

Omnis
cellula



Secció d'Estudiants

II SIMPOSI OMNIS CELLULA

Desembre '05



Origen de la Vida i Evolució

Amb la col·laboració de:



UNIVERSITAT DE BARCELONA



Facultat de Biologia



El origen de la vida

Antonio Lazcano

Universidad Nacional Autónoma de México

Las grandes lagunas que existen en la descripción de la Tierra primitiva han provocado discusiones considerables sobre los procesos que llevaron al origen de la vida, pero la idea del origen heterótrofo de los primeros organismos a partir de una sopa primitiva sigue siendo la posibilidad más adecuada. Los modelos geofísicos más recientes sugieren que había más hidrógeno libre del que se había supuesto hasta hace una década, lo que apoya la idea de que a la contribución de compuestos orgánicos extraterrestres y procedentes de la síntesis en fuentes hidrotermales, habría que añadir de nuevo la formación de moléculas orgánicas en ambientes terrestres reducidos. Aunque cada día se refuerza más la posibilidad de un mundo de RNA, la transición de la sopa primitiva a una biosfera que dependiera de poliribonucleótidos catalíticos y replicativos sigue siendo problemática. Esto constituye el estímulo fundamental para pensar en alternativas basadas en análogos de ácidos nucleicos, es decir, los llamados mundos de pre-RNA.

Antonio Lazcano

Antonio Lazcano és llicenciat en Biologia per la Facultat de Ciències de la Universitat Nacional Autònoma de Mèxic i doctorat en Ciències per la mateixa facultat. Ha publicat nombrosos treballs d'investigació a revistes internacionals sobre l'origen i l'evolució de la vida. És autor de tres llibres (El Origen de la Vida, La Chispa de la Vida, i La Bacteria Prodigiosa) i coautor de cinc textos de ciències naturals.

Ha sigut ponent d'unes 500 conferències de divulgació, és autor de més de 100 assaigs i articles de divulgació científica i ha participat en la filmació de pel·lícules per a la NASA. L'any 1991 va rebre la Primera Medalla a la Investigació Biològica Alfonso L. Herrera. Durant 1997-1998 va formar part del Comitè Científic organitzat per la NASA per supervisar la creació de l'Astrobiology Institute, que recull els millors laboratoris dels EUA dedicats a l'estudi de l'origen de la vida. A l'actualitat és President de la International Society for the Study of the Origins of Life, essent el primer llatinoamericà en arribar a aquest càrrec i Fellow de la NASA NSCORT (Universitat de Califòrnia, San Diego).

Searching for life in a big, big Universe

Radu Popa

University of Portland, EUA

The quest for life in the Universe has unprecedented challenges. The Universe is so vast and so diverse extraterrestrial life can only be far far away and hard to identify. Though astrobiologists have to have an open mind, searching for ET life cannot be random. The vastness of the Universe almost guarantees failure in a random search. We have to describe life apart from its earthly composition, to understand what keeps life working and how natural laws pushed life into physical existence. Xenobiology studies: the organization of life; regulation in complex dynamic systems; energy balance and energy flux; bioinformation and handedness. In the future we need: more instruments probing life at angstrom scale, life simulations and better modeling capabilities. Understanding early life also requires stronger ties between the Theory of Information and Thermodynamics and between Qualitative Dynamics and Chaos theory. Using such knowledge, scientists of the future will develop new experimental principles and new instruments to detect ET life (i.e. the tricorders of our future).

Radu Popa

Radu Popa has degrees in Ecology, Microbiology, Biogeochemistry from the University of Bucharest, the American University and the University of Cincinnati, respectively. He made his Post Doc at the California Institute of Technology and the Jet Propulsion Laboratory (NASA), where he worked in the Group for Life Detection. He has been Research Professor at the University of Southern California. Presently, he is Associate Professor at Portland State University. He teaches: Microbiology, Biogeochemistry and Astrobiology. Dr. Popa is interested in Biogeochemistry and Xenobiology. His research projects are focused on magnetic bacteria, the origin and evolution of early life and mechanisms of biomineralization. He has one book published, *Between necessity and probability - Searching for the definition and origin of life* (Springer-Verlag), and one textbook in preparation: *Geobiology and Astrobiology* (Blackwell).

Algunas ideas sobre el origen y los mecanismos que rigen la evolución de los virus

Santiago F. Elena

Institut de Biologia Cel·lular i Molecular de Plantes CSIC-UPV

Entender el origen y evolución de los virus representa uno de los mayores retos a los que se enfrenta la Biología moderna. Nada sabemos sobre el origen primordial de los virus, quedando toda afirmación en el terreno de la pura conjetura. En esta charla repasaré, brevemente, las tres ideas en torno a las cuales gira el debate sobre su origen: (1) son parásitos intracelulares simplificados, (2) surgieron a partir de componentes celulares y (3) tienen un origen anterior a la célula, en un putativo primigenio mundo del RNA, y han coevolucionado con ésta.

En los últimos años hemos avanzado considerablemente en nuestra comprensión de los mecanismos genético-poblacionales y ecológicos que gobiernan la enorme variabilidad y capacidad de adaptación viral. Repasaremos algunos de estos avances, prestando especial atención al efecto que la mutación, la selección natural y la deriva genética ejercen sobre las siempre variables poblaciones virales.

Santiago F. Elena

Santiago F. Elena és doctor en Ciències Biològiques per la Universitat de València (1995). Ha realitzat estades de recerca a la University of California San Diego i al Centre d'Ecologia Microbiana de la Michigan State University. En tornar dels Estats Units es va incorporar com a professor ajudant a la Universitat de València, on posteriorment va obtenir una plaça de professor titular de l'àrea de Genètica. Des del juliol del 2002 és investigador científic del CSIC a l'IBMCP. Actualment és el director del Departament de Biologia de l'Estrès de l'IBMCP. És membre de les societats espanyoles de Virologia, Genètica i Biologia Evolutiva així com de l'American Association for the Advancement of Science, la American Society for the Study of Evolution i la Society of Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics of Infectious Diseases. És autor de nombrosos treballs d'investigació publicats en revistes internacionals de prestigi. La seva recerca se centra en l'estudi dels mecanismes que generen i mantenen l'enorme diversitat genètica dels microorganismes i més concretament, dels virus d'RNA.

