



Los inicios de la vida

Lynn Margulis, Michael F. Dolan

La evolución en la Tierra precámbrica

Los inicios de la vida

La evolución en la Tierra precámbrica

Lynn Margulis
Michael F. Dolan

Prólogo de Antonio Lazcano
Traducción de Mercè Piqueras i Llorenç Serrahima
Revisión científica de Juli Peretó

PUV
PUBLICACIONS
UNIVERSITAT
DE VALÈNCIA



Director de la colección:
Fernando Sapiña

Coordinación:
Soledad Rubio

Esta publicación no puede ser reproducida, ni total ni parcialmente, ni registrada en, o transmitida por, un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, ya sea fotomecánico, fotoquímico, electrónico, por fotocopia o por cualquier otro, sin el permiso previo de la editorial.

Título original: *Early life. Evolution on the Precambrian Earth*
(© 2002 by Jones and Barlett Publishers, Inc.)

© Del texto: Lynn Margulis, Michael F. Dolan, 2002

© De la traducción: Mercè Piqueras i Llorenç Serrahima, 2009

© De la presente edición:

Càtedra de Divulgació de la Ciència, 2009
www.valencia.edu/cdciencia
cdciencia@uv.es

Publicacions de la Universitat de València, 2009
www.uv.es/publicacions
publicacions@uv.es

Producción editorial: Maite Simón
Diseño del interior: Inmaculada Mesa
Maquetación: Textual IM
Corrección: Pau Viciano
Cubierta:
Diseño original: Enric Solbes
Grafismo: Celso Hernández de la Figuera

ISBN: 978-84-370-7378-1
Depósito legal: V-1366-2009
Impresión: Guada Impresores, SL

*A mis hijos y nietos:
Dorion, Jeremy, Zachary,
Jennifer, Tonio, Hesperus, Sarah,
Athena y Miranda.*

LYNN MARGULIS

A mi esposa, Sona

MICHAEL DOLAN

ÍNDICE

PRÓLOGO, <i>de Antonio Lazcano</i>	9
PREFACIO A LA PRIMERA EDICIÓN.....	15
PREFACIO A LA SEGUNDA EDICIÓN	17
Capítulo 1. LAS CÉLULAS Y LA EVOLUCIÓN	21
DOS CLASES DE VIDA.....	24
LOS REINOS DE LOS ORGANISMOS	29
INDICIOS VIVOS DEL PASADO	32
LA RECONSTRUCCIÓN DEL MUNDO ANTIGUO	41
Capítulo 2. LA VIDA SIN OXÍGENO	49
EL INICIO DE LA VIDA.....	53
EL PRIMER METABOLISMO.....	62
CADENAS TRANSPORTADORAS DE ELECTRONES Y ANILLOS DE PORFIRINA.....	68
FOTOAUTOTROFIA.....	75
NUEVOS PELIGROS.....	79
INICIO DE LA SEXUALIDAD	82
ECOLOGÍA SIN OXÍGENO.....	84
Capítulo 3. LA VIDA CON OXÍGENO	89
LOS PRIMEROS PRODUCTORES DE OXÍGENO.....	91
LA TRANSFORMACIÓN DE LA ATMÓSFERA	96
ESTROMATOLITOS	100
APRENDER A RESPIRAR.....	103
UN AMBIENTE MODERNO	109

