

ORÍGENS DE LA VIDA A LA TERRA

Contribució dels microorganismes a l'evolució del planeta

Ricard Guerrero ¹ i Mercè Berlanga ²

¹ Departament de Microbiologia, Universitat de Barcelona

² Departament de Microbiologia i Parasitologia Sanitàries, Universitat de Barcelona

ORIGINS OF THE LIFE ON THE EARTH. THE CONTRIBUTION OF MICROORGANISMS TO THE EVOLUTION OF THE PLANET. – In the history of life on this planet there were three crucial events that led to the Earth we know today: (1) The origin of life, or biopoiesis, which may have occurred 3.85 billion years ago. Based on studies of Venus and Mars, life may also have begun on those planets, but probably did not persist for long. (2) The evolution of ecosystems, or ecopoiesis. Had the recycling of matter not evolved soon after the origin of life (i.e., the use of metabolic products from some organisms as a source of nutrients for others), the Earth's resources would have been exhausted within 300 millions years, and life would have disappeared. (3) The development of the eukaryotic cell (i.e., cells with a differentiated nucleus), also known as eukaryopoiesis (or eukaryosis). The first forms of life were prokaryotic cells (without a differentiated nucleus), and had their genetic material dispersed in the cytoplasm. During the first 2 billion years of evolution, prokaryotes were the only inhabitants on Earth, and they "invented" all of the metabolic strategies that we know today. A simple metabolic "mistake", the production of oxygen, led to aerobic life. A strategic mistake, endosymbiosis, produced the eukaryotic cell. Evolution always advances by means of necessary yet indeterminate mechanisms.

El 21 de desembre de 1968, a bord de la nau espacial Apollo VIII, tres astronautes, James A. Lowell, Frank Borman i William Anders, iniciaven el primer vol orbital de la Lluna. Mentre els seus companys fixaven la seva atenció en la nostra filla de l'espai, objectiu de la missió, el cap de la tripulació, Lowell, observava en canvi el punt des d'on havien sortit, casa seva. Amb el seu polze tapava la visió del finestró i veia com totes les coses que ell estimava, totes les que li preocupaven, tota la conflictiva societat del 68, amb les seves esperances i posteriors renúncies, quedaven ocultes per un simple moviment de la seva mà. Tres dies després, el mateix Lowell va fer la fotografia més impressionant que mai s'havia realitzat: no era la "sortida del Sol", ni tampoc "la sortida de la Lluna", sinó una altra "sortida" mai vista abans per un humà, la de la seva pròpia Terra –la nostra, l'única que tenim–, suspesa en l'espai i emergint sobre l'horitzó lunar.

El nostre planeta és un punt blau minúscul perdut en un espai immens, i nosaltres, els humans, ocupem solament un instant en el cúmul del temps. A partir dels àtoms de l'univers atrapats en el nostre planeta es van organitzar i van evolucionar els sistemes vivents. Tots els àtoms del nostre cos procedeixen de la Terra i eren part de la nostra galàxia. Per tant, estem fets de carn i ossos, però també som "pols d'estels". Cada individu que viu avui a la Terra és el producte de la replicació

successiva i ininterrompuda d'un àcid nucleic que va començar a multiplicar-se fa uns 3.850 milions d'anys, "només" 700 milions d'anys menys que el mateix planeta. L'origen de la vida, o biopoesi, va poder produir-se, potser diverses vegades, poc després que hi hagués aigua líquida, però només una d'aquestes vides és la que ha perdurat fins a l'actualitat. Si la biopoesi es va produir a Venus i Mart en algun moment de la seva història "geològica", tal vegada no va continuar en cap d'ells. Podríem preguntar-nos si en algun altre lloc de l'univers, en la immensitat còsmica, fa ja molt de temps, o ara, o bé en el futur, han pogut donar-se exactament els mateixos fenòmens vitals que s'han produït en el nostre planeta.

