

Lynn Margulis (1938–2011), in search of the truth

Ricardo Guerrero

President of the Spanish Society for Microbiology
rguerrero@microbios.org

It would have been impossible for INTERNATIONAL MICROBIOLOGY to comment on the microbiology-related events of the year 2011 without noting the death of Lynn Margulis, one of the most outstanding biologists of the 20th century and closely involved with this journal since its beginnings, in 1998, first as Associate Editor and, later, as Honorary Associated Editor. For me, the loss is both a professional and a personal one, as Lynn was an important scientific collaborator as well as a my partner for almost 30 years. Lynn Margulis (née Lynn Petra Alexander) died at her home in Amherst, Massachusetts, on November 22, 2011, after suffer-

friends, and admirers and by those who, while intellectually at odds with her ideas on evolution, nonetheless recognized the value of her work. Rather than repeat what has already been written, this editorial will focus mainly on her relationship with Spain, the Spanish Society for Microbiology (SEM), and INTERNATIONAL MICROBIOLOGY.

But first let's consider the role of Lynn Margulis in the field of microbiology. Was she indeed a microbiologist? She was rarely seen in a lab coat, nor did she prepare microbial cultures or isolate strains for identification. However, her intellectual contributions were essential to many discoveries,



Fig. 1. Lynn Margulis (1938-2011). Photo by I. Fernández, at the Institute for Catalan Studies, Barcelona, in April 2009.

ing a massive stroke. Her death was noted by the many newspapers and other media in the USA and, internationally, in prominent scientific journals and newspapers. The announcement was followed by tributes from her many colleagues,

reflecting her ability to see “the big picture” and thus to interpret both the research results obtained in her own lab and those of her colleagues in a broad range of related fields. She was an excellent observer of natural samples, usually in vivo,

under the photonic (as she liked to say) microscope. But she also had an extraordinary ability to interpret micrographs of any kind.

In addition, her intellectual curiosity motivated her to frequently browse through the older scientific literature, even in languages that she did not understand. It was on one such occasion that she came across the works of Russian biologists such as Andrei Sergeivich Famintsyn (1835–1918), Konstantin Sergeevich Merezhkovsky (1855–1921), and, especially, Boris Mikhaylovich Kozo-Polyansky (1890–1957), who throughout their careers had emphasized the role of symbiosis in evolution. Famintsyn had developed a theory of symbiogenesis but, despite claims to the contrary, did not succeed in isolating and growing chloroplasts from plant cells. Merezhkovsky later maintained that chloroplasts had originated from cyanobacteria and he coined the term *endosymbiosis* to describe the evolution of novel traits by symbiosis. But it was Kozo-Polyansky who suggested that symbiosis could explain the evolution of cell motility. Nowadays, the notion that both chloroplasts and mitochondria were once free-living bacteria that established a symbiosis with larger, different prokaryotes is fully accepted. Transmission electron microscopy clearly showed that the contents of both “eukaryotic” organelles closely resemble their respective bacterial ancestors, while molecular biology confirmed that chloroplasts and mitochondria not only had their own DNA but also were phylogenetically related to two groups of prokaryotes: cyanobacteria and proteobacteria, respectively.

During the late 20th century, Lynn Margulis and other microbiologists provided evidence that the most frequent and representative interactions among all the living beings on Earth are those of cooperation and symbiosis. The focus of Margulis’ work was what are widely known as protozoa and unicellular algae but which she referred to as protists, or protoctista. As an outstanding protistologist, she studied these eukaryotic species not as single entities, but mostly with respect to their symbiotic relationships, which in many cases had evolved to become permanent ones; yet she also carefully analyzed independently existing microorganisms. Her near-intuition for the role of symbiosis in evolution led her to approach the field of microbiology from the viewpoint of ecology, i.e., the relationships among organisms and between them and their environment. A tenet of modern biology is that any kind of life establishes some kind of connection with other living beings. These connections include transient symbiosis; that is, partners meet, live together for a certain amount of time, and then, depending on environmental conditions, separate. But there are also examples of highly complex communities, such as those inhabiting the termite hindgut, that have remained unaltered for millions of years

because the environment has not been disrupted by external changes. Over the few last decades, more and more symbiotic relationships involving the participation of bacterial species have been revealed, such as *Buchnera* and aphids, *Trypanosoma* and its endosymbiotic bacteria, and *Wolbachia* and *Onchocerca volvulus*.

Throughout the 1970s, Lynn Margulis worked exclusively with eukaryotic microorganisms studying them from structural, physiological, genetic, evolutionary, and ecological perspectives. She was recognized as an expert in the field, as established by her role as coeditor, with John O. Corliss, Michael Melkonian, and David J. Chapman, of *Handbook of Protoctista*, which Lewis Thomas considered “a volume of similar scientific indispensability” as *Bergey’s Manual of Systematic Bacteriology*.

It was in the early 1980s that Lynn Margulis began to consider prokaryotes. This late interest can be explained by the attitude that prevailed in microbiology during the years that she had worked towards her doctorate. At that time, bacteria were studied mostly in terms of pathogenesis and Margulis was not only uninterested in that viewpoint, she believed it was far too narrow. In 1983, she began the first of many collaborations with Spanish microbiologists—prokaryotologists indeed—first from the Autonomous University of Barcelona, and then, in 1988, from the University of Barcelona. In these pioneering studies in what was the still young science of bacterial ecology, she discovered the fascinating world of prokaryotic physiology and genetics. Her soon to be acquired detailed understanding of these microorganisms is reflected in the Introduction of the above-mentioned *Handbook of Protoctista*.

