
7

Huellas del pasado en el metabolismo

Existen muchas incógnitas asociadas al origen y evolución del metabolismo. Por ejemplo, cómo se formaron las rutas metabólicas. Horowitz sugirió en 1949 que las secuencias de enzimas que hacen transformaciones sucesivas a una sustancia, A, para dar lugar a otra, B, y luego a un producto final C, se habrían originado *hacia atrás*. A medida que se fuera agotando en la sopa primordial un determinado metabolito C, surgiría un catalizador adecuado para su síntesis a partir de otra molécula parecida, B, presente en la sopa. Nuevas y ligeras modificaciones de este enzima, mediante la duplicación de los genes correspondientes y divergencia, permitirían retroceder hasta otra molécula A y sucesivamente hasta moléculas de partida más sencillas y muy abundantes. Esta hipótesis plantea una serie de problemas y no ha sido corroborada por datos respecto al parentesco que deberían guardar entre sí los diferentes enzimas de una misma ruta. Hay otra visión que se basa en numerosos experimentos sobre la adaptación metabólica de las bacterias al uso de sustancias totalmente nuevas. Una ruta se construiría a partir del reclutamiento de catalizadores que originalmente tenían otra misión. Esta hipótesis recuerda la metáfora de Jacob de que la evolución entiende más de chapuzas y bricolage que de ingeniería y tiene el apoyo de algunos estudios sobre el parentesco genético entre enzimas que participan en diferentes rutas pero que ejecutan mecanismos análogos.

Hay numerosos datos experimentales que indican que las características cinéticas de los enzimas, la rapidez con que actúan o la afinidad que exhiben frente a su sustrato, están optimizadas por la evolución. Esta posibilidad también se ha explorado mediante modelos matemáticos. Que el diseño de una ruta metabólica, definido por la especificidad de cada uno de los enzimas hacia unos sustratos determinados, es el resultado de un proceso de optimización evolutiva

resulta, sin embargo, más obvio sobre todo a la luz de los estudios realizados por E. Meléndez-Hevia de la Universidad de La Laguna. Algunas rutas examinadas, como el ciclo oxidativo de las pentosas o el de Calvin, aparecen como las más sencillas posibles dentro del universo de reacciones químicas que se dan dentro de las células. Los resultados de su investigación teórica y experimental están brillantemente recogidos en otro libro de esta misma serie (E. Meléndez- Hevia, 1993: *La evolución del metabolismo: hacia la simplicidad*, Madrid, Eudema).

En este capítulo nos centraremos en unos pocos ejemplos de cómo la exploración de la bioquímica de los organismos actuales encierra claves sobre su pasado evolutivo. Dedicamos especial atención a uno de los fenómenos que ha ejercido una influencia más decisiva sobre la evolución bioquímica: la aparición del oxígeno atmosférico.

La elección primordial de los bioelementos

Los elementos mayoritarios en la célula viva son el carbono, el hidrógeno, el nitrógeno, el oxígeno, el fósforo y el azufre. En los componentes estructurales predominan el C, H, N y O. El P y el S, aunque también presentes en las estructuras, muestran propiedades especiales más significativas en los procesos de transducción de energía. Morowitz ha estudiado con detalle las características químicas de los bioelementos en un intento de comprender por qué éstos y no otros componentes de la tabla periódica son los sillares de las moléculas biológicas. Existe un balance entre la asequibilidad geoquímica y la aptitud para llevar a cabo una determinada tarea química o estructural con un predominio de este último factor. Si miramos los procesos metabólicos centrales -metabolismo de azúcares y lípidos-, sus componentes están hechos de C, H y O. Muchas de esas moléculas están fosforiladas. y sin embargo, el fosfato es una sustancia relativamente rara en la naturaleza. F. H. Westheimer, de la Universidad de Harvard, se ha preguntado el por qué de la elección del fosfato para desempeñar un papel tan central en la bioquímica. Con una elegante argumentación química el autor llega a la conclusión de que no hay molécula mejor dotada para ejercer sus funciones: mantener a los metabolitos ionizados para impedir que escapen de la célula, establecer enlaces múltiples -como en los ácidos nucleicos- y todavía estar ionizado, o su excelente reactividad que es la envidia de los químicos orgánicos que se dedican a la síntesis. Pero además los esteres del ácido fosfórico o