Evolució microbiana: de l'avantpassat comú universal a la corona dels protists

Ricard Guerrero

Departament de Microbiologia, Universitat de Barcelona

Fa 3000 milions d'anys (Ma), la vida canvià el color dels mars interiors; en fa 2000, la composició de la atmosfera; en fa 1000, el clima. Tots aquests profunds canvis han estat el resultat de l'activitat dels microorganismes. Els genomes de tots els organismes actuals són el resultat de 4000 Ma d'evolució. La continuïtat i unitat de la vida que coneixem es posa de manifest en la uniformitat dels sistemes genètics i de la composició molecular dels organismes. Les primeres formes de vida van ser les cèl·lules procariotes, que durant el 85% d'història de la vida van ser els únics habitants de la Terra. Les plantes i animals van emergir d'un món microbià i encara mantenen un estret vincle de dependència amb els microorganismes. La vida cel·lular no solament començà amb els microorganismes procariotes, sinó que la seva continuïtat depèn absolutament d'ells, que són ubics. Aquesta ubiqüitat dels microorganismes es basa en cinc característiques principals: (i) la seva petita mida, que els permet una gran capacitat de dispersió; (ii) la seva variabilitat adaptativa, que els permet ocupar nínxols ecològics molt diversos; (iii) la seva flexibilitat metabòlica, que els permet tolerar i adaptar-se ràpidament a condicions ambientals desfavorables; (iv) la seva plasticitat genètica, que els permet recombinar i recol·lectar els caràcters favorables; i (v) la seva capacitat d'anabiosi (amb formes no actives), que els permet persistir durant llarg temps i adaptar-se a condicions ambientals canviants. Els canvis genòmics en l'evolució microbiana operen per dos mecanismes, intracel·lular i intercel·lular. Els processos intracel·lulars inclouen mutacions, amplificacions, delecions, etc., mentre que la principal font de canvi extrínsec (intercel·lular) és la transferència horitzontal, en què un microorganisme adquireix DNA d'altre(s) microorganisme(s). L'ambient, però, és allò que determina la supervivència i complexitat del genoma. L'evolució dels microorganismes, la més gran part dels quals no han deixat fòssils detectables amb les tècniques actuals, ha estat un problema irresoluble fins fa poc. Amb la utilització de les tècniques moleculars actuals podem començar a albirar el curs de l'evolució de molts grups microbians, la seva filogènia i potser el temps en què aparegueren determinats tàxons, activitats metabòliques i/o genomes.

Ricard Guerrero

Doctor en Ciències per la Universitat de Barcelona, UB (1970). Catedràtic de Microbiologia de la UB. És Secretari Científic de l'Institut d'Estudis Catalans.

Fou president de la Societat Catalana de Biologia i vicepresident de la Societat Espanyola de Biotecnologia. Va ser president del 15è Congrés de Metges i Biòlegs de Llengua Catalana (1996) i representant espanyol al ICOME (International Committee for Microbial Ecology). Membre del COBIOTECH (Committee for Biotechnology) de l'International Council of Scientific Unions. President de la Fundació Alsina i Bofill.

Els seus estudis sobre l'ecologia microbiana de les comunitats fotosintètiques anaeròbiques de l'àrea càrstica del llac de Banyoles i dels tapissos microbians del delta de l'Ebre han contribuït de forma destacada al coneixement de les primeres etapes de les comunitats de microorganismes que van aparèixer a la Terra i al fet que la comunitat científica internacional estudiï aquest tipus d'ecosistema.

Genómica y evolución en plantas. Una perspectiva estructural i funcional

Marcos Egea

Escuela Técnica Superior de Ingeniería Agronómica. Universidad Politécnica de Cartagena

Uno de los mecanismos más importantes de la evolución es la duplicación de genomas. Al duplicarse los genes, se produce una situación en la que dos genes parálogos pueden evolucionar a adquirir funciones nuevas, desaparecer o mantener una parte de las funciones del gen ancestral. El estudio detallado de genómica física ha permitido identificar los segmentos conservados entre especies de una familia o de familias diversas, lo que ha permitido avanzar mucho en el trasvase de conocimiento de unas especies a otras. Un ejemplo de conservación de función entre dos ortólogos ocurre con el gen *lateral supressor* de tomate, cuya función es la activación del crecimiento de tallos laterales. Dicho gen se encuentra conservado en función en el arroz, donde el gen *monoculm1* es responsable del ahijamiento, proceso por el que se produce una raíz adventicia que da lugar a una plántula nueva.

Aunque en muchos casos, los genes ortólogos mantienen su función, no siempre es así. Las flores de angiospermas se construyen en base a un modelo combinatorio en el que tres funciones génicas, conocidas como A, B y C controlan la identidad de los órganos florales. Así A produce sépalos, A y B pétalos, B y C estambres y C carpelos. Los genes *agamous* y *plena* de *Arabidopsis* y *Antirrhinum*, son los genes canónicos responsables de la función C en dichas plantas. Sin embargo los experimentos de comparación de secuencias genómicas demuestran que el verdadero ortólogo de *agamous* es *farinelli*, un gen cuyas funciones según la pérdida de función en *Antirrhinum* están ligadas a la producción de polen. El proceso evolutivo ha llevado de forma estocástica a que en una duplicación previa a la especiación de *Antirrhinum* y *Arabidopsis*, un ortólogo mantuviese funciones y se crease una subfuncionalización en *Antirrhinum*.

Un aspecto de la evolución que merece la pena definir es, que ocurre por presión sobre el fenotipo, y la relación fenotipo genotipo es la que realmente está bajo selección. Un carácter que tiene una importancia especial es la capacidad de adaptación o plasticidad fenotípica. Un grado alto de plasticidad fenotípica puede llevar a que se produzca adaptación a ambientes diversos sin que se produzca selección. La pregunta es si la plasticidad fenotípica, que por tanto tendría profundas implicaciones a nivel de adaptación y especiación es un carácter, si está bajo presión evolutiva y cual es su base genética. En experimentos de competencia intraespecífica, vemos que en plantas de *Antirrhinum*, existen dos etapas con procesos de plasticidad opuestos. Durante la etapa vegetativa, la competencia por recursos lleva a una disminución del tamaño de los órganos manteniendo el número de órganos producidos. Por el contrario, durante el desarrollo floral, el tamaño de los órganos es invariable, modificándose el número de órganos producido. Estos resultados sugieren que la plasticidad fenotípica es un carácter bajo control genético, por tanto bajo presión evolutiva, con un carácter modular, y proponemos que genéticamente se encuentra aguas debajo de la identidad de órganos.

Marcos Egea

Llicenciat en Biologia per la Universitat de Múrcia (1987). Ha treballat a la Ben-Gurion University of the Negev, Israel (1987-92). És Doctor per aquesta mateixa universitat amb un treball sobre el desenvolupament del fruit del tomàquet. Realitzà el Postdoctorat al Haifa Israel Institute of Technology i al Max-Planck Institute Züchtungsforschung en genètica del desenvolupament de plantes. Actualment, és Professor Titular de Genètica a la Universitat Politècnica de Cartagena. Ha publicat nombrosos articles en el camp de la Genètica de plantes.

