

SIMBIOGÈNESI: MOTOR DE L'EVOLUCIÓ?

Conferència de:

Lynn Margulis

University of Massachusetts - Amherst

EUA

Voldria compartir amb vosaltres algunes idees sobre la simbiogènesi com a motor de l'evolució, és a dir, el paper que juga aquest procés sobre l'especiació. Per fer-ho, voldria posar com a exemple l'origen de la cèl·lula eucariota, que ja fa quaranta anys que hem estat estudiant, específicament el procés que es produí en l'origen del seu nucli.

No sabem exactament què és la cèl·lula mínima, però sí sabem que avui dia totes les cèl·lules que viuen sobre la superfície de la Terra tenen una membrana que les aïlla del seu medi ambient. Aquesta membrana està formada per diversos components: molècules de carboni, nitrogen, oxigen, fòsfor, sofre, hidrogen, etc.

Aquest sistema constitueix la vida mínima en el sentit en què pot mantenir-se en un medi adequat, i mostra totes les capacitats prò-

pies de la vida. No es pot dir que l'RNA sigui més important que el DNA, o que els lípids, o bé que els aminoàcids, sinó que tots ells tenen la seva importància: sense qualsevol d'aquests components, el sistema no funcionaria. Tot i que avui dia sabem que això és el que podríem anomenar la cèl·lula mínima, és molt probable que abans de l'origen de la vida existissin sistemes més senzills. Els organismes més senzills que coneixem actualment són les cèl·lules bacterianes.

Per a mi, la cèl·lula bacteriana o procariota és la unitat de la vida a partir de la qual es formaren la resta d'organismes vivents de la Terra.

Abans de res ens hauríem de posar en un context geològic, doncs és imprescindible per a poder parlar d'evolució. Molta de la gent



que només té en ment rellotges d'aminoàcids no sap res de geologia, i això és un greu problema. Tot seguit parlarem d'eons, paraula que si busqueu al diccionari trobareu que correspon bé a un període de temps molt llarg, o bé a un de mil milions d'anys, atès que té diverses acepcions. Els geòlegs distingeixen quatre eons en la història de la Terra:

- Hadeà: fou el període d'abans que apareguessin les primeres roques. És per això que les úniques roques que tenim d'aquest període son cometes i roques de la Lluna.

- Arqueà: l'edat dels bacteris anaerobis.

- Proterozoic: edat de bacteris i diferents comunitats de bacteris fins a arribar a un tipus de comunitat d'aquests, la qual ens interessa especialment: la cèl·lula eucariota.

- Fanerozoic: hi té lloc l'aparició dels Trilobits i d'animals que han deixat fòssils ben obvis en el registre. Actualment estem vivint a finals del Fanerozoic.

Per estudiar aquests períodes de temps és necessari tenir en compte escales de temps de milions d'anys.

Durant l'Arqueà, la Lluna estava molt més a prop de la Terra, i això feia que hi hagués cinc hores de dia seguides de cinc hores de nit. Degut a aquesta proximitat entre la Terra i el seu satèl·lit, les mareas d'aquesta època eren enormes. El nostre planeta era molt actiu degut a l'impacte de cometes, meteorits i bòlids de diferents tipus, i a l'activitat volcànica. Probablement la temperatura era molt superior a la que tenim avui dia, i la composició de l'atmosfera també era diferent. En aquesta època, la Terra presentava gran activitat tectònica.

Ben aviat esdevingué l'origen de la vida, i tot i que existeixen molts llibres sobre aquest tema, en la meua opinió ningú en sap ben bé res del cert. Apareixen en aquest període (ara fa uns 3.5 milions d'anys) roques constituïdes per gratacels de bacteris, i que hom anomena estromatòlits. Les grans comunitats de bacte-

ris que les formen corresponen en la seva majoria a cianobacteris. Existeixen exemplars d'estromatòlits molt ben preservats a Austràlia. En aquest país es poden comparar estromatòlits actuals amb antics, essent fascinant l'estudi de les petitíssimes diferències entre ambdós tipus. Es pot observar, per exemple, que els actuals presenten restes de closques i fragments de petits animals, mentre que els antics no presenten cap evidència d'animals.