pirofosfórico exhiben la propiedad de la *metaestabilidad*. Esta cualidad consiste en combinar una estabilidad cinética con una inestabilidad termodinámica. Dicho de otra forma, son unos potentes reactivos, muy energéticos, que sólo actúan en presencia del catalizador adecuado. Diversos argumentos bioquímicos y geológicos han permitido a Baltscheffsky inferir que el pirofosfato precedió al ATP en las tareas de fosforilación y transferencia energética. Los circuitos quimiosmóticos serían el nexo entre las fuentes primarias de energía -por ejemplo la luz- y el pirofosfato. Para algunos autores el papel central del fosfato en el metabolismo actual es una pista clarísima de un origen ligado a las fuentes termales submarinas. Los fluidos que emergen de estos sistemas, junto con otras zonas geotérmicas -el agua condensada del gas volcánico- son de los pocos entornos geológicos donde el fosfato es un constituyente importante.

Que las rutas centrales del metabolismo estén constituidas por moléculas hechas de C, H, O y P sugiere, según Morowitz, algún tipo de bioquímica antigua sin nitrógeno, lo cual es paradójico teniendo en cuenta que todos los enzimas contienen este elemento. Desde este punto de vista es interesante notar que las rutas de síntesis de aminoácidos en plantas y en procariontes empiezan siempre con algún metabolito de las rutas centrales del metabolismo de azúcares -con la única excepción de la histidina más emparentada con el metabolismo de nucleótidos. De hecho es la introducción de amonio a los compuestos de C, H y O lo que caracteriza a la biosíntesis de los aminoácidos. Las síntesis de purinas y pirimidinas arranca a partir de los aminoácidos. O sea en términos de rutas de biosíntesis primero son los intermediarios metabólicos centrales, luego los aminoácidos y después los nucleótidos. Esta observación lleva a Morowitz a sugerir que el metabolismo más antiguo sería una red de catalizadores proteicos no codificados, que precedería a las protocélulas dotadas de ácidos nucleicos.

Algunos autores, partiendo de escenarios diferentes, han puesto el énfasis en el azufre. En el capítulo 3 presentamos el *mundo del hierro y el sulfuro* imaginado por Wächtershäuser. Según el autor, nuestra bioquímica es la del hierro y el azufre. La participación de estos elementos en el origen de la vida habría dejado sus huellas en el metabolismo actual. Muchos coenzimas y enzimas tienen sulfuros funcionales durante la catálisis o la regulación de su actividad, muchas reacciones redox son catalizadas por proteínas portadoras de agrupaciones ferrosulfuradas. y aún más: hay organismos que usan el sulfuro de hidrógeno como fuente de electrones, por ejemplo, las bacterias púrpura. Como comentamos en el capítulo 6, el *mundo del tioester* es un modelo propuesto por De Duve donde aminoácidos y tioles de origen prebiótico son activados como tioesteres

para dar catalizadores primitivos de diferente suerte. El soporte energético de los tioesteres y el poder catalítico de esas enzimas primitivos son la base de una red «protometabólica», a su vez cimiento de la aparición de los primeros oligorribonucleótidos portadores de información y replicables, el mundo de RNA. La fuente primaria de energía que movería el mundo del tioester sería la radiación ultravioleta a través del ciclo fotoquímico del hierro, propuesto por Cairns-Smith y otros. El modelo suministra esquemas del origen de los principales tipos de las reacciones metabólicas, incluyendo la síntesis de ATP a partir de pirofosfato y derivados de los tioesteres. Aquí, de nuevo, encontramos que un origen temprano del metabolismo, fotoheterotrófico en este caso, hace preceder a los polipéptidos sobre los ácidos nucleicos.