Her collaboration with Karlene V. Schwartz was a fruitful one, resulting in the publication of *Five Kingdoms: An Illustrated Guide to the Phyla of Life on Earth* (first edn., 1982), in the words of its authors “an illustrated guide to the diversity of life” and a book “about the biota, the living surface of the Planet Earth. A catalogue of life’s diversity and virtuosity.” Stephen Jay Gould, in the Foreword, called the book the “rarest of intellectual treasures” and drew upon its contents in pointing out that the greatest division among living beings was not “between plants and animals, but *within* the once-ignored microorganisms—the prokaryotic Bacteria and the eukaryotic Protoctista.” Subsequent changes in our understanding of the relationships among living beings, brought about by the information obtained through DNA sequencing, have been incorporated in the more recent editions of this book.

Typically, great achievements are the result of many years of experience. But, in the case of Lynn Margulis, her unique way of thinking combined with fortuitous circumstances



Fig. 2. Lynn Margulis with friends from the Autonomous University of Barcelona and the University Barcelona during their official visit to the modern Library of Alexandria, Egypt on December 31, 2003.

resulted in discoveries already during her doctoral research that most scientists do not achieve in a lifetime and which quickly launched her career in biology. Thus, in the early 1960s, she developed the theory of serial endosymbiosis as an evolutionary mechanism explaining the origin of the eukaryotic cell. The theory followed from her appreciation of the fact that, in a world of nuclear inheritance, there were many cases of non-Mendelian heredity, for example, in photosynthetic mutants of plants and algae, in the cortical inheritance in *Paramecium*, and in the killer phenomenon of yeast. Lynn Margulis explored the scientific literature to find evidence for cytoplasmic heredity and predicted the existence of organellar DNA.

Her first paper (under her former name of Lynn Sagan) advanced her hypothesis but it was rejected by some fifteen editors before James Danielli, co-originator of the theory of the lipoprotein bilayer of membranes, dared to publish it in the *Journal of Theoretical Biology*, in 1967. Her hypothesis met with strong opposition from many colleagues, such as Roger Y. Stanier, who happened to meet Margulis in an elevator in at the University of California-Berkeley and told her that her strange theories on the origin of mitochondria and chloroplasts would never gain acceptance. Years later, after molecular biology and microscopy had proven Stanier wrong by providing overwhelming support for the hypothesis, he and Margulis, through mutual friends, were able to reconcile their intellectual differences with each other.

Mexico was the bridge that linked Lynn Margulis with the Spanish culture and language. At the age of 16, while doing anthropological field research in the country, Margulis learned to speak Spanish and was soon fluent. This ability was to later serve her well, as it allowed her to quickly feel at home in Spain—where, from 1983 on, she often traveled for research and teaching—and to lecture there in Spanish, thus gaining the further admiration of her Spanish students and colleagues. However, Margulis' academic activities were not confined to the lecture rooms of Spanish universities; rather, she was a popular speaker, often invited to give lectures and to participate in scientific meetings and workshops not only in university settings but also in museums, research centers, schools and high schools, cultural and commercial centers, and even ancient palaces and castles (in 2007 she inaugurated the new premises of Don Alvaro de Luna's castle, in Arenas de San Pedro, Ávila). She never failed to attract a large audience, with people often resigned to sitting on the floor of a packed auditorium. She received honorary doctorates from the Autonomous University of Madrid, the University of Valencia, the Autonomous University of Barcelona, and the University of Vigo. Many of her books have been translated into Spanish—several of them also into Catalan and Basque—and over the years they have remained very popular, particularly among high-school biology teachers and biology university students, as her “rebellious” writing and thinking continue to resonate among young people.

The collaboration between Lynn Margulis and the SEM started in 1985, when she participated in several SEM-sponsored conferences. In 1998, when INTERNATIONAL MICROBIOLOGY replaced *Microbiologia SEM* as the official SEM journal, her help was invaluable during the transition period, when the journal also sought a new publisher. With the debut of INTERNATIONAL MICROBIOLOGY, published by the Spanish division of Springer-Verlag, Lynn Margulis, along with other outstanding microbiologists, was appointed Associate Editor. This was a responsibility that she took quite seriously and with the full force of her intellectual energies: encouraging researchers to submit articles to the journal, acting as peer reviewer, submitting research articles from her own laboratory, and contributing historical perspectives as well as book reviews. In 2004, she became Honorary Associate Editor but maintained an active involvement with the journal.

In an essay published in 1993, Lynn Margulis discussed what she called the “red shoe dilemma” that many women face when confronted with choosing between a professional career and family life. She remembered how—as a teenager—she was moved by the film *The Red Shoes*, in which a career conflict led a desperate ballerina to commit suicide. Lynn Margulis never even considered the need to choose. She recognized, however, that “children, husband, and excellence in original science are probably not simultaneously possible.” About herself, she wrote: “Probably, I have contributed to science because I twice quit my job as a wife. I abandoned husbands but stayed with children. I’ve been poor, but I’ve never been sorry.”

Many of the obituaries have referred to Lynn Margulis as an evolutionary biologist. It is true that most of her research focused on evolution, especially on the role of symbiosis as a major evolutionary mechanism. But she also studied symbiosis in and of itself, specifically, in the relationships formed by microorganisms with other microbial but also with non-microbial organisms. These diverse aspects of symbiosis sparked Margulis’ passionate interest in the Gaia theory, postulated by British atmospheric chemist James E. Lovelock, to which she provided supporting (micro)biological evidence. She was indeed an advocate of microbes. She has left her footprint in the world of microbiology and will be remembered as one of the greatest innovative scientists of the 20th century. It would be difficult to summarize in only one sentence the main objective of Lynn Margulis’ life and work; instead, I remember this quote from David Bohm (American physicist, 1917–1992), which lately she always cited at the end of her lectures: “Science is the search for truth... whether we like it or not.”