Els precursors del estromatòlits són els tapets microbians, com els que podeu trobar al Delta de l'Ebre, i que als EUA trobem al nord de Califòrnia. Els geòlegs diuen que aquests tapets no són res, només sorra, i molts biòlegs també opinen el mateix, perquè no s'hi veuen ni animals ni plantes. Però sí que són alguna cosa! Són comunitats microbianes. En tallar aquests tapets microbians, s'hi veuen diferents làmines en les quals s'hi poden observar diferents gèneres de bacteris. En aquests medis existeixen una sèrie de gradients ecològics, a imatge i semblança dels que trobem als

Estromatòlits de la costa del nord d'Austràlia (Shark Bay)



bosc tropicals de l'Amazones... amb la diferència que en els tapets microbians, els gradients es formen en poc més d'alguns mil límetres. Hi trobem molts tipus diferents de bacteris: alguns són enormes com per exemple *Titanospirillum*, un bacteri català del Delta de l'Ebre, d'altres són pluricel·lulars, etc. Els cianobacteris, que contenen heterocists, són els bacteris pluricel·lulars que representen la cúspide de l'evolució de la vida, ja que, tot i que no parlen català, poden fer gairebé de tot!

En la meua opinió, aquests organismes no es poden classificar en espècies perquè poden intercanviar els seus gens de moltes maneres diferents. Així, amb la simple incubació d'una soca es pot comprovar que dues setmanes després s'ha convertit en una altra "espècie" degut a la pèrdua d'un plasmidi, per exemple, fet que comporta la pèrdua de diverses propietats com podria ser la fixació de nitrogen. És evident que hi ha moltes diferències dins dels bacteris, però al meu parer l'especiació no comença amb ells sinó amb les cèl·lules eucariotes (és a dir els protoctistes, els fongs, les plantes i els animals).

Segons Charles Darwin (el gran "papà Carles"), qui desitgi estudiar l'evolució de qualsevol organisme ha de buscar-ne les seves rareses i les seves peculiaritats, ja que és en aquestes on s'hi troben les coses realment interessants que ens permeten una millor comprensió.

A fi i efecte d'estudiar l'origen de la cèl·lula eucariota, s'han d'estudiar els protoctistes, doncs és en ells on trobem els indicis de la seva formació. De la mateixa manera, i tal com he exemplificat amb una idea de Darwin, aquest estudi s'ha de basar en totes aquelles característiques que no siguin compartides pels diferents organismes, característiques que resultin extraordinàries. La idea fonamental és que tots els eucariotes han evolucionat gràcies a la simbiogènesi. És per això que no n'hi ha cap que no estigui compost per simbiotes. En un principi, aquests simbiotes eren únicament bacteris, però actualment coneixem altres tipus de simbiosi.

En referència a quins són els components d'aquest procés d'evolució, estic d'acord amb els genètics evolutius, però no hi estic



Talls de tapets microbians.

d'acord en quasi cap aspecte més. Això es deu a que jo sóc darwinista però no neodarwinista. Les característiques d'aquest procés d'evolució són les següents:

- Les poblacions tenen una taxa de creixement excessivament ràpida com perquè el medi ambient sigui capaç de sostenir-les. És a dir, en un medi sempre hi ha més creixement de població del que aquest pot suportar. Aquest aspecte es pot aplicar a poblacions de tot tipus, com per exemple els bacteris. Aquests poden trigar tan sols vint minuts en dividir-se, de manera que si deixéssim créixer un cultiu de divendres a dilluns, obtindríem una massa de bacteris superior a la massa de la Terra.

- Es produeixen canvis hereditaris en totes les poblacions.

- Es produeix selecció natural com a resultat d'un creixement molt gran que limita la supervivència de tots els individus d'una població.

No té cap sentit parlar d'evolució si no parlem del medi ambient, perquè no té sentit el creixement d'organismes sense tenir en compte el context del seu hàbitat. Ningú nega l'existència de la selecció natural: el problema rau en esbrinar la procedència d'aquests canvis hereditaris que permeten una millor adaptació al medi.

