

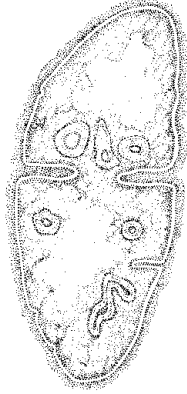
Lynn Margulis /
Michael F. Dolan

sense *f*ronteres

Els inicis de la vida

Evolució
a la Terra
Precambriana





1

LES CÈL·LULES I L'EVOLUCIÓ

La Terra ha tingut una superfície sòlida formada per roques, sovint cobertes d'aigua, durant uns quatre mil milions d'anys. Els fòssils més antics, unes esferes microscòpiques, aïllades, que s'assemblen als bacteris moderns, tenen uns 3.500 milions d'anys. Però només fa cosa de cinc-cents milions d'anys no hi havia cap organisme gran amb teixits, ni animals ni plantes, a la Terra. Va ser aleshores, com demostra el registre fòssil, que els animals marins van aparèixer al llarg de les costes del planeta. D'aquells animals i de les algues de les quals s'alimentaven descendeixen moltes formes de vida. Des d'aquell moment, unes noves formes de vida van poblar la Terra ferma; hi van aparèixer les plantes amb flors, que es van convertir en la vegetació dominant, i van sorgir també tots els insectes, els peixos, els rèptils, els ocells i els mamífers. La història dels éssers humans és un instant, si la comparem amb les èpoques anteriors; les primeres restes dels humans moderns, els *Homo sapiens*, apareixen en el registre fòssil des de fa només uns 0,035 milions d'anys (35.000 anys).

Va l'evolució cada dia més de pressa? Per què van ser necessaris tres mil milions d'anys perquè de les cèl·lules dels bacteris primitius s'originessin plantes i animals grans d'estructures complexes?

La història d'aquest llarg interval d'evolució és el tema central d'aquest llibre: un relat de l'evolució de les cèl·lules primitives. Aquestes cèl·lules primitives dels bacteris van inventar els processos químics i biològics que van fer possibles unes altres formes de vida més complexes. Durant aquells primers tres milions d'anys, la cèl·lula va experimentar un desenvolupament evolutiu profund que va consistir, sobretot, en la millora de les seves zones de treball. Quan les algues i els animals marins van aparèixer, els microbis ja havien desenvolupat les seves principals característiques biològiques actuals: diferents formes d'alimentació i de transformació de l'energia, moviment, sensibilitat, sexe i, fins i tot, sociabilitat i depredació. Havien inventat pràcticament totes les característiques de la vida moderna llevat, potser, dels al·lucinògens, el llenguatge i la música.

Fins fa poc de temps, la majoria dels esforços per reconstruir el camí que han seguit els organismes en l'evolució s'havien destinat, només, als animals i les plantes. El coneixement que els microbis, més senzills però també molt més abundants i diferenciats, són també el producte d'una llarga història evolutiva és un descobriment nou que es basa en teories i investigacions contemporànies en diversos camps com ara la biologia molecular, la microbiologia, la bioquímica i la geologia. Probablement, els descobriments més importants s'han pogut fer gràcies al microscopi d'electrons que, en compte d'un raig de llum, fa servir un feix d'electrons que pot arribar a augmentar una imatge 500.000 vegades. Alguns organismes que consideràvem semblants han resultat ser, en realitat, sorprenentment diferents; algunes estructures i organismes que consideràvem bastant diferents han posat de manifest que tenen moltes coses en comú. El coneixement detallat de les estructures cel·lulars ens ha ajudat a comprendre, també, les relacions evolutives entre els organismes (figura 1.1).

Moltes proves de la història de l'evolució provenen dels estudis fets en organismes que s'han conservat. Per sort per als qui estudiem la vida primitiva, les innovacions que tenen èxit es perpetuen; quan s'originen models complicats de creixement i metabolisme que tenen èxit, solen persistir. Els minúsculs bacteris actuals viuen molt bé en nínxols ecològics tan antics i persistents com les costes rocalloses, els aiguamolls, les lleres dels rius o les fonts termals. L'estudi dels models de metabolisme, de l'intercanvi de gasos o del comportament en aquestes cèl·lules ubiqües ens ha ajudat a reunir les peces per imaginar com n'eren els avantpassats més remots.

