

## Evolución del Metabolismo: desde las Porfirinas hacia la Fotosíntesis

Elena Pérez-Urria Carril

Depto. Biología Vegetal I (Área de Fisiología Vegetal). Facultad de Biología. Universidad Complutense de Madrid. E-mail: elenapuc@bio.ucm.es

### RESUMEN

Las rutas metabólicas son series de reacciones bioquímicas sucesivas catalizadas por enzimas que en su conjunto constituyen un proceso de extraordinaria complejidad que llamamos metabolismo celular. Como cualquier otro fenómeno biológico, el metabolismo es resultado de la evolución y así como la historia de las especies y sus relaciones de parentesco se deducen de los estudios comparativos, la historia del metabolismo puede reconstruirse a través del análisis comparativo de sus elementos. Sobre el origen de la fotosíntesis existen fundamentalmente dos hipótesis: una sugiere que se originó en el ambiente prebiótico de la tierra y surge con la vida; otra, basándose en análisis filogenéticos moleculares, sugiere que la fotosíntesis surgió después de aparecer los organismos quimiolitotrofos. Sin embargo, sabemos poco sobre cómo se fueron incorporando al proceso fotosintético sus múltiples componentes bioquímicos. La comunidad científica acepta mayoritariamente que la fotosíntesis es un proceso que nace en las bacterias ya que, de una parte, no existen arqueobacterias con fotosistemas basados en Mg-tetrapirroles y, de otra, los eucariontes adquirieron sus propiedades fotosintéticas de las cianobacterias a través de endosimbiosis. *eVOLUCIÓN* 4(1): 37-41 (2009).

**Palabras Clave:** metabolismo, porfirinas, fotosíntesis, clorofila, bacterioclorofila.

### ABSTRACT

Metabolic routes are series of biochemical successive reactions catalyzed by enzymes that constitutes a process of extraordinary complexity that we are called a cellular metabolism. As any other biological phenomenon, the metabolism is a result of the evolution and as well as the history of the species are deduced from comparative studies, the history of the metabolism can be reconstructed across the comparative analysis of their elements. On the origin of the photosynthesis fundamentally two hypotheses exist: one suggests that it originated in the land prebiotic environment and arises with the life; other one, being based on molecular phylogenetic analyses, suggests that the photosynthesis arose after chemolithotrophic organisms appeared. Nevertheless, we know little on how multiple biochemical components were joining to the photosynthetic process. The scientific community accepts for the most part that the photosynthesis is a process that it is born in bacteria since archeobacteria has not photosystems based on Mg-tetrapyrroles and, on the other hand, eucarya acquired the photosynthetic properties from cyanobacteria across endosymbiosis. *eVOLUCIÓN* 4(1): 37-41 (2009).