Articles by Lynn Margulis published in the SEM journals *Microbiologia SEM* (1985-1997) and *International Microbiology* (started in 1998)

- Esteve I, Gaju N, Mas-Castellà J, Guerrero R, Margulis L (1995) Bacterial survival mechanisms in microbial mats. *Microbiol SEM* 11:397-399
- Chapman MJ, Margulis L (1998) Morphogenesis by symbiogenesis (1998). *Int Microbiol* 1:319-326
- Margulis L, Navarrete A, Solé M (1998) Cosmopolitan distribution of the large composite microbial mat spirochete, *Spirosymplokos deltaeiberi*. *Int Microbiol* 2:27-34
- Wier A, Margulis L (2000) The wonderful lives of Joseph Leidy (1823-1891). *Int Microbiol* 3:55-58
- Wier A, Ashen J, Margulis L (2000) *Canaleparolina darwiniensis*, gen. nov., sp. nov., and other pillotinae spirochetes from insects. *Int Microbiol* 3:213-223
- Margulis L (2005) Hans Ris (1914-2004)—Genophore, chromosomes and the bacterial origin of chloroplasts. *Int Microbiol* 8:145-148

Book Reviews

- Margulis L (1999) Darwin among the machines. The Evolution of Global Intelligence [by George B. Dyson]. *Int Microbiol* 2:57-58
- Margulis L (1999) The Phototrophic Prokaryotes [by G.A. Peschek, W. Löffelhardt, G. Schmetterer, eds]. *Int Microbiol* 2:279-283
- Margulis L (1999) J.D. Bernal. A Life in Science and Politics [by Brenda Swann, Francis Aprahamian, eds]. *Int Microbiol* 2:281-282
- Margulis L, Chica C (2000) Orígenes. Del Big Bang al Tercer Milenio [by Alfred Giner-Sorolla, Mercè Piqueras]. *Int Microbiol* 3:263-264
- Margulis L (2001) The biography of a germ [by Arno Karlen]. *Int Microbiol* 4:55-56
- Margulis L (2002) What evolution is [by Ernst Mayr]. *Int Microbiol* 5:103-104
- Margulis L (2002) Tuberculosis: the greatest story never told [by Frank Ryan]. *Int Microbiol* 5:151-152
- Margulis L (2003) Lichens of North America [by Irwin M. Brodo, Sylvia Duran Sharnoff, Stephen Sharnoff] *Int Microbiol* 6:149-150
- Margulis L (2004) Life on a Young Planet [by Andrew H. Knoll]. *Int Microbiol* 7:152

Lynn Margulis (1938-2011): *The sense of wonder*

Mercè Piqueras. Associate Editor, International Microbiology.

La fisiología y la ecología microbianas son esenciales para la comprensión del proceso evolutivo. El comportamiento de los microorganismos dentro de sus propias poblaciones y en sus interacciones con otros determinó el curso de la evolución de la vida. El mundo vivo subvisible en último término es el fundamento del comportamiento, desarrollo, ecología y evolución del mundo visible del cual formamos parte y con el cual evolucionamos.

Lynn Margulis

(de la *Lectio* pronunciada con motivo de su investidura como doctora Honoris Causa por la Universidad de Valencia en 2001).

El 5 de marzo de 2013, la bióloga estadounidense Lynn Margulis, fallecida el 22 de noviembre de 2011, habría cumplido setenta y cuatro años. Era la semana en la que se celebra el Día Internacional de la Mujer y en la Sala de Actos del Instituto de Estudios Catalanes de Barcelona, donde ella había impartido tantas conferencias, fue una vez más la protagonista, pero no para exponer sus ideas a un público numeroso, sino para que hablasen de ella. Quince mujeres de diferentes campos de la ciencia y de generaciones distintas fueron desgranando sus recuerdos de la relación mantenida con Lynn, que, en muchos casos no fue solo profesional, sino también de profunda amistad. Todas coincidieron en elogiar el entusiasmo que ponía Lynn en su trabajo y su capacidad de maravillarse, lo que los anglosajones llaman «*the sense of wonder*». Y lo que más la entusiasmaba y maravillaba era el mundo microbiano.

El nombre de Lynn Margulis (1938-2011) está ya inscrito en la historia de la biología del siglo xx. Un siglo en el que la presencia de las mujeres científicas empieza a hacerse notar. La microbiología ha contado con investigadoras tan destacadas como Alice Evans (1881-1975), que en 1928 fue la primera presidenta de la American Society for Microbiology (entonces Society of American Bacteriologists), Rebecca Lancefield (1895-1981), a quien se debe la clasificación serológica de los estreptococos, o Esther Lederberg (1922-2006), descubridora del fago lambda y de la técnica de replicación en placa. Otros campos de la biología han tenido también protagonistas femeninas y cada vez son más las mujeres que se dedican a la investigación. Zoología, genética, microbiología, geobiología, ecología son sectores en los que investigó Lynn Margulis a lo largo de su carrera profesional. Fue una mujer polifacética, que hizo incursiones también en otros campos de la ciencia e incluso más allá: en la antropología, la literatura, la filosofía o la comunicación. Un artículo en una revista



Lynn Margulis en Barcelona (2009).

es insuficiente para describir su trabajo y sus logros. Me limitaré, por tanto, a algunos aspectos de su relación con la microbiología, con la SEM, con España y Latinoamérica. Sin embargo, no es posible hablar de Margulis sin mencionar algunas de sus ideas que cambiaron el paradigma imperante hasta 1970 sobre los mecanismos de la evolución.