Gaia: biopoesi i ecopoesi

La nostra Terra es va formar, fa uns 4.550 milions d'anys, a partir d'una estrella, el nostre Sol. El Sol, com moltes altres estrelles, té petits cossos no lluminosos que giren al seu voltant; són els planetes. El que ocupa la tercera posició a partir del centre és la Terra. La Terra es distingeix clarament dels seus veïns, Venus i Mart: té una atmosfera molt especial, amb un gas abrasador, l'oxigen, i produeix llum pròpia a causa de grans incendis de boscos, o de la lluminositat de les ciutats. Fins a assolir el coneixement actual sobre la història de la Terra i de la vida, moltes hipòtesis han



intentat explicar el que potser va succeir en els orígens. Durant molt de temps els humans van creure que el nostre planeta era el centre de l'Univers. Copèrnic ens va ensenyar que no; la Terra és un altre planeta de la nostra estrella. Però encara quedava la idea que, des del principi, la Terra havia acollit molts animals i plantes diferents, tots ells destinats a servir-nos a nosaltres els humans, que érem “els reis de la Creació”. I tot això s'havia fet en un temps molt curt, en tan sols sis dies. Darwin ens va ensenyar que no, que la Terra és molt més antiga, i que per arribar als nostres dies, les muntanyes, rius i mars que avui coneixem, els animals, plantes i microbis que ens envolten, han hagut de passar molts centenars de milions d'anys, que la pell del nostre planeta ha hagut de patir moltes transformacions, que els éssers vius han hagut d'experimentar molts canvis per mitjà de l'evolució. Finalment, fins fa poc pensaven que la Terra, des del principi, era un lloc privilegiat, amb unes condicions totalment diferents dels nostres companys a l'espai, Venus i Mart, i que, per tant, permetia l'existència de la vida. Lovelock ens ha ensenyat que no; les condicions originals de la Terra eren molt semblants amb Venus i Mart, però, com que la vida va sorgir a la Terra, i s'hi va mantenir, les condicions físiques de la Terra, atmosfera, clima, paisatges, i els mateixos éssers vius, han estat conseqüència de la evolució conjunta de la vida i la capa externa de la Terra. És la teoria Gaia, o ciència de la fisiologia de la Terra (taula 1).

La cèl·lula procariota és la unitat de la vida; és per aquesta raó que l'estudi i coneixement de la seva evolució són fonamentals. La història de la cèl·lula està fortament lligada a la de la Terra i això ho podem comprendre estudiant l'origen i l'evolució de la vida a partir del seu component essencial, la cèl·lula procariota. Totes les grans innovacions en l'evolució de les cèl·lules van tenir lloc abans de l'aparició de qualsevol animal, planta o fong, cosa que va succeir fa relativament poc (a partir de fa uns 542 milions d'anys, que és el començament del Cambrià, l'inici del Paleozoic). Durant els 2.000 primers anys d'evolució, en què els organismes procariotes van ser els únics habitants de la Terra, es van desenvolupar gairebé totes les estratègies metabòliques que coneixem. Encara avui dia els procariotes són els únics éssers vius que estan presents en tota mena d'hàbitats; són els organismes que tenen una capacitat d'adaptació més gran a les condi-

ons extremes. A partir d'aquesta primera fase d'evolució metabòlica, exclusivament procariòtica, l'evolució posterior es va centrar principalment en variacions cel·lulars, des dels primers eucariotes (fa 1.800 milions d'anys, segons alguns autors), fins a l'actualitat. Fa uns 700 milions d'anys, uns eucariotes heteròtrofs que havien ingerit procariotes fotosintètics (cianobacteris) van convertir-se en algues. Uns altres, especialitzats en menjar altres organismes, van constituir uns primers i estranys animals que es van extingir, i que coneixem com a fauna d'Ediacara. Els primers animals i plantes que podem considerar avantpassats dels actuals –encara que molts d'ells, ja extints– van començar a aparèixer, tal com hem suara esmentat, al començament del Cambrià, fa 542 milions d'anys. Solament fa 400 milions d'anys que ja es pot parlar d'un assentament ben establert de plantes, animals i fongs en els mars i els continents de la Terra (fig. 1).

