

## UNO DE LOS NUESTROS

### Lynn Margulis (1938-2011): la bióloga con visión revolucionaria

Antonio Encina García

Área de Fisiología Vegetal. Universidad de León. Campus de Vegazana s/n. 24071. León. E-mail: a.encina@unileon.es

En noviembre del año pasado (2011) moría repentinamente a causa de un derrame cerebral Lynn Margulis, una de las biólogas más influyentes de la historia de esta ciencia; tenía 73 años. La recordaremos siempre por su excelente labor como divulgadora científica a través de sus numerosos, rigurosos y excelentes libros. Pero sin ninguna duda pasará a la historia de la ciencia como la coautora y defensora de una de las teorías más provocativas, estimulantes e innovadoras en el campo de la biología, la teoría de la endosimbiosis seriada para el origen de las células eucariotas.

#### Sus inicios

Lynn Margulis (**Fig. 1**), Lynn Petra Alexander por su nombre de soltera, nació en Chicago (Illinois, EUA) el 5 de Marzo de 1938. Era la primogénita de cuatro hermanas y se crió en el seno de una familia acomodada. Sus padres, Leona y Morris Alexander, eran una pareja popular en la sociedad de Chicago de la época y ambos tenían problemas con el alcohol. Ella misma dice sobre sus padres que “...hicieron todo lo que yo detesto”. Sobre su etapa infantil y juvenil confiesa haber sido una estudiante rebelde, mandona, un tanto maleducada e hiperactiva (Properzio, 2004).



**Figura 1.** Lynn Margulis (1938-2011). Catedrática Honoraria de Geociencias de la Universidad de Massachusetts.

A los 16 años ingresa en la “University of Chicago Laboratory School” un centro de estudios universitarios asociado a la Universidad de Chicago. La Lynn Margulis adolescente nunca tuvo una clara vocación científica, de hecho comenzó los estudios superiores con el anhelo de ser escritora, pero su flechazo con la ciencia no tardó en llegar. A través de un curso de matemáticas aplicadas a la biología correspondiente a su segundo año de estudios, conoció los trabajos originales de Mendel. Quedó fascinada por las leyes de la herencia, lo que le

llevó a leer todo cuanto pudo sobre genética. Su futura carrera científica estaba encaminada (Lake, 2011).

En el año 1957, Lynn Alexander obtiene su graduado en ciencias, lo que los anglosajones denominan “Bachelor’s Degree”. Ese mismo año contrae matrimonio con el célebre astrofísico y divulgador científico Carl Sagan (**Fig. 2**).



2). Tenían 19 y 22 años respectivamente y se habían conocido tres años antes en las aulas. De este matrimonio nacen dos hijos, Dorion (1959) y Jeremy Sagan (1960).

**Figura 2.** Imagen del matrimonio Sagan en el día de su boda. A la izquierda aparece la madre de Lynn Sagan, Leona Alexander. Tomado de <http://mothering.com/jennifermargulis/naming-the-baby/the-name-game-post-2>.

### Años de formación

Lynn Alexander, en este momento Lynn Sagan, prosigue su formación y se traslada junto con su marido a la Universidad de Madison (Wisconsin, EUA) donde obtendría en 1960 el título de postgrado (Master Degree) en Zoología y Genética. La estancia en la Universidad de Madison representa un hito fundamental en su carrera científica.

Enrolada en el grupo de investigación del Dr. Walter Plaut comienza a trabajar con protistas, en concreto con amebas gigantes (*Amoeba proteus*). Mediante el uso de timidina radiomarcada pretenden obtener información sobre la síntesis y localización del ADN en estos organismos. Su primera publicación científica aparece en 1958 (Plaut y Sagan L, 1958) y en ella demuestran la presencia de elevadas cantidades de ADN citoplasmático. Este resultado es interpretado como efecto de la presencia de un agente infeccioso o por algún desconocido mecanismo de síntesis de ADN en el citoplasma. Están todavía lejos que entender que lo que realmente han descubierto es la presencia de ADN mitocondrial.

