

MECANISMES D'EVOLUCIÓ PRE-EUCARIÒTICS

RICARD GUERRERO, MÒNICA ALGUERÓ, MERCÈ PIQUERAS

Càtedra de Microbiologia. Universitat Autònoma de Barcelona

1. Origen i formes primerenques de vida cel·lular. Autopoesi

Tots els éssers vius que es troben actualment sobre la Terra presenten unes característiques comunes a nivell bioquímic. Totes les cèl·lules generen energia, ja sigui a partir de la llum del sol o de les molècules d'aliment riques en energia. Totes produeixen la molècula d'alta energia trifosfat d'adenosina (ATP), necessària per a aquelles reaccions que en requereixen elevades dosis. Totes contenen sistemes de replicació basats en les molècules DNA i RNA, sense les quals ni la reproducció ni el creixement serien possibles. La universalitat d'aquestes molècules en tots els organismes vius ens porta a pensar que totes les formes de vida sobre la Terra tenen un origen comú.

S'han desenvolupat bàsicament tres tipus de mecanismes per a l'obtenció d'ATP: fermentació, respiració i fotosíntesi. Aquests mecanismes es van desenvolupar en els procarionts possiblement fa uns 3500 milions d'anys però són, encara avui, les formes principals de producció d'ATP. Els enzims que catalitzen aquestes reaccions també són molt antics i deuen haver canviat molt poc durant el llarg procés de l'evolució.

Abans es pensava que els éssers vius eren una cosa clarament diferenciada i sense connexió amb el món inanimat. L'única explicació que es considerava vàlida per l'origen de la vida era la idea de la panspèrmia. Per a refutar aquesta idea, els científics es van veure obligats a intentar explicar l'origen de la vida a partir de processos físics i químics ocorreguts sobre la Terra. Els primers que van intentar-ho foren Oparin (1924) i Haldane (1929). Ells van postular que, per tal que l'evolució de la vida a partir de matèria orgànica no viva s'hagués pogut donar a la Terra primitiva, degué haver-hi una atmosfera anoxigènica; altrament, l'oxigen hauria reaccionat immediatament amb qualsevol compost orgànic prebiòtic o hauria fet impossible que se'n formés cap. Això degué fer possible que l'oceà fos un «brou» de substàncies orgàniques riques en energia que, en interaccionar entre elles, devien anar formant estructures més complicades fins a l'obtenció de les primeres formes vives amb capacitat d'autoreplicació. No fou, però, fins els anys cinquanta que es va demostrar que és possible la formació de composts orgànics a partir dels gasos presents a l'atmosfera primitiva (Miller, 1953).

Donat que aquestes formes primitives van aparèixer en un «brou» ple de nutrients, no tenien cap necessitat de sintetitzar aminoàcids o productes del metabolisme intermediari, de manera que no van desenvolupar-ne els mecanismes adients. Això va fer que, anys enrera, es pensés que els primers organismes havien estat heteròtrofs, sense cap capacitat fotosintètica ni autotròfica (Oparin, 1961), i que, en començar a esgotar-se els nutrients es va fer necessari el metabolisme intermediari, desenvolupant-se, aleshores, la capacitat autotròfica i la capacitat d'utilització de la llum com a font d'energia.

S'han donat diferents hipòtesis per intentar explicar com devien ser les primeres formes de vida. La majoria d'elles estan basades en l'estudi dels fòssils; cal tenir en compte, però, que els organismes sense parts dures no fòssilitzen tan fàcilment com aquells altres que presenten esquelets i els quals són, evidentment, força posteriors a les formes primitives. No obstant això, s'han descrit fòssils microbians els més antics dels quals daten de fa 3500 milions d'anys.

Per tal que un sistema sigui viu, cal que sigui *autopoètic* (Maturana, 1971). Definim com sistemes autopoètics aquells que són capaços d'autoreplicar-se i d'automantenir-se. Tenen uns límits que marquen clarament la seva relació amb l'exterior, transformen la matèria i l'energia, i mantenen la seva identitat. Responen a les condicions externes amb activitats autoconservadores. S'ajusten perfectament a allò que hom espera de la vida: «reproducció, mutació i capacitat per transmetre la mutació». (Figura 1).

Una de les darreres teories per explicar com devien ser les lèl·lules primitives proposa que es tractaria de sistemes autopoètics que consistirien únicament en una membrana lipídica que inclouria molècules de RNA amb activitat catalítica i autocatalítica i una única proteïna (una RNA polimerasa). Aquestes «protocèl·lules» devien estar regides únicament per RNA, que podia autoreplicar-se mitjançant la producció de proteïnes per a fer-ne noves molècules. Aquesta idea recolza en el fet que la síntesi proteica pot tenir lloc en absència de DNA, però no de RNA. La molècula de DNA, de doble hèlice i força més llarga que la de RNA, degué desenvolupar-se posteriorment. El fet, però, que la seva estructura de molècula doble la fes més estable i que se'n desenvolupessin sistemes de reparació, devia ser la causa que, a poc a poc, aquesta molècula acabés actuant de «molló» en la duplicació del RNA. Actualment, totes les cèl·lules contenen ambdues molècules.

