



**F. Mestres, M. Soley, M.I. Álvaro, B. Àrias, M.C. Auladell,
N. Bonada, J. Ferrer, N. Hladun, G. Llorente, J. Martínez,
M.D. Vinyoles**

Una meravella anomenada vida

**Com són, com funcionen i d'on vénen
els éssers vius**



Índex

<i>Pròleg</i>	11
Capítol 1. Què és la vida?	15
Capítol 2. Macromolècules, membranes i metabolisme	29
Capítol 3. L'origen de la vida	51
Capítol 4. Les primeres cèl·lules	65
Capítol 5. El sexe promou adaptacions	83
Capítol 6. Dels primers eucariotes als organismes multicel·lulars	99
Capítol 7. Estructura i funcionament de les plantes, dels fongs i dels animals	123
Capítol 8. L'especiació produeix la diversitat de la vida.	145
Capítol 9. Estratègies per a l'estudi de la diversitat de la vida	159
<i>Epíleg</i>	181
<i>Petites recerques</i>	185
<i>Bibliografia</i>	191

Pròleg

El vaixell es movia molt... en cap moment s'estava quiet sobre l'aigua. Charles continuava marejat. Mai no aconseguiria no sentir aquell buit a l'estómac i aquella sensació de malestar quan navegava. De totes maneres, sí que podia llegir. Aquell any 1832 ja havia començat el viatge que canviaria la seva concepció del món. El capità Fitzroy li havia proporcionat un llibre: el primer volum dels principis de geologia de Charles Lyell. Ell, el jove Charles Darwin, va quedar-ne impressionat. La teoria uniformista de Lyell proposava que el relleu de la Terra era el resultat d'enfonsaments i elevacions esdevinguts en el decurs de grans períodes. Són les mateixes forces que actuen avui dia les que, al llarg de molts i molts anys, han donat lloc al paisatge actual. Darwin encara no era conscient de la influència que tindria Lyell en la concepció de la seva teoria evolutiva... Encara era massa jove. Anys després va reconèixer la important influència de Lyell en la seva obra.

Aquell matí d'estiu del 1880, Charles Chamberlain, ajudant de Louis Pasteur, estava molt nerviós. Pasteur, abans de marxar de vacances, li havia encarregat que inoculés a unes gallines que tenien com a animals experimentals una dosi d'un cultiu de bacteris causants de la malaltia coneguda com el còlera aviari. Charles se'n va oblidar i també va marxar de vacances. A la tornada es va adonar que no ho havia fet i ja havia passat un mes! Ràpidament va inocular a les gallines el mateix cultiu. Sorprenentment, les gallines no van morir víctimes de la malaltia, tal com s'esperava; només van patir una forma suau de còlera aviari. Charles, ben decebut perquè esperava que

morissin i poder fer-ne la dissecció, i nerviós per no haver fet el que Pasteur li havia encomanat, va intentar matar les gallines i va repetir l'experiment. Pasteur, assabentat de tot plegat, el va retenir. S'havia adonat que la inoculació de bacteris debilitats d'un cultiu envellit immunitzava les gallines contra la malaltia. Ja coneixia els experiments de Jenner el 1796! La diferència és que Jenner inoculava mostres de pústules de la verola bovina que havien infectat les mans de les dones que munyien les vaques i Louis Pasteur ho feia amb bacteris patògens debilitats. Pasteur, en homenatge a Jenner, va anomenar el procediment d'inoculació *vacunació*, ja que Jenner va fer les seves proves amb virus procedents de persones infectades amb el virus de la verola de les vaques.

