanto, aparición de biomarcadores, abundancia local, riqueza taxonómica e intensidad de muestreo no pueden sustituirse entre sí. En conjunto respaldan cambios durante el Toniente, pero no definen una radiación globalmente sincrónica única.

7. Interacción y capacidades de observador

Las perforaciones en microfósiles de pared orgánica del Grupo Chuar, de 780-740 millones de años, se interpretaron como la evidencia directa más antigua de depredación sobre eucariotas [10]. La traza registra una interacción ecológica entre una presa y un consumidor desconocido; no identifica el clado del depredador.

Para el marco de capacidades de observador utilizado en esta serie, CHO-014 permanece en OC1: los sistemas vivos responden a sus ambientes y los explotan, pero la evidencia revisada aquí no establece sentiencia. La organización celular eucariota, los ciclos vitales relacionados con el sexo, la multicelularidad, el tamaño macroscópico o la depredación no pueden convertirse por sí solos en afirmaciones sobre experiencia subjetiva. «Complejo» en este artículo describe organización, no superioridad ni progreso.

8. Contingencia y contemporáneos

El registro superviviente es compatible con varios experimentos organizativos coexistentes, no con una marcha necesaria hacia un único resultado. Formas probables de grupo total, problemáticos macroscópicos inciertos, filamentos simples, láminas celulares, cuerpos cenocíticos o coloniales y candidatos de linajes corona se solaparon en el tiempo. Algunos linajes persistieron; otros desaparecieron o no dejaron descendientes reconocidos. El registro actual no puede mostrar cuántas innovaciones comparables surgieron y desaparecieron sin preservarse.

La historia endosimbiótica también fue contingente. Las adquisiciones mitocondrial y plastidial unieron linajes antes independientes y redirigieron posibilidades evolutivas posteriores, pero la evidencia controlada no establece que su momento, contexto del hospedador o secuencia fueran inevitables. El desacuerdo entre modelos moleculares es en sí mismo evidencia de que las historias plausibles siguen estando infradeterminadas por los datos actuales.

9. Interpretaciones competidoras y preguntas no resueltas

Cuatro familias no resueltas organizan la incertidumbre actual.

Primero, la afinidad de varios fósiles tempranos sigue abierta. Las formas macroscópicas más antiguas pueden ser biológicas sin ser demostrablemente eucariotas, y algunos fósiles celulares respaldan afinidad eucariota sin localizar un grupo corona. La condición propuesta de alga roja corona para los fósiles de aproximadamente 1.6 miles de millones de años sigue siendo una disputa activa [5,7].

Segundo, los relojes moleculares todavía no proporcionan una cronología única para FECA, LECA, adquisición mitocondrial, adquisición de plastidios y divergencia posterior de linajes. Sus intervalos y el orden inferido dependen de conjuntos de datos, calibraciones y modelos [4,7,8,14].

Tercero, los registros de biomarcadores distinguen moléculas con mayor seguridad que productores. La abundancia y composición local de esteranos puede respaldar una interpretación ecológica sin demostrar riqueza taxonómica global [15].

Cuarto, la diversificación aparente es inseparable de la oportunidad geológica y del esfuerzo de investigación. Un mejor muestreo puede ampliar una curva de diversidad incluso si la diversidad biológica no cambió al mismo ritmo [1]. Los descubrimientos futuros pueden, por tanto, alterar tanto el momento como la forma del registro.

10. Clases de afirmaciones y límites de evidencia

La siguiente relación distingue clases de afirmaciones respaldadas, contenido especulativo y preguntas abiertas.

- **Medido u observado:** dimensiones de fósiles, estructuras celulares, razones de biomarcadores, relaciones estratigráficas y mediciones radiométricas informadas por los estudios citados.
- **Reconstruido:** afinidad de organismos, interacción ecológica e interpretación biológica de evidencia morfológica o molecular.
- **Dependiente del modelo:** edades de relojes moleculares y orden inferido de eventos endosimbióticos y celulares.
- **Discutido:** asignaciones tempranas de grupo corona, problemáticos inciertos y escala o sincronía de la diversificación.
- **Abierto:** hospedador y momento exactos de las adquisiciones de orgánulos, afinidades de varios fósiles tempranos y fracción de diversidad evolutiva perdida por preservación y muestreo.

El texto no eleva afirmaciones cuyo respaldo controlado sigue limitado a un resumen, registro de metadatos o artículo primario no consultado. Esos candidatos no se elevan en esta síntesis y pueden reconsiderarse si cambia el acceso a fuentes cualificadas.

11. Frontera y exclusiones

CHO-014 posee la diversificación eucariota, la endosimbiosis, la organización multicelular y la ecología de protistas dentro de su columna y superposición de prioridad autorizadas. La historia ambiental y redox anterior se hereda únicamente como contexto y no se readjudica aquí. Las asociaciones ambientales no se convierten en explicaciones causales de un único factor.

Las afirmaciones de prioridad animal, incluidos los animales tonienses propuestos, pertenecen a CHO-015 y no se adjudican en este artículo. El solapamiento permite transmitir contexto eucariota y ambiental sin transferir propiedad. El artículo también evita tratar como cerrados candidatos de prioridad fúngica, reproducción sexual, amebas testadas y varios candidatos macroscópicos más antiguos cuando la evidencia primaria controlada todavía no es completa.