El destí d'una cèl·lula, d'un bacteri, de qualsevol vida és reproduir-se i ocupar un espai. Els bacteris converteixen un ambient eutròfic en oligotròfic. Qualsevol població exhaurix l'ambient on es troba. A més, excreten productes “inútils” a l'ambient que els envolta. A partir de la metabolització o utilització d'uns productes se'n produeixen d'altres que NO podran ser utilitzats per la població que els genera. Es a dir, tota població bacteriana, quan creix en un medi, no solament l'esgota sinó que també l'intoxica. Si la biopoesi (origen de la vida) es va produir a Venus i Mart en algun moment de la seva història “geològica”, possiblement no va continuar en cap dels dos. El que va fer possible el manteniment de la vida a la Terra va ser el desenvolupament dels ecosistemes, o eco-poesi, que va evitar l'esgotament dels elements biogènics de la superfície del planeta, cosa que hauria passat en un temps màxim de 200 o 300 milions d'anys, i que hauria provocat l'extinció de la vida primigènia. L'aparició dels ecosistemes, aproximadament fa 3.500 milions d'anys, va ser essencial per a la persistència de la vida. Tot i que la llum solar sigui aparentment il·limitada, no succeeix el mateix amb la matèria. L'evolució dels primers microorganismes, originant formes que van permetre l'aprofitament màxim de l'energia i l'establiment del reciclatge, va assegurar la continuïtat i permanència de la vida sobre la Terra. La nostra espècie, els humans, també és conseqüència d'aquest fenomen, i per tant de la natura hauríem d'aprendre la virtut –i la necessitat– del reciclatge.

Taula 1. Comparació de les atmosferes dels tres planetes: Venus, Mart i la Terra.

Elements	Venus	Terra (sense vida)	Mart	Terra (amb vida)
CO ₂	98%	98%	95%	0,036%
N ₂	1,9%	1,9%	2,7%	79%
O ₂	Traces	Traces	0,13%	21%
Temperatura (°C)	477	290 ± 50	-53	14
Pressió (bar)	90	60	0,0064	1