Capítulo 4. UN NUEVO TIPO DE CÉLULA.....	125
LOS PRIMEROS EUCARIOTAS	115
ASOCIACIONES BIOLÓGICAS	118
EL NÚCLEO	119
EUCARIOTAS SIN MITOCONDRIAS	123
UNDULIPODIOS.....	127
MOVIMIENTO DENTRO DE LAS CÉLULAS.....	136
MITOCONDRIAS	139
PLASTOS	145
Capítulo 5. LA EVOLUCIÓN DEL SEXO	151
CROMOSOMAS Y MITOSIS.....	153
EL HUSO MITÓTICO	158
MEIOSIS.....	163
LA EVOLUCIÓN DE LA MEIOSIS	165
Capítulo 6. LA ERA MODERNA.....	173
CLONES, COLONIAS Y DIFERENCIACIÓN.....	175
LAS CÉLULAS DE LOS ORGANISMOS PLURICELULARES.....	180
LA OMNIPRESENCIA DE LA VIDA	184
GLOSARIO	193
ÍNDICE DE FIGURAS	207
FUENTES DE LAS ILUSTRACIONES.....	209
ÍNDICE DE TABLAS	210
ÍNDICE ANALÍTICO	211

PRÓLOGO

«¿Recuerdas cuando me hiciste llegar, anónimamente, un microscopio?», escribía un agradecido Charles Darwin, el año 1872, a John M. Herbert, con quién había hecho amistad cuando ambos estudiaban en Cambridge. «No puedo recordar ningún hecho de mi vida que me haya sorprendido y me haya satisfecho más.» El regalo permitió, a un Darwin fascinado, observar detalladamente la anatomía de los escarabajos, pero no le permitió adentrarse en el mundo maravilloso del microcosmos. Como otros muchos estudiosos contemporáneos, debía de conocer la existencia de microbios patógenos, pero su opinión a propósito de la ausencia de fósiles precámbricos pone de manifiesto que se equivocó y no fue capaz de comprender que eones de evolución microbiana precedieron a la sorprendente *aparición súbita* de los animales y las plantas. Los microbios están notablemente ausentes de los escritos de Darwin y de los trabajos de sus amigos y colegas más próximos.

La teoría del origen microbiano de las infecciones, que tuvo Louis Pasteur como principal defensor, confirió una mala reputación a los microbios, incluso a los inocuos, que persistió durante diversas generaciones. Es cierto que su papel en la producción de queso, vino o cerveza es bien conocido y valorado por los gastrónomos, pero el término *microbio* se ha convertido en una palabra con connotaciones negativas, que no resulta fácil asociar con formas de vida ancestral. Como demuestran las investigaciones hechas a lo largo del siglo XIX por el científico alemán Ernst Haeckel, estos prejuicios no los compartían todos los naturalistas. Haeckel, que fue un fiel seguidor de Darwin, descubrió bien pronto que para comprender la historia evolutiva de la vida teníamos que reconocer no solo la excepcionalidad de la taxonomía de las bacterias y de los protistas, sino también que estos seres fueron los antepasados de las plantas y de los animales.

«El principal defecto de la teoría darwiniana» –escribió Haeckel poco después de la publicación del *Origen de las especies*– «es que no ilumina los orígenes de los organismos primitivos –formados probablemente por una célula simple– de los que provienen todos los demás». Esta era una posibilidad muy atractiva, que en este libro desarrollan Lynn Margulis y Michael Dolan, a pesar de que, a diferencia de la proposición de Haeckel, ellos defienden el origen heterotrófico de la vida, que fue precedido por un periodo de evolución abiótica durante el cual se sintetizaron los compuestos químicos precursores de las células en la Tierra primitiva. Como otros muchos científicos, yo mismo estoy de acuerdo con esta idea, aunque reconozco que este proceso no podrá nunca ser descrito de manera detallada. No hay pruebas geológicas que expliquen las condiciones ambientales del planeta en el momento en que se originó la vida, ni hay ningún registro fósil que pueda explicar el proceso evolutivo que precedió a la aparición de las primeras células existentes en las rocas. Por este motivo, las investigaciones sobre el origen de la vida tendrían que considerarse especulativas o teóricas, más que definitivas y concluyentes.