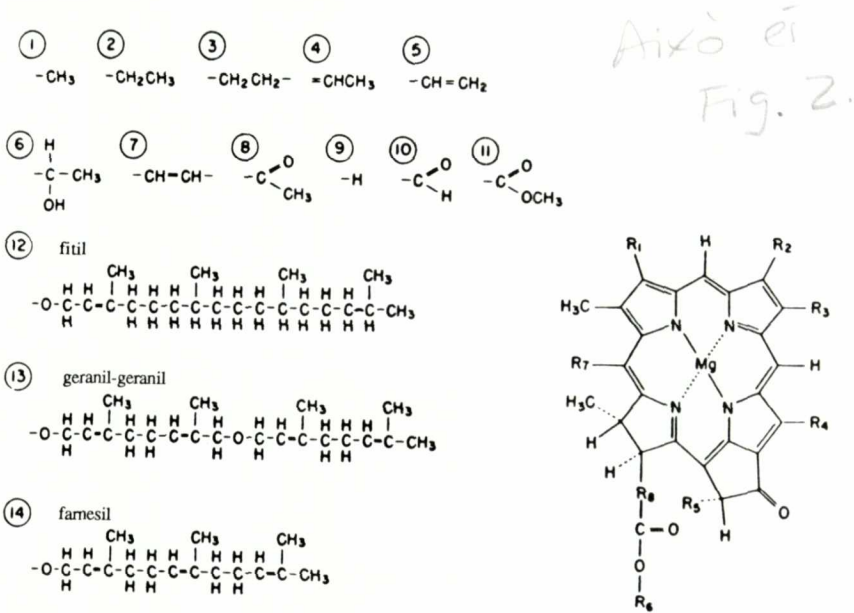
El pas de la no vida a la vida degué produir-se d'una manera instantània, quan el DNA i el RNA, de manera espontània, van formar la primera cèl·lula. És molt probable que diferents formes de vida basades en tipus completament diferents de molècules replicadores hagin sorgit i fins i tot hagin evolucionat durant un temps per acabar desapareixent abans que les estructures replicadores que nosaltres coneixem, que són les que han persistit, comencessin a prosperar. Un cop l'autopoesi va assegurar l'existència de la cèl·lula i la reproducció va assegurar-ne l'expansió, va començar l'evolució.

2. Origen i evolució dels processos metabòlics: la fermentació

Les primeres formes de vida eren, per tant, cèl·lules bacterianes molt senzilles, amb una capacitat de síntesi molt limitada, però amb la necessitat d'energia i aliment per a créixer i desenvolupar-se. Actualment hi ha bacteris d'aquest tipus que cobreixen aquestes necessitats a partir dels seus hostes. A aquells bacteris primitius els calia energia en forma d'ATP per a produir DNA, RNA i proteïnes a partir dels precursors orgànics que trobaven en el medi. És probable que les primeres formes de vida aconseguissin l'ATP o d'altres molècules riques en energia també del medi extern. De fet, en experiments simulant les condicions de començaments de l'Eó Arqueà, s'han obtingut molècules d'ATP a partir de

mescles de gasos senzills i fosfat. A la llarga, però, en anar augmentant la població cel·lular, aquests compostos devien esgotar-se i es va fer necessari el desenvolupament de mecanismes propis d'obtenció d'energia.

Estava força acceptat entre els diferents autors que el primer d'aquests mecanismes fou la fermentació. Darrerament, però, han sorgit noves hipòtesis que ho refusen (Olson i Pierson, 1987), fet que discutirem en l'apartat 3.3 d'aquest treball.



Distribució i comparació de les clorofil·les

	R ₁	R ₂	R ₃	R ₄	R ₅	R ₆	R ₇	R ₈	Organismes
bchl a	8	1	2	1	11	12/13	9	3	{ Bacteris fotosintètics vermells del sofre i no del sofre <i>Chloroflexus</i>
bchl b	8	1	4	1	11	12	9	3	
bchl c	6	1	2	2	9	14	1	3	
bchl d	6	1	2	2	9	14	9	3	{ Bacteris fotosintètics verds del sofre
bchl e	6	10	2	2	9	14	1	3	<i>Helio bacterium</i>
bchl g	5	1	4	1	11	13	9	3	
chl a	5	1	2	1	11	12	9	3	{ Cianobacteris, algues i plantes
chl b	5	10	2	1	11	12	9	3	
chl c ₁	5	1	2	1	11	12	9	7	{ Diatomees, dinomasigotes i feofites
chl c ₂	5	1	5	1	11	12	9	7	

Figura 1. Representació de la xarxa autopoètica cel·lular (Modificat de Maturana i Varela, 1972)
Totes les fletxes que no travessen els límits de la unitat representada indiquen relacions de producció. Les zones ombrejades, incloent la línia que marca el límit i les falques, juntament amb els noms, indiquen relacions constituïdes. El conjunt representa una xarxa tancada de produccions. Les fletxes que travessen els límits constituïts del sistema n'indiquen l'obertura material necessària en tant que dóna realitat a l'espai físic.