Con el paso del tiempo se acumulan los datos que apuntan a que mitocondrias y cloroplastos son diferentes a otros orgánulos citoplasmáticos, ya que pueden propagarse, confieren determinados caracteres hereditarios,



sintetizan proteínas y contienen ácidos nucleicos. Lynn Sagan se interesa por la aparente naturaleza independiente de las mitocondrias y cloroplastos y entra en contacto con los trabajos de Merechkowsky (1910) y Wallin (1927), que constituyen las primeras aproximaciones científicas a la teoría de la endosimbiosis como mecanismo de evolución.

Carl Sagan recibe en 1961 una propuesta de postdoctorado en la Universidad de Berkeley y toda la familia se traslada a Oakland (California, EUA). Lynn comienza en esta misma Universidad su tesis doctoral bajo la tutela del protistólogo marino Dr. Max Alfert. El cuidado de los niños hace imposible llevar a cabo la propuesta inicial de trabajo en un laboratorio oceánico (hubiera supuesto largas estancias fuera de casa) y se decanta por continuar con sus experimentos autorradiográficos, pero esta vez con protistas cloroplásticos, las euglenas (Properzio, 2004).

En 1963 la familia Sagan vuelve a trasladarse a la costa este de los EUA ya que Carl Sagan acepta un trabajo en el Departamento de Astronomía de la Universidad de Harvard (Boston, Massachusetts). Aunque Lynn tenía prácticamente terminada su tesis doctoral, abandona California sin haberla defendido. Se incorpora a la Universidad de Brandeis en Waltham, a pocos kilómetros de Boston, y compagina los experimentos necesarios para concluir su proyecto de tesis con la docencia (Properzio, 2004; Lake, 2011). En 1965 recibe el doctorado por la Universidad de Berkely con el trabajo titulado “Unusual pattern of thymidine incorporation in the cytoplasm of Euglena” que publica en el Journal o Protozoology (Sagan L., 1965a). A estas alturas tiene claro que los cloroplastos (y las mitocondrias) tienen ADN propio y que son orgánulos autónomos (Sagan L. et al., 1965b).

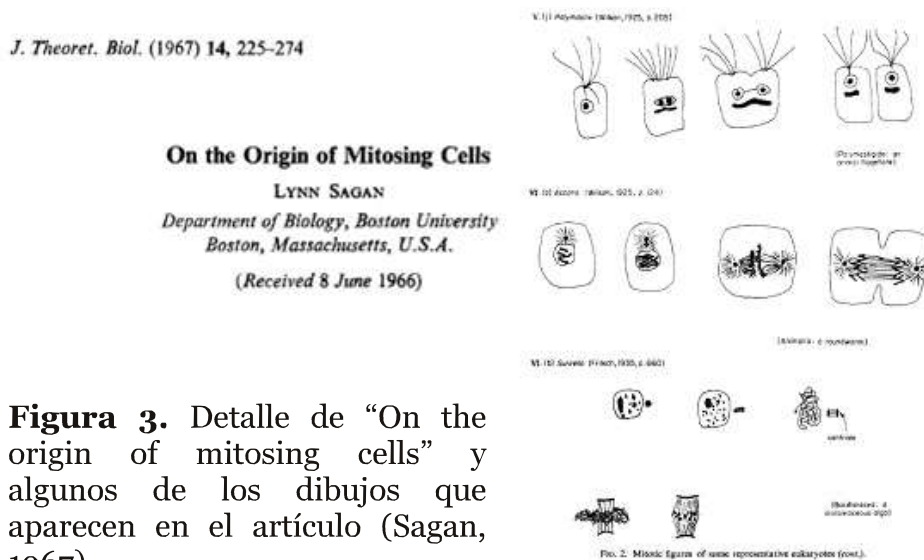
Desde el punto de vista personal, la estancia en la Universidad de Madison y su traslado a Brandeis coinciden con su primer divorcio. El exceso de trabajo, la atención a sus dos hijos de corta edad y a un no menos demandante marido, hacen que el matrimonio se rompa definitivamente en 1964. Lynn Margulis siempre reconoció la enorme influencia intelectual que ejerció Carl Sagan sobre ella. Tras el divorcio se mantuvieron en contacto a nivel profesional y personal, y su amistad duró hasta la muerte de este último en 1996 (Properzio, 2004).