Evolución de la fotosíntesis

Schopf ha propuesto que las reliquias más antiguas de microorganismos que conocemos, los microfósiles de Warrawoona, corresponden a cianobacterias. Es decir, hace 3,5 Ga habría comunidades de bacterias fotosintéticas, según él, productoras de oxígeno. Esta última conclusión es dudosa porque se basa sólo en la comparación morfológica, de tamaños, entre los microfósiles y las cianobacterias actuales. Desgraciadamente, la morfología no informa en absoluto de la fisiología de estos microorganismos arcaicos. Los microfósiles de Warrawoona podrían ser restos de microorganismos fotosintéticos anoxigénicos. R. Buick de la Universidad de Australia Occidental en Nedlands ha presentado los datos más firmes de lo que puede ser el sistema trófico arcaico más antiguo basado en la fotosíntesis oxigénica. Buick ha encontrado en la formación Tumbiana en Australia los restos de lo que pudieron ser lagos salinos efímeros de hace 2,7 Ga. En dichos sedimentos se encuentran estromatolitos de muy variadas morfologías depositados por microorganismos que vivían en aguas con concentraciones despreciables de sulfato. Esto hace suponer que la fotosíntesis anaeróbica era insignificante y que el único proceso metabólico que puede explicar la abundancia de los materiales biogénicos encontrados sería la fotosíntesis oxigénica. Así se denomina al tipo de fotosíntesis que es capaz de usar el agua como dador de electrones y que origina como producto el oxígeno molecular, a diferencia de las fotosíntesis bacterianas que utilizan fuentes de electrones diferentes, como el sulfuro de hidrógeno. Otros datos geoquímicos, como la composición isotópica del carbono, permiten

concluir que en estos lagos del final del Arcaico se había alcanzado la máxima complejidad y diversidad metabólica posible en un ecosistema procariótico todavía con niveles muy bajos de oxígeno. Aun faltarían seis o setecientos millones de años para que el nivel de oxígeno atmosférico fuese apreciable y aparecieran las primeras células eucarióticas.

La aparición de un proceso como la fotosíntesis oxigénica exige la evolución previa de una maquinaria ciertamente compleja. Los centros de reacción fotosintéticos de los procariontes anaeróbicos actuales tienen dos subunidades pero sólo una de ellas es fotoquímicamente activa. La otra puede ser un vestigio de una duplicación génica ancestral pero de la que ya no se ha podido prescindir en la evolución posterior. La composición en pigmentos y la comparación de las secuencias de los genes que codifican para las subunidades de los centros de reacción permiten formular hipótesis sobre su origen y evolución. Probablemente el primer centro de reacción estuvo codificado por un único gen que luego sufrió una duplicación y posteriormente divergió. Se necesita más información sobre la estructura de estos centros de reacción para comprobar las predicciones de estas hipótesis y elegir la que pueda representar la ruta evolutiva más probable. Un fenómeno evolutivo que tuvo que ocurrir en un momento dado del camino hacia la fotosíntesis oxigénica fue, como veremos a continuación, la conexión en serie de dos centros de reacción.

Todas las versiones de fotosíntesis anoxygenicas se basan en el funcionamiento de un solo centro de reacción. Pero las cianobacterias -y sus derivados evolutivos, los cloroplastos-, que efectúan la fotosíntesis oxigénica, tienen dos. La escasez de los dadores electrónicos puede haber sido el imperativo que impulsó la búsqueda de nuevas fuentes de electrones más ubícuas. La meta se alcanzó cuando un sistema enzimático fue lo suficientemente oxidante como para arrancarle los electrones al agua. El destino final de estos electrones son coenzimas como el NAD o el NADP. La distancia termodinámica que han de recorrer los electrones desde el agua hasta los coenzimas es demasiado larga como para ser cubierta por un único centro de reacción. El salto en potencial de reducción que es capaz de hacer un centro de reacción depende de la energía de los fotones de luz visible. Sin forzar el sistema a utilizar fotones más energéticos, que podrían ser dañinos para las estructuras celulares, la solución fue conectar en serie dos centros de reacción ligeramente desplazados en el campo de potenciales redox. O dicho de otra manera utilizando los ingredientes ya disponibles pues los centros de reacción habían evolucionado en las bacterias fotosintéticas anaeróbicas y se basaban en pigmentos capaces de absorber fotones de luz visible.