A pesar de los obstáculos que dificultan la comprensión del origen de la vida o tal vez a causa de esos obstáculos, no podemos decir que no se haya discutido extensamente este asunto. No resulta sorprendente, por lo tanto, que haya propuestas muy diversas, incluso contradictorias, que tratan de definir las características de los primeros seres vivos y de explicar cómo apareció la vida. Por otra parte, como explican detalladamente los autores del libro, hay una cantidad considerable de pruebas que demuestran sin lugar a dudas que la endosimbiosis fue la fuerza evolutiva más importante en el origen de los eucariotas.

El ambiente primitivo no fue un paraíso microbiano, pero el registro paleontológico del Arcaico demuestra que cuando emergieron, los primeros procariontes fueron enseguida capaces de resistir, de adquirir una extraordinaria diversidad metabólica y de sobrevivir y desarrollarse en una gran diversidad de nichos ecológicos. La reconstrucción histórica de este proceso no es una empresa fácil. Sin embargo, saber que los genomas son documentos históricos ex-

traordinariamente ricos, de los que se puede obtener gran cantidad de información sobre la evolución, ha permitido que los estudios filogenéticos alcancen objetivos que antes parecían imposibles. La renovación radical de la filogenia, de la clasificación y de la sistemática de microorganismos procariotas y eucariotas a partir del análisis de las moléculas de RNA ribosómico muy bien conservadas, es una prueba del éxito de la revolución genómica.

En los últimos años la comparación de genomas celulares completamente secuenciados ha confirmado que una de las propiedades características de los procariotas es su estilo de vida *pirata* que les permite incorporar genes de especies aparentemente diferentes. Aunque la cladística molecular sea actualmente la herramienta principal para la sistemática y la filogenia, tenemos que aprender a vencer sus irregularidades y desarrollar un método holístico. Los evolucionistas deben ser eclécticos: los antiguos linajes microbianos no mueren, solo se desvanecen dejando tras de sí pistas sobre los procesos del pasado y sobre modos de vida que pueden encontrarse en las vías metabólicas, en la estructura de los cromosomas, en la morfología ultraestructural, en los datos bioquímicos, en los ciclos vitales y, a veces, en pruebas paleontológicas y geoquímicas, como muestra este libro.

Al tratarse de un texto decididamente claro y conciso, la segunda edición de *Los inicios de la vida* consigue describir admirablemente el origen y la evolución de los procariotas; pero el tema recurrente en el libro es la emergencia de las células con núcleo y de sus simbioses internos o endosimbioses. Es cierto que se trata de una idea ya antigua, pero cuando se dio a conocer no era más que una conjetura con pocas pruebas en las que basarse. Lynn Margulis rescató la teoría a finales de la década de 1960, a partir de fragmentos de otras varias especulaciones biológicas. Además, con una intuición notable, convirtió el concepto de simbiogénesis en una hipótesis detallada y demostrable que ha ido creciendo hasta llegar a ser un programa de investigación que abarca un campo muy amplio. Fue una propuesta muy audaz que hoy en día cuenta con el respeto de la comunidad científica. Sería imposible comprender las características de las cé-

lulas con núcleo sin conocer a fondo su origen quimérico. Con un estilo siempre elegante, Lynn Margulis y Michael Dolan han logrado escribir un trabajo que destaca por su erudición, en el que recrean la historia dramática de las peligrosas relaciones microscópicas que se transformaron en asociaciones simbióticas (casi) permanentes: depredadores que se convirtieron en mitocondrias productoras de energía; procariotas fotosintéticos que, engullidos por otras células y mal digeridos, se convirtieron en cloroplastos; y quizás, espiroquetas en busca de alimento que se convirtieron en orgánulos adheridos a la célula de manera permanente y que actuaban como unos remos propulsándola en el medio.