### **Desarrollo y consolidación de la Teoría de la Endosimbiosis Seriada**

Una vez doctorada, Lynn se incorpora al Departamento de Biología de la Universidad de Boston (Massachusetts), en la que permanecerá más de 20 años compaginando la docencia y la investigación. Fruto de esta etapa profesional son algunas de sus más célebres producciones científicas. Dos años después de obtener el doctorado -había cumplido 29 años- publica “On the origin of

mitosing cells -Sobre el origen de las células mitóticas-” (**Fig. 3**). La tarea no fue fácil porque el escrito de más de cincuenta páginas! fue rechazado por 15 revistas hasta verse publicado (Sagan, 1967). Este artículo sirvió de base para su primer y renombrado libro “Origin of eukaryotic cells -El origen de las células eucariotas-” (Margulis, 1970).

En ambos trabajos hace una exposición teórica sobre el mecanismo de la endosimbiosis como origen de las células eucariotas. Según esta teoría la primera célula eucariota apareció como resultado de la “fusión” simbiótica de varias bacterias preexistentes. El primer evento de simbiosis tendría lugar entre una arqueobacteria del tipo *Thermoplasma acidophylum* y bacterias móviles microaerófilas del tipo espiroqueta como *Leptospira*. Esta sería la célula eucariota primigenia de tipo mastigoto (protozoo ciliado de la Clase Mastigophora) en la que la arquea proporcionaría el nucleocitoplasma y la espiroqueta el undulipodio, la estructura microtubular de movilidad, incluido el cinetosoma. Posteriormente, las proteínas que forman los microtúbulos (tubulinas) acabarían formando el huso mitótico y una versión del cinetosoma, los centriolos, lo que daría lugar a la aparición de la mitosis y más tarde la meiosis y la reproducción sexual (Sagan, 1967; Margulis, 1970).



**Figura 3.** Detalle de “On the origin of mitosing cells” y algunos de los dibujos que aparecen en el artículo (Sagan, 1967).

En un segundo evento de simbiosis, el mastigoto se uniría con una bacteria aerobia que acabaría convirtiéndose en la mitocondria. Por último algunas células eucariotas con mitocondrias establecerían simbiosis con cianobacterias fotosintéticas para dar lugar a los cloroplastos, y por tanto, a las células eucariotas con capacidad fotosintética. Cuatro tipos de bacterias diferentes que en el curso de tres eventos de simbiosis originan la célula eucariota en un lapso de unos 600 m.a comprendido entre los 1200 m.a y los 600 m.a (Sagan, 1967; Margulis, 1970).

Lynn Margulis no defiende una teoría totalmente nueva. El origen endosimbiótico para la célula eucariota es una idea heredera de varios trabajos previos de mediados del siglo XIX y principios del XX. Lo que aporta de nuevo son argumentos (propios y ajenos) de tipo bioquímico, citológico y paleontológico en apoyo de la teoría (Sagan, 1967 y referencias citadas). En una retrospectiva sobre la vida de Lynn Margulis, firmada por su colega y amigo Moselio Schaechter, éste acierta al decir que aunque la ciencia progresa a través de la experimentación, los resultados experimentales adquieren utilidad cuando son escrutados, interpretados y organizados, y en esa actividad Lynn Margulis había sido una autentica maestra (Schaechter, 2012).

A partir de este momento Lynn Margulis y la teoría de la endosimbiosis seriada, como la bautiza el protistólogo Max Taylor (1974), aparecerán unidas para siempre. Como muchos de sus colegas admiten, uno de los rasgos más prominentes de la actividad científica de Lynn Margulis es la determinación en la defensa de sus ideas. En un principio, la teoría tuvo que luchar contra el poco crédito científico que se le otorgaba. Su formulación implicaba varios procesos súbitos, enormes, de cambio genético (la asimilación por simbiosis de genomas completos) para explicar, nada menos, que el origen de las células eucariotas. Por tanto, el mecanismo evolutivo que generó la célula eucariota no fue la selección natural trabajando sobre mutaciones espontáneas, sino la simbiosis. La selección natural en todo caso sirvió para ajustar el resultado (Sampedro, 2002). Estamos por tanto ante un mecanismo no darwiniano de evolución.