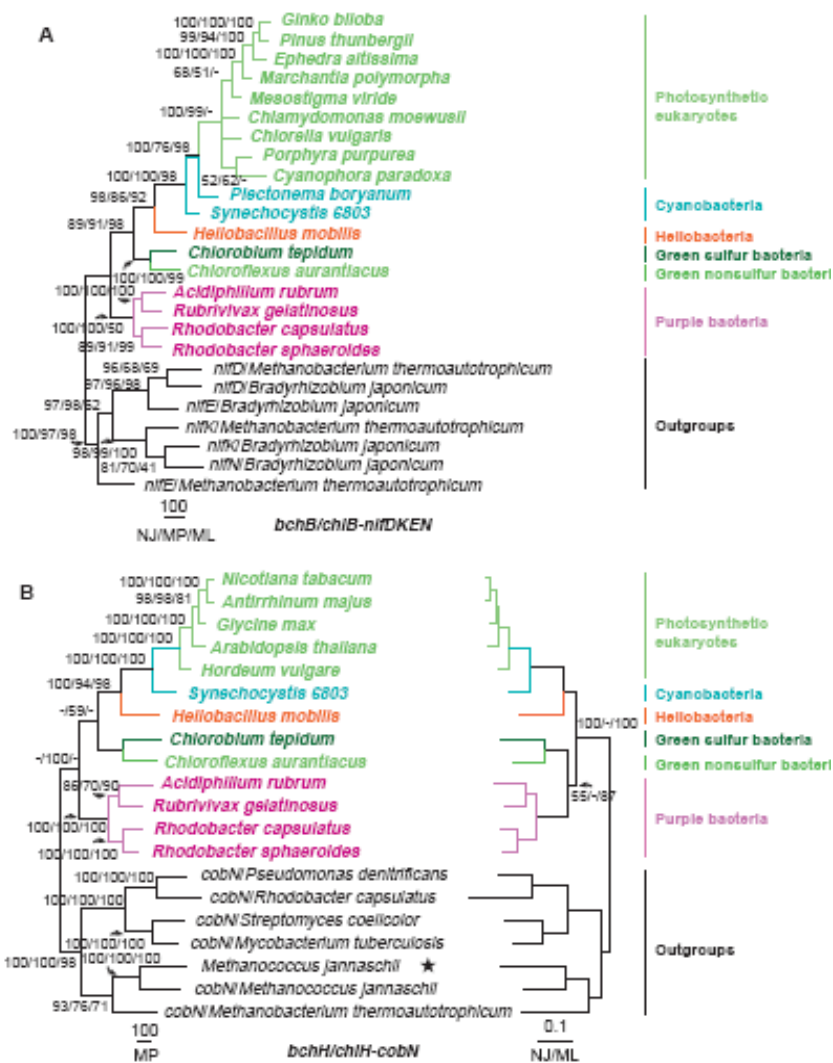
**Key words:** metabolism, porphyrins, photosynthesis, chlorophyll, bacteriachlorophyll.

La Tierra tiene alrededor de 4.500 millones de años y el comienzo de la vida se sitúa en el periodo Arqueano, hace aproximadamente 3.800-4.000 millones de años. Los estromatolitos que contienen evidencias de fijación biológica de carbono tienen una antigüedad aproximada de 3.800 millones de años (Schidowski 1988) mientras que los microfósiles celulares más antiguos semejantes a cianobacterias tienen una edad de 3.500 millones de años (Schopf y Packer 1987; Schopf 1993), es decir, aparecen 300 millones de años después del primer registro de vida.

Durante un tiempo la Tierra estuvo dominada por cianobacterias que aparecieron hace 2.700 millones de años coincidiendo con la primera aparición del oxígeno sobre la Tierra. En 1 millón

de años aproximadamente, las cianobacterias incrementaron el nivel de oxígeno hasta casi la cuarta parte del nivel actual. El éxito de estos organismos pudo deberse no sólo a la ventaja energética que supuso la fotosíntesis sino también a la inhibición por el oxígeno (como agente tóxico) de otros organismos competidores.

La emergencia de los primeros eucariontes data de 1.800 millones de años, hecho que precisó de 600-800 millones de años para que las cianobacterias fotosintéticas se incorporaran por endosimbiosis a los eucariontes como cloroplastos. A partir de entonces las algas incrementaron el nivel de oxígeno hasta el actual. Por último, sus descendientes las plantas terrestres aparecieron hace 500 millones de años creando la tierra que hoy habitamos.



**Fig. 1.- A)** Análisis filogenético de genes de bacterioclorofila b y clorofila b (*bchB/chlB*) utilizando como grupo externo los genes homólogos *nifD*, *nifK* y *nifE* de *Bacteria* y *Archaea*. Los árboles obtenidos por los métodos de Distancias (Neighbor Joining, NJ), Máxima Probabilidad (MP) y Máxima Parsimonia (ML) son idénticos. En este último caso, la longitud del árbol más parsimonioso es 6601 pasos (L=6601), el índice de consistencia (CI) 0.42 y el índice de retención (RI) 0.47. Sobre las ramas aparecen los valores bootstrap superiores al 40% relativos al árbol de distancias (NJ) en primera posición, a continuación estos valores para el árbol de máxima parsimonia (MP) y en último lugar los valores para el árbol de máxima probabilidad. A la derecha del árbol aparecen los nombres de los grupos de mayor rango taxonómico a los que pertenecen las especies en estudio, todas ellas con capacidad fotosintética.