Dues classes de vida

Les cèl·lules dels organismes visibles, com ara les plantes o els animals, són, en general, més grans que les cèl·lules bacterianes. I se'n diferencien, també, en alguns altres trets fonamentals. Les cèl·lules dels animals i de les plantes sempre tenen orgànuls, uns òrgans minúsculs, intracel·lulars, que es distingeixen clarament dels altres elements que formen la cèl·lula. Un d'aquests orgànuls, que comparteixen totes aquestes cèl·lules, és el nucli. Separat de la resta de la cèl·lula per una membrana, el nucli és una bossa que conté el material genètic, és a dir, l'àcid desoxiribonucleic (DNA), així com algunes molècules formades per cadenes de proteïnes i l'àcid ribonucleic (RNA). Per definició, qualsevol cèl·lula que conservi el DNA en un nucli protegit per una membrana és un *eucariota*. El món dels éssers vius es pot dividir, sense cap mena de dubte, en els esmentats eucariotes i els *procarïotes*, organismes formats per cèl·lules sense nucli. Totes les formes de vida grans i complexes estan formades per cèl·lules *eucariotes* ('amb un veritable nucli'), mentre que els bacteris i els microorganismes en general estan formats per cèl·lules *procarïotes* ('prenucleades') (figura 1.2).

La cromatina és un complex de DNA i proteïnes que quasi sempre apareix dispersa en el nucli cel·lular. Però quan una cèl·lula eucariota es prepara per a dividir-se, la cromatina es condensa, forma uns cossos cilíndrics, els cromosomes, i en moltes cèl·lules desapareix el nuclèol, el lloc on es produeix l'RNA ribosòmic. En els eucariotes, el reticle endoplasmàtic és una xarxa intricada de membranes que abasta bona part del citoplasma, que és la part de la cèl·lula que envolta el nucli. Aquesta xarxa connecta la membrana nuclear amb la membrana externa dels plastidis i dels mitocondris. La major part apareix coberta de ribosomes, els cossos minúsculs que, seguint les instruccions genètiques del nucli, produeixen proteïnes específiques.

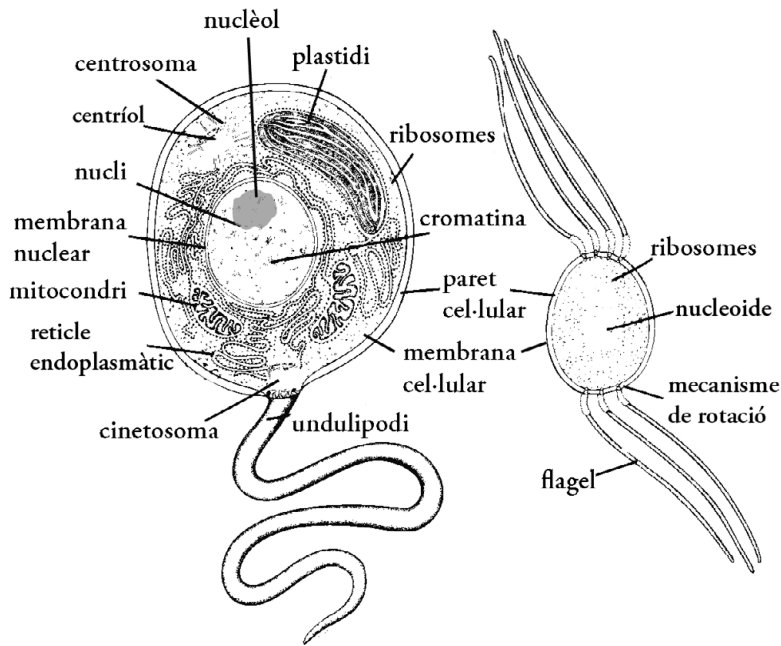


Figura 1.2. Cèl·lules procariotes i eucariotes comparades, com apareixerien vistes mitjançant un microscopi electrònic de transmissió. La majoria dels orgànuls, i de les altres estructures, es descriuen en els capítols següents. No totes les cèl·lules eucariotes presenten les mateixes característiques; per exemple, les cèl·lules dels animals i les dels fongs no tenen plastidis, que estan presents en totes les cèl·lules eucariotes fotosintètiques. Algunes cèl·lules de plantes i d'altres organismes que no siguin fongs tenen undulipodis. (Dibuix de Christine Lyons.)