El *pub* Eagle era ple; a fora feia molt fred aquell 23 de febrer de 1953 a Cambridge. Francis, que tenia un pinta de cervesa a la mà, va dir en veu alta, davant la sorpresa del seu company James: «Hem descobert el secret de la vida!». Dos mesos després, la revista *Nature* va publicar la seva descoberta: una estructura per a l'àcid desoxiribonucleic (ADN). L'estructura de l'ADN es va fer pública en un article de cent vint línies que va revolucionar el món de la biologia. Però aquest article no només era el fruit dels estudis de Crick i Watson, sinó que es basava en els estudis duts a terme sobre la difracció dels raigs X en la molècula d'ADN per Maurice Wilkins (que va rebre el Premi Nobel juntament amb Watson i Crick) i Rosalind Franklin, que va morir de càncer el 1958 abans que se li pogués atorgar el Premi Nobel que també mereixia.

Aquests tres exemples ens mostren que la ciència avança gràcies a les descobertes d'investigadors anteriors, a col·laboracions mútues i a un treball en equip en el qual un investigador basa els seus descobriments en els resultats d'altres recerques, Darwin i Lyell, Pasteur i Jenner, Watson, Crick, Wilkins i Franklin i molts i molts altres.

Volem fer esment d'una frase coneguda atribuïda a diversos filòsofs i científics (el més famós és Sir Isaac Newton) però que en realitat va formular el filòsof neoplatònic, erudit i administrador catedralici del segle XII Bernat de Chartres: «Nos esse quasi nanos, gigantium humeris incidentes».

Deia Bernat de Chartres que som iguals que uns nans enfilats a les espatlles de gegants. Podem veure més, i més lluny que ells, no perquè l'agudesa de la nostra vista o l'altura del nostre cos siguin majors, sinó perquè ens aixequem molt amunt, gràcies a la gran alçada dels gegants que tenim a sota.

Cal recordar que qualsevol descobriment important en ciència —i, sens dubte, també en biologia— està fet per homes i dones, científics i científiques que de vegades poden ser intel·lectualment gegants però que sempre estan sobre les espatlles d'altres gegants intel·lectuals que han investigat i han fet descobriments abans.

Aquest llibre que teniu a les mans és el fruit d'un treball en equip. Hi han col·laborat molts autors, professors i professores que impartim classes a la Facultat de Biologia de la Universitat de Barcelona i que hem elaborat una obra que presenta un panorama de la biologia actual sota el paradigma del procés evolutiu. En aquestes pàgines, estimats lectors, trobareu les descobertes de molts gegants intel·lectuals successius explicades d'una manera planera però amb profunditat i amb rigor científic. Dins dels diferents paràgrafs trobareu sintetitzats anys i anys de recerca, d'esforç per comprendre la natura, de molts i molts investigadors que al llarg del temps han contribuït al coneixement de la biologia actual. Els autors, que hem treballat en conjunt i hem format part d'un equip multidisciplinari no gens fàcil de coordinar, hem volgut fer una obra que satisfés la vostra curiositat i les ganes d'aprendre sobre aquesta meravella anomenada vida.

Esperem que gaudiu de la lectura.

CAPÍTOL 1

Què és la vida?

Aquesta és una de les preguntes més difícils que ens podem plantejar. De fet, és més fàcil descriure la vida que definir-la. Una estratègia per respondre aquesta qüestió és trobar una definició, tan inclusiva com sigui possible, d'ésser viu. O bé buscar quin és el mínim que comparteixen tots els éssers vius. Però el problema és trobar aquest element comú que ens marqui de forma clara el límit entre la vida i la no-vida.

Tanmateix, té sentit, des d'un punt de vista científic, intentar respondre «què és la vida»? Sabem que la filosofia, la religió i la literatura ens donen explicacions. Fins i tot, en el nostre dia a dia, parlem de la vida d'una forma planera, donem per fet que sabem què és. Però realment ho sabem? Tot i els nostres coneixements actuals sobre biologia, química i física, encara no hi ha una resposta única a aquesta pregunta. De fet, podem trobar moltes formes diferents de definir la vida. Seguir buscant la definició ens aportarà quelcom valuós? En ciència, si una pregunta està ben formulada —i aquesta ho està perquè és clara i directa—, val la pena treballar per buscar solucions. El camí pot ser llarg, però tot el procés de recerca, discussió crítica i reflexió de segur que ens ajudarà a entendre millor l'essència bàsica de la vida. Això pot implicar formular una definició de més consens. I de què ens pot servir arribar a aquest punt? Senzillament els humans necessitem saber, i gràcies a això hem arribat on som, amb el seu costat clar i el seu costat