Al llarg de la meua vida, molta gent m'ha

dit que aquests canvis es deuen a mutacions a l'atzar en el DNA, però això no és correcte. Podem veure-ho en una gran quantitat d'experiments de mutagènesi que s'han dut a terme, el resultat dels quals no és un organisme millor, sinó que en moltes ocasions es tracta d'un organisme mort o bé malalt. Hi ha moltíssima experiència en aquest tema i no entenc perquè tanta gent encara no ho comprèn. La majoria de gent continua creient que les mutacions a l'atzar són l'única causa que constitueix el motor de l'evolució. És evident que aquestes mutacions existeixen, però hi ha també molts canvis a nivell dels cromosomes i transferència de genomes.

Únicament us parlaré de simbiogènesi i us ensenyaré que per tal que es produeixi l'especiació, el més important és l'adquisició d'un genoma d'un altre organisme que ja hagi passat per d'altres processos d'evolució. Com a anècdota, us diré que volíem titular el nostre llibre *L'herència dels genomes adquirits* en lloc d'*Adquirint genomes*, però no ens ho van acceptar. Aquest títol fa referència al concepte de Jean Baptiste Lamarck, el qual s'ensenyava a les escoles per demostrar que és incorrecte. Cal dir que Lamarck fou el primer evolucionista. Les seves idees, però, pecaven de certs errors, ja que si tallem la cua d'un ratolí o es practica la circumsició a un nen, aquestes caracte-

rístiques no es transferiran a les generacions posteriors. D'altra banda, si ens referim als genomes, aquest fet canvia.

La simbiogènesi és una idea ben coneguda en la literatura russa. Famsyn extragué cloroplasts de plantes amb la intenció de fer-los créixer. Sense arribar-ho a aconseguir, va poder mantenir durant dies els cloroplasts en cultiu, tot pensant que es tractava de cianobacteris. Mereschjovsky, fundador del concepte de simbiogènesi, va estudiar molts organismes i va exposar de forma molt clara que el nucli i els plastidis són d'origen simbiogènic. També va construir un arbre de la vida que avui dia és totalment correcte, a excepció del fet que considerava els bacteris com a avantpassats directes dels fongs. L'any 1905, publicà un treball magnífic titulat *La plant comunatè simbiotikè*, però com que era un autor rus, mai s'estudià als EUA.

Per altra banda, l'escriptor nord-americà d'origen suec Walin també va escriure sobre aquest tema en un llibre titulat *Simbioticisme i l'origen de les espècies*. El seu problema

fou que no sabia res de l'existència d'una bibliografia russa, fet que provocà, entre d'altres coses, que ell inventés el seu propi terme per a un procés ja descrit. Tot i això, va dir moltes coses correctes en el seu llibre, com per exemple que els mitocondris i els plastidis són d'origen bacterià perquè es comporten i tenyeixen com els bacteris. Segons Walin, no es pot comprendre el desenvolupament sense tenir en compte que es produeix entre diferents tipus d'organismes en interacció. Les seves afirmacions i aquest llibre no han arribat a la gent. Per la meua part, algú em va donar aquest llibre quan estava a punt de llençar-lo, tot dient-me que només persones com jo podien tenir-hi interès!

Aquests autors dels quals he parlat exposaren idees correctes, tot prescindint dels instruments i de la informació amb què disposem actualment. Per posar un exemple, Walin (1927) digué: "És una proposta força sorprenent que els bacteris, els quals normalment associem a

les causes de moltes malalties, probablement siguin el factor fonamental causant de l'origen de les espècies". No ho podia exposar de manera més clara, però ningú hi va parar atenció.