La fermentació es pot definir com el procés d'obtenció d'energia (ATP) a partir de composts orgànics d'elevada energia que passen a composts orgànics de baixa energia. Aquest procés té lloc en absència d'oxigen. Actualment, hi ha moltes vies de fermentació diferents, però la majoria d'elles tenen una gran part en comú anomenada via d'Embden-Meyerhof, en la qual la glucosa és degradada fins a dues molècules de pirúvic, produint-ne dues d'ATP. La diferència entre les diverses vies de fermentació consisteix en la manera en què s'arriba a la glucosa partint de diferents substrats orgànics, així com en els diferents productes que es formen a partir de l'àcid pirúvic.

En el procés de la fermentació, l'energia no és utilitzada al màxim, ja que els productes finals que són alliberats al medi extern són encara energèticament aprofitables. Així es dona el fet que els productes finals d'un tipus concret de fermentació van servir per a que un altre grup d'organismes desenvolupés un altre tipus de fermentació, creant-se les primeres cadenes tròfiques fermentatives que podem trobar encara en l'actualitat en els fangs d'aiguamolls i llacs.

Actualment, els bacteris fermentatius abunden en els sols i a l'aigua. Podem trobar-los també en els dipòsits de vinagre i vi, on formen àcid acètic i etanol. El fet que s'hagin mantingut invariables des que els seus avantpassats sorgiren, en l'Eó Arqueà, fa més de 2.500 milions d'anys, fa que siguin models vius representatius del tipus de vida que es donava en aquell període de la història de la Terra. Els clostridis i els bacteris de l'àcid làctic són els dos grups importants de bacteris que es pensa que s'assemblen més a les cèl·lules primitives. Aquests dos grups han desenvolupat diverses vies fermentatives, que solen començar a partir d'un sucre senzill (sacarosa, glucosa, lactosa, manosa o arabinosa) o d'un de compost (cel·lulosa, midó). De tota manera, el repertori metabòlic d'aquest microorganisme és força ampli i les molècules inicials de la fermentació poden ser també aminoàcids, alcohols (etanol, ribitol, manitol) i àcids, com ara l'àcid linoleic, que forma part dels greixos.

A més de la vida fermentativa, que era utilitzada per a l'obtenció d'energia, van desenvolupar-se altres vies metabòliques de vital importància, com la de fixació de nitrogen atmosfèric, que va tenir lloc en els clostridis. Es tracta d'un procés que actua convertint primerament en amoníac el nitrogen atmosfèric. Tot seguit, aquest amoníac forma diversos composts orgànics nitrogenats fins arribar a constituir els aminoàcids, les proteïnes i les bases nitrogenades que es troben en les molècules de DNA i RNA, tots ells indispensables per a la vida. La fixació del nitrogen està catalitzada per un sistema enzimàtic anomenat nitrogenasa, que depèn d'unes proteïnes que contenen sofre i ferro (les ferredoxines), les quals actuen de transportadores dels àtoms d'hidrogen. Com veurem més endavant, les ferredoxines van ser aprofitades posteriorment per a la fotosíntesi.

De no existir aquesta via metabòlica fixadora de nitrogen, tot el que es trobava formant part dels primers composts orgànics presents en el «brou» primigeni inicial hauria acabat passant a l'atmosfera, esdevenint una mena de gas inert. Per trencar l'enllaç entre els dos àtoms de nitrogen que componen la molècula gasosa, cal una gran despesa d'energia i no hi ha un sol organisme eucariòtic que sigui capaç de fer-ne la fixació. El manteniment de la vida a la Terra, a tots els nivells, depèn, per tant, dels bacteris fixadors de nitrogen.

Els composts orgànics que s'anaven produint a la Terra primitiva també haurien trobat un límit en començar les cèl·lules fermentadores a reproduir-se. Si la vida es va desenvolupar més enllà, fou gràcies a l'aparició d'una nova forma de producció de nutrients: és a dir, la producció de matèria orgànica a partir de composts inorgànics. Per què aquest pas fos possible, prèviament es va desenvolupar una via metabòlica indispensable, que és la que trobem en els bacteris reductors de sulfat. Aquests bacteris són microorganismes anaerobis que fermenten composts orgànics, produint ATP i transferint electrons d'elevada ener-

gia des d'aquestes vies fermentadores fins al sulfat, produint sulfur d'hidrogen i dimetil sulfur. Això es dona gràcies a l'existència d'una cadena de transport d'electrons. Cadenes que han estat fonamentals, tant per al desenvolupament de la fotosíntesi com per al de la respiració. Els components de les cadenas de transport d'electrons, tant les molècules en si com els enzims, són similars en quasi tots els organismes. La molècula més important ha estat la porfirina, que és un compost en forma d'anell que trobem tant en els pigments que faran possible la fotosíntesi com en els pigments respiratoris.