**B)** Análisis filogenético de genes de bacterioclorofila H (*bchH*) utilizando como grupo externo el gen *cobN* de *Bacteria* y *Archaea* y el gen que codifica Ni-quelatasa en *Archaea*. En este caso, el árbol MP (L=10674, CI=0.52, RI=0.54) difiere de los obtenidos mediante NJ y ML que son idénticos.

En la parte izquierda de la figura se muestra el análisis filogenético de los genes comunes a todos los linajes fotosintéticos (*bchL/chlL*, *bchD/chlD*, *bchH/chlH*, *bchI/chlI*, *bchN/chlN*, *bchB/chlB* y *bchG/chlG*).

Como grupo externo se utiliza *Methanobacterium thermoautotrophicum*. Como puede observarse, los árboles de distancias (NJ) y parsimonia (MP) (a la izquierda) difieren ligeramente en el nodo basal del árbol de máxima probabilidad (ML) (a la derecha).

A la derecha de la figura se muestran las divergencias estructurales entre (bacterio) clorofilas de diferentes taxones.

(Tomado de Xiong *et al.* 2000)

Los microfósiles semejantes a cianobacterias filamentosas de hace 3.500 millones de años han generado la hipótesis que identifica a los organismos fotosintéticos como los primeros organismos celulares de la Tierra, situando el origen de la fotosíntesis oxigénica en el periodo arqueano (Pierson y Olson 1989; Olson 2001).

Por otra parte, análisis moleculares recientes sugieren que las primeras formas de vida no pudieron ser fototróficas pese a la ventaja energética que supone la fotosíntesis. Además, la identificación de los microfósiles se basa en la semejanza morfológica con microorganismos actuales y, en este sentido también, las mismas características morfológicas se pueden atribuir a otros fototrofos filamentosos anaerobios como las bacterias verdes no del azufre (el género *Chloroflexus* es un ejemplo) que son microscópicamente indistinguibles de muchas cianobacterias.

A este debate sobre la identificación de los microfósiles como cianobacterias se suman otras cuestiones como la frecuente transferencia lateral de genes durante la evolución temprana de los

procariotas, o la evidencia geológica o geoquímica insuficiente por sí sola.

Parece existir consenso general sobre la hipótesis que sugiere la evolución de los pigmentos fotosintéticos desde los organismos quimioautótrofos: éstos vivían en un ambiente de desequilibrio químico que propició la capacidad de utilizar los pigmentos para aprovechar la luz como fuente adicional de energía. Creada la fotosíntesis, ésta pudo evolucionar después hasta permitir a las células utilizar la luz solar como única fuente de energía. En este recorrido debió existir alguna etapa intermedia que pudo estar protagonizada por las bacterias púrpura: la fotosíntesis anoxigénica evolucionaría a partir de bacterias de este grupo que presentaban fototaxia por luz infrarroja (Nisbert *et al.* 1995; Nisbert y Sleep 2001). Esta hipótesis se basa en la estrecha relación entre el espectro de emisión de la luz geotérmica y el espectro de absorción de bacterioclorofilas a y b, relación que sirve a los autores para plantear la posibilidad de que la fotosíntesis surgiera en organismos que, presentando bacterioclorofilas a ó b, vivían en las proximidades de las chimeneas hidrotermales

