

La vida impura.

Algunes visions sobre la vida que ens ha llegat Lynn Margulis

Juli Peretó. Universitat de València i Institut d'Estudis Catalans

Més enllà del caràcter patogènic dels microorganismes i de l'aparent conflicte amb postulats bàsics del darwinisme, Lynn Margulis va contribuir decisivament al reconeixement de la immensa força evolutiva de la simbiosi.

El planeta Terra batega de vida des de fa quasi 4.000 milions d'anys. La vida primigènia degué ser, amb tota probabilitat, de tipus procariòtic. És a dir, els primers organismes serien microscòpics i amb una estructura cel·lular senzilla. Però la vida degué també diversificar-se ràpidament en termes de la seua capacitat d'assimilació i transformació de l'entorn. La incorporació dels elements químics necessaris per a la construcció de les seues pròpies estructures (l'autopoesi) és un tret característic de la vida i, en cas de no haver-se establert aviat, la biosfera s'hauria extingit per exhauriment de matèries primeres.

Els cicles biogeoquímics, per tant, també han de ser força antics. Aquests cicles, tanmateix, s'estableixen per la col·laboració de capacitats transformadores diverses, de metabolismes d'organismes diferents que teixeixen xarxes d'intercanvis: el que és un producte d'excreció o una substància tòxica per a uns, és aliment i combustible vital per a altres. Llavors, la vida és un fenomen químic planetari ben curiós. L'intercanvi de substàncies en solució aquosa i en fase gasosa és inherent a la vida terrestre i la vida mateixa no existiria sense aquestes xarxes d'integració i col·laboració química que mouen tots els bioelements. Aquesta integració interespecífica pot arribar a ser tan íntima que unes espècies es fusionen amb altres per generar noves formes de vida.

La idea de biosfera de Vladímir Ivanòvitx Vernadski es fa ací present. La biòloga Lynn Margulis i el químic atmosfèric James Lovelock estengueren aquesta visió planetària

de la vida: és impossible entendre l'origen i l'evolució de la vida sense considerar els factors químics i geològics. És la noció de la vida com una «exuberància planetària», en paraules de Margulis i Sagan (1997), com l'única «organització en expansió connectada a través del temps darwiniana amb el primer bacteri i, a través de l'espai vernadskià, amb tots els ciutadans de la biosfera».

La fusió de branques de l'arbre de la vida

La idea de simbiogènesi per a l'origen de la complexitat eucariòtica no és nova: el paper de la simbiosi en l'evolució fou introduït per biòlegs russos de principis del segle xx, tot i que assolí una acceptació generalitzada molts anys després,

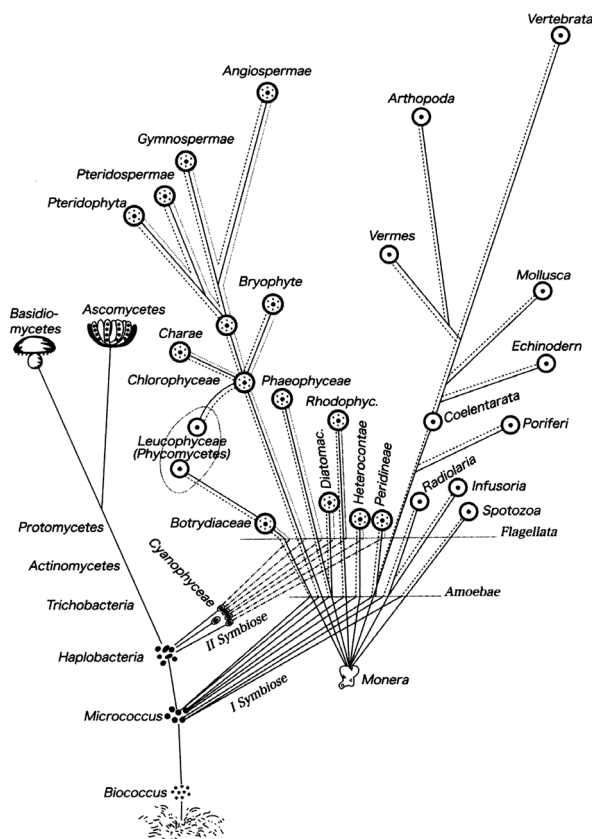
sobretot gràcies a l'impuls científic i intel·lectual de Lynn Margulis. Andrei Sergeivtx Famintsin aïllà i intentà cultivar cloroplasts. Konstantin Sergeivtx Merezhkovki proposà un origen cianobacterià dels cloroplasts i introduí el terme *simbiogènesi* el 1909 per referir-se a la innovació evolutiva per associació. Boris Mikhailovtx Kozo-Polianski connectà la simbiogènesi amb el principi darwinista de la selecció natural en la seua obra de 1924, publicada en rus, ignorada per la comunitat científica internacional i traduïda fa pocs anys a instàncies de Margulis. En una comunicació al congrés de botànics russos de 1921, Kozo-Polianski corregia la idea de Linné, *natura non facit saltum*, i feia la proposta explícita que l'origen de noves formes de vida es podia deure no sols a la divergència de branques evolutives sinó a la seua fusió. Una extensió del principi de divergència darwinista que permetia explicar novetats evolutives com a resultat de l'associació d'espècies diferents.