3. La fotosíntesi

3.1. Fotosíntesi anaeròbica

La fotosíntesi anoxigènica va ésser el primer mecanisme que els organismes van fer servir per a sintetitzar matèria orgànica en quantitats elevades i així poder superar l'esgotament progressiu de nutrients formats en la Terra primitiva abiòticament.

La fotosíntesi és l'escissió d'una molècula reduïda, mitjançant energia lumínica per a obtenir poder reductor (NADH) i energia (ATP). En la fotosíntesi anaeròbica, l'energia de la llum és utilitzada per a la síntesi de matèria orgànica fent servir com a donadors d'electrons diferents substrats inorgànics i orgànics en estat reduït i diferents a l'aigua.

En una cèl·lula fotosintètica, quan una molècula de pigment absorbeix llum, és excitada, passant l'energia a una molècula adjacent i així succesivament fins arribar a una molècula especial que és el centre de reacció el qual generarà ATP.

En les cèl·lules fotosintètiques trobem dos tipus de cadenes de transport d'electrons. En un d'ells, els electrons que han estat utilitzats, un cop han cedit la seva energia per a formar ATP, tornen a una molècula de pigment oxidada. En l'altra tipus, que és el més freqüent, no tota l'energia dels electrons excitats s'utilitza per a formar ATP, sinó que els electrons que encara conserven una certa energia són transferits a una molècula de NADP que és reduïda a NADPH, compost que serveix com a font d'energia i d'hidrogen en la segona fase de la fotosíntesi.

Una vegada s'han produït ATP i NADPH, gràcies a la llum, es donen el segon grup de reaccions, que poden tenir lloc independentment de l'energia lumínica i que són la reducció del CO₂ a composts orgànics com per exemple la glucosa.

A més, per tal que es pugui donar la fotosíntesi cal que les cèl·lules disposin d'una font d'hidrogen per a reduir el CO₂. Els àtoms d'hidrogen poden provenir de composts inorgànics, com el sulfur d'hidrogen (en el cas dels bacteris verds i vermells del sofre), o be d'orgànics, com l'etanol o l'àcid l'àctic; o, fins i tot, de molècules d'hidrogen gasós (H₂). Els àtoms d'hidrogen es trenquen, separant-se del substrat de què provenen, quan un centre de reacció absorbeix llum.

Donades les condicions de la Terra primitiva, per a imaginar com devien ser els primers organismes fototròfics ens basem, en part, en l'estudi dels bacteris fototròfics actuals (morfologia, pigments, fisiologia, etc.) centrant-nos, bàsicament, en el grup dels anoxifotobacteris. A Catalunya l'estanyol d'en Cisó, molt proper al llac de Banyoles, constitueix un model excel·lent d'un ecosistema de l'eó Arqueà (des de fa 3800 a 3500 milions d'anys), quan l'atmosfera de la Terra no tenia oxigen i els microorganismes procariòtics n'eren els únics habitants. Actualment, al Cisó, durant gairebé tot l'any els organismes eucariòtics són absents perquè el sulfhídric que arriba a la superfície fa que l'aigua sigui totalment anaeròbica. Els bacteris fototròfics anaeròbics hi són els primers productors primaris i el cicle del sofre es tanca mitjançant els bacteris reductors del sulfat, exactament com succeïa a la Terra primitiva.

La classificació dels bacteris fotosintètics actuals es troba recollida en la taula 1, indicant-ne també el tipus de pigment.

3.2. Les bacterioclorigil·les

Per a poder utilitzar la llum solar com a font d'energia, l'organisme fotosintètic ha d'esser capaç d'absorbir-ne una part. En el mecanisme d'absorció es veuen implicats diferents pigments, els quals són responsables de la varietat de colors que presenten els organismes fotosintètics. Els pigments que trobem es poden classificar en tres grups principals: clorigil·les, carotenoides i ficobilines.

Encara que els carotenoides i ficobilines estan presents en els centres de reacció de la majoria dels bacteris fototròfics, la seva presència no és part essencial de la seva fotoquímica. S'ha comprovat que mutants que no presenten carotenoides poden seguir creixent fotosintèticament, sempre i quan hi hagi absència d'oxigen. La funció principal dels carotenoides és la protecció davant la fotooxidació, així com la d'actuar com a pigments antena. És per això que per estudiar l'evolució de la fotosíntesi es considera més significatiu l'estudi de les clorigil·les que formen part del centre de reacció.

Totes les clorigil·les dels bacteris fototròfics, anomenades bacterioclorigil·les, i les clorigil·les dels eucarionts fotosintètics tenen una estructura bàsica i una via de síntesi semblant.