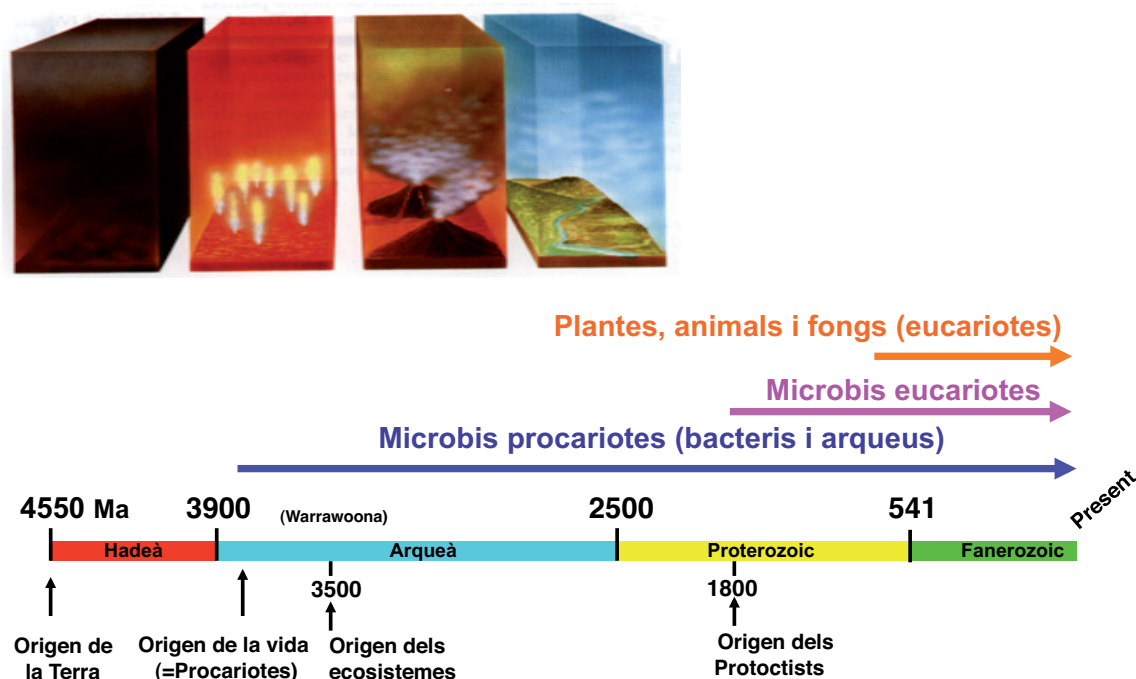


Fig 1. Escala de l'origen i l'evolució de la vida.

Orígens de la vida: diferents teories per resoldre el mateix problema

Totes les cultures conegudes tenen narracions per a explicar l'origen de la Terra, dels animals i dels humans. La cerca dels nostres orígens i del nostre destí és consubstancial a la nostra espècie. La pregunta de l'origen de la vida ens porta a altres qüestions com ara: quan, on i com va aparèixer la vida a la Terra.

Quan? La vida a la Terra va aparèixer poc després que el planeta pogués suportar aigua en estat líquid. La Terra es va formar fa 4.550 milions d'anys i hi ha vestigis de l'existència de vida microbiana molt estesa uns 1.000 milions d'anys després; aquesta vida microbiana estava formant el que es coneix com a estromatòlits. Els estromatòlits són estructures organosedimentàries produïdes per la precipitació del CaCO_3 com a resultat de l'activitat metabòlica dels microorganismes. En alguns llocs d'Austràlia (formació de Warrawoona) i Sud-àfrica s'han trobat roques, de fa aproximadament 3.450 milions d'anys, en les quals s'observen diverses poblacions bacterianes, organitzades en comunitats, probablement anaeròbies. L'estructura d'aquelles comunitats procariotes és molt similar a la dels actuals tapisos microbians. Els tapisos microbians són unes biopel·lícules complexes i multilaminars que constitueixen autèntics ecosistemes en miniatura, ja que contenen representats dels tres grups funcionals necessaris perquè es produeixi el tancament dels cicles biogeoquímics: productors primaris, o fotoautòtrofs, consumidors i descomponedors.

Els testimonis fòssils dels estromatòlits que trobem demostren que ja havia començant el reciclament de la matèria i, per tant, l'establiment dels primers ecosistemes.

On? Actualment existeixen diverses teories sobre com era l'ambient on es va produir la vida a la Terra: l'origen calent (model de les fonts termals submarines), l'origen fred (amb organismes primitius com els dels ambients polars) i l'origen temperat, a partir d'un brou ric en matèria orgànica a temperatures moderades (la «sopa» primordial). En qualsevol cas, perquè la vida s'origini i mantingui (tal com la coneixem a la Terra), s'han de donar tres condicions: presència d'aigua en estat líquid, disponibilitat d'elements químics essencials i funcionament d'un sistema redox de donadors i acceptors d'electrons (els quals defineixen el tipus de metabolisme i hàbitat que ocupa un organisme).