Tot i això, aquestes propostes no deixaven de ser marginals i mancades d'un suport empíric sòlid. Altres autors, com Ian Wallin als EUA o Paul Portier a França, també feren propostes en favor de la simbiosi en el procés de la formació de la cèl·lula eucariòtica, per bé que foren ridiculitzats pels seus col·legues contemporanis. Margulis conegué a fons eixes propostes pioneres i sempre en reconegué els precedents. Però només a ella li devem l'articulació moderna de la noció de la simbiosi com un mecanisme de generació d'innovacions evolutives, basada en dades cel·lulars, bioquímiques, genètiques, paleontològiques i geològiques. La solidesa d'aquesta proposta arribà a convèncer fins els oponents més crítics.

L'origen de la cèl·lula eucariòtica

Tot i que considerem que el nucli cel·lular és una característica definitòria de la complexitat eucariòtica, el seu origen és encara un enigma. Al contrari, tenim bones explicacions per a l'origen de mitocondris i plastidis:

← Figura 1. Arbre de Merezhkovski



són els descendents de bacteris endosimbionts. El mitocondri es va originar potser fa uns 2.000 milions d'anys a partir d'un avantpassat dels actuals proteobacteris α . Els plastidis tenen uns 1.200 milions d'anys, quan un eucariota heterotròfic adquirí la fotosíntesi fagocitant un avantpassat dels cianobacteris. Aquesta noció és totalment compatible amb les dades aportades per la biologia cel·lular, la bioquímica i la filogenètica.

Podem considerar que els models més explicatius per a l'origen de la cèl·lula eucariòtica són els anomenats *quimèrics*, que proposen la fusió o simbiosi de dues cèl·lules procariòtiques (un arqueu i un bacteri) com a desencadenant dels trets específics dels eucariotes. Les diverses propostes tenen en comú un motor inicial de l'associació: una simbiosi metabòlica (sintròfia) mutualista, basada en el metabolisme del sofre (Margulis, Guerrero i col·legues seus) o de l'hidrogen i el metà (en els models de Martin i Müller i de Moreira i López-García; per a una revisió d'aquestes idees consulteu Moya i Peretó, 2011). El debat sobre quins foren els protagonistes d'aquesta associació fundadora de la cèl·lula eucariòtica continua obert.

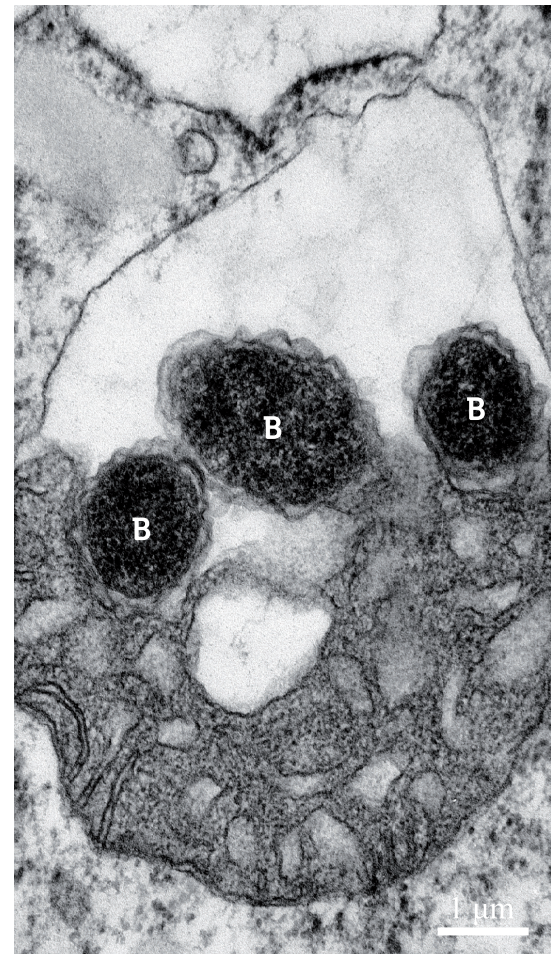
L'evolució dels mitocondris i dels plastidis