12. Estado de cierre en el límite del Criogénico

Hacia aproximadamente 720 millones de años atrás, el registro respalda un mundo eucariota con formas celulares diversas, múltiples modos de organización multicelular, candidatos establecidos de linajes fotosintéticos corona, señales de biomarcadores regionalmente variables e interacción trófica. No respalda una única fecha para el origen de los eucariotas, un orden resuelto para todos los eventos endosimbióticos, una curva de diversificación globalmente uniforme ni una inferencia de sentiencia.

CHO-015 hereda este contexto biológico y ecológico en el límite del Criogénico. Evaluará candidatos animales y transiciones posteriores de capacidades bajo sus propias reglas de evidencia y propiedad.

Referencias

1. Porter, S. M., Riedman, L. A., Woltz, C. R., Gold, D. A. & Kellogg, J. B. Early eukaryote diversity: a review and a reinterpretation. *Paleobiology* **51**, 132–149 (2025). <https://doi.org/10.1017/pab.2024.33>
2. Riedman, L. A., Porter, S. M., Lechte, M. A., dos Santos, A. & Halverson, G. P. Early eukaryotic microfossils of the late Palaeoproterozoic Limbunya Group, Birrindudu Basin, northern Australia. *Papers in Palaeontology* **9**, e1538 (2023). <https://doi.org/10.1002/spp2.1538>
3. Miao, L., Yin, Z., Knoll, A. H., Qu, Y. & Zhu, M. 1.63-billion-year-old multicellular eukaryotes from the Chuanlinggou Formation in North China. *Science Advances* **10**, eadk3208 (2024). <https://doi.org/10.1126/sciadv.adk3208>
4. Kay, C. J., Spang, A., Szöllősi, G. J., Pisani, D., Williams, T. A. & Donoghue, P. C. J. Dated gene duplications elucidate the evolutionary assembly of eukaryotes. *Nature* **650**, 129–140 (2026). <https://doi.org/10.1038/s41586-025-09808-z>

5. Bengtson, S., Sallstedt, T., Belivanova, V. & Whitehouse, M. Three-dimensional preservation of cellular and subcellular structures suggests 1.6 billion-year-old crown-group red algae. *PLoS Biology* **15**, e2000735 (2017). <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.2000735>
6. Tang, Q., Pang, K., Yuan, X. & Xiao, S. A one-billion-year-old multicellular chlorophyte. *Nature Ecology & Evolution* **4**, 543–549 (2020). <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1122-9>
7. Betts, H. C., Puttick, M. N., Clark, J. W., Williams, T. A. & Donoghue, P. C. J. Integrated genomic and fossil evidence illuminates life's early evolution and eukaryote origin. *Nature Ecology & Evolution* **2**, 1556–1562 (2018). <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0644-x>
8. Tria, F. D. K., Brueckner, J., Skejo, J. et al. Gene duplications trace mitochondria to the onset of eukaryote complexity. *Genome Biology and Evolution* **13**, evab055 (2021). <https://doi.org/10.1093/gbe/evab055>
9. French, K. L., Hallmann, C., Hope, J. M. et al. Reappraisal of hydrocarbon biomarkers in Archean rocks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**, 5915–5920 (2015). <https://doi.org/10.1073/pnas.1419563112>
10. Porter, S. M. Tiny vampires in ancient seas: evidence for predation via perforation in fossils from the 780–740 million-year-old Chuar Group, Grand Canyon, USA. *Proceedings of the Royal Society B* **283**, 20160221 (2016). <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0221>
11. International Commission on Stratigraphy. *International Chronostratigraphic Chart*, version 2026/06 (2026). <https://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2026-06.pdf>
12. Retallack, G. J., Krull, E. S., Thackray, G. D. & Parkinson, D. Problematic urn-shaped fossils from a Paleoproterozoic (2.2 Ga) paleosol in South Africa. *Precambrian Research* **235**, 71–87 (2013). <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2013.05.015>
13. Li, G., Chen, L., Pang, K. et al. Tonian carbonaceous compressions indicate that *Horodyskia* is one of the oldest multicellular and coenocytic macro-organisms. *Communications Biology* **6**, 399 (2023). <https://doi.org/10.1038/s42003-023-04740-2>
14. Shih, P. M. & Matzke, N. J. Primary endosymbiosis events date to the later Proterozoic with cross-calibrated phylogenetic dating of duplicated ATPase proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **110**, 12355–12360 (2013). <https://doi.org/10.1073/pnas.1305813110>
15. Rizzo, A. I., Bekker, A., Kuznetsov, A. B. et al. Red to green: a lipid biomarker record of Tonian–Ediacaran algae in Siberia. *Geobiology* **24**, e70061 (2026). <https://doi.org/10.1111/gbi.70061>
16. Zhu, S., Zhu, M., Knoll, A. H. et al. Decimetre-scale multicellular eukaryotes from the 1.56-billion-year-old Gaoyuzhuang Formation in North China. *Nature Communications* **7**, 11500 (2016). <https://doi.org/10.1038/ncomms11500>

Declaración

Este documento es una síntesis académica; no es investigación primaria y no ha sido revisado por pares. Juan Segurola es el único autor. Aprobó el texto final y es responsable de su contenido.