fosc. Tanmateix, esperem que aquests coneixements aportin més llums que ombres de cara a la construcció d'un món més sostenible a tots els nivells, incloses les relacions humanes.

QUINES PROPIETATS TÉ LA VIDA?

Com hem dit al començament, és més fàcil parlar de les propietats de la vida que intentar definir-la. Quines són les propietats intrínseques de la vida? Què diferencia realment un ésser viu d'un objecte inert? Per exemple, el foc consumeix energia, pot créixer, té moviment i, per tant, té la capacitat de saltar d'un lloc a un altre per anar-se reproduint. Els éssers vius tenen totes aquestes propietats, però, en canvi, les flames no tenen vida. El foc no té un llibre d'instruccions i uns mecanismes per executar-les. Podem trobar altres exemples, com ara els ordinadors, que sí que tenen informació i l'executen, i fins i tot podrien produir altres màquines com ells a través de les instruccions que contenen, però tampoc no són vius. En canvi, un arbre és viu i no pot desplaçar-se. Per tant, més que determinades propietats, que també es poden trobar en el món «no viu», la vida és el resultat de la interacció d'aquestes propietats: la informació genètica que marca el metabolisme particular de cada cèl·lula per créixer, mantenir-se i, si és el cas, reproduir-se. I el que és més fonamental: un manual d'instruccions que es pot modificar i permet l'adaptació a diferents entorns, un fet bàsic per a l'expansió i la diversitat de formes de vida.

Una característica clara de la vida és que és una propietat emergent. Si ens fixem en una cèl·lula qualsevol, veurem que inclou diferents àtoms que formen molècules, les quals constitueixen les diverses estructures cel·lulars. En cap d'aquestes parts hi ha vida, i aquesta s'origina només quan les parts s'uneixen i interaccionen. També la vida en un organisme multicel·lular és una propietat emergent. En aquest cas, les cèl·lules formen teixits que al seu torn originen òrgans i sistemes que acaben donant lloc a un organisme

Informació addicional 1. Diferències entre un organisme viu i un objecte

a)



b)



Els organismes vius estan formats per cèl·lules.
Els organismes vius es desenvolupen i creixen.
Els organismes vius controlen el seu medi intern mitjançant el metabolisme.
Els organismes vius responen a estímuls i interaccionen els uns amb els altres.
Els organismes vius es reproduïxen.
Les poblacions evolucionen i s'adapten a l'entorn.

Figura 1.1. a) L'abella (*Apis mellifera*) enfeïnada en una flor de la sàlvia (*Salvia officinalis*).
b) Escala de la biblioteca de Ca l'Oliveres a Lliçà d'Amunt. (Fotografies de Maria Soley.)

únic. Una propietat emergent és quelcom que no trobem en les parts, ni tan sols quan les unim; només apareix quan les parts treballen conjuntament. Per exemple, si agafem membranes, mitocondris, nuclis i altres orgànuls d'una mateixa cèl·lula que prèviament haguem separat, i els unim en

un medi amb tots els nutrients necessaris, no s'originarà la cèl·lula de la qual procedien. Encara no s'ha pogut generar vida a partir de la no-vida en el laboratori! Per què? Aquesta és una qüestió important, ja que la resposta ens podria donar la clau per entendre millor què és la vida.

QUINES HAN ESTAT LES APORTACIONS CLÀSSIQUES A L'ESTUDI DE LA VIDA?