L'especiació per hibridació

Lluís Serra

Grup de Biologia Evolutiva. Departament de Genètica. Universitat de Barcelona

Els híbrids s'havien considerat com genotips amb baixa eficàcia biològica fins que es va introduir el concepte biològic d'espècie. La poliploidia ha sigut molt important en l'evolució de les plantes superiors. Moltes fanerògames són al·lopoliploides, combinant en un mateix genoma nuclear els genomes diploides de dues o més espècies ancestrals. L'origen de noves espècies mitjançant l'especiació per hibridació homoploide planteja més dificultats teòriques i exigeix el desenvolupament de mecanismes d'aïllament reproductiu en simpatria. Experiments recents, però, demostren que aquest mecanisme d'especiació és més freqüent a la natura del que es pensava. L'hibridació homoploide ha facilitat la divergència ecològica en algunes espècies vegetals. En els animals, aquest tipus d'especiació ha sigut promogut per la capacitat dels híbrids d'infestar altres espècies d'hoste. L'evolució per hibridació està correlacionada amb reestructuracions importants del genoma. La mobilització d'elements transposables després de l'hibridació podria ser una de les causes d'aquesta inestabilitat genètica.

Lluís Serra

Lluís Serra és Catedràtic de Genètica de la Universitat de Barcelona, on imparteix les assignatures de Genètica i Origen de la Vida i Evolució. Ha sigut Cap d'Estudis i Degà de la Facultat de Biologia i Vicerector de la UB. Actualment és President de la "Sociedad Española de Genética" i membre del comitè editorial de la revista "Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research". Ha publicat més de noranta articles científics en revistes de prestigi internacional. S'ha especialitzat en genètica de poblacions i actualment la seva línia de recerca es basa en l'estudi de la genètica evolutiva d'espècies colonitzadores i en l'anàlisi dels polimorfismes cromosòmics de *Drosophila*, com a marcadors genètics del possible canvi climàtic global del planeta.

Illes del passat: l'evolució en acció

Salvador Moyà Solà

Institut de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell

Si una experiència concreta va tenir una gran influència en el pensament de Charles Darwin aquesta va ser, sense cap dubte, entrar en contacte amb les illes Galàpagos.

En el seu llibre "El viatge del Beagle" C. Darwin va escriure: "Aquí, tant en l'espai com en el temps, tenim la sensació que estem un poc més a prop de aquest gran fenomen, aquest misteri dels misteris, que es l'aparició de nous éssers vius sobre la terra". Charles Darwin ho va escriure el mes de setembre del 1835, mentre era a les illes Galàpagos. És evident que les illes, la seva fauna i flora, van tenir una influència capital en el desenvolupament de la Teoria de l'Evolució de Darwin.

Les illes són més relativament tancats, que han estat definits per molts autors com a laboratoris de l'evolució. Els motius d'aquesta definició són ben clars. Per una banda, les illes tenen ecosistemes simples amb biotes poc diverses, fet que facilita la comprensió de les interrelacions entre els seus components. Per una altra, les illes són unitats evolutives discretes i independents que es poden comparar tantes vegades com illes s'estudiïn. Finalment, alguns dels paràmetres ecològics que intervenen en cada cas són coneguts, com per exemple l'absència de depredadors terrestres, la limitació de recursos tròfics i superfície, i en alguns casos, l'unitat de l'evolució (individu, població). Aquests fets fan que cada illa pugui ser considerada com un experiment evolutiu, en el qual s'és capaç de controlar algunes variables, contrastant el resultat tantes vegades com illes es puguin estudiar.

Un dels grans problemes de l'estudi del fenomen de l'evolució és que observar-la en acció és molt difícil. Malauradament, la vida mitjana de l'observador (naturalista) és massa curta comparada amb el temps evolutiu. Per molt bona salut que l'investigador tingui, necessitem de la perspectiva temporal més àmplia que ens ofereix la paleontologia, per tal d'estudiar l'evolució i els seus mecanismes. D'aquesta manera, la dimensió temporal que ens ofereixen les illes fòssils representa una potent eina per entendre el fenomen de l'evolució.

L'estudi de l'evolució de les faunes de les illes fòssils del mediterrani ens permet aclarir qüestions tan rellevants com, per exemple, si al darrera dels presumptes models evolutius gradual i puntuat hi ha veritablement mecanismes evolutius diferents, com alguns autors han pretès, o bé entendre el paper fonamental que en l'evolució juga l'energia.

Salvador Moyà Solà

Salvador Moyà Solà és Doctor en Ciències Geològiques per la Universitat Autònoma de Barcelona. Des del 1983 és investigador a l'Institut de Paleontologia M. Crusafont de Sabadell.

La seva recerca s'ha centrat en dos camps: l'evolució dels mamífers en condicions d'insularitat i l'evolució dels antropoides del Neogen d'Euràsia, i en particular, de Catalunya. Els resultats de la recerca han estat objecte de més de 200 publicacions entre articles científics i llibres; ha participat en més de 30 projectes de recerca i congressos i ha dirigit nombroses excavacions paleontològiques entre les quals destaquen les del jaciment de Can Llobateres (Sabadell) i actualment dirigirà les del Barranc de Can Vila 1 (Hostalets de Pierola). Actualment és membre del projecte internacional de recerca anomenat "Researching Hominid Origins Initiative" de la National Science Foundation dels EUA, coordinat per T. D. Withe i F.C. Howell de la Universitat de Califòrnia a Berkeley. Dirigeix el projecte SOMHI que té com a objectiu la recerca dels orígens i evolució dels grans antropomorfs vivents basat en l'extraordinari registre fòssil de Els Hostalets de Pierola (Anoia, Barcelona).

Lliçons de l'estudi de la variació genètica humana: de la reconstrucció de la història a la comprensió del genoma.

Jaume Bertranpetit

Unitat de Biologia Evolutiva, Universitat Pompeu Fabra

L'anàlisi genètica és una eina poderosa per entendre l'evolució ja que és possible reconstruir en el passat quan i com es va produir una determinada quantitat de diversitat genètica (com per exemple, l'existent entre les poblacions humanes actuals o les que els humans tenim respecte als ximpanzés). Això és possible gràcies al fet que tenim un bon coneixement de la dinàmica del genoma, és a dir, de quins canvis es produeixen en el genoma i a quina velocitat. Així, considerem el genoma com un element dinàmic, i la diversitat entre genomes com a resultat d'un procés evolutiu que podem reconstruir. A més, la immensitat del genoma ens permet analitzar diferents regions segons les preguntes proposades: l'origen de la humanitat moderna o la divergència amb altres espècies properes. Tot això es basa en l'estudi dels genomes actuals, ja que són els disponibles, als quals, parcialment, podem afegir i contrastar la informació que proporciona el DNA antic.

Respecte a la separació del llinatge humà, dades genètiques recents apunten a un temps d'especiació llarg, lluny de la visió d'una separació puntual, delimitable en el temps.

Respecte a l'origen de la humanitat moderna, l'acumulació d'informació ha superat els treballs pioners sobre DNA mitocondrial, amb molta i molt diversa informació genètica que insisteix sobre les mateixes conclusions: l'origen africà i recent de la humanitat actual. Els treballs presents i futurs podran donar més detalls sobre aspectes més concrets, com les rutes d'expansió de les poblacions originals o les grandàries de població.