L'estructura molecular de les clorigil·les (representada a la Figura 2) consta d'un anell porfirínic amb un àtom de magnesi en el centre. Les clorigil·les dels diferents organismes es

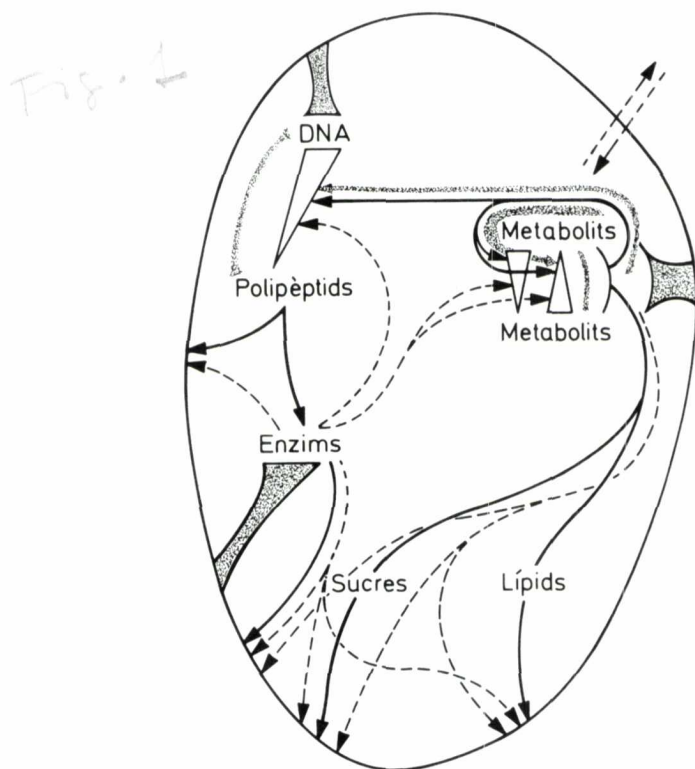


Figura 2. Estructura molecular de les clorigil·les.

diferencien en els grups químics (r) adherits a l'exterior de l'anell de porfirina. La majoria d'ells són cadenes curtes excepte un (R6), que és sempre una cadena llarga d'àtoms de carboni i hidrogen. De la comparació entre les diferents clorofil·les, allò que potser té més importància evolutiva és el fet que la bacterioclorigil·la g és la que s'assembla més a la clorofil·la a que és la clorofil·la típica dels cianobacteris i dels cloroplasts de la cèl·lula eucariòtica. La bacterioclorigil·la g la presenten els bacteris fototròfics del gènere *Helio bacterium* i s'ha postulat (Margulis i Obar, 1985) que aquests bacteris fototròfics obligats i amb requeriments orgànics constituïrien la línia ancestral procariòtica dels crisoplasts (plastidis d'un grup d'algues grogues o marrons i que contenen clorofil·la c).

3.3 Evolució de la fotosíntesi

Hi ha, bàsicament, dos tipus de teories per a explicar l'origen de la fotosíntesi. En primer lloc, el punt de vista de Peschek (1981) o Gest (1983), els quals creuen que els primers organismes fotosintètics van evolucionar a partir de bacteris fermentadors.

Per altra banda, Olson i Pierson (1987) sostenen que l'origen de la fotosíntesi hauria estat paral·lela a l'evolució del centre de reacció i hauria estat més tard quan s'hauria complementat amb les vies de fixació del CO_2 i N_2 , necessàries per a la síntesi dels components bàsics cel·lulars.

Segons Olson i Pierson no és un argument vàlid la consideració que la fermentació és el primer procés metabòlic pel fet que hi hagi una part comuna a totes les fermentacions (la ruta Embden-Meyerhof Parnas o EMB) i pel fet que siguin processos simples. Segons ells, en realitat no ho són tan de simples. De fet per a consumir, per exemple, una molècula de glucosa per la via EMB es requereix l'actuació seqüencial de deu enzims. A més, hi ha el fet que són molt més universals les porfirines que es troben en els sistemes bioenergètics de tots els principals grups de procarionts (incloent-hi els arqueobacteris) que no pas la fermentació, que és absent en alguns grups.

Segons aquest autors, l'evolució de la vida hauria començat, doncs, amb fotòtrofs que van utilitzar l'energia lumínica per a assimilar composts orgànics de l'ambient. Nosaltres pensem que la teoria d'Oparin i les d'aquests autors no són exclusives. És molt probable que els primers organismes fossin heteròtrofs. Els fotosintètics, però, degueren desenvolupar-se molt abans que s'esgotessin els nutrients del brou primitiu. De fet, al voltant de cada comunitat microbiana, s'establia un microsistema que, transcorregut un cert temps, quedava desproveït dels nutrients necessaris per a les cèl·lules. Hem de tenir en compte que en aquella època de la història de la Terra encara no s'havien desenvolupat els mecanismes de motilitat bacteriana.