Si llegim els nostres llibres de text de biologia, el cànon estableix que els mitocondris són el paradigma de la respiració d'oxigen. No obstant això, l'exploració de la biodiversitat eucariòtica apunta en una altra direcció: hi ha un extens ventall d'òrgànuls relacionats filogenèticament que permeten l'existència d'organismes, unicel·lulars o pluricel·lulars, en nínxols ecològics que van des dels completament oxigenats fins als estrictament anòxics. Protists, fongs, fins i tot animals, amb estils de vida anaeròbics, ens parlen de l'extraordinària capacitat adaptativa dels eucariotes i del mitocondri. Margulis reconeixia en alguns eucariotes que a la dècada de 1980 es considerava que semblaven no tenir mitocondris (com són els diplo-

monadins o els tricomonadins) els descendents d'antics eucariotes primitius anteriors a la simbiogènesi que originà el mitocondri. Avui sabem que aquests llinatges són exemples d'adaptacions del mitocondri a la manca d'oxigen. En aquestes cèl·lules queden restes estructurals, genètiques i bioquímiques d'un passat de plenitud metabòlica mitocondrial: són, per exemple, els mitosomes de *Giardia* o els hidrogenosomes responsables del metabolisme fermentatiu de *Trichomonas*. De moment no sabem de cap llinatge eucariòtic que no tinga o haja tingut mitocondris. Van existir realment i s'extingiren del tot? O segueixen esperant-nos en algun racó anaeròbic del planeta com Margulis sempre va suposar?

Posteriorment, l'endosimbiosi inicial que originà els plastidis implicà la incorporació d'un cianobacteri a una cèl·lula eucariòtica dotada de nucli, citosquelet i mitocondris. D'ací sorgirien el llinatge de glaucòfits, rodòfits i cloròfits, del qual derivarien les plantes terrestres. Però, més tard, els plastidis primaris s'expandiren cap a altres branques de l'arbre eucariòtic, mitjançant endosimbiosis secundàries i terciàries, i això fa de la fotosíntesi un dels trets metabòlics més promiscus entre els eucariotes, que ha arribat a ser aprofitat fins i tot pels animals, com el mol·lusc *Elysia chlorotica*. Tot això és una mostra de l'oportunitat evolutiu d'éssers transparents que es beneficien dels cloroplasts d'organismes fotosintètics ingerits però no digerits.

La natura és curulla de sorpreses per a aquells que en sàpiguen trobar. El cromatòfor de l'ameba filamentosa *Paulinella chromatophora* té una connexió filogenètica amb els cianobacteris, però no amb el mateix grup que semblen parents dels cloroplasts. El cromatòfor de *Paulinella* pot representar un segon origen independent d'òrgànuls fotosintètics per simbiogènesi. L'exploració de la biosfera i dels protists, en particular, encara amaga moltes novetats. La saviesa que atresorava Margulis sobre aquest univers in-