Com? És la pregunta més difícil de constatar. Avui dia som incapaços de donar una solució definitiva sobre l'origen de la vida. No obstant això, hi ha diferents hipòtesis: (1) És el resultat d'un fet supranatural, més enllà del qual la física i la química pot explicar; en aquest cas es tracta de la intervenció d'un creador suprem. Encara que és de difícil demostració, per a molts humans continua sent l'única explicació per a l'origen de la vida. (2) Les formes més simples es van crear per generació espontània a partir de la matèria inerta. Avui, sabem, gràcies a Louis Pasteur (1822–1895), que la generació espontània no existeix. (3) La vida es va originar fora de la Terra, és la teoria de la panspèrmia. Encara que nin-



gú nega la possibilitat, aquesta opció trasllada el problema de l'explicació de l'origen a un altre lloc de l'Univers. (4) La vida és el resultat de reaccions químiques progressives. En aquest cas, s'ha establert una progressió concatenada d'observacions, experiments i idees per tal de determinar quin podria ser l'origen de la vida. Aquesta última explicació és la compartida per la més gran part de científics actuals.

Tot i que els mecanismes de la biopoesi són desconeguts, durant el passat segle XX s'ha avançat una mica en la seva resolució. Les idees d'Alexander I. Oparin i John B. S. Haldane (entre 1924 i 1938), els experiments de Stanley L. Miller i Harold C. Urey (en 1953) i de Joan Oró (en 1959) demostren que partint de compostos senzills com ara l'aigua, l'amoníac i el diòxid de carboni, i amb l'acció de descàrregues elèctriques o de radiació ultraviolada, es formen espontàniament molècules orgàniques senzilles (aminoàcids, purines i pirimidines, sucres i àcids grassos). La presència de matèria orgànica a la Terra primigènia podria ser deguda o bé a síntesi pròpia o bé als impactes dels meteorits (a l'espai també es forma matèria orgànica). Molts compostos orgànics són isòmers òptics o enantiòmers, designats com D i L (en els quals, una estructura és la imatge especular de l'altra). Una característica de la vida és la utilització només dels isòmers D, en els sucres, i els L, en els aminoàcids. En els experiments de síntesi orgànica prebiòtica, s'obtenen mesclures racèmiques de les dues formes. Per què la vida ha seleccionat aquests isòmers? Cal destacar que no es pot construir un polímer de monòmers D i L barrejats. La síntesi de polinucleòtids o proteïnes necessita que tots tinguin la mateixa quiralitat. Sembla que la vida ha seleccionat els polímers més estables, en el cas dels aminoàcids, aquells que tenen quiralitat L. El sucres han triat la D.

Un pas posterior de complexitat química, seria la formació de polímers, que són molècules grans constituïdes per molècules unitàries, anomenades monòmers (com ara els aminoàcids, en les proteïnes, o les bases púriques o pirimidíniques, en els àcids nucleics). L'activitat dels polímers condueix a l'aparició d'un protometabolisme, és a dir, a reaccions de transferència d'electrons. El tipus de "metabolisme" dependria del tipus de donadors i acceptors d'electrons presents en el medi. En el protometabolisme, l'energia de la transferència dels electrons s'emmagatzema en forma de pirofosfat. En l'origen de la vida, primer podria haver estat el metabolisme i posteriorment va aparèixer la informació. En un grau d'evolució cap a la cèl·lula, s'haurien format les molècules informatives, com ara el RNA, i posteriorment aquesta característica hauria passat al DNA (com és en l'actualitat).

Fins arribar al món del RNA sembla que no eren necessaris els envolts lipídics. Així doncs, l'RNA, proteïnes i altres molècules van quedar "atrapades", aïllades del medi que els envoltava per una membrana lipídica, constituint una protocèl·lula. Aquesta protocèl·lula va continuar evolucionant fins arribar a la unitat de la vida, la cèl·lula procariota. En aquest model proposat d'origen i evolució de la vida, primer va ser la funció i posteriorment, l'estructura.

Sabem que tota cèl·lula procedeix d'una altra cèl·lula (principi fonamental de la teoria cel·lular de Virchow). El que és difícil és imaginar l'origen de la cèl·lula a partir d'ingredients abiòtics. La vida ha seleccionat i conté bàsicament tres elements, carboni, oxigen i hidrogen (fig. 2). Explicacions raonables en un moment donat semblen disbarats quan apareixen nous descobriments. L'origen de la vida és un dels grans reptes intel·lectuals per al segle XXI.