Les dades comparatives ens ofereixen, a més la possibilitat d'entendre amb un detall inesperat la dinàmica i la funcionalitat del genoma: l'estudi comparat de genomes, de fet, és un estudi funcional en el qual ens aprofitem de les mutacions produïdes en el transcurs del temps i dels seus efectes fenotípics, i que ens permet reconèixer elements funcionals inesperats en el genoma.

Podem, a més començar a reconstruir quines són les bases genètiques que ens van fer humans i quan, en el temps, aquests canvis van produir-se. Sens dubte el coneixement del genoma ens depara encara moltes sorpreses per comprendre detalladament els nostres orígens i la nostra singularitat específica.

Jaume Bertranpetit

Jaume Bertranpetit és Catedràtic de Biologia de la Universitat Pompeu Fabra (Barcelona). Dirigeix la Unitat de Biologia Evolutiva de la Facultat de Ciències de la Salut i de la Vida d'aquesta universitat. Anteriorment va ésser Catedràtic de la Universitat de Barcelona. El seu camp de recerca és la genètica de poblacions humanes, l'evolució molecular i la interacció de la biologia evolutiva humana amb altres disciplines. Ha publicat més de 220 treballs d'investigació. Membre de l'Institut d'Estudis Catalans i de nombroses organitzacions internacionals.

La seva recerca es centra en la comprensió de la diversitat genòmica en els humans i els altres primats superiors. Des de la descripció dels processos evolutius es pretén passar a la comprensió dels mecanismes evolutius, i finalment, a una explicació dels fenòmens observats. L'escala a la qual observem els processos pot ser poblacional, global o entre espècies. L'estudi de les diferents regions genòmiques ens pot dur a la comprensió dels mecanismes que hi generen variació. Entre la variació genètica analitzada, analitzem la diversitat d'SNPs i l'estructura de la variació en el genoma i la malaltia.

L'astrobiologia i l'estudi de l'aparició de la vida a l'Univers

Antonio Lazcano

1. INTRODUCCIÓ

Temps abans que Jean-Baptiste de Lamarck introduís la idea de la generació espontània a la biologia evolutiva per tal d'explicar la primera aparició de vida, tant científics com filòsofs (Lazcano, 2001) havien discutit, a voltes amb un detall considerable, la possibilitat que altres planetes estiguessin habitats. La majoria de les vegades es tractava d'especulacions que s'assentaven sobre la idea d'un univers uniforme però amb cap o poques bases empíriques. Avui en dia, les nostres aproximacions al sorgiment de la vida a l'Univers han canviat de manera espectacular; ni la formació dels planetes ni l'origen de la vida no són considerats el resultat d'esdeveniments inescrutables i atzarosos, sinó més aviat la conseqüència natural d'esdeveniments evolutius. La interconnexió entre aquests dos processos és evident: comprendre la formació dels planetes és de vital importància per a la nostra comprensió sobre l'ambient terrestre primerenc i, en conseqüència, sobre l'origen dels sistemes vius.

Tot i que és temptador assumir que l'aparició de la vida és un procés inevitable que s'esdevé contínuament per tot l'Univers, encara està per demostrar que existeixi (o hagi existit) en altres llocs que no siguin la Terra. Amb l'excepció de Mart i d'algunes especulacions sobre Europa, les perspectives que hi hagi vida en el nostre Sistema Solar han disminuït. Malgrat que hi ha proves que l'ambient marcià primerenc era temperat i podria haver estat semblant a la Terra primitiva, avui la superfície de Mart és un desert absolutament glaçat, banyat constantment per una radiació ultraviolada de longitud d'ona curta. Aquest ambient altament oxidant ha fet que qualsevol hipotètica biosfera s'extingís o l'ha limitada a uns pocs nínxols soterrats sota la superfície, on sembla ser que hi ha aqüífers de salmorres. De fet, el balanç de proves suggereix que la vida en el nostre sistema planetari està confinada al nostre planeta. Les discussions encetades arrel de l'anunci que el meteorit Allan Hills 84001 duia restes de vida marciana antiga (McKay et al., 1996) palesaren que manquem d'un consens ben definit quant als criteris pels quals poder reconèixer ràpidament proves d'activitat biològica extraterrestre.

El reconeixement que els impactes de meteorits podrien haver portat a un intens intercanvi d'ejeccions rocoses entre els planetes interns durant les primeres fases del Sistema Solar ha portat a alguns científics a discutir la possibilitat que la vida en el nostre planeta tingués un origen últim a Mart (Nisbet i Sleep, 2001). És força divertit veure que les discussions sobre la panspèrmia, és a dir la transferència d'organismes d'un planeta a un altre, ressusciten periòdicament sense aportar cap explicació detallada dels darrers mecanismes que poden haver dut a l'aparició de vida en ambients extraterrestres habitables. És cert que l'elevada resistència als rajos UV de diferents espècies procariotes en les baixes temperatures de l'espai profund, la probabilitat de transport artificial o dirigit de microorganismes a través de sondes enviades a altres cossos al Sistema Solar, i el reconeixement de l'origen marcià d'alguns meteorits han donat un suport addicional a la hipòtesi de la panspèrmia (Horneck, 1998). Tanmateix, això només situa el problema en un altre lloc, i la majoria d'investigadors prefereixen estudiar l'origen de la vida en el marc històric de l'anàlisi evolutiva que assumeix que aquesta tingué lloc a la Terra.

2. L'ANTIGUITAT DE LA VIDA A LA TERRA

Tal i com han demostrat els recents debats, la determinació de l'origen biològic del que han estat considerades les primeres traces de vida pot esdevenir un assumpte més aviat conflictiu (van Zullen et al., 2002). El registre geològic de l'Arqueà primerenc és encara més escàs, i la majoria de les roques que s'han preservat han sofert metamorfosis en una extensió considerable. Tanmateix hi ha proves que la vida va sorgir a la Terra tan aviat com fou possible. S'ha discutit (Brasier et al., 2002) l'origen biològic de les microestructures interpretades com remanents de cianobacteris en els sediments d'Apex de $3,5 \times 10^9$ anys d'antiguitat de la formació australiana Warrawoona (Schopf, 1993). Tot i que és possible que l'origen últim d'alguna d'aquestes estructures pugui ser explicat mitjançant processos no biològics, d'altres estan clarament dotades de característiques diagnòstiques de comunitats microbianes associades a un sistema de fons marí hidrotermal.

Així doncs, malgrat que tradicionalment s'ha assumit que l'origen i l'evolució primerenca de la vida implicà diversos bilions d'anys (Oparin, 1938; Huang, 1959; Cloud, 1968; Dickerson, 1978), aquestes visions ja no són sostenibles. Si bé és cert que no és possible assignar una cronologia precisa a l'aparició de la vida, en els darrers anys s'han reduït considerablement les estimacions sobre el temps necessari perquè es doni tal esdeveniment. Generalment es considera que el planeta romangué fos durant diversos centenars de milions d'anys després de la seva formació ara fa $4,6 \times 10^9$ anys (Wetheril, 1990), i que el darrer augment dels impactes podria haver consumit els oceans i destruït tota la vida en els planetes fa $3,8 \times 10^9$ anys (Sleep et al, 1989). No obstant això, hi ha proves paleontològiques convincents que indiquen que comunitats microbianes molt diverses eixiren durant l'Arqueà primerenc i mitjà (Nisbet i Sleep, 2001; Schopf, 2002; Van Kranendonk, 2002).