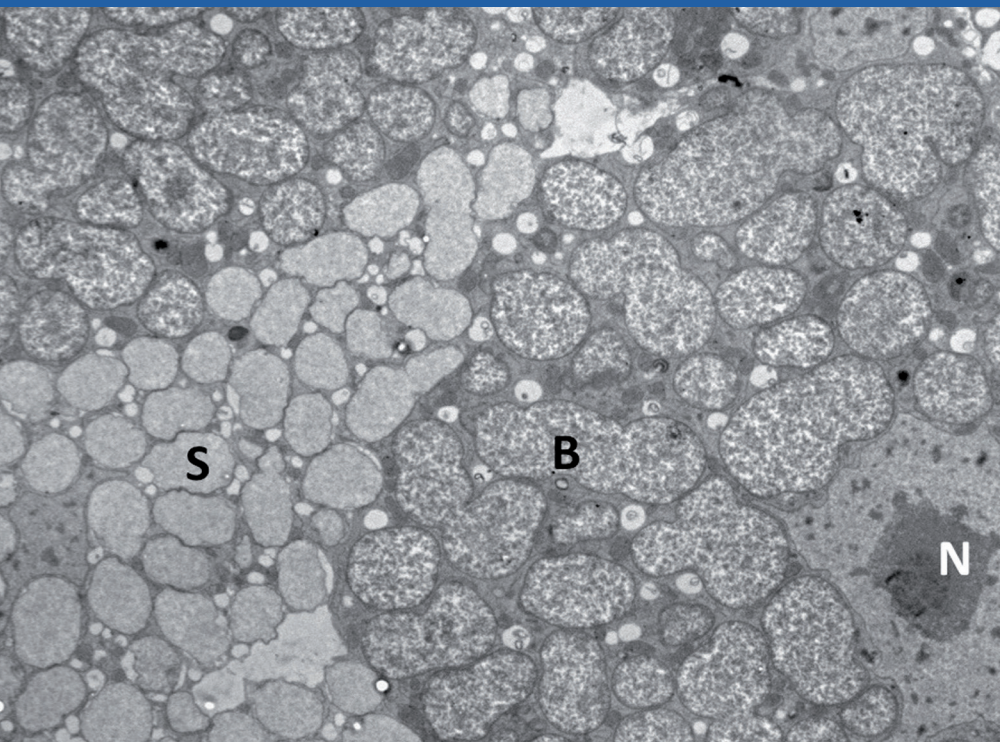


↑ Figura 2. La foto mostra un mitocondri de la paparra comuna (*Ixodes ricinus*) amb tres bacteris (B, *Midichloria mitochondrii*) al seu interior, localitzats en l'espai intermembranós de l'òrganul. La micrografia electrònica de transmissió és gentilesa de Luciano Sacchi, Universitat de Pavia.

creïble de diversitat és un bé molt escàs en el nostre món acadèmic actual, una saviesa en risc sota la pressió del foment d'una recerca aplicada i utilitarista.

Simbiosis recents

La relació metabòlica i genètica entre procariotes i eucariotes no s'acaba amb l'origen dels òrgànuls. Quan els eucariotes emergiren i es diversificaren a la Terra, els procariotes ja duïen ací més de mil milions d'anys d'adaptacions evolutives. Quan organismes



← **Figura 3.** Micrografia electrònica del bacterioma del pugó del cedre (*Cinara cedri*). *Buchnera aphidicola* (B) i *Serratia symbiotica* (S) formen un consorci bacterià intracel·lular. N, nucli del bacteriòcit. Cortesia d'Amparo Latorre i Vanesa Martínez (Universitat de València).

pendre de la dieta, com és el cas del subministrament d'aminoàcids aromàtics del bacteri *Buchnera aphidicola* als pugons. O com les panderoles poden haver convertit l'àcid úric —una forma d'excreció del nitrogen en animals terrestres— en una reserva de nitrogen per a èpoques d'escassetat, amb l'ajut de *Blattabacterium cuenoti*, un bacteri instal·lat al seu cos gras. O com els tèrmits poden haver adquirit la capacitat de digestió de la fusta associant-se amb protists i bacteris intestinals dotats de la bateria enzimàtica necessària per degradar la cel·lulosa (aquests i molts altres exemples es recullen a Moya i Peretó, 2011). A propòsit d'observacions com aquestes, Margulis ens va abocar a fer-nos la pregunta, gens trivial, d'on comença i on acaba l'individu (diversos capítols a Margulis, 2002, tracten aquesta qüestió).