Una evolución estimulada por el oxígeno

De entre los diferentes bioelementos, el oxígeno se nos presenta como una anomalía geoquímica y bioquímica. Combinado con otros elementos, abunda mucho en los planetas internos del sistema solar. Ahora bien, sólo en la atmósfera de la Tierra encontramos al oxígeno molecular como un componente importante. Esta molécula es a la vez letal para muchos organismos y un requerimiento absoluto para otros. La vida se originó en el Arcaico en un ambiente esencialmente anóxico. Había sólo trazas de oxígeno molecular como producto de la acción fotolítica de la radiación ultravioleta sobre el agua. Las primeras células serían anaeróbicas. La diversificación metabólica primitiva llevaría a la fotosíntesis oxigénica. El producto de la reacción, el oxígeno molecular, se liberaría al medio. Como se observa en la figura 12, hace 3,0 Ga el nivel atmosférico de oxígeno era poco más del 1 por ciento del actual. Los datos geoquímicos y paleontológicos han permitido a B. Runnegar, de la Universidad de California en Los Ángeles, proponer que unos 2,0 Ga antes del presente se produjo un aumento rápido de la concentración de oxígeno atmosférico. Hay unanimidad en considerar el oxígeno como originado por la fotosíntesis. Pero las discrepancias emergen al tratar de explicar los fenómenos asociados al proceso de acumulación. Si las observaciones de Buick son correctas -fotosíntesis oxigénica bien establecida hace 2,7 Ga- habrían pasado al menos 700 millones de años hasta el inicio de la acumulación. Es fácil de imaginar que un planeta anóxico tendría muchas posibilidades de amortiguar el oxígeno producido inicialmente. A P. Cloud, de la Universidad de California en Santa Bárbara, le debemos el modelo por el cual la reacción tamponadora más importante habría sido la oxidación del hierro de los océanos. La deposición del hierro oxidado habría originado las colosales *formaciones de hierro en bandas* -BIF. Hay, sin embargo, otras explicaciones alternativas para los BIF como el ciclo fotoquímico del hierro propuesto por Cairns-Smith y otros autores (véase el capítulo 3); o las recientemente descubiertas bacterias fotosintéticas aneróbicas que oxidan hierro.

Las primeras células anaeróbicas estrictas darían paso a otras que habrían desarrollado sistemas bioquímicos de protección intracelular contra el oxígeno. Y, oportunamente, también los usos biosintéticos o metabólicos de tan agresiva molécula. El metabolismo central de los procariontes es esencialmente anaeróbico. Pero algunos linajes microbianos utilizaron el oxígeno para extender y refinar rutas metabólicas preexistentes: la síntesis de ácidos grasos polinsaturados como