Es probable que a lo largo del proceso que originó la aparición de los eucariotas y de sus orgánulos la evolución se haya encontrado muchos callejones sin salida o que haya habido muchas opciones descartadas. Sin embargo, la gran abundancia de datos que confirma el origen endosimbiótico de los plastos y de las mitocondrias sugiere también que la mayor parte del nucleocitoplasma debió de originarse en una célula parecida a la de las arqueobacterias. Instalados en el medio intracelular de la célula hospedadora, confortable y con alimentos en abundancia, los simbioses alcanzaron el grado máximo de intimidad biológica; perdieron muchos de sus genes y transfirieron otros al núcleo. Pero en algunos casos aún hubo otras transformaciones. El mortífero parásito causante de la malaria, *Plasmodium falciparum*, que fue un protista fotosintético, actualmente contiene un plasto anómalo cuya función se desconoce. Algunas especies de ciliados anaerobios que se situaban en lo más alto del árbol filogenético han caído hasta estanques y sedimentos donde escasea el oxígeno. En el transcurso de esta caída, la mayoría ha perdido la capacidad de utilizar oxígeno, pero ha desarrollado varios tipos de asociaciones simbióticas entre las que se encuentran las que permiten producir metano. El desarrollo de relaciones simbióticas es una historia interminable, como lo demuestran las observaciones de Kwang W. Jeon, que ha documentado la rápida transformación de una bacteria patógena (mataban las células sanas de *Amoeba proteus*) en simbioses que viven en el interior de vesículas membranosas

dentro del citoplasma de la ameba y han terminado siendo orgánulos de dicha célula.

«Es interesante contemplar la orilla de un río, llena de vegetación formada por plantas muy variadas, con pájaros que cantan en los arbustos, con insectos variados que revolotean arriba y abajo y con gusanos que se desplazan arrastrándose sobre el suelo húmedo», escribió Darwin en el último párrafo de *El origen de las especies*, «y descubrir que estas formas construidas de manera elaborada, tan diferentes las unas de las otras y que dependen las unas de las otras de manera tan compleja, han sido generadas por leyes que aún actúan delante de nosotros». Pero si queremos comprender la verdadera naturaleza del rico muestrario de vida animal y vegetal, su mutua dependencia y sus relaciones complejas con el ambiente, tenemos que añadir a ese panorama a sus socios procariotas y protistas y los ciclos biogeoquímicos que dichos organismos rigen. También hay grandeza en esta visión de la vida, porque nos enseña que la simbiosis es uno de los procesos básicos que han dado forma a la biosfera en el transcurso de su larga historia.

ANTONIO LAZCANO
Universidad Nacional Autónoma de México
Ciudad de México

PREFACIO A LA PRIMERA EDICIÓN

Durante la mayor parte de la historia de la vida en este planeta, el paisaje vivo se ha parecido mucho a una playa olvidada por el tiempo. Sin embargo, de manera apenas perceptible, la vida, en forma de bacterias que constituían comunidades muy diversas, fue cambiando para siempre la superficie y la atmósfera del planeta. A pesar de la pequeñez de las primeras formas de vida, eran organismos complejos y originales. En humedales cenagosos, en charcas de evaporación, en turberas y en estanques, los microorganismos desarrollaron innovaciones que ahora asociamos con los animales y las plantas: reproducción, depredación, movimiento, autodefensa, sexualidad y muchas otras. Este libro trata de contar esas historias de la vida primitiva. Espero que transmita a quien lo lea la pasión que yo he sentido al tratar de reconstruir los capítulos iniciales de la vida en el planeta Tierra, mucho antes de la aparición de los animales y plantas más sencillos.

Podemos preguntarnos si los filamentos tan bien formados descubiertos no hace mucho tiempo en Warrawoona, al noreste de Australia son una prueba de las formas de vida más antiguas del planeta. O si los fósiles hallados en la formación ferruginosa de Gunflint, en Ontario (Canadá), demuestran que las bacterias intervinieron en la acumulación de las reservas de hierro más importantes del mundo. Estas preguntas no se responden del todo en este libro, pero se plantean a estudiantes, científicos y a los lectores en general interesados por las primeras fases de la evolución y sus consecuencias. Para la lectura de este libro no es necesaria una formación científica específica, únicamente un vivo interés por el tema.