El món en miniatura

Els microorganismes són els responsables del reciclat dels elements essencials per a la vida, carboni, nitrogen, sofre, hidrogen, i oxigen, etc. Mitjançant el reciclat d'aquests elements en el sòl, els microorganismes regulen la disponibilitat de nutrients per a les plantes, la fertilitat del terra i el desenvolupament de les plantes que sustenten la vida animal. Els microorganismes són els principals responsables de la degradació d'una gran varietat de compostos orgànics, com ara la cel·lulosa, hemicel·lulosa, lignina i quitina (compostos orgànics molt abundants a la Terra). Si no fos per la degradació microbiana, tota aquesta matèria orgànica s'acumularia en els boscos i sediments.

La geologia del planeta està influïda per la meteorologia i pel cicle dels principals gasos de l'atmosfera: el nitrogen i l'oxigen. Aquests cicles depenen dels microorganismes. L'oxigen molecular lliure en l'atmosfera es va acumular fa uns 2.500 milions d'anys, i van ser els cianobacteris els responsables de produir l'oxigen, mitjançant la fotosíntesi oxigènica. Si s'hi inclouen els membres eucariotes del món microbià, com ara les diatomees, o els cocolitoforals, la fotosíntesi d'origen microbià és predominant. El principal gas d'efecte hivernacle, el diòxid de carboni, és produït i consumit pels microorganismes, així que per una banda sustenten la vida del nostre planeta però, per una altra, poden provocar l'augment de la temperatura global, el que posaria en perill la mateixa vida (l'eucariòtica, almenys la dels organismes "superiors"). Fins i tot la formació de núvols té molt a veure amb el metabolisme dels microorganismes marins. Les algues i els bacteris marins produeixen un compost volàtil, el sulfur de dimetil. El sulfur de dimetil es converteix en sulfat a l'atmosfera, i el sulfat