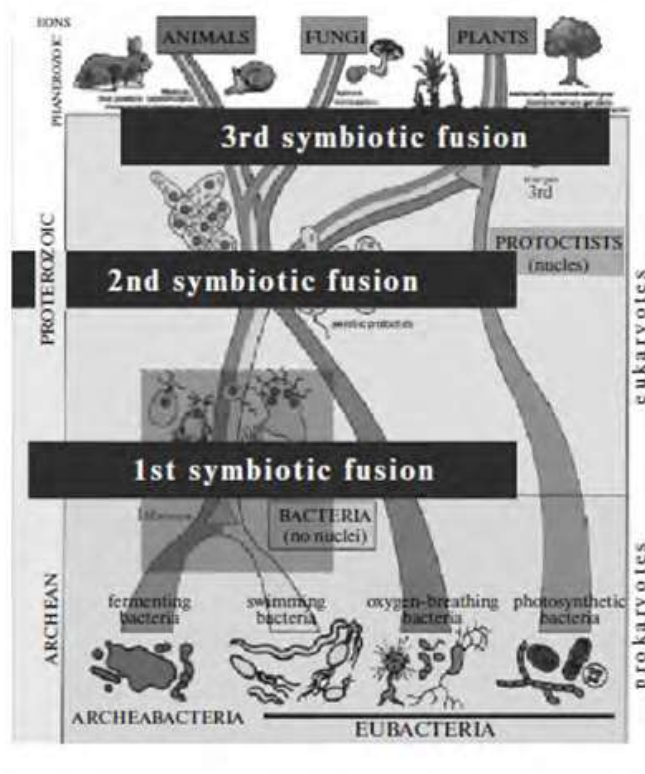


**Figura 4.** Lynn Margulis en su laboratorio de la Universidad de Boston, años 80. Tomado de *Boston University Photography*.

Como tal, su teoría encontró una oposición tremenda entre el neodarwinismo imperante, que no admitía nada diferente al trabajo de la selección natural sobre mutaciones espontáneas como causa para la aparición de nuevas especies y taxones de orden superior (Sampedro, 2002). Desde su

publicación en 1967 (Sagan, 1967), habrían de pasar 10 años hasta que la teoría de la endosimbiosis seriada pasara a formar parte del núcleo central de la biología moderna. A partir de los años 70 comienza a tener eco entre la comunidad científica, y diversos trabajos sobre biología molecular, genética y ultraestructura de diferentes tipos de células eucariotas apoyan su origen endosimbiótico (Margulis, 1998; 2002). Pero es en 1978 cuando se produce un hito fundamental para la aceptación de la teoría de la endosimbiosis seriada: se publica un trabajo clásico en el que utilizando herramientas de análisis de proteínas y DNA, se prueba concluyentemente el origen endosimbionte de los cloroplastos y las mitocondrias (Schwartz y Dayhoff, 1978).

Curiosamente, el principal escollo para aceptar la teoría de la endosimbiosis seriada tal como la formula Lynn Margulis, es la demostración del primer evento de simbiosis. La conexión entre undulipodios y espiroquetas es débil, ya que no existe homología estructural entre ellos, y la formación del núcleo como resultado del proceso de endosimbiosis no tiene muchos adeptos. Para muchos científicos la primera célula nucleada, con movilidad, mitosis y meiosis apareció gradualmente por evolución darwiniana a partir de una arqueobacteria (Sampedro, 2002). Con o sin aceptación, en su versión original o modificada, hoy en día la teoría de la endosimbiosis seriada es aceptada y forma parte de todos los libros de texto modernos sobre Biología.



**Figura 5.** Esquema de los tres eventos de simbiosis que predice la Teoría de la Endosimbiosis Seriada (Margulis, 2010).