Olson i Pierson creuen que els organismes més primitius haurien fet servir els seus centres de reacció únicament per a mantenir gradients d'ions a través de la membrana. posteriorment, els organismes haurien pogut acoblar la síntesi d'ATP al transport d'ions i així proporcionar el mecanisme de fotoassimilació d'alguns substrats orgànics. El centre de reacció en aquests fotoassimiladors podria haver estat un component del sistema cíclic de transport d'electrons, la funció principal del qual hauria estat convertir l'energia lumínica en energia química.

El primer centre de reacció basat en una molècula tipus porfirina, que simplement faria de pas per a captar algun nutrient essencial, podria haver-se creat en l'organisme ancestral tant d'arqueobacteris com d'eubacteris.

El segon pas important en l'evolució de la fotosíntesi fou l'elaboració d'una cadena de transport electrònic per a desplaçar els electrons excitats a través de molècules transpor-

tadores, de manera que la translocació de diversos protons de la membrana pogués ser acoblada al centre de reacció.

El primer sistema de transport d'electrons devia ser probablement una porfirina com les del centre de reacció que van evolucionar en molècules com els citocroms i que, en especialitzar-se, deixaren de participar directament en la fotoquímica.

La fotosíntesi requereix la presència de la llum. Per tant, els primers organismes fotòtrofs degueren desenvolupar els primers sistemes de detecció de la llum i de motilitat bacteriana, ja que havien de desplaçar-se fins a zones il·luminades. La fotosíntesi, però, presentava un inconvenient ja que cal tenir en compte que l'atmosfera de l'Arqueà mancava d'oxigen i, per tant, tampoc hi havia ozó, la forma alotròpica que constitueix el «filtre» per a les perilloses radiacions ultraviolades capaces de trencar enllaços químics d'àcids nucleics i proteïnes, cosa que pot causar la destrucció de la cèl·lula. Els organismes no fotosintètics se'n lliuraven enfonsant-se en el fang o sota les roques primitives. Els fotosintètics van trobar la solució de diverses maneres. Alguns van adoptar una forma de vida colonial i van formar els primers tapets microbians a la superfície dels llims. Els microorganismes que creixien a la superfície morien per l'efecte de les radiacions ultraviolades i les seves restes absorbien les radiacions perjudicials. D'aquesta manera quedaven protegits aquells que vivien just per sota de la superfície. D'altres vivien en llocs on hi havia substàncies que absorbien les radiacions ultraviolades (determinades sals, sorra, etc.) deixant, però, travessar la llum visible i d'altres van desenvolupar un sistema protector que consistia en la síntesi de pigments que absorbien les radiacions nocives. Al mateix temps, van desenvolupar els primers sistemes enzimàtics de reparació del DNA.

3.4. *Fotosíntesi oxigènica*

A finals de l'Eó Arqueà els bacteris fotosintètics eren molt abundants i la demanda d'hidrogen per a la fotosíntesi era cada vegada més gran. Les reserves de diòxid de carboni atmosfèric degueren gairebé exhaurir-se, l'hidrogen lliure s'escapava vers l'espai i el sulfur d'hidrogen expulsat pels volcans era insuficient per a cobrir la demanda d'hidrogen per part dels bacteris fotosintètics. Aleshores, uns bacteris avantpassats dels actuals cianobacteris van desenvolupar la capacitat d'utilització de l'hidrogen contingut en la molècula d'aigua, compost que tant abundava sobre la Terra.

Aquests primers bacteris respiradors es creu que eren bacteris fotosintètics del sofre, que ja disposaven, per tant, dels sistemes de transport d'electrons. Tot degué començar amb l'aparició d'un segon centre de reaccions fotosintètiques (fotosistema II) que, tot servint-se de l'energia obtinguda en el primer (fotosistema I), devia absorbir llum d'una longitud d'ona inferior amb capacitat per a descompondre la molècula d'aigua en l'oxigen i l'hidrogen que la formen. L'oxigen era alliberat a l'atmosfera i l'hidrogen reaccionava amb el diòxid de carboni per a la formació d'hidrats de carboni.

En la fotosíntesi oxigènica, els electrons excitats són enviats a una cadena de transport d'electrons productora d'ATP. Després d'utilitzats, però, els electrons no tornen al centre de reacció que els ha produït, sinó que van als centres de reacció del fotosistema I, on són excitats de nou per la llum i utilitzats per a la producció de NADPH i més ATP.

El fet que tots els fotosintetitzadors anaeròbics actuals només tinguin el fotosistema I, mentre que ambdós sistemes, I i II, són presents en tots els fotosintetitzadors productors d'oxigen, indica l'origen anterior de la fotosíntesi anoxigènica. L'evolució d'aquest segon centre de reacció i de l'enzim necessari per a descompondre la molècula d'aigua probablement va requerir moltes fases intermèdies abans que la fotosíntesi oxigènica quedés fixada, fa entre 3000 i 2000 milions d'anys.