En les cèl·lules eucariotes, el DNA apareix enrotllat de manera compacta amb proteïnes i formen els cromosomes, unes estructures allargades que són visibles a l'interior del nucli en alguns moments del cicle cel·lular. El DNA de les cèl·lules procariotes, en canvi, és generalment una sola molècula llarga i circular de DNA que sura lliurement a l'interior de la cèl·lula. També hi podem trobar unes molècules de DNA més menudes, anomenades plasmidis. Amb poques, però importants, excepcions, totes les cèl·lules eucariotes contenen mitocondris, uns organismes protegits per una membrana a l'interior dels quals l'oxigen és utilitzat per a *cremar* les molècules nutritives que proporcionen l'energia necessària per a la majoria de les altres activitats cel·lulars. Uns altres orgànuls que generen energia són els plastidis, uns cossos envoltats d'una membrana protectora que contenen clorofil·la. Les cèl·lules de les plantes i les algues verdes contenen almenys un i, sovint, centenars o milions de plastidis verds: els cloroplasts. Són els llocs on es produeix la fotosíntesi, el procés mitjançant el qual les cèl·lules transformen l'energia lumínica del sol en energia química. En els procariotes, la fotosíntesi es produeix en unes estructures membranoses específiques semblants als orgànuls descrits.

Una característica de les cèl·lules eucariotes mòbils és que tenen, a les membranes externes, un gran nombre d'unies estructures ondulants (els cilis) o, en menor quantitat, unies estructures en forma de fuet (els flagels eucariotes), que es coneixen, de manera conjunta, amb el nom d'*undulipodis*. Tant els cilis com els flagels eucariòtics estan formats per feixos de microtúbuls que s'organitzen segons un model molt elaborat. Els moviments ondulants d'aquests fuets cel·lulars poden moure el mateix microbi o transportar partícules i fluids a una cèl·lula immòbil. En els procariotes, els òrgans que fan la mateixa funció, anomenats també flagels, no són ni tan minúsculs ni tan simples. Els flagels bacterians són unies estructures externes i sòlides, en forma de cilindre o barra. Entre els altres components exclusius de les cèl·lules eucariotes hi ha els centríols, uns cossos minúsculs

com puntets, que també estan formats per feixos de microtúbuls buits disposats segons un model molt elaborat. Els centríols de les cèl·lules animals apareixen en els pols cel·lulars en el moment de la divisió. També hi ha els vacúols, que són uns espais limitats per membranes que regulen la circulació dels fluids i la concentració de sal. Els lisosomes, que són uns paquets minúsculs de compostos químics i que s'encarreguen de trencar les partícules d'aliment durant la digestió cel·lular, i el complex o aparell de Golgi, constituït per grups de sacs membranosos aplanats que empaqueten i transporten productes fins a la membrana cel·lular, són característics de la majoria de les cèl·lules amb nucli. Els aparells de Golgi són particularment evidents en les cèl·lules que produeixen closques dures, esquelets o secrecions glandulars com ara els sucs digestius.

Les primeres manifestacions de la vida a la Terra, les protagonitzaren només les cèl·lules procariotes; els organismes constituïts per cèl·lules eucariotes van aparèixer molt de temps després. Quan es va produir exactament aquesta innovació evolutiva és un enigma que ha estat molt discutit. Les cèl·lules eucariotes poden tenir més de dos mil milions d'anys, però és segur que no tenen menys de 600 milions; aleshores, alguns animals marins i d'altres organismes grans ja pul·lulaven per les costes del planeta. Quan van aparèixer les cèl·lules eucariotes? La seqüència d'esdeveniments que uneixen els avantpassats procariotes amb els seus descendents eucariotes és encara motiu de profundes discussions i, per explicar-ho, han sorgit moltes hipòtesis que han estat investigades en molts laboratoris. Nosaltres som partidaris de la teoria segons la qual uns certs orgànuls de les cèl·lules eucariotes es van originar per simbiosi.