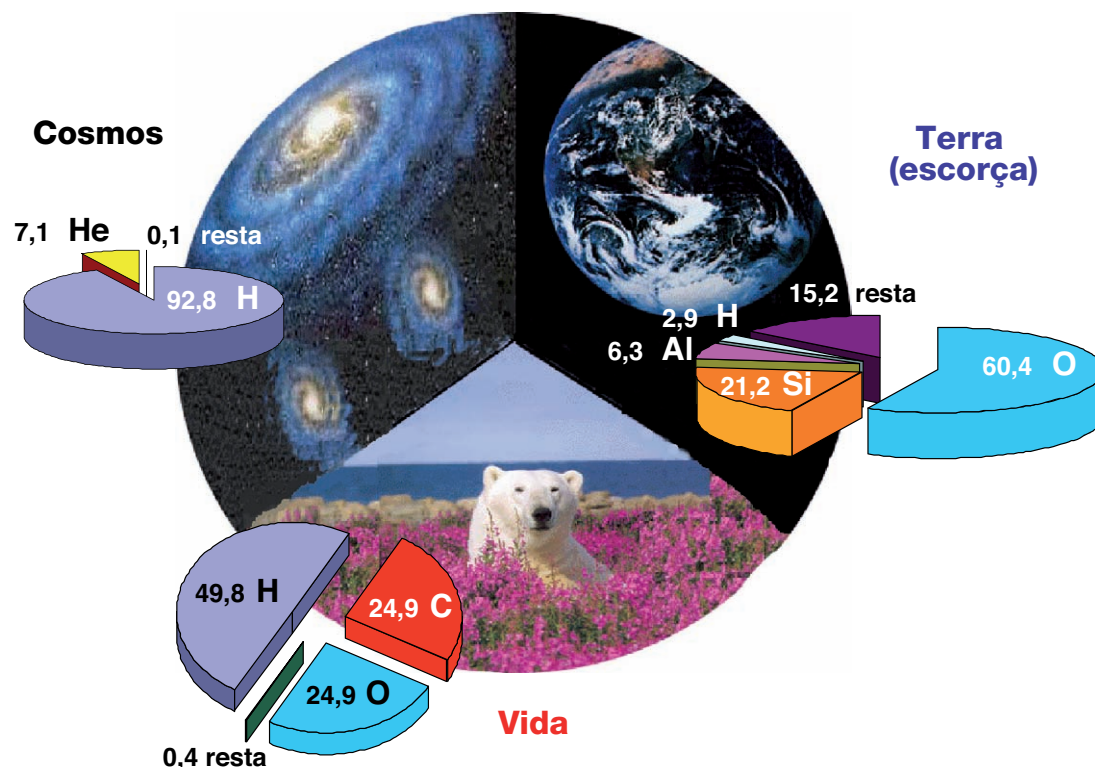


Fig 2. Abundància relativa dels elements.

actua com a agent de nucleació perquè el vapor d'aigua passi a gotes d'aigua. El resultat són els núvols. El sulfat, a més, augmenta la densitat òptica els núvols, és a dir, disminueix la quantitat de radiació solar que els núvols deixen passar. Aquest efecte no és trivial: sense sulfur de dimetil o sulfat, la Terra seria 3 o 4°C més calenta.

Tots els éssers vius de la Terra depenen de la vida procariòtica. Les associacions simbiòtiques entre procariotes van originar els avantpassats de totes les formes més complexes i variades que els van succeir i que ara habiten la Terra. És a dir, la simbiosi de les cèl·lules procariotes va conduir a la cèl·lula eucariota: els primers eucariotes que avui coneixem en forma de diversos grups de protists, com ara protozous, algues, etc. L'evolució dels protists va portar cap a la resta de grans grups d'éssers vius; fons, plantes i animals. Pràcticament cap organisme viu aïllat. Aquesta realitat afecta tots els fenòmens biològics, com ara l'evolució, l'ecologia i el funcionament dels individus i de les espècies. L'espectre d'associacions o simbiosi varia des de les beneficioses, o mutualistes, a les perjudicials, o paràsites. Comunitats tan complexes com les que hem observat en l'intestí dels termes, per exemple, han estat inalterades durant milions d'anys, precisament perquè aquesta comunitat permet un tipus especial de vida a un conjunt d'organismes dels quals només ens fixem en el més extern i més gran: l'insecte.

Coda

La vida a la Terra adopta múltiples formes i mides, des dels microorganismes i plantes microscòpiques fins a les sequoies, balenes, o els éssers humans. Al llarg dels seus 3.850 milions d'anys d'història, la vida s'ha enfrontat almenys amb trenta grans catàstrofes ecològiques. Els principals canvis en la superfície del planeta i en la composició de la seva atmosfera han causat l'extinció en massa de moltes espècies. Des de temps tan recents com al principi del Cambrià hi ha hagut cinc grans extincions. Però aquestes extincions no han estat mai una amenaça per al conjunt de la biosfera. La vida, especialment la vida bacteriana, és molt resistent i ha demostrat un gran poder d'adaptació, nodrint-se des del principi del desastre i la destrucció, i recuperant-se de cada crisi amb renovat vigor. L'èxit dels microorganismes es basa en tres característiques principals: mida petita, que els permet una elevada capacitat de dispersió; variabilitat i flexibilitat metabòlica, que els permet tolerar i adaptar-se ràpidament a condicions ambientals desfavorables; i plasticitat genètica (o capacitat de transferència horitzontal de gens), que els permet recombinar i recollir caràcters positius i persistir durant llarg temps adaptant-se a les condicions ambientals canviants. La vida microbiana podria ser una ineludible conseqüència de l'evolució planetària, una continuació del desenvolupament físic de



l'Univers. Desconeixem el que ens depararà el futur. Però, mentre que totes les espècies tendeixen a l'extinció, les grans agrupacions (regnes, dominis) perduraran. No hi ha cap raó per a pensar que la nostra espècie no desapareixerà del planeta; el que sí es pot assegurar és que la vida, especialment la vida microbiana, sobreviurà fins que el Sol es converteixi en una estrella gegant vermella i la seva fotoesfera macilenta arribi a l'òrbita de Mart, abans d'extingir-se. Però, per això, manquen encara uns 5.000 milions d'anys!