Este libro ha sido inspirado por Gerard Piel i Edward Immergut, de la revista *Scientific American*. Quiero agradecerles su inspiración, y especialmente también a Toni Gerber, que ha pasado muchas horas productivas en la sede de *Scientific American*, revisando las primeras

versiones del manuscrito. Pero la deuda mayor la he contraído con Andrew Kudlacik, que ha realizado con celo y eficacia su tarea de corrector. Durante la preparación de este libro se ha convertido en un auténtico estudiante de microbiología; fue él quien convirtió unos esquemas metabólicos arcanos en una prosa clara y comprensible y quien confeccionó los diagramas. Quiero manifestar también mi agradecimiento a Laurie Read, Michael Michaud, Lydia Stiver, Susan Lenk, Dorion Sagan y Elizabeth Thomson, por su ayuda en la preparación del manuscrito, y a mi editor, Arthur Bartlett, por su apoyo infatigable. Laszlo Meszoly, Julia Gecha y Linda Reeves han alegrado las páginas del libro con sus ilustraciones. Sin el programa informático de Jeremy Sagan no se habría podido confeccionar el índice del libro. Muchos estudiantes y colegas me han facilitado informaciones e ilustraciones; entre ellos no puedo dejar de mencionar a los profesores E. S. Barghoorn y S. W. Awramik. También quiero expresar mi agradecimiento al doctor Cedric I. Davern, por sus comentarios sobre el manuscrito.

Una parte del trabajo de investigación descrito en este libro fue subvencionada por el programa de Biología Planetaria de la NASA (National Aeronautics and Space Administration) y otra parte por la Fundación Guggenheim. Queremos dar las gracias a la NASA y a la Universidad de Boston porque nos proporcionan continuamente oportunidades para investigar.

LYNN MARGULIS, 1983

PREFACIO A LA SEGUNDA EDICIÓN

Desde que apareció la primera edición de este libro, el año 1984, se han producido en el mundo una serie de progresos científicos que han cuestionado muchos conceptos anteriores a propósito del origen de la vida y de la evolución primitiva. Harold Morowitz ha señalado la importancia de una *envoltura* membranosa al inicio del metabolismo, para las primeras reacciones bióticas. Las pruebas químicas fósiles, analizadas por S. Mojziz y G. Arrhenius, sitúan la edad de la vida en unos 3.900 millones de años. P. Hoffman y D. Schrag afirman que, a finales del eón proterozoico la Tierra entera, con todos sus mares, se heló como una bola de nieve en varias ocasiones.

Más conocidas son las afirmaciones de Carl Woese y sus colaboradores, que sostienen que algunos microorganismos que ya conocíamos, como los procariotas metanógenos, los halófilos y los termoacidófilos, constituyen un dominio de la vida tan diferente de las otras bacterias como lo son, entre ellos, los procariotas y los eucariotas. Este grupo de científicos ha presentado un esquema de la vida que dividen en tres *dominios* y que en muchas publicaciones ha sustituido el antiguo sistema de los cinco reinos. Hemos reconocido con entusiasmo la enorme contribución de la biología molecular, sobre todo la abundante información sobre las secuencias de proteínas y de DNA de muchas formas de vida, en las que se basa la clasificación en tres dominios de Woese. (Hemos incluido una tabla con los organismos cuya secuencia genómica completa ya se conoce.) No obstante, la única manera de agrupar los seres vivos que es al mismo tiempo consistente y comprensible reconoce las grandes diferencias entre las bacterias (procariotas) y todas las otras formas de vida, los organismos constituidos por células con núcleo (eucariotas). La distinción entre procariotas y eucariotas sigue siendo la principal discontinuidad evolutiva que se ha producido en la Tierra. Las arqueobacterias (Ar-

chaea) y las eubacterias son dos grupos de bacterias genéticamente compatibles. La última edición (la tercera) del libro *Five Kingdoms*, de Margulis y Schwartz, que reconoce la naturaleza compleja de todos los eucariotas y explica las diferencias fundamentales entre su biología y la de los procariotes, es nuestro modelo, el que hemos seguido para nombrar y clasificar los organismos mencionados en este libro. (Véase la referencia completa de *Five Kingdoms* en la p. 47).