### Más allá de la Teoría de la Endosimbiosis Seriada

La teoría de la endosimbiosis para el origen de las células eucariotas se extiende más allá del ámbito de la evolución celular temprana, e irradia en distintos campos de la biología. Por ejemplo, Lynn Margulis considera que la simbiosis es el motor de la evolución (Margulis, 1998) y con ello recupera las ideas de Boris Kozo-Polyansky, quien en 1924 ya apunta a la “simbiogénesis” como un mecanismo evolutivo de primer orden (Kozo-Polyansky, 1924). Lynn Margulis es toda una especialista en resucitar, rejuvenecer y dar sentido a viejas ideas desechadas; lo había hecho con Merechowsky y Wallin y lo vuelve a hacer con Kozo-Polyansky.

Lynn Margulis cree que la simbiogénesis puede ser el mecanismo que explique la adquisición de ciertas estructuras complejas como los flagelos eucariotas, la capacidad de fotosintetizar, la mitosis o la meiosis (Margulis, 2002, 2010). En este punto es donde Lynn Margulis encuentra más detractores porque muchos de sus colegas, aun aceptando parcialmente la teoría de la endosimbiosis, no creen que el papel de la simbiogénesis sea relevante para el proceso evolutivo. Más bien lo consideran una anécdota afortunada que necesita una explicación darwiniana (Maynard Smith y Szathmáry, 1999).



**Figura 6.** Junto a otros científicos eminentes, Lynn Margulis (en el centro) y James Lovelock (tercero por la dcha.) reciben el reconocimiento de la NASA por su contribución a la astrobiología. Tomado de Bill Ingalls/NASA.

Como extensión de la idea de la simbiogénesis, Lynn Margulis es coautora de la hipótesis Gaia (Lovelock y Margulis, 1974 a, b) inicialmente

propuesta por James Lovelock (Lovelock, 1972). Esta teoría postula que la vida en la tierra es un producto de la simbiosis entre organismos y planeta. Se propone que una vez dadas las condiciones para que surgiera la vida, la comunidad de seres vivos ha determinado el clima y la composición química del planeta para hacerlos favorables a la propia existencia de la vida (Lovelock, 1972).

Lynn Margulis conoce la teoría en 1971 de boca del propio Lovelock que le consulta sobre la posibilidad de que las enormes cantidades de metano de la atmósfera terrestre puedan ser resultado de la actividad bacteriana. Rápidamente acepta los postulados de Lovelock, que toma como una extensión a escala planetaria de sus ideas sobre la simbiosis y el proceso evolutivo. A lo largo del tiempo Lynn se convierte en una de las más activas defensoras de la teoría Gaia, contribuyendo a su difusión y replanteamiento. En uno de sus libros más conocidos, Lynn Margulis explica que la hipótesis Gaia no pretende asimilar la Tierra a un organismo vivo, sino que propone que la biosfera tiene algunas características de organismo. Está constituida en gran medida por células (sobre todo bacterias) que se reproducen, asimilan nutrientes, producen desechos e interaccionan con otras (Symbiotic Planet, 1998).

En el campo científico de la sistemática, el origen endosimbiótico de las células eucariotas introdujo un cambio claro de paradigma. La principal división no podía ser entre animales y plantas, sino entre procariotas y eucariotas. Tomando como base los trabajos de Copeland (1956) y de Whittaker (1969) en los que se propone la clasificación de los seres vivos en cuatro (moneras, protistas, animales y plantas) o cinco reinos (a los anteriores hay que añadir los hongos separados de las plantas) respectivamente, Lynn Margulis y el propio Whittaker proponen la creación de dos Superreinos, procariota y eucariota, y la redefinición del Reino Protista (Whittaker y Margulis, 1978).

Unos cuantos años después, en 1982, L. Margulis publica junto con Karlene Schwartz el famoso “Five Kingdoms – Los cinco Reinos-” (Fig. 7). En esta obra proporcionan un punto de vista evolutivo a la clasificación de los seres vivos y proponen una nueva reorganización del reino protista, que circunscriben a las algas y mixomicetos. El resto de organismos, considerados como protistas hasta ese momento, son redistribuidos entre los otros cuatro reinos (Margulis y Schwartz, 1982).