La simbiosi es pot definir com la convivència íntima de dos o més organismes de diferents espècies, anomenats simbiotes. Segons la teoria simbiòtica de l'origen dels eucariotes, alguns microorganismes que havien viscut de manera independent es van unir al principi com dos organismes que, per casualitat, es fusionen i s'integren i, després, es van mantenir junts per necessitat.

Finalment, organismes que eren independents esdevenen orgànuls d'una nova classe de cèl·lules. Aquesta mateixa seqüència d'esdeveniments, la podem trobar en moltes relacions simbiòtiques entre moltes formes de vida modernes. Hi ha organismes que viuen a l'interior, al damunt o al costat d'uns altres. La simbiosi hereditària, que obliga els individus que la integren a mantenir-se junts durant tot el seu cicle biològic, és sorprenentment habitual.

Simbiogènesi és el terme evolutiu amb què ens referim a noves cèl·lules, noves espècies, nous teixits o nous òrgans que apareixen quan la simbiosi esdevé permanent. En alguns casos, un dels membres és capaç de produir el seu aliment mitjançant la fotosíntesi o la síntesi química, mentre que l'altre no ho pot fer. Hom anomena *autòtrofs* ('que s'alimenten per ells mateixos', terme que prové del grec *trophes*, que vol dir 'aliment') els organismes del primer tipus, capaços de captar l'energia solar o de fer servir directament l'energia química per a fixar el CO₂ en el procés de síntesi dels compostos que necessiten per a créixer i reproduir-se. Els organismes del segon tipus, que necessiten components orgànics prèviament transformats per a constituir els seus cossos, són anomenats *heteròtrofs* ('alimentats per uns altres').

Els líquens són un exemple molt conegut del gran grup d'organismes originats per simbiogènesi. De manera característica formen una superfície plana, crostosa i d'aparença vegetal que cobreix el sòl, o bé viuen sobre roques. Poden sobreviure en ambients on alternen aridesa i humitat i, fins i tot, en ambients molt freds. Tots els líquens són una associació simbiòtica entre fotosintetitzadors (cianobacteris o algues, que són autòtrofs) i fongs, que són heteròtrofs. Les cèl·lules fotosintètiques estan envoltades de les cèl·lules del fong, dures i d'aparença filamentosa, que les protegeixen de les condicions ambientals extremes. Els cianobacteris o les algues, que necessiten la humitat quan viuen independents, produeixen l'aliment mitjançant la fotosíntesi, per a ells mateixos i per al fong simbiòtic.

Alguns bacteris que viuen en el fang del fons dels llacs també estableixen relacions simbiòtiques. El membre més gran de la simbiosi que pot nedar s'associa amb formes més menudes i immòbils, que produeixen el seu aliment mitjançant la fotosíntesi. Aquest consorci de bacteris és capaç de nedar i d'alimentar-se com un sol cos amb les capacitats dels dos membres que l'integren. Els esculls de corall també depenen de l'associació entre uns animals, anomenats *cnidaris*, com el mateix corall, les meduses i les anemones, i uns protists que són els seus socis en la simbiosi: uns dinomastigotes unicel·lulars del gènere *Symbiodinium*. Els dinomastigotes, que viuen a l'interior de les cèl·lules dels hostes, fotosintetitzen l'aliment que nodreix la població característica dels esculls en aigües pobres en nutrients.

Gairebé en tots els grups d'organismes hi ha membres que han establert estretes associacions amb altres, que els permeten alimentar-se, moure's, assegurar-se la neteja o tenir protecció. La fisiologia i els models hereditaris dels simbiotes moderns presenten analogies que ens permeten avaluar les hipòtesis que afirmen que alguns orgànuls van aparèixer per simbiogènesi. Explorarem més a fons aquestes hipòtesis en el capítol 4.