En el libro *Mon dernier soupir* (Mi último suspiro), las memorias que Luis Buñuel (1900-1983) dictó en francés a su amigo y guionista preferido Jean-Claude Carrière el año

antes de su muerte, el cineasta expresó su opinión sobre la ciencia así: «La ciencia no me interesa. Me parece presuntuosa, analítica y superficial. Ignora el azar, la risa, el sentimiento y la contradicción, cosas que me son preciosas.» Cuando leí esta cita en un monográfico de *El Correo de la Unesco* dedicado a la ciencia, además de extrañarme de que Buñuel considerase negativo que la ciencia fuese analítica cuando algunas de sus películas son también tremendamente analíticas, pensé en Lynn Margulis e imaginé que un encuentro entre estos dos grandes personajes seguramente habría hecho cambiar de opinión a Buñuel. Si la ciencia fuese presuntuosa, no hubiese aceptado nunca las ideas de Lynn. El error es una constante en la historia de la ciencia y su reconocimiento y rectificación es uno de los motores que la hacen avanzar. Y los errores que han cometido grandes científicos no desmerecen los logros que hayan podido alcanzar. Quizás haya quien considere superficial estudiar el origen y la evolución o historia de la vida, como hizo Lynn, pero es algo que los humanos han hecho desde la antigüedad y que ha preocupado a muchos filósofos. La imaginación de Lynn y el azar que la llevó a conocer algunas personas que influyeron mucho en su vida son ingredientes fundamentales de sus logros en ciencia. Quizás Buñuel trató a científicos aburridos, tristes o amargados. Si hubiese conocido a Lynn, el director de cine aragonés habría disfrutado de su risa o, como mínimo, de su sonrisa, siempre a flor de labios. Habría visto que, en Lynn, sentimiento y ciencia eran inseparables y habría conocido también sus contradicciones.

LA COOPERACIÓN COMO MOTOR DE LA EVOLUCIÓN

Desde la época de Darwin, la evolución se consideraba como una carrera en la que las especies competían para permanecer en ella (como en «la carrera de la reina roja», de *Alicia a través del espejo*, que rige un país que está siempre en movimiento y en donde sus habitantes han de moverse también para quedarse en el sitio que están) y en la que todo valía para ganar. Algunas aportaciones de Lynn Margulis a la biología han mostrado una visión distinta de la evolución: una carrera en la que los organismos que más avanzan no són los que compiten entre sí, sino los que se unen para colaborar con un mismo fin. Su curiosidad sin límites la llevó a investigar autores olvidados o desconocidos en la literatura científica, y rescató algunas ideas sobre la simbiosis que varios científicos rusos habían esbozado pero que habían pasado desapercibidas. No cejó hasta demostrar que la evolución tiene también una cara amable, la de un mundo en el que triunfa la cooperación.

Muchos científicos realizan el gran descubrimiento de su vida después de años de experimentación. No fue el caso de Lynn Margulis, a quien la teoría —entonces solo una hipótesis— de la endosimbiosis seriada que la hizo famosa se le ocurrió a principios de la década de 1960, cuando era estudiante de doctorado. Su libro *Symbiosis in Cell Evolution*, publicado en 1981 y puesto al día en una segunda edición de 1993, es un compendio de su teoría

y se considera un clásico de la biología contemporánea, citado repetidamente por muchos autores

El concepto de simbiosis o hipótesis dual se conocía desde el siglo XIX, cuando Simon Schwendener (1829-1919) y Anton de Bary (1831-1888) estudiaron la naturaleza dual de los líquenes, constituidos por la unión de un hongo y una alga. Una idea que fue recibida primero con escepticismo, pero tuvo que aceptarse ante la evidencia proporcionada por muchos botánicos que aislaron las algas que se asocian con varios tipos de hongos para formar las diferentes «especies» de líquenes. Schwendener describió aquella asociación como una de dominancia de un organismo sobre otro. Pero en realidad se trataba de una unión de la que ambos miembros salían beneficiados. Albert Bernard Frank (1839-1900) acuñó el término *symbiotism* (simbiosis), que era neutro, para dejar claro que no se trataba de un caso de parasitismo, en el que uno de los organismos sale perjudicado. Y Anton de Bary fue el primero que usó públicamente ese término (en una conferencia que impartió en 1878), por lo que es frecuente que se le atribuya a él su acuñación¹.