**Figura 7.** Portada de la tercera edición (1997) de “Five Kingdoms” prologada por S. Jay-Gould. Tomado de <http://us.macmillan.com/splash/academic/index.html>.





A la etapa de Lynn Margulis en Boston también corresponde la primera obra en la que colabora con su hijo Dorian Sagan (**Fig. 8**). Se trata de “Origins of sex: three billion years of genetic recombination” (Margulis y Sagan, 1986). En esta obra amplía la teoría de la endosimbiosis seriada para dar una explicación del origen de la mitosis, meiosis y la conexión entre endosimbiosis y reproducción sexual. La colaboración literaria entre madre e hijo se mantendría fructífera durante años ya que publicarán juntos un total de 8 libros, algunos

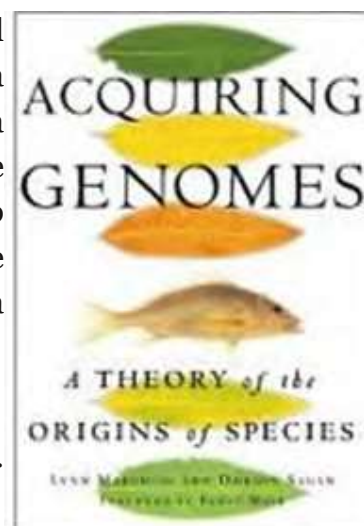


tan deliciosos como “Acquiring genomes” (Margulis y Sagan, 2002), prologado por Ernst Mayr (**Fig. 9**). En el año 2007 aparece el último texto que firman conjuntamente (Margulis y Sagan, 2007).

**Figura 8.** Lynn Margulis y Dorian Sagan. Madre e hijo firmaron varios libros juntos, una simbiosis literaria muy fecunda. Tomado de UMASS Photo Services.

Durante los primeros años de estancia en la Universidad de Boston, Lynn conoce al que será su segundo marido, el cristalógrafo Thomas N. Margulis. Se casan en 1967 y tienen dos hijos Zachary (1967) y Jennifer Margulis (1969). Una constante en la vida de Lynn Margulis, yo diría que en la de muchas de las mujeres dedicadas a la ciencia, es la dificultad para compaginar la vida profesional y personal. Lynn Margulis es en estos momentos una científica de reconocido prestigio, líder en su campo y está al cargo de una familia de cuatro hijos. Ella misma confiesa que “no es humanamente posible ser una buena esposa, buena madre y un científico de primera clase. Nadie puede hacer esto, de algo tienes que prescindir” (Properzio, 2004). Por lo que parece, decide prescindir de su papel de esposa ya que su segundo matrimonio concluye en 1982.

**Figura 9.** Portada de “Acquiring genomes”. Tomado de Amazon com.



### La Etapa en Massachusetts

Tras 22 años vinculada a la Universidad de Boston, Lynn Margulis se traslada a la que iba a ser su casa hasta el momento de su muerte. Se une al Departamento de Biología de la Universidad de Massachusetts (Amherst),



donde acabaría siendo nombrada Catedrática Honoraria de Geociencias. Comienza a recoger los frutos de su exitosa carrera científica. En 1983 entra a formar parte de la Academia Nacional de las Ciencias de los Estados Unidos y posteriormente en la Academia Rusa de las Ciencias Naturales. En 1999 recibe la Medalla de Oro de la Academia de Ciencias Americana, y en 2008 la medalla Darwin-Wallace por la Sociedad Linneana de Londres. Es mentora de la Universidad de Boston y sus publicaciones originales están custodiadas en la biblioteca del Senado de los EUA.