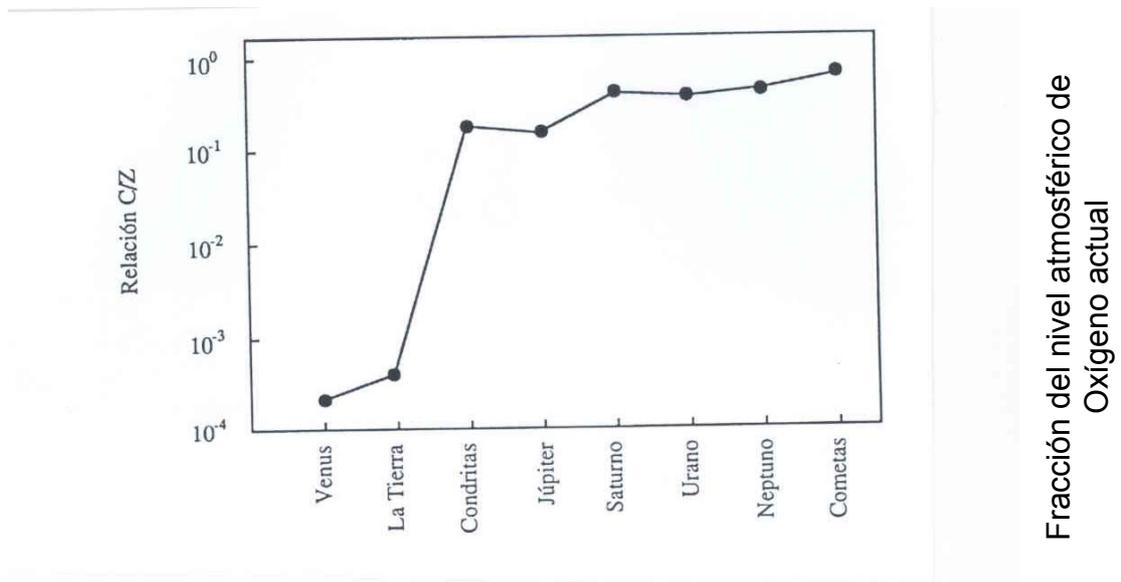


Figura 12. El nivel atmosférico de oxígeno ha aumentado durante los últimos 2 Ga. El aumento rápido alrededor de 2 Ga se interfiere a partir de datos geoquímicos y paleontológicos. La forma de la curva entre 1,9 Y 0,5 Ga se desconoce. Adaptado de Runnegar (1991).

prolongación de las biosíntesis de ácidos grasos saturados o la respiración oxigénica como modificación de cadenas de transporte electrónico anaeróbicas -es decir, con aceptores finales de electrones diferentes al oxígeno.

Hemos de considerar también una intervención indirecta del oxígeno en la evolución del metabolismo. El cambio redox ambiental afectó la asequibilidad de ciertos nutrientes minerales. Tal es el caso del cobre. En ausencia de oxígeno este metal sería casi imposible de conseguir ya que su solubilidad es extraordinariamente baja. Las metaloproteínas de los primeros organismos aneróbicos serían preferentemente compuestos de metal y azufre, como en las ferredoxinas o las nitrogenasas. Las agrupaciones ferrosulfuradas -recordemos a Wächtershäuser- deben ser reliquias de un metabolismo antiguo. Las cuproproteínas, en cambio, son desconocidas entre los anaeróbicos estrictos. La bioquímica de estos

microorganismos refleja pues la asequibilidad de los metales de transición durante la evolución en el Arcaico y el inicio del Proterozoico. Las cuproproteínas, como la plastocianina, son innovaciones posteriores a la aparición de la fotosíntesis oxigénica. Resulta especialmente sugerente el hecho de que una cuproproteína sea un componente imprescindible de la citocromo oxidasa, el último eslabón de la cadena respiratoria, esencial para el uso del oxígeno.

Durante el curso de la evolución se han desarrollado muchos mecanismos de defensa contra los efectos nocivos del oxígeno molecular en el interior celular. Uno de los más conocidos es la superóxido dismutasa que convierte el radical superóxido en peróxido de hidrógeno. Las catalasas transforman después el peróxido en agua y oxígeno molecular. Las peroxidasas pueden destruir peróxidos combinándolos con sustratos orgánicos. Se supone que todos estos sistemas enzimáticos son antiguos, al menos en sus versiones más simples, ya que fueron la respuesta a la transformación del ambiente producida por la fotosíntesis oxigénica aparecida hace más de 2,7 Ga.

Para algunos es extraño y asombroso que la vida apareciese muy rápidamente en el planeta pero que la primera célula eucariótica tardase unos mil trescientos millones de años en formarse y aún tuvieran que pasar otros dos mil millones de años para que emergieran los primeros organismos pluricelulares. Muchas veces se ha implicado al oxígeno en este asunto porque hay una buena correlación entre el aumento del nivel de oxígeno y la aparición de los eucariontes y entre el momento de alcanzarse la concentración actual y el origen de los seres pluricelulares (compárense las figuras 3 y 8). La reliquia más antigua de una célula eucariótica que hoy conocemos es el resto fósil de *Grypania*, un alga que habitó el planeta hace, al menos, 2,1 Ga. Runnegar ha descrito estos fósiles y ha postulado su carácter eucariótico basándose en su tamaño, mucho mayor que el de una bacteria y similar a algas eucarióticas actuales. Desgraciadamente, teniendo como único criterio el morfológico todavía debemos ser cautos. Hace poco se ha descubierto una bacteria, muy próxima al género *Clostridium* pero que tiene un tamaño gigantesco, ¡varias veces mayor que un paramecio!