Siendo estudiante de doctorado, Lynn Margulis quedó intrigada por los casos de herencia no mendeliana que se daban en la naturaleza, por ejemplo, los mutantes de la fotosíntesis en las plantas y en las algas, las mutaciones *petite* de las levaduras o la herencia cortical de *Paramecium*. En las células eucariotas no había genes desnudos; es evidente que debían tener en su interior sistemas genéticos bacterianos. Revisó la literatura científica sobre la herencia citoplasmática, que la llevó a predecir la existencia de otro tipo de DNA que no era el del genoma de la célula eucariota. En 1965 escribió por primera vez sobre su hipótesis del origen de la célula eucariota (o mitótica) a partir de asociaciones simbióticas bacterianas. Aquel artículo fue rechazado por quince publicaciones, hasta que James Danielli (coautor con Hugh Davson del modelo de sándwich de la membrana celular) lo aceptó para publicarlo en la revista *Journal of Theoretical Biology*, en 1967^{2,3}. Escribió luego una versión ampliada, en forma de libro, de la teoría del origen simbiótico de los orgánulos de la célula eucariota (mitocondrias, plastos, centriolos y el nucleocitoplasma). A pesar de ser un encargo que recibió de Academic Press, con los que ya había firmado un contrato, la editorial se retractó y lo canceló. Finalmente, Yale University Press publicó el libro en 1970 con el título *The Origin of the Eukaryotic Cell* y un prólogo del eminente ecólogo G. Evelyn Hutchinson. El desarrollo de la biología molecular y la aplicación de nuevas técnicas para el estudio de la ultraestructura celular aportaron pruebas suficientes para que la hipótesis de Lynn Margulis fuese aceptada. El investigador canadiense F.J.R. Taylor fue quien, en 1974, propuso el nombre de *teoría de la endosimbiosis seriada* (SET, *serial endosymbiotic theory*) para la teoría que explica el origen de las células con núcleo a partir de una serie de simbiosis bacterianas⁴. Luego vino la publicación del mencionado libro *Symbiosis in Cell Evolution*.

Lynn intuyó que, si hay orgánulos celulares que se originaron a partir de bacterias que tuvieron una vida inde-



Lynn Margulis y Mercè Piqueras en la Universidad de Valencia (2003).

pendiente, es posible que en la actualidad siga habiendo bacterias como aquellas que lleven una vida independiente. Ahora nadie duda de que los cloroplastos, que captan la energía para la célula vegetal, o las mitocondrias, que son las centrales productoras de energía y reguladoras del metabolismo celular, fueron en otro tiempo células independientes. Prueba de ello es que conservan todavía material genético y se dividen independientemente de la célula que las cobija. Además, el análisis de sus genomas ha demostrado que estos orgánulos tienen parientes que son células que han seguido la vida independiente que llevaban sus antepasados que formaron las uniones simbióticas con otras células. Ahora se sabe también que el genoma nuclear de la célula eucariótica es una quimera, con partes de origen bacteriano y otras que proceden de arqueas.

Dicen los economistas y sociólogos que, cuando se da una interacción continuada entre dos partes durante un largo período de tiempo, la cooperación pacífica es una medida equilibrada que suele evitar conflictos. En biología puede aplicarse este mismo principio: la cooperación suele proporcionar más ventajas que las guerras. Y a lo largo de la evolución, las relaciones simbióticas entre especies son muy frecuentes. Un repaso a la bibliografía de Lynn muestra su interés por la simbiosis entre especies de grupos muy diversos.

LYNN Y LA MICROBIOLOGÍA ESPAÑOLA

En la década de 1970, Lynn Margulis era considerada una experta en protistología, tanto en los aspectos ecológicos como en los estructurales y evolutivos de un grupo tan complejo de organismos. Aunque el mundo de los microbios la apasionaba, al principio no sentía especial

interés por los procariotas. Probablemente porque durante mucho tiempo las bacterias se estudiaron fundamentalmente desde el punto de vista de la microbiología clínica, como agentes infecciosos. Su primer contacto con ellos fue cuando empezó el estudio de los tapetes microbianos de la laguna Figueroa, en México, y los primeros estudios de la microbiota simbiótica de termes del desierto de Sonora, también en México (véase más adelante en este artículo). En 1983 empieza la colaboración de Lynn con el grupo que Ricardo Guerrero dirigía entonces en la Universidad Autónoma de Barcelona (UAB). Era un equipo de microbiólogos («procariotólogos» sería el término más apropiado) que afrontaban el estudio de los microorganismos con una visión ecológica. Aquellos primeros estudios, que se llevaron a cabo en el lago de Banyoles y lagunas del mismo complejo cárstico y en algunas lagunas de montaña, fueron pioneros en la ciencia emergente de la ecología microbiana. Entre los resultados de aquellos años de investigación, merece destacarse la descripción de dos bacterias depredadoras, con un tipo de comportamiento diferente del de las pocas bacterias depredadoras conocidas hasta entonces y diferente también entre ellas. Su abundancia y el alto porcentaje de las células presa «infectadas» que se observaban en las muestras de ambientes naturales sugerían que podían desempeñar un papel significativo en el control de las poblaciones naturales de bacterias⁵.

En 1988, Ricardo Guerrero se traslada a la Universidad de Barcelona (el mismo año que Lynn Margulis pasa de la Universidad de Boston a la Universidad de Massachusetts-Amherst), donde dirige el grupo de ecogenética microbiana y Lynn también traslada allí su colaboración, si bien ambos siguen participando en proyectos con el grupo de la UAB, dirigido entonces por Isabel Esteve. Entre otros proyectos, cabe destacar el trabajo sobre los tapetes microbianos del delta del Ebro, que a lo largo de las últimas décadas han sido estudiados desde diferentes perspectivas.

En el mundo procariótico Lynn descubrió una apasionante diversidad fisiológica y genética, que plasmó magistralmente en el cuadro de los posibles metabolismos en la introducción del libro *Handbook of Protoctista*, que ella dirigió⁶. La relación profesional y personal con Ricardo Guerrero, que duró casi treinta años, fue muy fructífera: estancias de ella en España y de él en los Estados Unidos (aunque como *Adjunct Professor* de la Universidad de Massachusetts-Amherst no pertenecía al mismo departamento que Lynn, participaba en sus cursos); intercambio de estudiantes en sus respectivos laboratorios o para asistir a cursos y reuniones; trabajo de campo conjunto a uno y otro lado del Atlántico. A partir de muestras tomadas durante los cursos de ecología microbiana que Ricardo Guerrero organizaba en el Delta del Ebro, Lynn aisló espiroquetas gigantes que viven en los tapetes microbianos que allí se desarrollan. La primera espiroqueta aislada allí fue *Spirosymplokos deltaeiberi* y Lynn solía llamarla la «espiroqueta catalana». Luego ha sido aislada también en tapetes microbianos de Massachusetts (Estados Unidos) y de Baja California (México)⁷⁻⁸.