Els regnes dels organismes

Històricament, els naturalistes han situat tots els organismes en el regne animal o en el vegetal; una divisió que es basa en les diferències més visibles entre els éssers vius: segons si són capaços de moure's i de buscar aliment o si no es mouen i obtenen l'aliment directament a partir de la llum del sol. Naturalment, els animals pertanyen a la primera categoria i les plantes, a la segona. I, no obstant això, si més no des de la meitat del segle XIX, moltes formes de vida han desafiat aquesta classificació entre plantes i animals. Les euglenes, per exemple, són uns microorganismes capaços de moure's que viuen generalment en aigües dolces. Com

que neden i engoleixen aliment sòlid, podríem inclinar-nos a incloure-les entre els animals. Però també contenen cloroplasts, d'un color verd brillant, que fan la fotosíntesi i desprenen oxigen, com les plantes. Diverses generacions de biòlegs han tingut dificultats per a incloure aquests organismes en el regne animal o en el vegetal.

En alguns casos, s'han proposat algunes solucions a aquest problema, com ara uns altres regnes en els quals puguem situar els organismes problemàtics. Amb microscopis de gran potència i amb les aportacions de la biologia molecular, els científics han arribat, majoritàriament, a la conclusió que la divisió fonamental dels éssers vius no s'ha d'establir entre animals i plantes. La principal divisió s'estableix entre procariotes i eucariotes. Aquest descobriment ha generat el respecte envers les teories que parlen de diversos regnes. El sistema de cinc regnes, proposat l'any 1959 per R. H. Whittaker, de la Universitat de Cornell, va substituir el sistema de classificació que establia una dicotomia entre els animals i les plantes (figura 1.1).

En l'esquema de Whittaker, el regne anomenat *moneres* agrupa tots els procariotes: els bacteris i els seus parents. Encara que molts membres d'aquest regne són extremadament complexos, tots són microorganismes i normalment cal un microscopi potent per a veure'n els detalls. Els altres quatre regnes són formats per tots els eucariotes: protoctists, plantes, animals i fongs. Els protoctists abasten tots els organismes eucariotes unicel·lulars o amb poques cèl·lules, anomenats protists, i tots els seus parents propers multicel·lulars. Alguns protoctists són fotòtrofs, com ara les algues roges dels coralls, els dinomastigotes (organismes unicel·lulars com els que causen les marees roges), i les algues brunes, que són les més grans, com les que formen el varec. N'hi ha que formen una mena de capa gelatinosa sobre els troncs dels arbres putrefactes (alguns fongs lliscants), o una pel·lícula a la superfície dels peixos, com les floridures d'aigua. Molts al-

tres poden nedar lliurement i són heteròtrofs, com els ciliats, la majoria dels quals adopten formes de vida aquàtica; però alguns viuen en el rumen dels bòvids on intervenen en el procés de digestió de l'herba.

Taula 1.1. Comparació del sistema tradicional i el sistema de cinc regnes establert per Whittaker.*

	Tradicional	Cinc regnes
<i>Escherichia coli</i> (bacteri intestinal)	Planta	Monera (Procariota)
<i>Euglena</i> (alga nedadora)	Planta/animal	Protoctist
<i>Ochromonas</i> (alga nedadora)	Planta/animal	Protoctist
<i>Macrocystis pyrifera</i> (kelp gegant)	Planta	Protoctist
<i>Plasmodium</i> (paràsit de la malària)	Animal	Protoctist
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> (llevat de cervesa)	Planta	Fong
<i>Penicillium</i> (floridura)	Planta	Fong
<i>Allium sativum</i> (all)	Planta	Planta
<i>Streptomyces</i> (bacteri)	Planta	Monera (Procariota)
<i>Anopheles quadrimaculatus</i> (mosquit de la malària)	Animal	Animal

* Margulis i Schwartz (1998) van modificar el sistema de Whittaker amb la inclusió del regne protoctists, en comptes del protists, que abasta els organismes unicel·lulars i els seus descendents multisel·lulars.