Aquest desenvolupament tan ràpid explica l'escala de temps relativament petita requerida per l'origen i l'evolució primerenca de la vida a la Terra, i suggereix que el factor crític podria haver estat la presència d'aigua líquida, cosa possible un cop la superfície terrestre es refredà. Però fins ara no se sap si el sorgiment de la vida terrestre era un esdeveniment probable perquè el rol de la casualitat en l'evolució química estava fortament constret per les condicions ambientals i/o les propietats inherents als sistemes químics prebiòtics, o si nosaltres som l'únic resultat d'una sèrie d'esdeveniments a l'atzar poc probables.

3. EL REGISTRE FÒSSIL MOLECULAR

El coneixement que els gens i els genomes són uns documents històrics extraordinàriament rics dels quals es pot recuperar abundant informació evolutiva ha ampliat el nombre d'estudis filogenètics d'una manera insospitada. El desenvolupament de tècniques de seqüenciació d'àcids nucleics eficients, que ara permeten la seqüenciació ràpida de genomes cel·lulars, combinat amb l'auge simultani i independent de la ciència informàtica, ha portat no només a un creixement explosiu del nombre de bases de dades i nous i sofisticats enginyers per a la seva explotació, sinó també al reconeixement que diferents macromolècules podrien estar unides en qualitat de cronòmetres en la construcció de filogènies gairebé universals.

La cladística molecular podria proporcionar algunes claus d'alguns estadis molt primerencs de l'evolució biològica. Tanmateix, és difícil d'imaginar com l'aplicabilitat d'aquest enfocament pot estendre's més enllà d'un llinar que correspon a un període d'evolució cel·lular en el qual la biosíntesi proteica encara estava gestant-se. Els estadis més antics encara no són susceptibles d'anàlisis filogenètiques moleculars. Tot i que hi ha hagut avenços considerables en la comprensió dels processos químics que haurien tingut lloc abans del sorgiment dels primers sistemes vius, els inicis de la vida encara estan sumits en el misteri. Abordar el problema de forma cladística no és factible, ja que tots els possibles intermediaris que podrien haver existit antany fa temps que han desaparegut. La temptació de fer-ho d'una altra manera encara es resisteix més. A causa del gran forat que hi ha en les descripcions actuals de la transició evolutiva entre la síntesi prebiòtica de compostos bioquímics i el darrer ancestre comú de tots els éssers vius existents (Lazcano, 1994), és naïf provar de descriure l'origen de la vida i la naturalesa dels primers sistemes vivents a partir dels arbres filogenètics amb arrel disponibles.

No obstant, hi ha hagut diferents intents d'utilitzar dades macromoleculares per tal de donar suport a les demandes d'hipertermofília dels primers organismes vius i a la idea d'un origen calent de la vida. L'examinació de les branques procariòtiques dels arbres d'rRNA sense arrel ha suggerit que els ancestres tant d'eubacteris com d'arqueobacteris eren termòfils extrems, és a dir organismes que creixen òptimament a temperatures que van de 90°C en amunt (Achenbach-Richter et al., 1987). Sembla que les filogènies universals amb arrel confirmen aquesta possibilitat, atès que els bacteris *amants de la calor* ocupen branques curtes a la porció basal dels cladogrames moleculars (Stetter, 1994).

Aquesta correlació entre la hipertermofília i el primitivisme ha donat suport a la idea que els estils de vida *amants de la calor* són rèpliques dels règims d'alta temperatura de l'Arqueà primerenc que podrien haver estat el resultat d'un règim d'impacte sever (Sleep et al., 1989). També s'ha interpretat com una prova d'un origen de la vida d'alta temperatura, la qual cosa (d'acord amb aquestes hipòtesis) va tenir lloc en ambients extrems tals com aquells que avui es troben en les boques volcàniques submarines (Holm, 1992) o en altres llocs en els quals les superfícies minerals podrien haver potenciat l'aparició dels sistemes biològics quimioautotrofics primordials (WSchtershSuser, 1990).

Tot i que no s'han descobert organismes mesofílics més antics que els bacteris *amants de la calor* és possible que la hipertermofília sigui una adaptació secundària que evolucionés en temps geològics primerencs (Sleep et al., 1989; Confalonieri et al., 1993; Lazcano, 1993). De fet aquesta possibilitat està fortament recolzada per l'anàlisi filogenètica del contingut de G+C dels gens d'rRNA, que suggereix que l'últim ancestre comú no fou un organisme hipertermofílic (Galtier et al., 1999). En realitat, els hipertermòfils no només comparteixen les mateixes característiques bàsiques de la maquinària molecular de totes les altres formes de vida; també ells requereixen un nombre d'adaptacions bioquímiques específiques.

Qualsevol teoria sobre l'origen calent de la vida ha de portar associada la qüestió de com aquests trets, o els seus predecessors evolutius, sorgiren espontàniament en l'ambient prebiòtic. Aquestes adaptacions podrien incloure proteïnes semblants a les histones, enzims modificadors del RNA, i la girasa reversa, un peculiar enzim dependent d'ATP que retorça el DNA tot donant-li una conformació superenrotllada positiva (Confalonieri et al., 1993). Les claus de l'origen de la hipertermofília poden estar ocultes en aquesta llista. En conseqüència, tot i que l'antiguitat dels hipertermòfils sembla estar ben establerta, no hi ha evidències que tinguin un aparell genètic molecular primitiu. Les qüestions més bàsiques quant a l'origen de la vida estan relacionades amb entitats replicatives molt més simples que foren precedides per una llarga sèrie d'esdeveniments evolutius, el més antic dels quals (que coneguem) són els bacteris *amants de la calor*. Per què els hipertermòfils es localitzen a la base dels arbres evolutius universals és encara una qüestió sense resoldre, però no pot descartar-se totalment la possibilitat que l'adaptació a ambients extrems sigui part de les innovacions evolutives que aparegueren al tronc de l'arbre.

4. UN ORIGEN DE LA VIDA HETEROTRÒFIC?

És improbable que el registre paleontològic proporcioni les dades que expliquin com s'originà la vida. No hi han proves geològiques de les condicions ambientals a la Terra en el temps de l'origen de la vida ni tampoc cap registre fòssil dels processos evolutius que precediren l'aparició de les primeres cèl·lules. Hi ha una manca d'informació directa no tan sols sobre la composició de l'atmosfera terrestre durant el període de l'origen de la vida, sinó també sobre la temperatura, els valors de pH de l'oceà, i d'altres condicions ambientals locals que podrien o no haver estat importants per al sorgiment dels sistemes vius. Atesa aquesta situació, no és sorprenent que s'hagin proposat moltes teories alternatives i fins i tot oposades.