Ens pot ser útil analitzar quines aportacions s'han fet sobre aquest tema en el passat. L'any 1944 Erwin Schrödinger (1887-1961), un físic que va treballar en el camp de la mecànica quàntica i que va rebre el Premi Nobel de Física l'any 1933, va publicar un llibre intítulat *Què és la vida?*. Tot un clàssic que, malgrat que contenia alguns errors conceptuals, va aportar idees interessants, com la del cristall aperiòdic. L'autor pensava que la matèria cromosòmica, que conté el material genètic, era un «cristall aperiòdic», constituït per la successió d'un nombre petit d'elements, la *seqüència* concreta dels quals havia de ser la responsable de la seva funcionalitat. Tenint en compte que James Watson (1928) i Francis Crick (1916-2004) encara no havien descrit el model de la doble hèlix de l'ADN per representar la seva estructura tridimensional (el van publicar el 1953), Schrödinger ja ens parlava de la necessitat de les cèl·lules de contenir informació i d'executar les instruccions contingudes en aquesta informació. Schrödinger va rebre moltes crítiques, com les dels químics Linus Carl Pauling (1901-1994) i Max Ferdinand Perutz (1914-2002), segons els quals saltar de la física a la biologia sense gaire coneixements de química és un error important. Tanmateix, en un epíleg d'una edició del llibre de l'any 1976, el catedràtic d'ecologia de la Universitat de Barcelona Ramon Margalef (1919-2004), un dels científics més importants de Catalunya a escala mundial, va escriure que llegir aquest llibre no és perdre el temps, ja que mostra la necessitat d'unificar camps científics tradicionalment separats. Fa quasi quaranta anys, Margalef ja veia

com és d'important per a qualsevol avenç científic que les ciències es fecundin mútuament. En aquest sentit, ens parla de forçar el físic especialista en termodinàmica perquè en els seus treballs sobre fluxos d'energia consideri també els sistemes oberts com a focus dels seus estudis. Un sistema obert és un sistema que rep fluxos d'energia i de matèria del seu entorn. Acaba dient que «tot sistema natural és obert i la condició necessària» (gustosament alguns afegiríem «i suficient», però potser això pot semblar una heretgia) «per a la vida és un univers físic en expansió». Aquesta última reflexió de Margalef és un punt que encara no ha estat prou treballat, i possiblement ens indica un camí que cal tenir en compte. La vida no seria possible en un univers físic sense expansió? Per què és necessària per a la vida l'expansió de l'univers físic? Són preguntes difícils de respondre, però sobre les quals cal reflexionar i treballar.

Certament, sense els fluxos de matèria i energia, la vida no seria possible. Però per què la vida s'expressa amb tantes formes diferents? Com s'explica la diversitat biològica? Charles Robert Darwin (1809-1882) va observar que les poblacions produeixen més individus que els que poden mantenir i que no tots els individus d'una població són iguals. També va observar que hi ha organismes que deixen més descendència que altres. D'aquestes observacions va sortir el concepte d'evolució mitjançant la selecció natural. Darwin, en el llibre *L'origen de les espècies*, publicat el 1859, ens explica què significa aquest terme: «la conservació de les variacions i diferències individualment favorables i la destrucció de les que són perjudicials, l'he anomenat selecció natural o supervivència dels més aptes». Per esbrinar una mica el significat d'aquesta frase, cal que ens fixem en una població (en biologia, s'anomena població un conjunt d'individus d'una mateixa espècie). La primera cosa que veurem és que cada individu és diferent. Algunes diferències són hereditàries i poden afectar la probabilitat de sobreviure i deixar descendència. Així, dins d'una població hi haurà individus que, en un entorn determinat, ho tindran més fàcil per reproduir-se que altres. D'aquesta manera s'aconseguirà que determinats trets es mantinguin i d'al-