A lo largo de los últimos veinte años, Lynn Margulis mantiene una intensa colaboración científica con las Universidades de Valencia y Autónoma de Barcelona (UAB), donde fue profesora visitante a mediados los años ochenta. Participa en varios proyectos de investigación sobre la diversidad microbiana de las comunidades fotosintéticas anaeróbicas en el lago de Banyoles y Delta del Ebro y publica numerosos artículos junto al profesor Ricardo Guerrero (Catedrático de Microbiología de la UAB), con quien desde el año 2000 mantiene una relación sentimental. Es Doctora Honoris Causa por las Universidades citadas, además de por la Universidad Autónoma de Madrid y la de Vigo.

Continúa publicando activamente artículos de investigación, revisiones y libros. Una de las tareas que le ocupan con mayor dedicación es la demostración del talón de Aquiles de su teoría, que los flagelos de las células eucariotas tienen un ancestro en la espiroquetas (Wier et al., 2010). Al final de su vida científica ha publicado en torno a 300 artículos y es autora o coautora de 17 libros, algunos de ellos tan populares como “Los Cinco Reinos” o “Planeta Simbiótico” o “Captando Genomas”.

Hasta sus últimos días mantuvo el torrente de vitalidad que siempre caracterizó su vida profesional y personal. Gustaba de madrugar, montar en bicicleta, patinar y bañarse en las aguas del río que discurría cerca de casa. Mientras trabajaba en el despacho de su casa sufre un derrame cerebral severo. Cinco días después, el 22 de noviembre de 2011, muere en el hospital; tenía 73 años.

En Marzo de 2012, unos meses después de su muerte, la comunidad científica le rinde un homenaje a través de la celebración de un Simposium monográfico sobre su vida y obra (**Fig 10**).

Como concluye Schaetchter en su retrospectiva sobre la vida de esta brillantísima bióloga, “en algunas ocasiones, las ideas que expuso causaron el desmayo entre sus colegas y amigos. Pero para aquellos que la conocimos, este no es su legado más relevante. Debería ser recordada como una persona cuyas creencias apasionadas e ideas creativas cambiaron el discurso de la ciencia en varias áreas. De esta forma llegó a conectar con muchas personas, tanto de

ciencia como no” (Schaetchter, 2011). Desde luego ese es mi caso, sirvan estas torpes letras para expresar mi más rendida admiración a esta fascinante científica y mujer.

**Figura 9.** Cartel anunciador del simposio en memoria de Lynn Margulis, celebrado en marzo de 2012. Tomado de Universidad de Massachusetts ([http://www.geo.umass.edu/margulis\\_symposium.html](http://www.geo.umass.edu/margulis_symposium.html)).



### Bibliografía

- Copeland, H.F. 1956. *The Classification of Lower Organisms*. Palo Alto, CA: Pacific Books.
- Kozo-Polyansky, B.M. 1924. *Novyi printzip biologii. Ocherk teorii simbiogeneza*. Puchina, Lenigrad. Moscow [Traducido al inglés en: “Kozo-Polyansky, B.M. 2010. *Symbiogenesis: a new principle of evolution*. Translation from the Russian by V. Fet (V. Fet y L. Margulis, eds.). Harvard Univ. Press, Cambridge”].
- Lake, J.A. 2011. Lynn Margulis (1938-2011). Biologist who revolutionized our view of early cell evolution. *Nature*. 480:458.
- Lovelock, J.E. 1972. Gaia as seen through the atmosphere. *Atmospheric Environment*. 6:579-580.
- Lovelock, J.E. y Margulis L. 1974a. Homeostatic tendencies of the Earth’s atmosphere. *Origins of Life and Evolution of Biospheres*. 5:93-103.
- Lovelock J.E. y Margulis L. 1974b. Atmospheric homeostasis by and for biosphere -Gaia hypothesis-. *Tellus*. 26:2-10.
- Maynard Smith. J. y Szathmáry, E. 1999. *The Origins of Life: From the Birth of Life to the Origin of Language*. Oxford: Oxford University Press.
- Merechowsky, M. 1910. *Cell in Development and heredity* (EB Wilson, ed) MacMillan, NY.
- Margulis, L. 1970. *Origin of Eukaryotic Cells: Evidence and Research of Implications for a Theory of the Origin and Evolution of Microbial, Plant and Animal Cells on the Precambrian Earth*. Yale University Press.