La idea de la vida com a característica emergent de la naturalesa estava molt estesa durant el segle passat, però no fou fins que Oparin (1938) proposà que els primers sistemes vius foren microorganismes heterotròfics que resultaren de l'evolució de compostos orgànics sintetitzats abiòticament i de la formació de sistemes supramoleculars autosustentables, que l'estudi de l'origen de la vida passà de ser una discussió purament especulativa a ser un programa de recerca en què treballar. Avui en dia els esforços científics en aquest camp no estan orientats necessàriament cap a una producció *in vitro* d'un sistema viu, sinó més aviat cap a la construcció d'una narrativa històrica coherent tot teixint conjuntament un gran nombre de troballes observacionals diverses i els resultats experimentals.

La hipòtesi de l'evolució química està recolzada no només per un nombre de simulacions de laboratori, sinó també per un ampli rang d'observacions astronòmiques i l'anàlisi de mostres de material extraterrestre. Aquestes inclouen l'existència de molècules orgàniques de possible significat prebiòtic en els núvols interestel·lars i en els nuclis dels cometes, i de petites molècules de considerable importància bioquímica que es troben a les condrites carbonoses. La copiosa ordenació d'aminoàcids, àcids carboxílics, purines, pirimidines, hidrocarbonis, i d'altres molècules que han estat trobades en el meteorit Murchison de $4,5 \times 10^9$ anys d'antiguitat i en d'altres condrites carbonoses donen una credibilitat considerable a la idea que apunta que a la Terra primitiva s'esdevingueren síntesis semblants (Or- et al., 1990; Becker et al., 2002).

També hi ha un fort suport experimental a la idea de la formació prebiòtica de molècules orgàniques. La primera síntesi exitosa de compostos bioquímics sota condicions primordials plausibles fou aconseguida per l'acció de descàrregues elèctriques que actuaren durant una setmana sobre una barreja de CH_4 , NH_3 , H_2O i H_2 , tot produint una barreja racèmica que incloïa diversos aminoàcids proteics i no proteics, així com hidroxilàcids, urea i altres molècules orgàniques (Miller, 1953). Uns anys més tard, Or- (1960) demostrà que l'adenina, un compost purínic que juga un rol central tant en processos genètics com en l'ús de l'energia biològica, era un producte principal de la condensació no enzimàtica de l'HCN, el qual al seu torn és un constituent principal dels núvols interestel·lars i dels nuclis dels cometes. El rol potencial de l'HCN com a precursor en la química prebiòtica ha estat, a més a més, recolzat per evidències experimentals que demostren que els productes hidrolítics dels seus polímers inclouen aminoàcids, purines i àcid oròtic, que és un intermediari de la biosíntesi d'uracil i citosina, dos components principals de l'RNA, cosa que indica que diversos compostos bioquímics podrien haver estat formats simultàniament a partir de reactius simples (Ferris et al., 1978). Arreu s'ha revisat (Or- et al., 1990) la síntesi al laboratori d'altres compostos orgànics d'importància bioquímica tals com àcids tricarboxílics, alcohols, porfirines, àcids grassos i diversos coenzims sota possibles condicions primitives.

Els resultats esmentats anteriorment suggereixen que la sopa prebiòtica havia de ser un meravellós i desconcertant món de química orgànica, però que no podia incloure tots els compostos o les estructures moleculars que avui es troben fins i tot en les formes de vida existents més antigues -les primeres cèl·lules tampoc no van néixer completament emboetades, com el monstre d'en Frankenstein, a partir de simples

precursors presents en els oceans primitius. El fet que un nombre de constituents químics de les formes de vida contemporànies pugui ser sintetitzat no enzimàticament en condicions de laboratori no implica necessàriament que també fossin essencials per l'origen de la vida, o que estiguessin disponibles a l'ambient primitiu. És més, la manca d'acord sobre els constituents químics de l'atmosfera primitiva també ha portat a importants debats. Tot i que generalment s'accepta que l'oxigen lliure hi era absent, bastants planetòlegs recolzen la possibilitat que estigués constituïda per gasos molt menys reduïts com el CO₂, N₂ i l'H₂O (Kastings, 1993), mentre que els químics prebiòtics prefereixen barreges més reductores (Lazcano i Miller, 1996).

La correlació entre els compostos que són produïts en simulacions prebiòtiques i aquells trobats en els meteorits carbonosos (Becker et al., 2002) és massa xocant per ser fortuïta, i recolza fortament aquells que diuen que aquestes molècules foren part de l'ambient químic a partir del qual es desenvolupà la vida. Tanmateix, el salt dels monòmers bioquímics i els petits oligòmers a les cèl·lules vivents és enorme. Hi ha un forat molt important entre les descripcions actuals de la sopa primitiva i l'aparició de la replicació no enzimàtica. Resoldre aquesta qüestió és essencial per a la nostra comprensió de l'origen de la biosfera: independentment de la complexitat química de l'ambient prebiòtic, la vida no podria haver sorgit en absència d'un mecanisme de replicació genètica que assegurés el manteniment, l'estabilitat i la diversificació dels seus components bàsics.

5. EL MÓN D'RNA I L'ORIGEN DE LA REPLICACIÓ

Un dels principals problemes no resolts de la biologia contemporània és com va originar-se l'ubic sistema genètic de la vida existent basat en els àcids nucleics. El descobriment de les molècules d'RNA catalíticament actives proporcionarà una credibilitat considerable a indicacions anteriors que apuntaven que els primers organismes vius estaven basats en gran part en ribozims, un estadi hipotètic anomenat el món de RNA (Gilbert, 1986; Joyce, 2002). Aquesta possibilitat ara està àmpliament acceptada, però la labilitat química dels components d'RNA suggereix que aquesta molècula no fou el resultat de l'evolució prebiòtica. És improbable que les tortuoses molècules de RNA estiguessin flotant en l'oceà primitiu, preparades per ser utilitzades com a gens primordials. Tal i com s'ha revisat en diversos llocs (Lazcano i Miller, 1996), des d'un punt de vista químic el món d'RNA s'encara a importants problemes, que inclouen l'origen de la seva meitat ribosa, la ràpida descomposició d'aquest i altres sucres sota condicions primitives, i la disponibilitat de polifosfats i d'esters de fosfats, que no són reactius prebiòtics.