Informació adicional 2. Diferències entre un organisme viu i un objecte

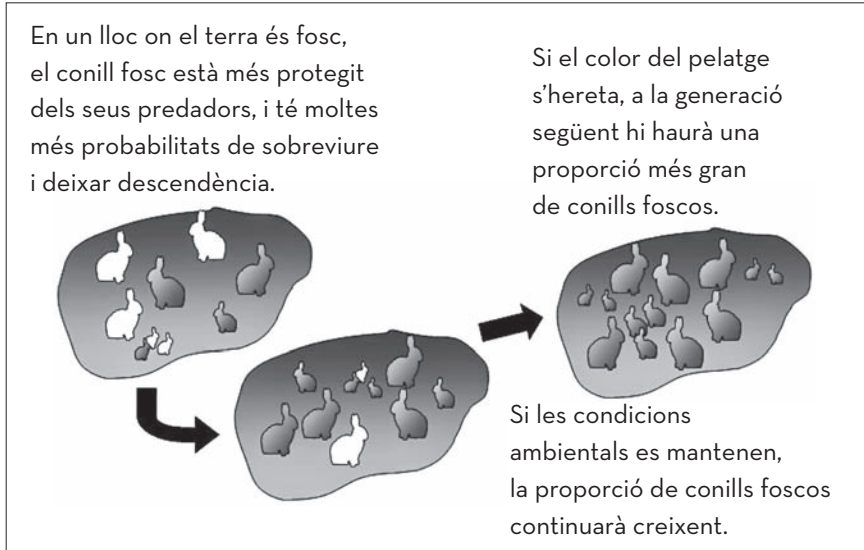


Figura 1.2. «La conservació de les variacions i diferències individualment favorables i la destrucció de les que són perjudicials, l'he anomenat selecció natural o supervivència dels més aptes», *L'origen de les espècies*. Les característiques de la població canvien com a resultat de l'acció de la selecció natural sobre els individus. La selecció natural actua sobre els individus, però el canvi evolutiu afecta les poblacions. Font: 2009, Any Darwin. Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona.

tres vagin desapareixent. D'aquí surt el concepte d'adaptació biològica, que s'aplica tant a una estructura com a un procés fisiològic o una característica del comportament d'un organisme, els quals han evolucionat durant un període de temps a través de la selecció natural de tal manera que incrementen l'eficàcia biològica dels organismes que els manifesten en un entorn determinat. És a dir, incrementen les seves expectatives a llarg termini de reproduir-se amb èxit. Com a conclusió de tot plegat, podem dir que les característiques de la població canvien com a resultat de l'acció de la selec-



Figura 1.3. Si és tan fàcil matar qualsevol organisme, com s'explica la persistència de la vida? (Fotografia: Maria Soley.)

ció natural sobre els individus. Per tant, la selecció natural actua sobre els individus, però el canvi evolutiu afecta les poblacions.

A part de les diferències entre els individus d'una població, hi ha també la diversitat deguda als milions d'espècies existents, que també s'ha produït gràcies a l'evolució per selecció natural, mitjançant un procés anomenat especiació i del qual parlarem en el capítol 8. Aquests canvis són el resultat de l'adaptació biològica a entorns molt diversos, fins i tot en condicions molt extremes, si ho mirem des del punt de vista antropocèntric. Trobem vida en ambients amb molta salinitat, en altes i baixes temperatures, en zones amb nivells elevats de radioactivitat, en entorns molt secs o molt humits, a l'entorn de les xemeneies hidrotermals submarines, etc. Segurament també hi ha vida fora de la Terra. Arribats a aquest punt, ens podem plantejar moltes

preguntes importants. Per què es va originar la vida? L'aparició de la vida va servir per resoldre algun tipus de «problema»? Per què, un cop originada, la vida s'ha mantingut? Si és tan fàcil matar qualsevol organisme, com s'explica la persistent tossuderia de la vida?

HI HA QUÍMICA EN LA VIDA?