Aquesta nova via metabòlica tenia, però, un gran inconvenient: l'oxigen alliberat a l'atmosfera en quantitats cada vegada més grans era un perill per a les mateixes cèl·lules que l'alliberaven, ja que és un element que reacciona amb moltes altres substàncies, inutilitzant-les. Encara actualment existeixen espècies de *Phormidium*, un cianobacteri, que moririen intoxicades per l'oxigen que elles mateixes generen, si no fos perquè creixen en medis anaerobis on hi ha, però, microorganismes aerobis que s'encarreguen de consumir l'oxigen a mesura que s'hi va produint. Mentre va haver-hi gasos i metalls en suficient quantitat, l'oxigen s'hi va combinar i no va representar un perill imminent. Aquest sembla l'origen, per exemple, de les formacions de ferro en bandes, que representen més del 90% de les provisions mundials de ferro, tot i que alguns autors no estan plenament d'acord amb aquesta hipòtesi. Olson i Pierson creuen que l'origen d'aquelles formacions, si més no de les més antigues, es deu a la fotooxidació de l'ió ferrós hidratat per l'acció de les radiacions ultraviolades. Aquest hauria estat un dels sistemes desenvolupats per a la protecció dels fotosintetitzadors contra l'acció perjudicial d'aquelles radiacions.

Quan totes aquelles substàncies que podien reaccionar amb l'oxigen d'una manera passiva van exhaurir-se, va iniciar-se allò que L. Margulis ha anomenat l'holocauste de l'oxigen: la crisi de contaminació més important que s'hagi produït mai en el nostre planeta.

4. La respiració aeròbica

Aleshores, els mateixos bacteris que havien estat la causa d'aquella greu crisi van desenvolupar una nova via metabòlica per a combatre-la: la respiració aeròbica.

En un principi, alguns microorganismes degueren desenvolupar una sèrie d'enzims (catalases, peroxidases i superòxid dismutases) protectors que, en reaccionar amb radicals perillosos, els devien transformar en composts orgànics inofensius i aigua. La respiració aeròbica, sorgida posteriorment, va representar una solució que, a més de protegir aquells microorganismes contra aquell gas tòxic, els va proporcionar una nova via de producció d'energia i va representar un fre a la quantitat creixent d'oxigen que era alliberat a l'atmosfera pels fotosintetitzadors oxigènics.

Amb la respiració de l'oxigen se n'aprofitava la reactivitat per a l'obtenció de diòxid de carboni, aigua i energia, a partir de molècules orgàniques. I en van saber treure força profit; la quantitat d'energia produïda a partir d'una mateixa molècula és molt més elevada en el cas de la respiració aeròbica que en el cas de la fermentació. L'ATP és produït en tres fases. La primera coincideix amb la de la fermentació i la molècula original és transformada en àcid pirúvic, generant-se una certa quantitat d'ATP. La segona fase consisteix en un cicle de reaccions anomenat cicle de Krebs o de l'àcid cítric, en què el pirúvic és consumit. Part de l'energia que se'n produeix és utilitzada per a regenerar l'ATP, si bé la major part serveix per a la reducció de les molècules FAD i NAD a FADH i NADH. En la tercera fase, aquestes molècules cedeixen els seus electrons a una cadena transportadora constituïda per diversos tipus de receptors, com ara ferredoxines i citocroms. Es aquesta última fase la que genera la quantitat més gran d'energia. El receptor final d'electrons és l'oxigen molecular, que és reduït a aigua.

La concentració d'oxigen a l'atmosfera va estabilitzar-se en arribar al 21%. De fet, una concentració més baixa (<15%) faria perillar l'existència dels organismes aeròbics, mentre que una concentració superior (>25%) podria causar la combustió de tots els éssers vius.

Com a conseqüència de la presència d'oxigen a l'atmosfera, s'hi va formar una capa d'ozó que ha representat un fre per als raigs ultraviolats d'alta energia. Això va representar la fi de la síntesi abiòtica de composts orgànics.

5. Mecanismes d'evolució

Com acabem de veure, els procarionts van ser els «inventors», a escala reduïda, dels diferents sistemes químics essencials per a la vida, sistemes que l'home encara no ha aconseguit dominar. De fet, pot dir-se que l'evolució bioquímica havia gairebé acabat fa uns 1500 milions d'anys i les característiques de l'atmosfera eren pràcticament les actuals.