Conclusió

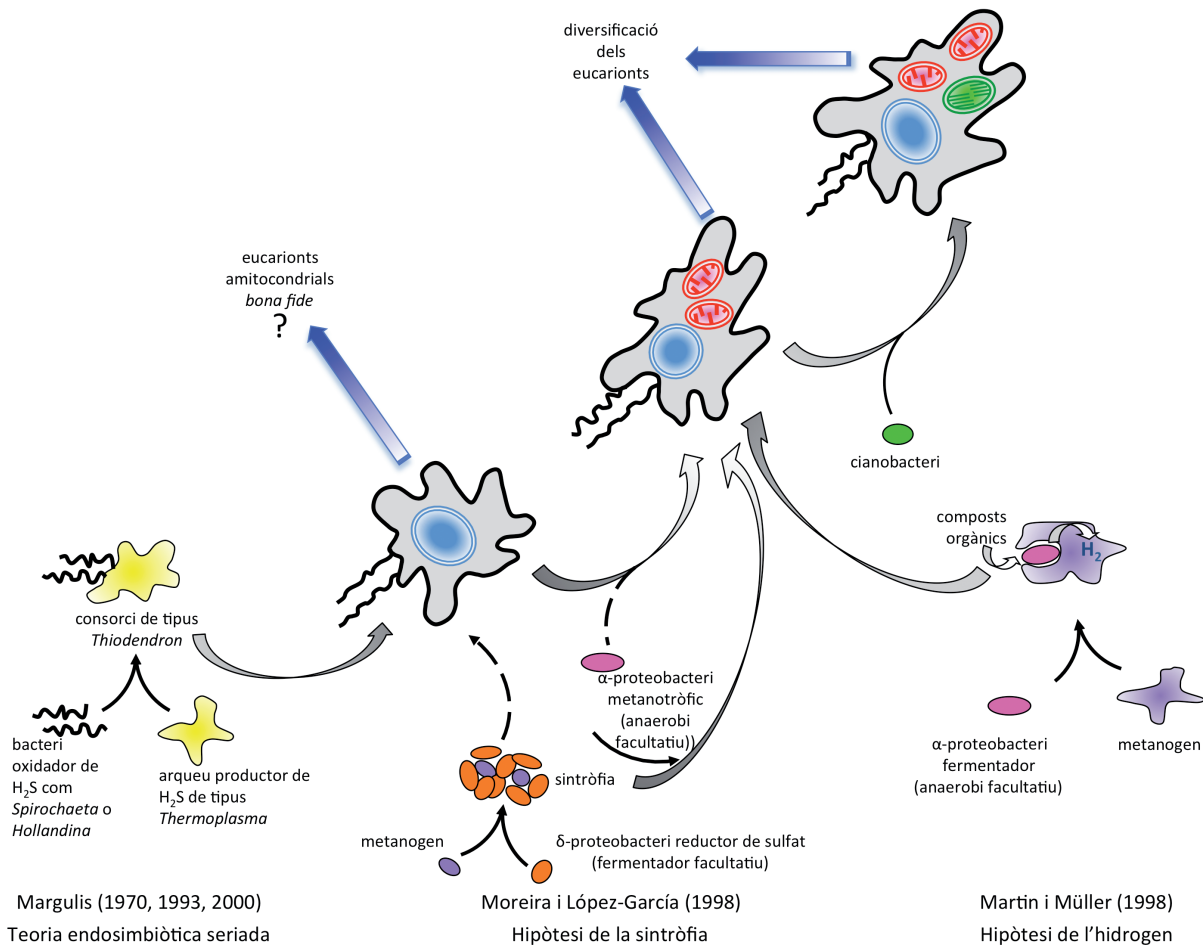
Fa més de vuitanta anys Kozo-Polianski suggeria que la simbiogènesi era d'aquelles idees noves i potents que obren les portes a noves àrees d'investigació i faciliten la innovació. I afegia: «la teoria de la simbiogènesi, sense dubte, representa un programa de la biologia nou i ampli [...]. Trobar, per a cada organisme complex, els components que el constitueixen; estudiar l'estructura, mode de vida, sistemàtica, distribució de cada component per separat, aïllat dels consorcis i dins del sistema; fer l'anàlisi i la síntesi dels sistemes consorciats: aquestes són les tasques actuals de la biologia derivades de la teoria de la simbiogènesi». La vida científica i intel·lectual de Lynn Margulis, dotada d'un coneixement robust i ampli de la biosfera, fou un exercici permanent d'imaginació, d'originalitat en la cerca, de reflexió i observació, una pràctica incansable i fructífera d'aquesta noció de la simbiogènesi com a font de novetat evolutiva, d'aquesta visió de l'evolució impulsada per la promiscuïtat de la vida i allunyada d'un món d'espècies pures i ideals, sense cap interacció entre elles. Una visió tan atrevida com carregada de futur. •