Simposios internacionales de la Fundación Ramón Areces en los que intervino Lynn Margulis.

LYNN, EDUCADORA Y DIVULGADORA

La mente de Lynn Margulis era como una esponja, que se empapaba del conocimiento que tenía a su alcance. Pero al mismo tiempo, ella también irradiaba conocimiento. Disfrutaba enseñando y comunicando sus ideas. Quienes, como Carmen Chica, la han ayudado en alguna ocasión a preparar alguna salida para realizar trabajo de campo de varios días, saben que Lynn no solo se preocupaba de alimentar las mentes de sus alumnos, sino que además se ocupaba de su sustento y preparaba de antemano comida para todos, aunque fuesen treinta o cuarenta.

Lynn contaba que, cuando siendo niña le preguntaban qué quería ser de mayor, respondía siempre «exploradora y escritora», aunque no tenía muy claro qué era lo que quería explorar y decía que todo aquello que no estuviese explorado. Con el tiempo, ambos deseos se hicieron realidad. Se dedicó a explorar, pero sus exploraciones fueron en ambientes de escala mucho menor a la de los ambientes que acostumbran a recorrer los exploradores clásicos. Aunque recorrió muchos países a lo largo de su vida, los mejores periplos eran los que hacía para indagar en el mundo invisible: con un microscopio exploraba paisajes microscópicos de gran belleza y podía escudriñar el interior de la célula para conocer su historia evolutiva. También fue escritora. Escribió para la comunidad científica y para el gran público; la escritura fue siempre un complemento a sus exploraciones. Como ella misma comentaba, pasaba gran parte de su tiempo haciendo «descripciones», es decir, generando artículos para explicar su trabajo y sus ideas a otros científicos y a estudiantes; dando clases y seminarios; impartiendo conferencias para ilustrar a personas con curiosidad; tomando notas y escribiendo sus observa-

ciones; recogiendo e interpretando el pensamiento y las ideas de otras personas; y preparando material divulgativo y didáctico (artículos, libros, vídeos, CD-ROM).

En algunos países hay «agencias de conferenciantes», empresas que, como las agencias artísticas que proporcionan un actor, cantante, músico, etc. a quien lo necesita para un espectáculo, proporcionan conferenciantes a quienes necesitan contar con alguno para algún acto. Con Lynn hubiesen tenido un filón, pero ella no necesitaba de agentes, recibía directamente invitaciones para impartir conferencias por los cinco continentes. En cuanto a sus libros de divulgación, tenían el éxito asegurado y su popularidad responde a la originalidad de los temas tratados y al entusiasmo que demostraba su autora. Sus obras, traducidas a muchas lenguas, ofrecen una nueva visión de la microbiología y de la biología en general; en ellas los microorganismos son siempre los protagonistas, ya se trate de explicar la evolución de los seres vivos, las características actuales de la atmósfera terrestre, la nutrición de los rumiantes o de los termes, o la regulación del clima. Además, sus libros son un apasionado alegato del papel fundamental de los microorganismos en el mantenimiento de la biota terrestre.

RELACIÓN CON ESPAÑA Y LATINOAMÉRICA

Desde muy joven, Lynn se sintió atraída por la cultura hispánica y por el español, lengua que aprendió a los dieciséis años, durante su primera estancia en México. Desde 1983 tuvo en España su segunda casa. Sus estancias eran frecuentes y aquí se ganó la admiración y la amistad de muchas personas. En 1985 participó por primera vez en un congreso de la SEM y luego lo haría en otros, así como en reuniones organizadas o coorganizadas por la SEM. Par-

ticipó en tres simposios internacionales de la Fundación Ramón Areces relacionados con la microbiología: «Nuevas fronteras en ecología microbiana y Reunión sobre las Actividades Internacionales de la American Society for Microbiology (ASM)», Barcelona, 11-13 de diciembre de 2001; «Las Sociedades de Microbiología de España, Portugal y América latina. Desafíos para el siglo XXI», Madrid, 19 y 20 de junio de 2003; y «Contribución de los microbios a la Biología», Barcelona, 27 y 28 de abril de 2006. La calidad y el prestigio de los conferenciantes y la presencia de Lynn Margulis fueron algunas de las claves del éxito —pero no las únicas— de esas reuniones. Los días 12 y 13 de noviembre de 2012, la misma Fundación Ramón Areces con la que ella colaboró en los mencionados simposios le rendirá un homenaje mediante otro simposio internacional.

Pocas provincias españolas debe de haber que Lynn no haya pisado, ya fuese para impartir una conferencia, realizar trabajo de campo o simplemente en viaje de placer con Ricardo Guerrero, ya que a ambos les apasionaba recorrer España. Habló de sus queridos microbios en foros muy diversos, desde escuelas, institutos, universidades o centros de investigación hasta centros culturales, museos, centros comerciales e incluso en palacios y castillos (en 2007, inauguró las nuevas instalaciones del castillo de la «Triste Condesa», en Arenas de San Pedro, Ávila). El lleno estaba siempre asegurado; a veces, si los organizadores hacían la vista gorda, el público que abarrotaba la sala se sentaba en escaleras o incluso en el suelo. Además de impartir conferencias y participar en cursos y reuniones científicas, realizó actividades de divulgación, colaboró en proyectos museísticos (CosmoCaixa) y expositivos (Medialab) y su única obra de ficción, *Peces luminosos* (Ed. Tusquets), se publicó antes en español que en inglés.