Un sistema de classificació alternatiu, el dels tres dominis, ha estat desenvolupat al llarg dels últims vint anys per Woese i uns altres científics. Segons les diferències entre certes seqüències genètiques i entre compostos bioquímics, alguns organismes del regne dels moneres, com ara els bacteris metanògens, els acidotolerants extrems i els halòfils han estat classificats com a arquea o arqueobacteris. Els quatre regnes d'eucariotes formen el domini eucària, perquè comparteixen el mateix origen evolutiu. Els arqueobacteris, segons els bioquímics i alguns microbiòlegs, són tan diferents dels eucariotes com dels altres procariotes. Aquest sistema ha ajudat a entendre millor l'evolució primitiva, per exemple amb

proves que demostren l'origen quimèric dels eucariotes (vegeu el capítol 4). Tanmateix, presenta repetides incongruències que han impedit que s'arribi a un consens al voltant d'aquesta classificació. L'evolució que es basa en la simbiosi no forma part de l'esquema dels tres dominis; a més, aquest sistema és molt menys útil, des del punt de vista pedagògic, que la classificació dels cinc regnes per a explicar la diversitat de la vida actual. Nosaltres fem servir la classificació dels cinc regnes, que ha estat explicada detalladament per Margulis i Schwartz (1998, pàgina 37); també incorporem, però, molts coneixements derivats de la formulació dels tres dominis. Hem d'admetre que l'agrupació en cinc regnes és limitada. El regne dels protoctists, per exemple, inclou membres de grups molt diferents. No obstant això, qualsevol organisme individual pot ser inclòs sense cap dubte en alguna de les cinc grans formes de vida i tots els tàxons es poden definir sense problemes. Per tant, aquest agrupament és el més pràctic i el més pedagògic.

Hi ha una idea majoritàriament acceptada segons la qual la multicel·lularitat és una característica que només tenen els grans organismes eucariotes. De fet, però, podem trobar organismes multicel·lulars en qualsevol dels cinc regnes, fins i tot entre els bacteris moneres (figura 1.3). Les diferències entre els sistemes multicel·lulars dels animals i les plantes i els dels seus avantpassats microbians, les marca la complexitat de les connexions entre les seves cèl·lules. En animals i plantes –sobretot en els animals– predominen les unions cel·lulars estructuralment elaborades. Aparentment, la formació d'aquestes connexions va ser un pas previ per a la diferenciació cel·lular en teixits, òrgans i sistemes d'òrgans que caracteritza l'etapa embrionària dels organismes grans, les plantes i els animals.

Indicis vius del passat

Tot i que els fòssils només ens proporcionen alguns indicis sobre l'inici de la vida, disposem d'altres mètodes d'investigació. Per exemple,

si pràcticament tots els insectes actuals tenen sis potes i exosquelets, és probable que els avantpassats comuns de tots els insectes tingueren aquestes característiques. D'una manera semblant, atès que els gossos, els gats, els pandes, els ximpanzés i fins i tot els éssers humans tenim quatre extremitats amb cinc dits a cada pota o a cada mà, podem suposar que els avantpassats comuns d'aquests mamífers devien tenir quatre potes i cinc dits a cada mà o cada peu. Podríem reconstruir de la mateixa manera un avantpassat de totes les formes de vida que hi ha a la Terra? Alguns trets hereditaris que caracteritzen uns grups determinats, com ara un exosquelet o el fet de tenir quatre extremitats, es consideren derivats; no són imprescindibles per a totes les formes de vida, sinó que són productes de l'evolució posteriors al mateix origen de la vida. En canvi, els trets universals han de ser els més antics de tots.



Figura 1.3. Tija que propaga el mixobacteri multicel·lular *Chondromyces apiculatus*. Els mixobacteris són els únics procariotes capaços de formar aquestes estructures. En la fase de creixement, els mixobacteris formen unes masses irregulars de cèl·lules individuals. Aquestes cèl·lules peculiars llisquen sobre les superfícies sòlides i es mantenen sempre en contacte entre elles. S'alimenten d'altres bacteris i es reproduïxen per divisió cel·lular. Quan el menjar és escàs, les cèl·lules que formaven la massa migren i s'ajunten en grupets. De cada grup es forma una tija al cim de la qual es generen uns penjolls de càpsules que contenen un cert nombre de cèl·lules en repòs. Quan les càpsules es trenquen, les cèl·lules són dispersades pels corrents d'aire i les que cauen en sòls rics en nutrients recomencen el cicle. L'estructura en forma de tija conté més de mil milions de cèl·lules i en algunes espècies es pot veure amb una lupa. (Cortesia de Martin Dworkin, Universitat de Minnesota, Minneapolis.)