En cuanto a la posible correlación entre oxígeno y multicelularidad conviene recordar que la matriz o armazón más importante en el sostén estructural de los animales es el colágeno, un producto del metabolismo aeróbico. En efecto, el colágeno es una proteína rica en prolina cuya estructura final depende críticamente de la hidroxilación de estos aminoácidos. La síntesis de hidroxiprolina es una modificación postraduccional en la que el oxígeno es el sustrato de la reacción. Un metabolismo desarrollado, pues, en los últimos 2 Ga.

También en las paredes de las células de plantas hay proteínas estructurales ricas en hidroxiprolina y la lignina, componente mayoritario de la madera, es un producto del metabolismo aeróbico.

La paradoja del enzima más abundante

La mayoría del dióxido de carbono que actualmente es incorporado a la biosfera en forma de biomasa lo hace a través de la reacción catalizada por la rubisco. Éste es el nombre abreviado del enzima ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa, probablemente la proteína más abundante del mundo. La rubisco cataliza la reacción entre una molécula de dióxido de carbono y otra de ribulosa-1,5-bisfosfato para dar dos moléculas de 3-fosfoglicerato. Una intrincada red de reacciones organizada cíclicamente -el ciclo reductivo de las pentosas o de Calvin- permite por un lado la regeneración del sustrato ribulosa y por otro la síntesis neta de carbohidratos. Uno de los fenómenos más chocantes en relación a la rubisco es que también cataliza la oxigenación de la ribulosa -recuérdese el nombre, no sólo carboxilasa sino también oxigenasa. Los productos son una molécula de 3-fosfoglicerato -que sigue el ciclo de Calvin- y otra de 2-fosfoglicolato. Esta molécula de dos carbonos es metabolizada por una serie de complicadas reacciones -la ruta de la fotorrespiración- que alivian lo que de otra forma sería un auténtico desastre de rendimiento energético. Se ha calculado que la fotorrespiración puede reducir la eficiencia de la fijación fotosintética hasta en un 50 por ciento.

Realmente la ruta fotorrespiratoria ha devanado los sesos de más de un bioquímico -por no recordar a todos los estudiantes que la han de «sufrir»- en busca de un significado metabólico. Como siempre si la cuestión no se enfoca evolutivamente difícilmente hallaremos una respuesta satisfactoria. No cabe duda que rubisco es un enzima antiguo y que el centro catalítico para el mecanismo de la reacción de carboxilación se forjó en épocas en las que no había oxígeno y abundaba el dióxido de carbono. Quizá la rubisco catalizaba ya la mayoría de la fijación carbono de la biosfera 1 Ga antes del enriquecimiento en oxígeno de la atmósfera terrestre, cuando el nivel de dióxido de carbono era unas cien veces superior al actual. Hoy sabemos con detalle que el oxígeno molecular se une al mismo sitio que el dióxido de carbono y el enzima no puede ejercer ningún control sobre esta unión. Es decir, la oxigenación o la carboxilación de la ribulosa depende sólo de la proporción de los dos gases en el

ambiente. La comparación filogenética de distintas rubiscos demuestra que la evolución ha hecho lo posible por optimizar el enzima en favor de la carboxilación pero que la propia estructura de la proteína impone un límite que se debe haber alcanzado ya. La creatividad evolutiva ha emprendido otros caminos para aliviar la ruina fotorrespiratoria. Se conocen fósiles de plantas (4 de hace unos nueve millones de años. En estas plantas se han empezado a combinar las estrategias bioquímicas y anatómicas para enriquecer en dióxido de carbono y empobrecer en oxígeno las células que contienen la rubisco. Otra solución similar es la adoptada por las plantas crasuláceas. Actualmente, el 15 por ciento de las plantas terrestres son C4 o crasuláceas. Las especulaciones sobre el futuro de la rubisco dependen mucho de los modelos sobre los cambios en la composición química de la atmósfera. Existe una tendencia histórica de disminución del nivel de dióxido de carbono en la atmósfera. Las diferentes estimaciones indican que faltan entre 100 Y 1.000 millones de años para llegar al punto en el que la cantidad de dióxido de carbono será tan baja que la fotosíntesis basada en la rubisco será inviable.