Les dificultats esmentades han portat a proposar móns de preRNA, on les macromolècules informacionals amb esquelets diferents dels dels àcids nucleics existents podrien haver estat dotats també d'activitat catalítica, és a dir d'un fenotip i un genotip resident en les mateixes molècules. És clar que es desconeix la naturalesa dels polímers genètics i dels agents catalítics que podrien haver precedit l'RNA. Uns candidats interessants són els anomenats àcids nucleics peptídics, o PNAs, que són polímers lineals en què els esquelets de sucre-fosfat d'RNA i DNA estan substituïts per esquelets sense càrrega semblants a pèptids; aquests estan formats per unitats d'aminoàcids aquirals units per unions amida, a les quals les bases estan covalentment unides (Nielsen, 1993). Per molt atractius que els PNAs puguin resultar per a alguns de nosaltres, l'origen de la replicació no enzimàtica segueix essent un problema principal no resolt. No obstant, els nous models experimentals aporten punts de vista interessants. La potenciació de la concentració de monòmers en sistemes experimentals tot simulant una llacuna secanera ha assolit la polimerització reeixida de més de 53 nucleòtids d'un motlle lligat a la superfície (Ferris et al., 1996), i s'ha descrit l'autoemboetat quiroselectiu de llargs oligòmers homoquirals d'anàlegs d'àcids nucleics a partir de barreges racèmiques de cadenes més petites cap a oligòmers (Bolli et al.; 1997).

Hi ha proves que suggereixen que la replicació pot ser un fenomen estès que inclogui sistemes químics que manquen de l'estructura familiar dels àcids nucleics. Aquesta possibilitat està recolzada per a) un pèptid α -helicoidal de trenta-dos residus que pot fer de motlle i catalitzar la seva pròpia síntesi de fragments més petits activats sota condicions aquoses (Lee et al.; 1996); b) un producte en forma de ferradura, resultat de la reacció química entre una aminoadenosina i un ester aromàtic complex, el producte del qual potencia la formació de molècules similars en un solvent no aquós (Hong et al.; 1992); i c) miscel·les sintètiques que contenen hidròxid de liti i que són estabilitzades per un derivat de l'àcid octanoid, que neda en un solvent orgànic que al seu torn actua com a substrat per a la formació de miscel·les addicionals (Bachmann et al.; 1992). Així com és improbable que aquests sistemes autocatalítics no informacionals siguin ancestres de la nostra pròpia reproducció cel·lular basada en el DNA, la seva diversitat suggereix que els sistemes replicatius químics podrien estar molt més estesos en la naturalesa del que s'havia pensat.

6. CONSIDERACIONS FINALS

El principi bàsic de la teoria heterotròfica és que el manteniment i la reproducció dels primers sistemes vius van dependre primàriament de les molècules orgàniques sintetitzades prebiòticament. No ha cessat la discussió de com tingué lloc la formació de la sopa primitiva. Tanmateix, és probable que cap mecanisme singular no pugui explicar l'ampli rang de compostos orgànics que es podrien haver acumulat a la Terra primitiva, i que la sopa prebiòtica fos formada per contribucions de síntesis endògenes en una atmosfera reductora, síntesis mitjançades per metalls sulfídics en les boques volcàniques submarines, i per fonts exògenes com cometes, meteorits i pols interplanetària. Aquesta visió eclèctica no valora la importància relativa de les diferents fonts de compostos orgànics, solament reconeix l'àmplia varietat de fonts de compostos orgànics potencials, el material cru requerit per al sorgiment de la vida.

Com s'ha discutit aquí, està ben establerta l'existència de diferents mecanismes abiòtics pels quals es poden sintetitzar monòmers bioquímics sota condicions prebiòtiques plausibles. És clar que no totes les vies prebiòtiques són igualment eficients, però l'ampli rang de condicions experimentals sota les quals poden ser sintetitzats els compostos orgànics demostra que les síntesis prebiòtiques dels blocs constructors de la vida són robustes, és a dir que les reaccions abiòtiques que hi porten no es donen sota un rang estret definit per condicions de reacció altament selectives, sinó més aviat sota una àmplia varietat de posades a punt experimentals. Les nostres idees sobre la síntesi prebiòtica de compostos orgànics estan basades en molta de mesura en els experiments en sistemes model. La robustesa d'aquest tipus de química està recolzada per l'existència de la majoria d'aquests compostos bioquímics en el meteorit Murchison. Així esdevé plausible, tot i que no està provat, que síntesis similars tinguessin lloc a la Terra primitiva. Per totes les incerteses que envolten el sorgiment de la vida, ens sembla que la formació de la sopa prebiòtica és un dels esdeveniments més fermament establerts que tingué lloc a la Terra primitiva.

Així doncs, si es poden demostrar processos convincents que expliquin l'origen de la vida a la Terra, llavors és raonable concloure que la vida és el resultat natural d'un procés evolutiu, i que podria haver aparegut arreu de l'Univers. Tot i que no sabem com s'esdevingué la transició del no viu al viu, la majoria dels escenaris moderns comencen amb molècules orgàniques relativament simples, que ara se saben àmpliament distribuïdes (Becker et al., 2002), que són sintetitzades fàcilment, i que hipotèticament patirien més canvis evolutius que portarien a sistemes automantinguts i autoreplicatius a partir dels quals sorgí la biologia actual basada en el DNA i les proteïnes.

El distingit evolucionista americà George Gaylord Simpson (1973) escrigué un cop que "l'exobiologia encara és una ciència sense cap dada, i per tant no és cap ciència". Evidentment, avui no es podria dir el mateix de l'astrobiologia. La idea que la vida és el resultat d'un esdeveniment rar i fortuït ha estat substituïda per una narrativa evolutiva, d'acord amb la qual els sistemes biològics són el resultat d'un procés gradual però no necessàriament lent que començà amb la síntesi abiòtica de monòmers bioquímics i eventualment dugué a sistemes automantenibles i autoreplicables capaços de patir l'evolució darwiniana. No hi ha cap raó convincent per assumir que aquests processos només s'esdevinguessin a la Terra. L'escala de temps per l'origen i l'evolució primerenca de la vida i la senzillesa de la formació d'aminoàcids, purines i altres compostos bioquímics sota un rang relativament ampli de condicions reductores i l'abundància de molècules orgàniques arreu de l'espai alhora, tot parla a favor de lleis naturals que condueixen al sorgiment de la vida en ambients extraterrestres on prevalen condicions similars.

Malgrat tot, no pot descartar-se el rol de la contingència històrica. Tal i com antany remarcà el filòsof francès Pascal, si el nas de Cleopatra hagués estat diferent, el curs de la història podria haver canviat. L'evolució precel·lular no fou una cadena contínua i irrompible de transformacions progressives que portaren fermament als primers sistemes vius. Probablement es donaren diversos culs-de-sac prebiòtics i començaments falsos. Tot i que podria ser cert que la transició cap a la vida a partir de sistemes no vius no requerís un grup de forces ambientals més aviat petit, no podem descartar la possibilitat que fins i tot una modificació insignificant de l'ambient primitiu hagués pogut impedir l'aparició de la vida en el nostre planeta. Per molt desagradable que pugui resultar aquesta conclusió, la vida podria ser un fenomen rar i fins i tot únic a l'Univers.