Los estudiantes la adoraban, tanto por sus ideas como por la manera que tenía de acercarse a ellos, de transmitirles su pasión por la biología. En 1995, durante una conversación que tuve con un joven estudiante de biología de la Universidad de Oviedo, le recomendé el libro *Microscosmos*, de Lynn Margulis, cuya edición española acababa de salir. «¿Se trata de la misma persona que explicó el origen de la célula eucariota mediante la endosimbiosis seriada?», me preguntó. Al responderle yo afirmativamente, replicó: «Aprendí esa teoría en primero de Biología, pero... ¡nadie me dijo que Margulis era una mujer!... ¡Ni que aún estaba viva!» Si aquella conversación se hubiese producido ahora, aquel estudiante no habría soltado la última frase de sorpresa. Lynn no está ya físicamente en este mundo, pero su recuerdo se mantendrá vivo a través de sus ideas, que ocupan ya un lugar destacado en la historia de la biología del siglo.

Cuando inició su colaboración con el grupo de Ricardo Guerrero, Lynn Margulis estaba estudiando los tapetes microbianos de la laguna Figueroa en Baja California (México), que analizó a partir de 1977. El descubrimiento de ambientes semejantes en otras partes del mundo ha confirmado que muchas de las especies representativas son cosmopolitas y podrían ser descendientes de los microorganismos que habitaban la Tierra primitiva. En México se despertó el interés de Lynn por las simbiosis entre los

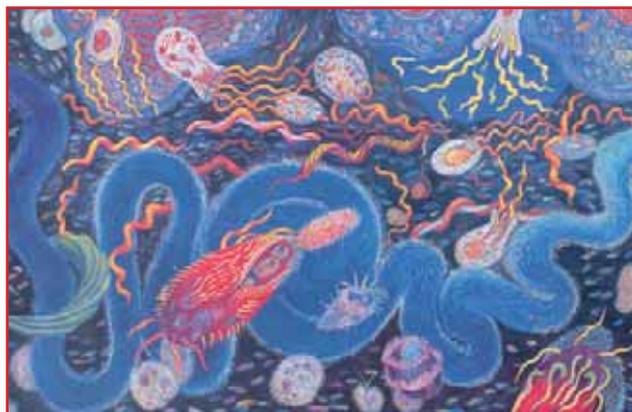
termes y la microbiota de su intestino; un estudio sobre la microbiota de *Pterotermes occidentis*, que vive en el desierto de Sonora (México) reveló la presencia de cuarenta especies (protistas y bacterias) que contribuían a la digestión de la madera⁹. El desarrollo de la ecología microbiana en México se debe en gran parte al estímulo que investigadores mexicanos recibieron de Lynn cuando ella se interesó por el estudio de los procariotas. Como responsable del Programa de Biología Planetaria de la NASA, tuvo becarios de muchas procedencias, entre los que ha habido bastantes latinoamericanos y españoles.

Más recientemente, Lynn colaboró con la joven Universidad de San Francisco de Quito (Ecuador). En 1999 un estudiante suyo viajó a la selva amazónica ecuatoriana, donde aquella universidad tiene un centro de investigación: la Estación de Biodiversidad Tiputini. El objetivo era recoger termes para estudiar los microorganismos simbiotes de estos insectos xilófagos. Allí, donde baobabs, ceibas, palmeras y ficus exuberantes apenas dejan pasar la luz, cualquier pedazo muerto de madera está repleto de termes. Lynn participó también en varios simposios y cursos en el centro internacional GAIAS (Galapagos Institute for the Arts and Sciences), en la isla de San Cristobal, en el archipiélago de las Galápagos, donde ahora se ha creado el Centro Lynn Margulis de Biología Evolutiva, dedicado a la promoción de la biología en docencia, investigación y divulgación en el ámbito de la América Latina. Antonio Lazcano, profesor de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), colaborador y amigo de Lynn, ha sido nombrado director de dicho centro. Uno de los objetivos del Centro Lynn Margulis es aprovechar Internet como instrumento de conocimiento común mediante recursos, bancos de datos e imágenes que serán de dominio público. Asimismo, promoverá la biología evolutiva en la comunidad inmigrante de origen hispano en los Estados Unidos, ya que en ese país existe una fuerte tradición de rechazo al darwinismo en algunos sectores de la sociedad.

La excelencia científica de Lynn Margulis fue reconocida con numerosos premios y doctorados honorarios. En España y en América Latina fue nombrada doctora *Honoris Causa* de las universidades Autónoma de Madrid (1998), de San Francisco de Quito (2001), de Valencia (2002); de Vigo (2007) y Autónoma de Barcelona (2007).

DESPUÉS DEL 22 DE NOVIEMBRE 2011

En un pasillo del edificio del Morrill Science Center de la Universidad de Massachusetts-Amherst, cerca del laboratorio donde trabajaba Lynn Margulis, cuelga un cuadro realizado por la pintora Shoshana Dubiner, que simboliza la endosimbiosis. Se colocó allí el 25 de marzo de 2012, durante el simposio que la mencionada universidad organizó para recordar la figura y la obra de su *Distinguished Professor* Lynn Margulis. Ricardo Guerrero y un grupo de amigas y amigos de Lynn de Barcelona asistimos al simposio, que contó con la participación de científicos que habían colaborado con Lynn o habían sido discípulos suyos.