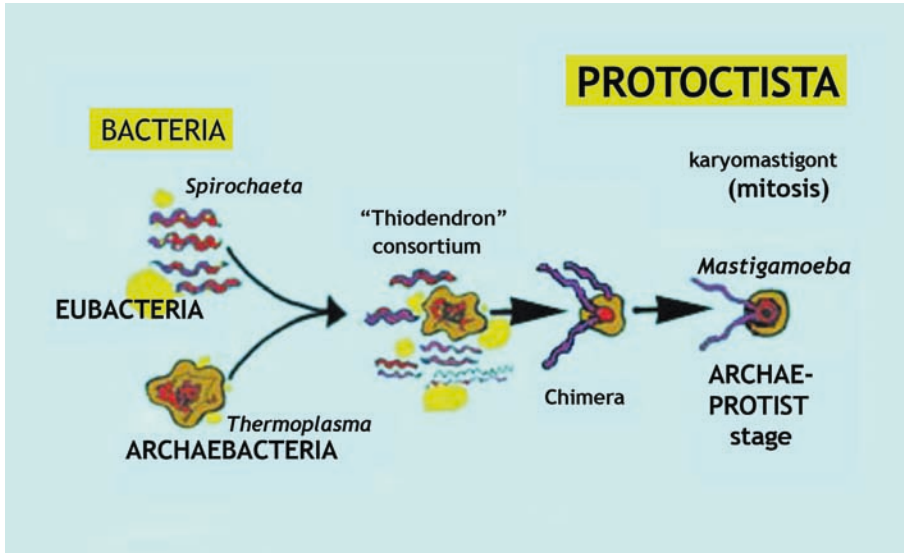
Quina és la diferència entre simbiosi i simbiogènesi? Penseu que vosaltres no teniu cap relació simbiòtica amb els vostres pares, tot i que siguin ells qui us ho paguin tot. Tampoc en podeu tenir cap amb el vostre amant o amic. Això es deu a què pertanyem més o menys a la mateixa espècie (a excepció dels adolescents, en els quals això està menys clar...). Podem dir aleshores que la simbiosi és una idea de l'ecologia, ja que es tracta d'una relació prolongada entre individus d'espècies diferents. Referint-me al primer exemple que us he proposat, cal dir que els vostres pares i el vostre amic o amiga són de la vostra mateixa espècie, de manera que només establiu amb ells relacions socials.

La simbiogènesi ens parla de la conseqüència de la simbiosi, és a dir, dels canvis que produeix en els teixits. Permet l'aparició de noves característiques, comportaments, teixits, òrgans, organismes, espècies o d'altres taxons. Un dels meus exemples predilectes és el gasteròpode *Elysia*, que s'assembla molt a una fulla. Presenta un cos totalment modificat en el qual s'hi poden apreciar els diverticles del seu sistema digestiu, que es troba permanentment ple de plastidis (els canvia cada 6 setmanes). *Vaucheria* és l'alga que constitueix la seva font de plastidis, tot fent que siguin verds els membres de la seva població. S'ha localitzat un gen relacionat amb la fotosíntesi present en *Vaucheria* en el nucli d'*Elysia*, cosa que ens demostra que s'ha produït una transferència de gens. Així, veiem com gasteròpodes marins translúcids adquireixen genomes i es tornen verds. Es tracta d'una integració a nivell de simbiogènesi. Existeixen molts altres exemples de gasteròpodes que gràcies a l'evolució per simbiogènesi es converteixen en animals verds capaços de fotosintetitzar.

Eucariosi significa origen de la cèl·lula eucariota. Es considera que la cèl·lula eucariota és un exemplar modern de les primitives cèl·lules sense mitocondris. Searsey, Dolan i jo pensem que les primeres cèl·

Tapets microbianos





Esquema explicatiu de l'origen simbiogènic de la cèl·lula eucariota

lules amb nucli no tenien ni mitocondris ni plastidis, però tenien undulipodis, que és el malnom dels flagels eucariòtics amb estructura de microtúbuls de 9+2, i un sistema d'òrgans anomenat cariomastigont. Es tracta d'un nucli lligat a un cinetosoma d'estructura 9+0 i amb cilis, que són els seus òrgans de motilitat.

Tots aquests aspectes són ben coneguts en la literatura alemanya gràcies a diferents protistòlegs que desafortunadament ja són morts. Ells tenien molt clar el concepte de cariomastigont. En algunes ocasions, una cèl·lula pot arribar a tenir-ne 3000, amb els seus 3000 nuclis, fet que en fa un grup molt específic. Aquest sistema d'òrgans són els avantpassats dels que tenim actualment, i estan lligats a processos de mitosi.