L'antiga i alhora elevada biotecnologia que va produir sistemes metabòlics tals com la fermentació, la respiració del sofre, la fotosíntesi, la utilització d'oxigen en la respiració i la fixació del nitrogen atmosfèric va ser el resultat de la interacció de, com a mínim, tres mecanismes evolutius. El primer és la notable capacitat d'organització del DNA. Aquesta molècula permet a la cèl·lula fer una còpia de si mateixa i mantenir, per tant, la seva identitat més enllà de la mort. La replicació del DNA, però no fóra suficient per a què es produeixi l'evolució. És la seva possibilitat de mutació la que proporciona a la cèl·lula la capacitat de sobreviure als canvis. Essent els bacteris uns organismes que es multipliquen amb molta rapidesa, la possibilitat de selecció d'una mutació favorable és força elevada. Una altra via evolutiva és la transferència genètica. Es tracta d'un mecanisme semblant a l'enginyeria genètica i ha estat observat a bastament en el camp de la bacteriologia: els organismes procariòtics poden intercanviar-se diferents fragments del seu material genètic. Fins i tot pot donar-se el cas que un donador de gens no sigui un organisme viu; pot tractar-se d'un virus, un plàsmid, un fag o un fragment de DNA en un tub d'assaig. Cal tenir en compte la gran importància d'aquest fet que tant freqüent és entre els bacteris: com a conseqüència d'aquesta capacitat, els bacteris de tot el món tenen accés a una única reserva de gens i, per tant, als mecanismes adaptatius de tot el regne procariòtic. Essent la velocitat de recombinació molt superior a la de mutació, els bacteris poden aconseguir adaptar-se a sobtats canvis en el medi en pocs anys, mentre que als organismes dits «superiors» (que només poden intercanviar el seu material genètic «verticalment», d'una generació a l'altra, mitjançant la reproducció) els caldria un milió d'anys per adaptar-s'hi. El tercer mecanisme evolutiu a què ens volem referir, i que no ha estat acceptat per molts científics tot i que cada cop se'n van aconseguint més proves, és el de la simbiosi. La unió d'organismes diferents per formar nous col·lectius pot haver estat la força de canvi més important de la història de la Terra. Una unió simbiòtica que esdevé permanent pot ser un mecanisme evolutiu molt més sobtat que no pas la mutació. L'observació dels mitocondris va proporcionar les primeres pistes d'aquesta tercera via evolutiva i, actualment, hi ha proves per creure en l'origen simbiòtic d'altres òrgans cel·lulars, com ara cloroplasts i undulipodia.

Tot i que els tres mecanismes evolutius saura descrits no van ser descoberts fins la segona meitat del segle XX, fa més de cent anys Charles Darwin ja va escriure: «No podem treure l'entrellat de la meravellosa complexitat d'un ésser viu; però en la hipòtesi que hem avançat, aquesta complexitat es veu augmentada. Cal que contemplem cada ésser viu com un microcosmos, un petit univers constituït per una multitud d'organismes increïblement petits i tant nombrosos com les estrelles en el cel».

Si tenim en compte la importància d'aquestes diferents fases evolutives, no ens ha de sorprendre que calguessin més de mil milions d'anys per al desenvolupament del repertori bioquímic que actualment es dona en el nostre planeta. De fet, l'etapa exclusivament pre-eucariòtica representa gairebé dues tercers parts de la història de la vida de la Terra. I van ser precisament els bacteris els qui la van preparar per tal que s'hi poguessin establir les formes de vida que nosaltres, d'una manera orgullosa alhora que inapropiada gosem qualificar de «superior».

Bibliografia.

- DARWIN, C. (1868). The variation of Animals and Plants under Domestication, vol. 2. New York:Or-gane Judd.
- GEST, H. (1983). Evolutionary Roots of Anoxygenic Photosynthetic Energy Conversion. En: The Phototrophic Bacteria (J.G. Ormerod, ed) pp 215-235. Blackwell, Oxford, England.
- HALDANE, J.B.S. (1929). The origin of life, Ration. Annl 1929:148-169.
- LAZCANO, A. (1987). Prebiotic evolution and the origin of cells. Treb. Soc. Cat. Biol. 39:73-104.
- MARGULIS, L. (1984). Early Life. Boston: Johnson and Bartlett.
- MARGULIS L. i R. OBAr (1985). Heliobacterium and the origen of chrysoplasts. BioSystems, 17:317-325.
- MARGULIS, L. i D. SAGAN (1986) Microcosmos. New York: Summit Books.
- MATURANA, R.H. i F.J. VARELA (1972). Autopoiesis and Cognition. The Realitization of the Living. Boston Studies in the Philosophy of Science (R.S. Cohen i M.W. Wartofsky, eds.) vol. 42.
- MILLER, (1953). A production of amino-acids under possible primitive earth conditions. Science 117:528-529.
- OLSON, J.M. i B.K. Pierson (1987). Evolution of Reaction Centers in Photosynthetic Prokaryotes. International Review of Citology 108:209-248.
- OPARIN, A.I. (1924). Proskhozhdeine Zhizny. Moscow. Idz. Moskovshii Rabochii.
- OPARIN, A.I. (1961). Life: Its Nature, Origin and Development. Academic New York.
- PESCHEK, G.A. (1981), citat en Olson i Pierson (1987).
Walker, J.C.G.; (1986) Earth History. The Several Ages of the Earth. Boston: Jones and Bartlett Publishers, Inc.