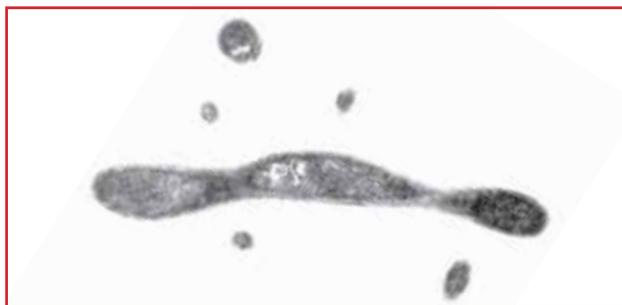


Endosymbiosis: Homage to Lynn Margulis por Soshana Dubiner © Shoshana Dubiner. www.cybermuseum.com

Entre ellos, Peter Westbroek (Universidad de Leiden), Marie-Odile Gobillard (Laboratorio Arago de Banyuls-sur-Mer, Francia), Antonio Lazcano (UNAM), Betsey Dexter Dyer (Wheaton College, Massachusetts), John Stolz (Duquesne University), Douglas Zook (Boston University), David Bermudes (California State University-Northridge) y Penelope Boston (New Mexico Institute of Mining and Technology).

Supongo que a todos nos embargaba un sentimiento dual. Por una parte, nos sentíamos felices de participar en aquel homenaje en el que la Universidad, el Departamento y el laboratorio de Lynn trabajaron durante meses y pusieron toda su dedicación y empeño para que fuese un éxito. Por otra, una gran tristeza de asistir por primera vez a un homenaje a Lynn en el que ella no estaría presente. Sin embargo, a lo largo de las sesiones del simposio, su presencia nos acompañó; en las fotos que iban desfilando por la pantalla, en los videos y grabaciones de voz que oíamos.

En el laboratorio de Lynn Margulis, sus colaboradores científicos y la infatigable Celeste, su ayudante desde hacía casi diez años, han estado inventariando sus pertenencias durante los últimos meses: libros, fósiles, láminas, artículos científicos... Separando los objetos personales, el material que era de su propiedad y el que pertenece a la Universidad. Lynn dejó su legado científico personal a su colega y compañero de tantos años Ricardo Guerrero, quien desea darle la máxima difusión y utilidad, poniéndolo al alcance de investigadores e historiadores de la ciencia y quizás exponiendo una parte al público. Es posible que una parte de ese legado vaya al Museo de Ciencias Naturales de Barcelona, un destino muy adecuado puesto que las ideas de Margulis —y las de James Lovelock— han inspirado la nueva exposición de referencia de este museo de titularidad pública, situado en el edificio Forum (ahora Museu Blau), un espacio que la ciudad condal ha ganado para la cultura. La historia de la Tierra se cuenta en el Museu Blau como un recorrido en el que, tras la aparición de la vida, el planeta ha evolucionado conjuntamente con los seres



La espiroqueta *Spirosymplokos deltaeiberi*, aislada en el Delta del Ebro. Margulis L, Navarrete A y Solé M. 1998 *Internatl Microbiol* 1: 27-34.

vivos, influyéndose mutuamente y en el que la simbiosis ha sido uno de los motores de la evolución biológica.

Al terminar el simposio en memoria de Lynn Margulis, antes de dejar Amherst fuimos a rendirle un último tributo. Nos acercamos hasta Puffers Pond, un estanque en las afueras del pueblo donde Lynn solía ir cada día al amanecer para nadar en sus aguas y donde su familia esparció sus cenizas pocos días después de su muerte. Ahora, quizás moléculas de aquellas cenizas formen parte de alguno de sus queridos protozoos —protocistas, los llamaría Lynn— o de *Pectinatella magnifica*, un briozoo que vive en ese estanque y tiene bacterias simbiotas en su interior; uno de los descubrimientos que Lynn hizo en los últimos años y con el que se entusiasmó, como se entusiasmaba cada vez que descubría o se enteraba de un nuevo ejemplo de simbiosis.

REFERENCIAS

1. Sapp J (1994) Evolution by association. A history of symbiosis. Oxford Univ. Press, Oxford, pp. 256.
2. Sagan L (1967) On the origin of mitosing cell. *J Theor Biol* 14:225-274, IN1-IN6
3. Guerrero R. (2011) Lynn Margulis (1938-2011), in search of the truth. *Int Microbiol* 14:183-186
4. Margulis L, McMenamin (1990) Kinetosome-centriolar DNA: Significance for endosymbiosis theory. *Treb Soc Cat Biol* 41:5-16.
5. Guerrero R, Pedró-Alió C, Esteve I, Mas J, Chase D, Margulis L (1986) Predatory prokaryotes: Predation and primary consumption evolved in bacteria. *Proc Natl Acad Sci USA* 83:2138-2142.
6. Margulis L (1990) Handbook of Protoctista. Jones and Bartlett Publishers, Boston, 914 pp.
7. Guerrero R, Ashen J, Solé M, Margulis L (1993) *Spirosymplokos deltaeiberi* nov. gen., nov. sp: variable-diameter composite spirochete from microbial mats. *Arch Microbiol* 160:461-470.
8. Margulis L, Navarrete A, Solé M. (1998) Cosmopolitan distribution of the large composite microbial mat spirochete, *Spirosymplokos deltaeiberi*. *Int Microbiol* 1:27-34.
9. To LP, Margulis L, Chase D, Nutting WL (1980) The symbiotic microbial community of the sonoran desert termite: *Pterotermes occidentalis*. *Biosystems* 13:109-137.