Quan i com hem passat de procariontes a eucariotes?

Per a respondre "quan", ens hem de basar en una línia de l'escala del temps en la qual tenen lloc les primeres aparicions en el registre fòssil dels diferents tipus de vida. A partir d'aquesta escala, es pot dir que fa més de 3000 milions d'anys van aparèixer els primers bacteris, i que els primers protoctistes ho van fer aproximadament fa 2000 milions d'anys. Els primers animals van aparèixer fa 600 milions d'anys, i les plantes i els fongs fa 450 milions d'anys.

No se sap amb seguretat quan van aparèixer els primers protoctistes, és a dir, les

primeres cèl·lules amb nucli o eucariotes, que constituïrien les primeres espècies.

La paraula undulipodi no és cap neologisme sinó que és una paraula que el polonès Janitsky va establir per a anomenar els cilis i els flagels dels eucariotes. Aquest fet es deu a què, sense utilitzar el microscopi electrònic, es va adonar que es tractava fonamentalment de la mateixa cosa. Tot i això, els cilis dels procariontes estan formats per una o només algunes proteïnes diferents, mentre que en els eucariotes poden tenir fins a 600 proteïnes diferents. És per això que aquestes dues estructures no es poden comparar i, per tant, no es pot utilitzar la mateixa paraula per a designar-les.

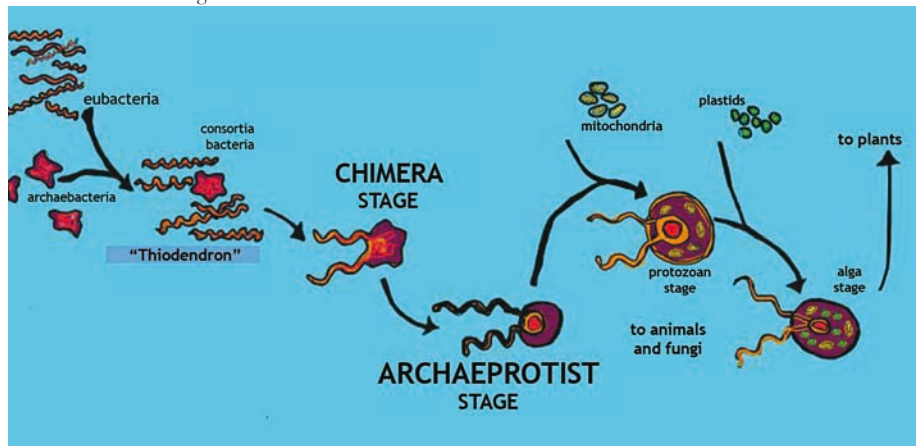
Les cèl·lules de la nostra sensibilitat, de la nostra retina, de mecanorecepció i les del nostre sistema d'olfacció són modifi-

cacions d'aquest patró d'organització dels ciliats. Podem dir que es tracta d'un patró quasi universal en els eucariotes. La idea fonamental que en treiem és que els eucariotes tenim aquests avantpassats en comú. Gairebé ningú està d'acord amb mi sobre d'on procedeix això, encara que tothom està d'acord en el fet que tenen avantpassats en comú.

Virchow, Bovy i tots els citòlegs del segle XIX van adonar-se que hi havia una relació molt forta entre els cinetosomes dels undulipodis amb els dels espermatozoides i amb els centriols de la mitosi. En aquest últim cas, veiem que ha evolucionat des de ser un òrganul de mobilitat fins a esdevenir una estructura per a la mitosi. Els undulipodis medeixen sempre unes 0.25 micres de diàmetre de manera constant, mentre que la seva llargada pot arribar fins a 3 mm. Cada petit fragment d'aquest òrganul té mobilitat, és a dir, que si en tallem un en tres parts, cadascuna d'aquestes parts també tindrà la capacitat de nedar. Per contra, el flagel dels bacteris és absolutament immòbil, ja que la seva mobilitat només es produeix dins la pròpia cèl·lula, concretament en la seva membrana. Així doncs, els flagels dels bacteris són extracel·lulars mentre que els undulipodis són intracel·lulars. No tenen res en comú excepte la mateixa paraula que s'ha utilitzat incorrectament per designar aquestes dues estructures.