Per respondre molts interrogants sobre la vida cal parlar primer de la seva química, ja que aquesta ens proporciona les bases per entendre no només quins són els constituents dels éssers vius, sinó també quin és el seu funcionament a escala molecular. Això ens permet descriure millor la vida, la qual cosa és un pas imprescindible per poder-la definir. Hi ha sis elements que constitueixen fins al 98% de la massa de la majoria dels organismes vius: l'hidrogen, el carboni, el nitrogen, l'oxigen, el fòsfor i el sofre. Com es pot explicar que la vida hagi evolucionat a partir d'aquests elements? Sabem que un element és una substància pura formada per un sol tipus d'àtom. Els àtoms contenen un nucli amb protons i neutrons i un embolcall amb diferents capes on es troben els electrons. El que marca les diferències entre els diversos elements és el nombre de protons que hi ha al nucli dels seus àtoms. El nombre d'electrons és igual que el nombre de protons. Els electrons se situen de dos en dos formant uns orbitals, els quals al seu torn s'estructuren al voltant del nucli en capes. Totes les capes tenen com a màxim vuit electrons situats en quatre orbitals (dos electrons en cada orbital), llevat de la primera capa, que només en té dos (perquè només conté un orbital). L'estabilitat d'un àtom, és a dir, la capacitat que té de combinar-se amb altres àtoms, depèn del nombre d'electrons que hi ha a la capa més externa. Vegem, per exemple, el cas del carboni, l'element que constitueix la base de la química orgànica: té sis protons en el nucli i sis electrons en dues capes diferents. En la primera capa hi ha un orbital amb dos electrons i en la segona hi ha quatre electrons en quatre orbitals incomplets. Es diu que aquests quatre

electrons estan desaparellats. Hi falten quatre electrons per omplir al màxim els seus orbitals, la qual cosa donaria la màxima estabilitat a l'àtom.

Una manera d'aconseguir que els àtoms de carboni guanyin estabilitat és compartint electrons amb altres àtoms de carboni, o d'hidrogen, oxigen, nitrogen o sofre; és a dir, formant enllaços químics. Com que els àtoms d'aquests sis elements són petits, els electrons compartits en els enllaços es mantenen pròxims als nuclis, i això produeix molècules molt estables. A més, excepte en el cas de l'hidrogen, els àtoms de tots aquests elements poden formar enllaços amb dos o més àtoms, cosa que fa possible la constitució de molècules grans i complexes, essencials per a les estructures i funcions dels éssers vius. A part dels elements esmentats, en els éssers vius també podem trobar altres elements en quantitats molt menors, com sodi, magnesi, silici, clor, potassi, calci i manganès, i també metalls com ara ferro, cobalt, coure, zinc, etc.

Com s'han format tots aquests elements? L'origen l'hem de buscar en l'evolució de l'Univers, després de la gran explosió del Big Bang, fa uns 15.000 milions d'anys. Inicialment hi havia un focus amb una immensa energia que va originar partícules subatòmiques i posteriorment els elements més senzills, que són l'hidrogen i l'heli. A partir d'aquests elements es van formar els estels i els altres elements més pesants. La Terra es va formar fa uns 4.500 milions d'anys i l'origen de la vida (vegeu el capítol 3) fa uns 4.000 milions d'anys, després d'una etapa inicial d'evolució química. L'atmosfera de la Terra primitiva es va originar a partir dels components que arribaven en cometes i meteorits. I també amb l'activitat volcànica, que expulsava gasos. En aquella atmosfera hi havia molècules simples, com ara monòxid de carboni (CO), diòxid de carboni (CO₂), hidrogen (H₂), amoníac (NH₃), aigua (H₂O) i nitrogen (N₂). L'energia de la llum solar, que llavors era molt potent, va provocar que aquestes molècules senzilles reaccionessin entre elles i formessin compostos una mica més complexos, com el formaldehid (H₂CO) i l'àcid cianhídric (HCN). En presència de fonts de calor, els compostos que contenen un àtom de carboni reaccionen entre ells per formar molècules més grans però encara relativament senzilles, amb enllaços carboni-carboni, com acetaldehid, glicina i ribo-