Referències

- Achenbach-Richter, L., Gupta, R., Stetter, K. O., and Woese, C. R. (1987) Were the original eubacteria thermophiles? *System. Appl. Microbiol.* 9: 34-39
- Bachmann, P. A., Luisi, P. L., and Lang, J. (1992) Autocatalytic self-replicating micelles as models for prebiotic structures. *Nature* 357: 57-59
- Becker, L., Blank, J., Brucato, J. R., Colangeli, L., Derenne, S., Despois, D., Dutrey, A., Ehrenfreund, P., Fraaije, H., Irvine, W., Lazcano, A., Owen, T., and Robert, F. (2002) Astrophysical and astrochemical insights into the origin of

life. *Rep. Prog. Phys.* 65: R1-R56

- Bolli, M., Micura, R., and Eschenmoser, A. (1997) Pyranosyl-RNA: chiroselective self-assembly of base sequences by ligative oligomerization of tetranucleotide-2',3'-cyclophosphates (with a commentary concerning the origin of biomolecular homochirality). *Chemistry & Biology* 4: 309-320
- Brasier, M., Green, O. R., Jephcoat, A. P., Kleppe, A. K., van Kranendonk, M. J., Lindsay, J. F., Steele, A., and Grassineau, N. V. (2002) Questioning the evidence for Earth's earliest fossils. *Nature* 416: 76-79
- Cloud, P. E. (1968) Atmospheric and hydrospheric evolution of the primitive Earth. *Science* 160: 729-936
- Confalonieri, F., Elie, C., Nadal, M., Bouthier de la Tour, C., Forterre, P., and Duguet, M. (1993) Reverse gyrase, a helicase-like domain and a type I topoisomerase in the same polypeptide. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 4753-4758
- Dickerson, R. E. (1978) Chemical evolution and the origin of life. *Sci. Am.* 239: 70-86
- Ferris, J. P., Hill, A. R., Liu, R., and Orgel, L. E. (1996) Synthesis of long prebiotic oligomers on mineral surfaces. *Nature* 381: 59-61
- Galtier, N., Tourasse, N., and Gouy, M. (1999) A nonhyperthermophilic common ancestor to extant life forms. *Science* 283: 220-221
- Gilbert, W. (1986) The RNA world. *Nature* 319: 618
- Holm, N. G., ed., (1992) *Marine Hydrothermal Systems and the Origin of Life* (Academic Publ., Dordrecht), 242 pp.
- Hong, J. I., Feng, Q., Rotello, V., and Rebek, J. Jr. (1992) Competition, cooperation, and mutation: improving a synthetic replicator by light irradiation. *Science* 255: 848-850
- Horneck, G. (1998) Exobiology in Earth orbit. In Chela Flores, J. and Raulin, F. (eds) *Trieste Conference on Chemical Evolution. V. Exobiology: matter, energy, and information in the origin and evolution of life in the Universe.* (Kluwer Academic Publishers, Dordrecht), pp. 205-212
- Huang, S. S. (1959) The problem of life in the Universe and the mode of star formation. *Publ. Astron. Soc. Pacific* 71: 421-424
- Joyce, G. F. (2002) The antiquity of RNA-based evolution. *Nature* 418: 214-221
- Kasting, J. F. (1993) Earth's earliest atmosphere. *Science* 259: 920-926
- Lazcano, A. (1993) Biogenesis, some like it very hot. *Science* 260: 1154-1155
- Lazcano, A. (1994) The transition from non-living to living. In S. Bengtson (ed), *Early Life on Earth*, Nobel Symposium No. 84 (Columbia University Press, New York) pp. 60-69
- Lazcano, A. (1997) The tempo and mode(s) of prebiotic evolution. In C. B. Cosmovici, S. Bowyer, and D. Werthimer (eds), *Astronomical and Biochemical Origins and the Search for Life in the Universe*, 419-429
- Lazcano, A. (2001) The search for life in the Universe: are $fe > 1$ values likely? In Franco Giovanelli (ed) *The Bridge Between The Big Bang and Biology: Stars, Planetary Systems, Atmospheres, Volcanoes: their link to life* (Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma), 379-388
- Lazcano, A. and Miller, S. L. (1996) The origin and early evolution of life: prebiotic chemistry, the pre-RNA world, and time. *Cell* 85: 793-796
- Lee, D. H., Granja, J. R., Martinez, J. A., Severin, K., and Ghadri, M. R. (1996) A self-replicating peptide. *Nature* 382: 525-528
- McKay, D. S., Gibson, E. K. Jr., Thomas-Kepra, K. L., Vali, H., Romanek, C. S., Clement, S. J., Chillier, X. D. F., Maechling, C. R., and Zare, R. N. (1996) Search for past life on Mars: possible relict biogenic activity in Martian meteorite ALH84001. *Science* 273: 924-930
- Miller, S. L. (1953) A production of amino acids under possible primitive Earth conditions. *Science* 117: 528-529
- Nielsen, P. E. (1993) Peptide nucleic acid (PNA): a model structure for the primordial genetic material? *Origin Life Evol. Biosph.* 23: 323-327
- Nisbet, E. G. and Sleep, N. H. (2001) The habitat and nature of early life. *Nature* 409: 1083-1091
- Oparin, A. I. (1938) *The Origin of Life* (MacMillan, New York)
- Oró, J. (1960) Synthesis of adenine from ammonium cyanide. *Biochem. Biophys. Res. Comm.* 2: 407-412
- Oró, J., Miller, S. L., and Lazcano, A. (1990) The origin and early evolution of life on Earth. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 18: 317-356
- Schopf, J. W. (1993) Microfossils of the early Archaean Apex chert: new evidence for the antiquity of life. *Science* 260: 640-646
- Schopf, J. W., Kudryavtsev, A. B., Agresti, D. G., Wdowiak, T. J., and Czaja, A. D. (2002) Laser-Raman imagery of Earth's earliest fossils. *Nature* 416: 73-76
- Simpson, G. G. (1973) Added comments on "The non-prevalence of humanoids". In C. Sagan (ed), *Communication with Extraterrestrial Intelligence* (MIT Press, Cambridge, Mass.), 362-364
- Sleep, N. H., Zahnle, K. J., Kasting, J. F., and Morowitz, H. J. (1989) Annihilation of ecosystems by large asteroid impacts on the early Earth. *Nature* 342: 139-142
- Van Kranendonk, M. J. (2002) The flourishing of early life on Earth at hydrothermal vents: geological evidence from the 3.49-3.43 GA Warrawoona Group, Pilbara Craton, Western Australia. Abstracts of the IAU Symposium 213 *Bioastronomy 2002: Life among the Stars* (Australian Centre for Astrobiology, Hamilton Island, Great Barrier Reef, Australia, July 8-12, 2002), p. 33
- van Zullen, M. A., Lepland, A., and Arrhenius, G. (2002) Reassessing the evidence for the earliest traces of life. *Nature* 418: 627-630
- Wächtershäuser, G. (1990) The case for the chemoautotrophic origins of life in an iron-sulfur world. *Origins of Life Evol. Biosph.* 20: 173-182
- Wetherill, G. W. (1990) Formation of the Earth. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 18: 205-256