Podem veure que existeixen una sèrie d'estructures cel·lulars homòlogues formades per proteïnes tubulines: cilis, cinetosomes, microtúbuls, centriols i també el fus mitòtic.

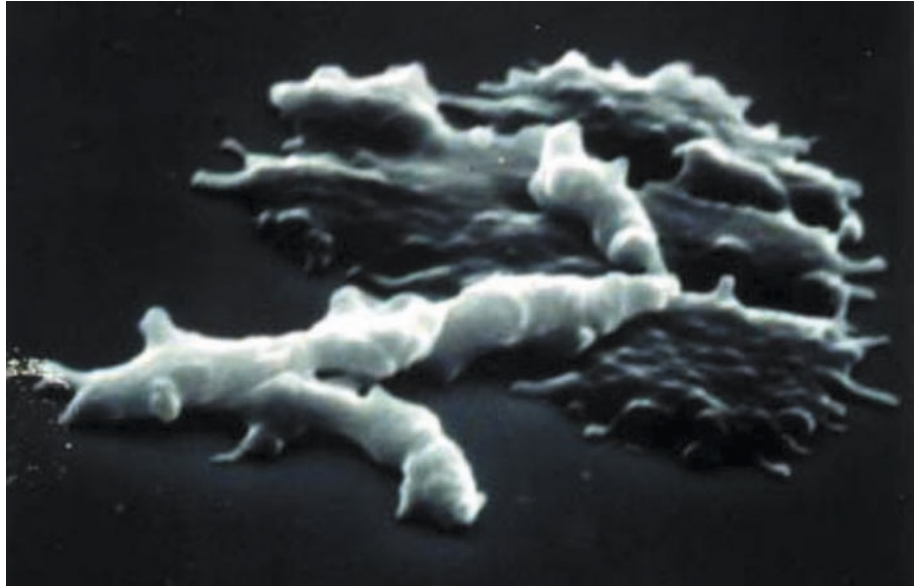
Història del cariomastigont



Us parlaré d'un esquema a través del qual es pot apreciar l'evolució de les cèl·lules procariotes a eucariotes.

Eubacteris del tipus espiroquetes formen un consorci amb arqueobacteris del tipus *Thermoplasma* (bacteris termoacidòfils). Aquest és molt semblant al que ha estat estudiant Galina Duvunina, científica russa.

Un altre consorci que podem estudiar actualment és l'anomenat *Thiodendron*, que habita en ambients marins intermareals i presenta un aspecte com de nata blanca. Va ser descobert pel gran investigador rus Cecilief i el seu nom significa "arbre de sofre". En un primer lloc, es va dir que es tractava d'un organisme amb estats com *Caulobacter*, amb un flagel·l mòbil i un altre de sedentari, però després els científics han vist que es tracta d'un consorci entre espiroquetes i eubacteris (com per exemple *Desulfovibrio*). En presència d'oxigen,



Thiodendron

els eubacteris adquireixen espiroquetes. En condicions d'anaerobiosi, en canvi, les perden, i retornen a la seva forma habitual. D'altra banda, cal dir que *Desulfovibrio* és un tipus de bacteri sulfhidrogènic.



La gràcia de l'afer o la idea essencial és que les nostres cèl·lules, és a dir, totes les cèl·lules eucariotes, són encara sulfhidrogèniques degut a aquest fet, ja que va ser a partir d'aquest consorci d'on van començar a evolucionar diferents línies d'organismes. Van començar a aparèixer les primeres espiroquetes, *Thermoplasma*, *Thiodendron*, *Chimera*, arqueoprotistes, plastidis i mitocondris, protozous, algues, etc.