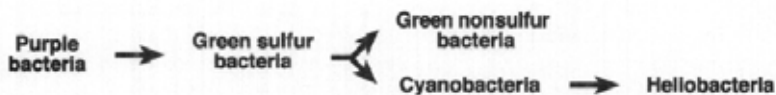
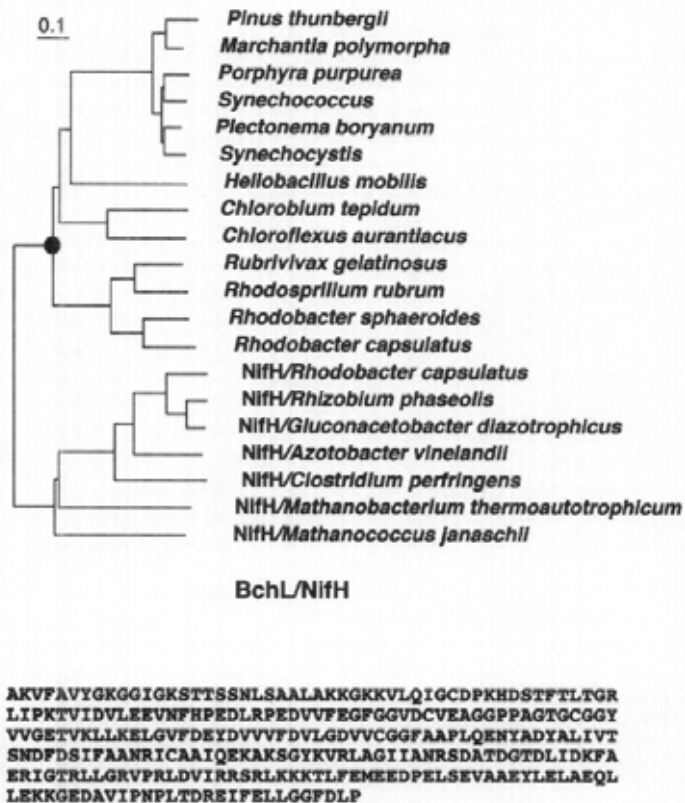
oceánicas donde podían detectar una tenue radiación infrarroja. En consecuencia, estas bacterias con fototaxia asociada a la capacidad de detectar luz infrarroja habrían vivido en un ambiente óptimo lo cual habría supuesto una ventaja evolutiva en cuanto a la competición por los recursos o nutrientes. La posterior adaptación de este fotosistema primitivo habría permitido a los organismos empezar a utilizar el rojo lejano de la luz solar a medida que se desplazaban hacia aguas más superficiales. Con el tiempo, aparecerían las clorofilas para usar luz de mayor energía (visible) y escindir el agua.

La tarea de reconstruir la historia evolutiva de la fotosíntesis supone también la utilización de otros marcadores distintos a los geoquímicos. En este sentido se utilizan los marcadores moleculares: el más común (antes de que se dispusiese de las secuencias de numerosos genes implicados