El manteniment de la biodiversitat és imprescindible per a la Terra, perquè hi ha una interacció constant —unes vegades de forma evident, altres de manera menys notòria— entre les diferents espècies que pobleu el nostre planeta. El manteniment de la diversitat dels microorganismes, a vegades negligit, és essencial per a la sostenibilitat de la vida i per a la diversitat dels “macroorganismes”. L'evolució és més que la “selecció natural dels organismes”. Avui dia la veiem com a un procés planetari que sempre es produeix per la interacció entre l'ambient i els éssers vius. Les roques, els sòls, els rius, els llacs, els mars, els ambients “corrents” o extrems —com ara els salins, els àcids, els marins o de roques profundes—, estan íntimament relacionats amb les miríades d'organismes que els habiten, fent un únic sistema d'evolució gaiana. Aquest sistema regula el seu clima i les condicions que mantenen habitable aquest planeta especial que és la Terra.

I si la Terra, Gaia, ens pogués parlar, tal vegada ens diria: “I encara creus que no estic viva? Pensa per un moment... si no estigués viva, no podria hostatjar miríades d'organismes, d'animals corrents i estrofilaris, de plantes de formes i propietats molt variades, de microbis diminuts que estan per tot arreu, encara que no els vegeu. Encara que sóc un dels molts astres fills del Sol, tinc una pell viva, una pell que acull tota la vida, una pell que ha anat canviant al llarg de la meua història, i si vosaltres, humans, destruïu aquesta pell, primer us destruïreu a vosaltres mateixos”.

Per saber-ne més

- GUERRERO, R. i col (1994). Evolución antes de la evolución: la vida precámbrica. In: CASADESÚS, J. i RUIZ BERRAQUERO, F. (eds.), *Descifrar la vida. Ensayos de historia de la biología*, pp. 33-60. Universidad de Sevilla.
- GUERRERO, R. (1998). Crucial crises in biology: life in the deep biosphere. *International Microbiology*, 1: 284-294.
- GUERRERO, R., PIQUERAS, M. i BERLANGA, M. (2002). Microbial mats and the search for minimal ecosystems. *International Microbiology*, 5: 177-188.
- GUERRERO, R. (2002). Jugando a dios en el laboratorio. Tema de debate: El origen de la vida. *La Vanguardia*, 29.12.02.
- GUERRERO, R. i BERLANGA, M. (2006). Life's unity and flexibility: the ecological link. *International Microbiology*, 9: 225-235.
- GUERRERO, R. i BERLANGA, M. (2007). The hidden side of the prokaryotic cell: rediscovering the microbial world. *International Microbiology*, 10: 157-168.
- LAZCANO, A., MILLER, S.L. i VENTS, S. (1996). The origin and early evolution of life: prebiotic chemistry, the pre-RNA world, and time. *Cell*, 85: 793-798.
- MARGULIS, L., DOLAN, M.F. i GUERRERO, R. (2000). The chimeric eukaryote: origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 97: 6954-6959.
- MCCLENDON, J.H. (1999). The origin of life. *Earth-Science Reviews*, 47: 71-93.
- NISBET, E.G. i Sleep, N.H. (2001). The habitat and nature of early life. *Nature*, 409: 1083-1091.
- ORGEL, L.E. (2004) Prebiotic chemistry and the origin of the RNA World. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 39: 99-123.
- ZIMMER, C. (2009) On the origin of life on Earth. *Science*, 323: 199.