Parlarem d'espiroquetes i de *Thermoplasma*. Totes les espiroquetes són eubacteris, mentre que *Thermoplasma* pertany al grup dels *Crenarqueotas*. Aquests últims viuen a temperatures de 88°C i pH=2, que és l'òptim per al seu creixement. També es caracteritzen pel seu aspecte d'ameba degut al seu pleomorfisme o capacitat d'adquirir moltes formes diferents, tot i que es tracta sens dubte d'una forma de vida procariota. Algunes espècies de *Thermoplasma* poden utilitzar sofre elemental com a acceptor d'electrons en condicions d'absència d'oxigen, tot produint àcid sulfhídric. També poden realitzar diferents tipus de fermentacions.

Pensem que les primeres cèl·lules eucariotes van aparèixer gràcies a una associació entre aquests dos tipus de bacteris fa més de mil milions d'anys. En resum, podem dir que les espiroquetes -avantpassats del sistema mitòtic, dels undulipodis, cilis, etc.- van unir-se a *Thermoplasma* -avantpassat del sistema de síntesi de proteïnes de totes les cèl·lules eucariotes-, tot formant un consorci de la mateixa manera que en "l'organisme" que avui dia coneixem com a *Thiodendron*.

La hipòtesi per explicar l'origen d'aquest consorci es basa en estudis de noves espiroquetes trobades prop de Massachusetts, dins de medis marins rics en sofre. Aquestes tenen la capacitat d'oxidar àcid sulfhídric a sofre. Així doncs, *Thermoplasma* sintetitza àcid sulfhídric mentre les espiroquetes l'oxiden, de tal manera que es pot establir una relació entre elles.

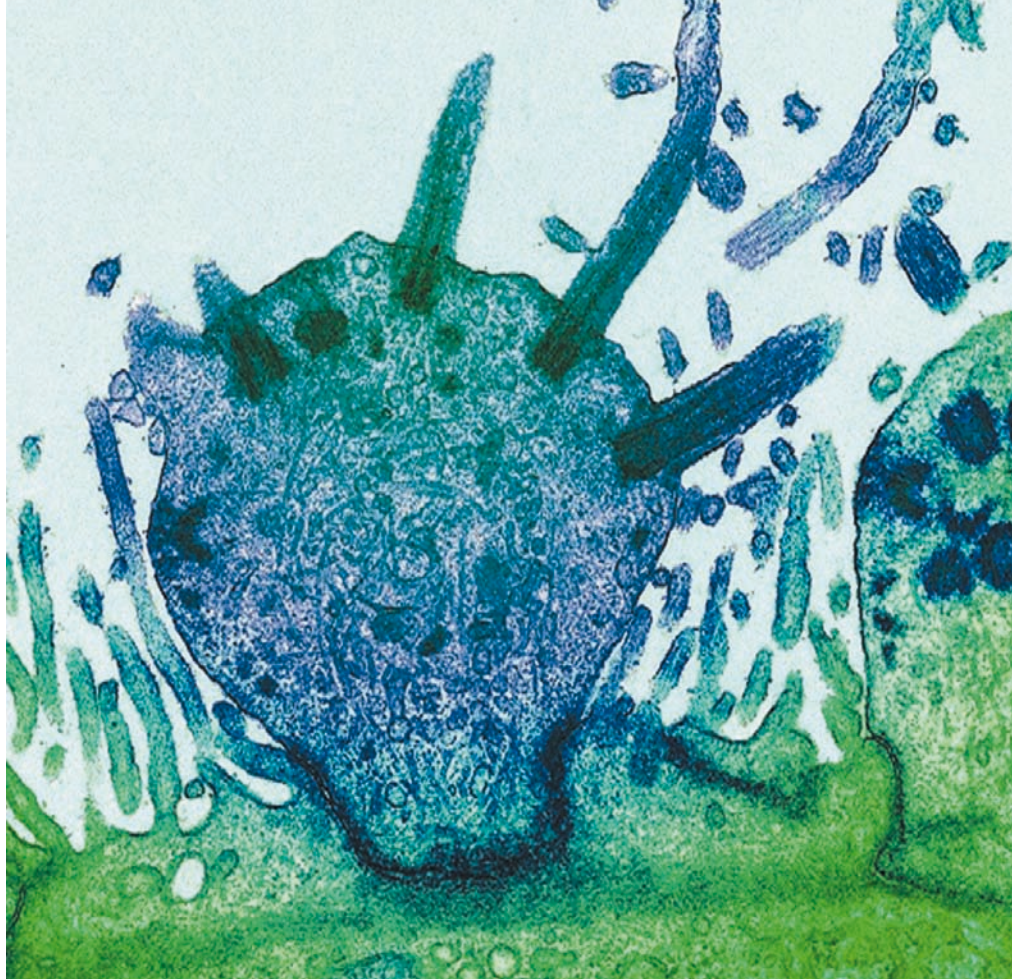
Existeixen diferents hipòtesis respecte aquest tema. Duvunina defensa que aquesta associació està formada per bacteris, però nosaltres pensem que es tracta d'arqueobacteris. Són hipòtesis anàlogues.