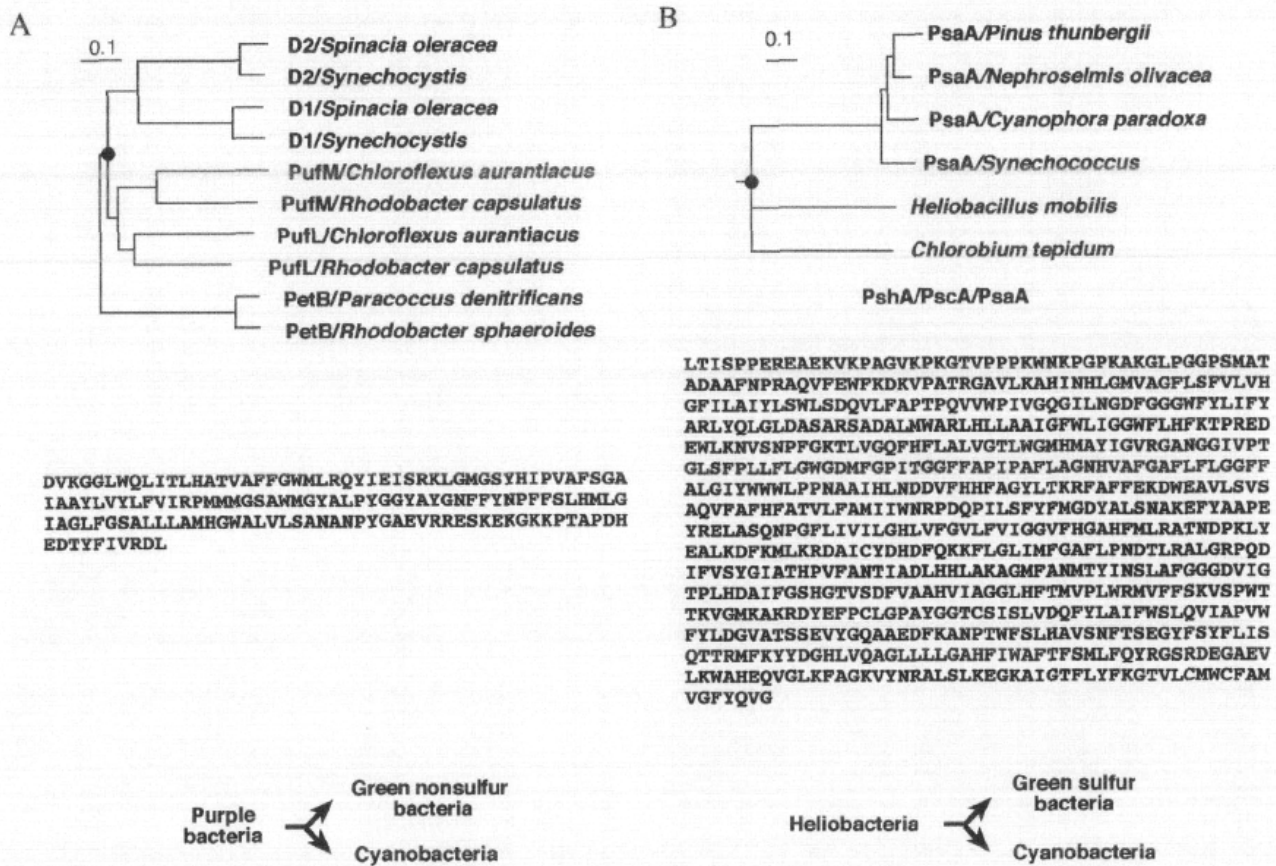
en la fotosíntesis) es el RNA ribosómico (la subunidad pequeña, 16S rRNA para procariotas). Cuando se utilizan métodos filogenéticos para analizar estas moléculas informativas, los resultados siempre muestran a las bacterias verdes no del azufre como el primer linaje fotosintético, apareciendo después las heliobacterias y, a continuación, bacterias verde del azufre, cianobacterias y bacterias púrpura (proteobacterias). Otros marcadores, como las proteínas Hsp 60 y Hsp 70, muestran distinta relación evolutiva de estos grupos poniendo de manifiesto las controversias que se generan al utilizar moléculas que no son genes o productos génicos directamente implicados en fotosíntesis.

Los genes y las enzimas implicadas en la biosíntesis de bacterioclorofilas y clorofilas están estrechamente relacionados con el proceso evolutivo de la fotosíntesis. Dado que estos pigmentos son parte de los centros de reacción, resultan moléculas ideales para realizar comparaciones con fines filogenéticos. Las enzimas implicadas en la ruta de biosíntesis de estos pigmentos presentan secuencia, estructura y función relativamente conservadas a lo largo del tiempo en todos los organismos con capacidad fotosintética.