- Margulis, L. 1998. *Symbiotic Planet*, Sciencewriters, Massachusetts [Traducido como “Planeta Simbiótico. 2002. Un nuevo punto de vista sobre la evolución. Ed. Debate”].
- Margulis, L. 2010. Symbiogenesis. A new principle of evolution rediscovery of Boris M. Kozo-Polyansky (1890-1957). *Paleontological Journal*. 44:1525-1539.
- Margulis, L. y Sagan, D. 1986. *Origins of Sex. Three Billion Years of Genetic Recombination*, Yale University Press.
- Margulis, L. y Sagan, D. 2002. *Acquiring genomes: a theory on the origin of species*, Basic Books [Traducido como “Captando genomas. 2003. Ed. Kairos”].
- Margulis, L. y Sagan, D. 2007. *Dazzle Gradually: Reflections on the Nature of Nature*, Sciencewriters Books.
- Margulis, L. y Schwartz, K.V. 1982. *Five kingdoms: an illustrated guide to the phyla of life on earth*, New York: WH Freeman. [Traducido como “Cinco reinos. Guía ilustrada de los phyla de la vida en la Tierra. 1985. Editorial Labor”].
- Plaut, W. y Sagan, L. 1958. Incorporation of thymidine in the cytoplasm of *Amoeba proteus*. *Journal of Biophysical and Biochemical Cytology*. 4:843-847.
- Properzio, J. 2004. Lynn Margulis. Full speed ahead. *University of Chicago Magazine*.
- Schwartz, R.M. y Dayhoff, M.O. 1978. Origins of prokaryotes, eukaryotes, mitochondria, and chloroplasts. *Science*. 199:395-403.
- Sagan, L. 1965a. An unusual pattern of tritiated thymidine incorporation in *Euglena*. *Journal of Protozoology*. 12:105-ss.
- Sagan, L., Ben-Shaul, Y., Epstein, H.T. y Schiff, J.A. 1965b. Studies of chloroplast Development in *Euglena* XI. Radioautographic Localization of Chloroplast DNA. *Plant Physiology*. 40:1257-1260.
- Sagan, L. 1967. On origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14:225-274.
- Sampedro, J. 2002. *Deconstruyendo a Darwin*. Ed. Crítica, Barcelona.
- Schaechter, M. 2012. Lynn Margulis (1938-2011): Retrospective. *Science*. 335:302.
- Taylor, F.J.R. 1974. Implications and extension of the serial endosymbiosis theory of the origin of eukaryotes. *Taxon*. 23:229-258.
- Wallin, I. 1927. *Symbiogenesis and the origin of species*. London: Blliere, Tindall & Cox.
- Whittaker, R.H. 1959. New concepts of kingdoms of organisms. Evolutionary relations are better represented by new classifications than by the

traditional two kingdoms. *Science*. 163:150-160.

Whittaker, R.H. y Margulis, L. 1978. Protist classification and the kingdoms of organisms. *Biosystems*. 10:3-18.

Wier, A.M., Sacchi, L., Dolan, M.F., Bandi, C., McAllister, J. y Margulis, L. 2010. Spirochete attachment ultrastructure: implications for the origin and evolution of cilia. *Biological Bulletin*. 218:28-35.



Antonio Encina García es Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad del León (2000). Tras una experiencia post-doctoral en la Universidad de Edimburgo se reincorpora a la Universidad de León como profesor del Área de Fisiología Vegetal en el año 2002. Desde entonces imparte docencia en Licenciaturas y Grados en Biología y Biotecnología, así como en los Máster “Metodología de Investigación en Biología Fundamental y Biomedicina” e “Ingeniería de Biosistemas”. Su principal actividad investigadora se centra en el estudio de la

estructura y composición de las paredes celulares de las plantas. Ha publicado más de una treintena de trabajos en revistas y libros científicos y ha participado en más de una decena de Proyectos de Investigación de ámbito local, nacional e internacional. Es miembro del Consejo Editorial de la revista *AmbioCiencias*.