Les espiroquetes actuen quasi com cilis en molts organismes, de manera que organismes no ciliats poden adquirir mobilitat gràcies a la seva simbiosi amb les espiroquetes. Alguns d'aquests s'assemblen a *Trichomonas vaginalis*, però són fins a cent vegades més grans -poden arribar a mesurar fins a 1 mm! Quan es van estudiar l'any 1933, aquests organismes es van considerar ciliats, però actualment sabem que aquests "cilis" corresponen a espiroquetes del gènere *Treponema*.

Segons tot l'esmentat, i si tinc raó, l'especiació va començar amb l'origen de la cèl·lula eucariota. En resum, els componets de les cèl·lules modernes procedeixen de diferents bacteris de vida lliure:

- Undulipodis: cilis, cues d'espermatozoides
- Espiroquetes: estem intentant comprovar allò que hem explicat anteriorment.
- Mitocondris: en aquest cas està molt ben establert que provenen de bacteris respiradors d'oxigen.
- Plastidis: també està molt ben establert que es tracta de cianobacteris de vida lliure.

Com hem vist, les cèl·lules amb nucli van iniciar la seva existència com a bacteris de vida lliure de diferents tipus. La cèl·lula és una comunitat bacteriana fortament integrada, producte d'un procés de simbiogènesi.



Lynn Margulis és professora del Departament de Geociències de la Universitat de Massachusetts i codirectora del Departament de Biologia Planetària de la NASA, amb el doctorat "Honoris causa" que fou atorgat per la Universitat de València, ja compta amb nou d'aquestes distincions.

Fou llicenciada en Biologia per la Universitat de Chicago, i es doctorà posteriorment en Genètica en Berkeley, Universitat de Califòrnia. En 1983 fou elegida membre de l'Acadèmia Nacional de Ciències dels Estats Units; és també membre de l'Acadèmia Russa de Ciències Naturals i l'Acadèmia Mundial de les Arts i les Ciències. Presidí entre 1997 i 1980 l'Acadèmia Nacional de Ciències de l'Espanya. En aquest mateix any fou guardonada amb la Medalla Nacional de Ciència.

Actualment, les seves línies de recerca se centren en la teoria endosimbiòtica seriada (SET) de l'origen de les cèl·lules, en l'estudi dels tapisos microbians i en aspectes teòrics de la hipòtesi Gaia.

Les seves publicacions tracten un ampli ventall de qüestions científiques tan clàssiques i alhora actuals com la descripció i l'origen de la vida (Margulis, L. i D. Sagan. *¿Què és la vida?* Tusquets Editores. Barcelona, 1996.), la classificació general dels éssers vius (Margulis, L. i K. V. Schwartz. *Cinco Reinos. Guia ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra*. Ed. Labor. Barcelona, 1985.), el paper del sexe (Margulis, L., i D. Sagan. *¿Què és el sexe?* Ed. Enciclopèdia Catalana. Barcelona, 1999.) o l'autoorganització de l'ecosistema planetari (Lovelock, J. E. i L. Margulis. "Atmospheric homeostasis by and for the biosphere: the Gaia hypothesis". *Tellus*, 26:2. 1973.).

És especialment coneguda per la seva col·laboració amb James Lovelock en la formulació de la teoria de Gaia, així com per la teoria de l'endosimbiosi com a explicació de l'origen de la cèl·lula eucariota.