Respecto a la evolución de bacterioclorofilas y clorofilas, Xiong *et al.* (2000) realizaron un amplio estudio con numerosos genes y enzimas de la biosíntesis de estos pigmentos procedentes de todos los grupos procariotas con capacidad fotosintética, varias algas y una planta, utilizando los principales métodos de análisis filogenético: análisis de distancias, análisis cladístico con criterio de parsimonia y análisis de máxima probabilidad (Fig. 1). Sus resultados ponen de manifiesto que la mayoría de los grupos bacterianos fotosintéticos anoxigénicos que contienen bacterioclorofilas surgen antes que los organismos fotosintéticos oxigénicos que contienen clorofilas, lo cual implica que la fotosíntesis anoxigénica precedió a la fotosíntesis oxigénica. Este análisis filogenético muestra que las bacterias púrpura fotosintéticas fueron las primeras en emerger y que las bacterias verdes del azufre y no azufradas son grupos hermanos y las siguientes que divergen en el árbol filogenético. Este resultado es sorprendente si tenemos en cuenta que los grupos de bacterias de verdes tienen diferentes fotosistemas, tipo I las verdes del azufre y tipo II las no azufradas. Además, estos dos grupos, aunque sintetizan el mismo pigmento antena (bacterioclorofila c) y comparten un complejo colector de luz similar (el clorosoma), muestran muchas diferencias en su metabolismo. Esta hipótesis evolutiva también muestra a las heliobacterias como grupo hermano de las cianobacterias y del resto de los taxones, lo cual también sorprende si consideramos que las heliobacterias tienen un aparato fotosintético (un solo pigmento en el centro de reacción, formando un complejo homodimérico sin pigmentos antena



**Fig. 2.-** Análisis bayesiano de *bchL* utilizando como grupo externo genes *nifH* e inferencia de la secuencia génica ancestral (punto negro) por el mismo método. Debajo se indica la dirección de la transferencia lateral de genes. (Tomado de Xiong y Bauer 2002)



**Fig. 3.-** Filogenia de los centros de reacción tipo II (A) y tipo I (B) en la parte superior de la figura. Debajo de cada uno de los árboles aparecen las secuencias ancestrales calculadas (puntos negros). A continuación, debajo de cada secuencia estimada, se muestran las hipótesis sobre la dirección de la transferencia lateral de genes de ambos centros de reacción. (Tomado de Xiong y Bauer 2002)

periféricos) mucho más primitivo que el resto de los organismos fotosintéticos conocidos. No obstante, otros análisis recientes realizados con proteínas ribosómicas y citocromo b sostienen esta misma relación.

Estos resultados contradicen la hipótesis de Granick (1965) según la cual, al ser la biosíntesis de clorofilas un paso intermedio en la biosíntesis de bacterioclorofilas, los organismos que realizan fotosíntesis oxigénica y contienen clorofilas precedieron a los que contienen bacterioclorofilas y realizan fotosíntesis anoxigénica. Sin embargo, la filogenia molecular demuestra que la bacterioclorofila a es más ancestral, lo que implica que los centros de reacción cianobacterianos que contienen clorofila a son evolutivamente más recientes y que la evolución de bacterioclorofilas a clorofilas supuso pérdida de genes y acortamiento de la ruta de biosíntesis.

Si se comparan filogenias basadas en genes de biosíntesis de bacterioclorofilas con las basadas en rRNA 16S se observan historias evolutivas diferentes, una incongruencia que puede atribuirse a la transferencia lateral de genes. Este hecho tan frecuente entre procariotas debió ser la fuerza conductora de su evolución y sirve de base a algunos autores para dibujar la historia de la vida como una “red” con numerosos entrecruza-

mientos en lugar del “árbol universal” (Doolittle 1999).

En este marco de la evolución es importante destacar la diferencia conceptual entre “evolución de fotosíntesis” y “evolución de organismos fotosintéticos”: la primera implica un número limitado de genes y/o productos génicos mientras que la evolución de los organismos implica el genoma completo. Los trabajos de Woese (1987) y Olsen y Woese (1994) sobre filogenia de la subunidad 16S de rRNA muestran la evolución de los organismos desde un ancestro común estableciendo tres dominios: *Archaea* (arqueobacterias), *Bacteria* (eubacterias) y *Eucarya* (eucariontes). Aunque esta clasificación fue discutida, lo cierto es que otros estudios filogenéticos realizados a la luz de nuevos y continuos datos de secuencias y genomas que recogen las bases de datos, ofrecen resultados consistentes y acordes con los tres dominios. Sin embargo, cuando se comparan filogenias basadas en genes de herencia vertical (16S rRNA) con filogenias de genes de fotosíntesis por ejemplo, aparecen incongruencias que demuestran que las primeras no necesariamente reflejan los segundos: evolución de organismos *versus* evolución de genes.