com els animals o les plantes començaren a conquerir el planeta no podien de cap manera evitar la interacció, la infecció, la compenetració, per dins i per fora, amb els procariotes. Hi ha molts exemples d'associacions estables, emergides per simbiogènesi, entre procariotes i plantes, animals, fongs o protists. Els bacteris endosimbionts d'eucariotes poden ser un model de l'origen dels orgànuls eucariòtics, fotogrames d'una pel·lícula evolutiva recent que ens poden inspirar hipòtesis i explicacions sobre l'evolució eucariòtica. Una generalització òbvia és que els eucariotes són mosaics genètics i metabòlics, que reuneixen l'herència d'avantpassats associats, en aliances més o menys amistoses, i que resultaren en una nova combinació genòmica i funcional sotmesa a l'acció de la selecció natural. Tenim el cas dels bacteris residents permanents dins de cèl·lules eucariotes, com els endosimbionts dels insectes. O les microbiotes complexes que habiten els intestins animals. Els estilets de les tècniques òmiques ens permeten endinsar-nos en un món extraordinari de promiscuïtat amb microorganismes que es resisteixen a l'aïllament i el cultiu pur.

Hi ha molts casos d'endosimbiosis recents evocadores d'una història evolutiva antiga, la de l'origen dels orgànuls. Per exemple, la paparra *Ixodes ricinus*, el principal vector de la malaltia de Lyme a Europa, conté po-

blacions de *Midichloria mitochondrii*, proteobacteris α endosimbionts allotjats tant en el citoplasma de les seues cèl·lules com en l'espai intermembranós del mitocondri. És el primer exemple descrit d'un endosimbiont instal·lat al mitocondri, com dos parents llunyans que s'han retrobat. La posició filogenètica dins del grup al qual pertanyien els avantpassats mitocondrials suggereix que *M. mitochondrii* podria ser un bon model de l'establiment d'aquest orgànu. És remarcable que el genoma d'aquest bacteri continga tots els gens d'un flagel i d'una maquinària respiratòria que podria funcionar amb concentracions d'oxigen molt baixes. Podem suposar que l'avantpassat bacterià del mitocondri tingué flagel i que, per tant, més que el resultat d'una fagocitosis i indigestió (com sembla que són els cloroplasts i tots els seus descendents), el mitocondri seria el resultat d'una infecció, superada i explotada per l'hoste. Alhora, una capacitat àmplia de relacionar-se amb l'oxigen podria explicar que l'evolució reductiva de diversos llinatges eucariòtics adaptats a ambients amb poc oxigen originaria tot l'espectre d'orgànuls d'origen mitocondrial que avui veiem disminuïts i simplificats, com els hidrogenosomes o els mitosomes.

Altres endosimbiosis bacterianes poden explicar com un animal pot proveir-se de nutrients essencials des de dins, sense de-



↑ **Figura 4.** Tres hipòtesis sobre l'origen de la cèl·lula eucariòtica. L'esquema resumeix els postulats de la teoria endosimbiòtica seriada de Margulis (esquerra), la hipòtesi de la sintròfia de Moreira i López-García (centre) i la hipòtesi de l'hidrogen de Martin i Müller (dreta). L'interrogant indica que encara no s'ha trobat cap eucariote que no tingui o haja tingut mitocondris. Les línees discontinües indiquen una via alternativa per a l'origen del mitocondri en la hipòtesi de la sintròfia.

Bibliografia

- KOZO-POLYANSKY, B. M. (1924). *Symbiogenesis. A new principle of evolution*. V. Fet (trad.); V. Fet i L. Margulis (ed.). Cambridge: Harvard University Press, 2010.
- MARGULIS, L. (2002). *Una revolució en la evolució*. Selecció de textos editats per J. Peretó. València: Publicacions de la Universitat de València («Honoris causa», 20).
- MARGULIS, L.; SAGAN, D. (1997). *Què és la vida?* Barcelona: Proa.

- MOYA, A. [et al.] (2008). «Learning how to live together: genomic insights into prokaryote-animal symbioses». *Nature Reviews Genetics*, 9: 218-229.
- MOYA, A.; PERETÓ, J. (2011). *Simbiosis: seres que evolucionan junts*. Madrid: Síntesis.
- SASSERA, D. [et al.] (2011). «Phylogenomic evidence for the presence of a flagellum and *cbb*₃ oxidase in the free-living mitochondrial ancestor». *Molecular Biology and Evolution*, 28: 3285-3296.



Juli Peretó és professor de bi-química de la Universitat de València, investigador de l'Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva, i membre numerari de l'Institut d'Estudis Catalans. Fou vicepresident de la International Society for the Study of the Origin of Life. El seu llibre més recent és *Simbiosis: seres que evolucionan junts* (editorial Síntesis, 2011), escrit amb Andrés Moya.