Las peripecias evolutivas de la rubisco se parecen a las de otro enzima esencial para la autotrofia. La nitrogenasa cataliza la reducción del nitrógeno gas a amoníaco, una forma del nitrógeno incorporable a la materia orgánica. Este enzima es patrimonio exclusivo de los procariontes y muestra la particularidad que se inactiva por oxígeno. Es decir, la nitrogenasa se diseñó en un planeta anóxico y la evolución, por razones que desconocemos, ha sido incapaz de adaptarla a una atmósfera oxigenada. La incompatibilidad entre la nitrogenasa y el oxígeno ha llevado a una plétora de soluciones diversas: diferenciaciones celulares, estrategias ecológicas o trucos bioquímicos que han atenuado el problema.

Nuestros orígenes: simbiosis, sexo y muerte

Los seres humanos hemos puesto la etiqueta de «superiores» a muchos de los organismos pluricelulares que pueblan la Tierra. Quizás la única explicación a ello sea porque estamos incluidos en esa categoría. No hay razones bioquímicas que justifiquen la supuesta superioridad. Los seres pluricelulares son la historia recientísima de la vida. Aparecieron súbitamente hace unos seiscientos millones de años cuando todo el metabolismo energético y los mecanismos genéticos estaban archiexplorados y optimizados. La multicelularidad vino precedida de la formación de la célula eucariótica, algo así como una pequeña comunidad

bacteriana que comparte intereses genéticos. La organización eucariótica no aporta nada nuevo en cuanto a mecanismos de captación energética. Más bien al contrario, la fotosíntesis oxigénica y la respiración aeróbica ya estaban inventadas. Todo lo que se incorpora son nuevas formas de gastar energía: sistema de endomembranas, citoesqueleto, tráfico de vesículas, etc.

Margulis ha impulsado en la segunda mitad de este siglo una auténtica revolución en las teorías sobre el origen de la célula eucariótica. Sus propuestas y predicciones de los años sesenta sobre el origen procariótico de cloroplastos y mitocondrias se han visto confirmadas por un alud de datos bioquímicos y genéticos. Es casi imposible hoy en día imaginar un origen diferente para los orgánulos energéticos. Muy probablemente los peroxisomas también son antiguas bacterias y Margulis defiende con entusiasmo que incluso los orgánulos de la motilidad son reliquias de espiroquetas. La explotación de orgánulos y bacterias por parte de organismos actuales puede suministrar claves sobre los mecanismos que se encuentran detrás de esas indigestiones beneficiosas. Si las grandes almejas que medran en las proximidades de las fuentes termales submarinas fijan dióxido de carbono usando sulfuro de hidrógeno como fuente de electrones y de energía es por la simbiosis que han establecido con las bacterias quimiolitotróficas que habitan en sus poderosas branquias. Cuando una célula del zooplancton o un molusco sacogloso retienen cloroplastos en su interior para sacar beneficio de la fotosíntesis -merced a que la digestión de las algas que ingieren es muy lenta y se efectúa en un compartimento casi transparente- estamos asistiendo a un fenómeno que ha sido una constante en la historia de la vida. Me pregunto si en un futuro lejano los libros de texto de biología -si los hay- explicarán la fotosíntesis de las bacterias, las plantas, las algas y los moluscos.

La simbiosis y la fusión de genomas diferentes durante la reproducción sexual son sin duda mecanismos biológicos que han acelerado la evolución en los últimos mil millones de años. La combinación de sexo y muerte- las chapuzas evolutivas más logradas según Jacob- en los ciclos vitales de los eucariontes ha compuesto algo así como una comedia de Woody Allen de dimensiones geológicas en la que nosotros somos unos actores que acaban de entrar en escena y todavía no han aprendido su papel...