Estudios de Xiong y Bauer (2001) realizados con el fin de inferir secuencias ancestrales de genes de la biosíntesis de (bacterio)clorofilas que permitan dar dirección a la transferencia lateral de genes, muestran que la secuencia más ancestral pertenece al grupo de las bacterias púrpura y después las bacterias verdes del azufre. Según esto, las bacterias púrpura fueron el primer grupo fotosintético (Fig. 2 y 3).

La evolución de la fotosíntesis es un proceso complejo que implica distintos orígenes y rutas de sus numerosos componentes, por lo que su historia no puede describirse como un proceso simple y lineal. Sin embargo, parece cierto que la emergencia de Mg-tetrapirroles y de las apoproteínas de los centros de reacción son acontecimientos clave que condujeron al desarrollo del proceso fotosintético.

Quedan aún muchos aspectos de la evolución de la fotosíntesis sin resolver debido, en parte, a la existencia de componentes altamente diversificados. Una forma de conocer más sobre el tema es estudiar con amplitud de manera sistemática, descriptiva y comparada los genes y productos génicos de fotosíntesis en la diversidad de organismos fototróficos. A tal fin contribuye, sin duda, la disponibilidad de numerosísimos datos moleculares y la utilización de las herramientas de análisis filogenético. Con todo ello continuarán emergiendo nuevos conocimientos con los que reconstruir la historia evolutiva de la fotosíntesis.

## REFERENCIAS

- Doolittle, W.F. 1999. Phylogenetic classification and the universal tree. *Science* 284: 2124-2128.
- Granick, S. 1965. Evolution of heme and chlorophyll. Pp. 67-88. En: Bryson, V. y H.J. Vogel (eds.), *Evolving Genes and Proteins*. Academic Press, New York.
- Nisbert, E.G., Cann, J.R. y van Dover, C.L. 1995. Origins of photosynthesis. *Nature* 373: 479-480.
- Nisbert, E.G. y Sleep, N.H. 2001. The habitat and nature of early life. *Nature* 409: 1083-1091.
- Olson, J.M. 2001. Evolution of Photosynthesis (1970), re-examined thirty years later. *Photosynth. Res.* 68: 95-112.
- Pierson, B.K. y Olson, J.M. 1989. Evolution of photosynthesis in anoxygenic prokaryotes. Pp. 402-427. En: Cohen, Y. y Rosenberg E. (eds.), *Microbial Mat: Physiological Ecology of Benthic Microbial Communities*. American Society of Microbiology.
- Schidiowski, M. 1988. A 3.800-million-year isotopic record of life from carbon in sedimentary rocks. *Nature* 333: 313-318.
- Schopf, J.W. y Packer, B.M. 1987. Early Archean (3.3-billion to 3.5-billion year old) microfossils from Warrawoona Group. *Austral. Sci.* 237: 70-73.
- Shopf J.W. 1993. Microfossils of the early archean apex chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260: 640-646.
- Woese, C.R. 1987. Bacterial evolution. *Microbiol. Rev.* 51: 221-271.
- Xiong, J., Fischer, W.M., Nakahara, M. y Bauer, C.E. 2000. Molecular evidence for the early evolution of photosynthesis. *Science* 289: 1724-1730.
- Xiong, J. y Bauer, C.E. 2002. Complex Evolution of Photosynthesis. *Ann. Rev.Plant Biol.* 53: 503-521.

## Información del Autor

*Elena Pérez-Urria Carril* es Doctora en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid. Profesora del Departamento de Biología Vegetal I (Área Fisiología Vegetal) de la Facultad de Biología de esta misma universidad, su trabajo docente e investigador se centra en el área de la Biología de Organismos y Sistemas con interés en el origen de la biodiversidad, la evolución de la vida y del metabolismo, en particular de porfirinas, clorofilas y fotosíntesis.