Muchas personas nos han ayudado a preparar esta segunda edición: nuestros estudiantes del curso de evolución ambiental de la Universidad de Massachusetts; los investigadores del programa PBI (Planetary Biology Internship) de la NASA; nuestros estudiantes de protistas y simbiosis; también, algunas personas que han revisado hace poco este manuscrito, como el profesor Kenneth H. Nealson, del Instituto de Tecnología de California y del JPL (Jet Propulsion Laboratory); Mark McMenemy del Mount Holyoke College y Harold J. Morowitz, director del Instituto Krasnow de la Universidad George Mason de Fairfax (Virginia). El profesor Antonio Lazcano, que ha explicado el origen y la evolución inicial de la vida a centenares de estudiantes durante una década en la Universidad Nacional Autónoma de México, además de revisar algunos detalles del manuscrito, ha tenido la amabilidad de escribir el prólogo del libro.

También queremos mostrar nuestro agradecimiento a Arthur Bartlett, uno de los fundadores del editorial Jones i Bartlett, que nos animó desde el principio a actualizar este texto, así como a él y a otras personas de la editorial, como Dave Phanco, Brian McKean y Tim Gleeson, que nos han ayudado a realizar nuestro trabajo de muchas formas y durante unos cuantos años.

También queremos reconocer la importante ayuda recibida de colegas y amigos de la Universidad de Massachusetts y de otras personas, particularmente Jennifer Benson, Michael Chapman, Sona Dolan, Brian Duval, Betsey Dyer, Steve Goodwin, Jessie Gunnard, Aaron Haselton, Sally Klingener, Robin Kolnicki, Adam McConnell, Lorraine Olendzenski, Donna Reppard, Dorion Sagan, Jan Sapp, Karen y Dennis Searcy, Tom Teal, Neil Todd i Andrew Wier. Nuestro trabajo de investigación relacionado con lo que se describe en

el libro ha sido subvencionado por la NASA, la Fundación Richard Lounsbery y la Universidad de Massachusetts-Amherst. Nos consideramos unos privilegiados por poder trabajar, como investigadores, en la reconstrucción de las primeras fases de la evolución en nuestro planeta vivo.

LYNN MARGULIS
MICHAEL DOLAN

Con la segunda edición estadounidense de este libro, Jones and Bartlett Publishers crearon un web donde se puede profundizar de manera global en el estudio de los conceptos que se comentan en el texto. Nos gustaría que ese web llegase a ser un foro de debate. La dirección es: <<http://earlylife.jbpub.com>>.

Durante la mayor parte de la historia de la Tierra, la vida ha sido invisible. Las comunidades bacterianas han modelado la superficie y la atmósfera del planeta a lo largo de miles de millones de años. A pesar de su insignificancia, estos microorganismos representan formas de vida muy diversas y originales, adaptadas a los ambientes más insólitos que podamos imaginar. Muchas de las actividades que asociamos con los organismos pluricelulares, como son hongos, plantas y animales –la reproducción, la predación, el movimiento, el sexo y más– son realmente invenciones bacterianas antiguas. Mucho antes de la aparición evolutiva de los animales y de las plantas más simples, las bacterias ya habían escrito los primeros capítulos de la historia de la vida. Descifrar esta historia ancestral es una tarea científica apasionante, y esta obra de Lynn Margulis y Michael F. Dolan nos aproxima a ella sin que necesitemos una formación científica previa.