sa, les quals constitueixen les peces elementals (els monòmers, en llenguatge bioquímic) de les molècules més complexes. I a partir dels monòmers, com per exemple la glucosa, els aminoàcids o els nucleòtids, es van originar molècules més grans, com els polisacàrids, les proteïnes o els àcids nucleics, que actualment es troben en tots els sistemes vius. També a partir dels àcids grassos i d'altres molècules de naturalesa hidrofòbica, és a dir, que repelleixen l'aigua i, per tant, no són solubles en aquest líquid, es van formar els diferents tipus de lípids, molt importants tant per a la formació de les membranes biològiques com per a altres funcions, com la d'emmagatzematge d'energia (vegeu el capítol 2). S'ha proposat que aquesta evolució química també es podria haver produït en les fonts hidrotermals submarines, a partir de la matèria i l'energia que s'hi genera (vegeu el capítol 3).

PER QUÈ L'AIGUA ÉS TAN IMPORTANT PER A LA VIDA?

Sigui al medi terrestre o al fons del mar, la vida es va originar dins l'aigua, i durant molts milions d'anys només va poder donar-se en aquestes condicions perquè la radiació ultraviolada era massa potent per permetre la vida al medi terrestre. Només després de la formació de la capa d'ozó, fa uns 800 milions d'anys, la vida va poder evolucionar fora de l'aigua i es va iniciar la colonització del medi terrestre. La capa d'ozó, que es troba a l'estratosfera, actua com a pantalla protectora i evita l'accés de la radiació ultraviolada. Aquest fet és molt rellevant en l'evolució de la vida i per això ens porta a preguntar-nos com es va formar aquesta capa.

L'ozó (O_3) és una molècula que consta de tres àtoms d'oxigen. La formació de l'ozó és catalitzada pels fotons de llum ultraviolada, que, en interaccionar amb les molècules d'oxigen gasós, constituïdes per dos àtoms d'oxigen (O_2), les separa i queden aïllats els àtoms d'oxigen constituents (l'anomenat oxigen atòmic). L'oxigen atòmic es combina llavors amb aquelles molècules d' O_2 que encara romanen sense dissociar, i aquesta unió forma les molècu-

les d'ozó, O_3 . Per tant, l'oxigen va provocar la formació i l'acumulació d'ozó a l'estratosfera. I això fa que ara ens haguem de preguntar per què van aparèixer aquestes molècules d'oxigen gasós (O_2). L'explicació la trobem en el desenvolupament d'un procés biològic molt concret: la fotosíntesi.

La fotosíntesi és un procés que permet convertir l'energia de la llum (dels fotons) en energia química, la qual s'utilitza per a la formació de les matèries primeres bàsiques per a les estructures cel·lulars i per al funcionament de les cèl·lules. Aquest procés necessita una font de carboni (CO_2) i una font de molècules donadores d'electrons i de protons, com per exemple l'aigua, entre altres molècules.

Quan la font d'electrons i protons és l'aigua, la fotosíntesi produeix oxigen com a subproducte de la seva fotodescomposició (s'anomena fotosíntesi oxigènica), i aquesta reacció és la que ha originat l'oxigen de l'atmosfera terrestre (un gas que representa el 21% de tots els gasos atmosfèrics) i, en conseqüència, també la capa d'ozó. Els organismes capaços de fer la fotosíntesi són les algues, les plantes i alguns bacteris.

L'origen de la fotosíntesi oxigènica el trobem fa uns 2.500 milions d'anys, quan alguns bacteris van adquirir la capacitat de fabricar pigments que captaven l'energia de la llum solar i la utilitzaven per arrancar protons i electrons de l'aigua. El transport d'aquests electrons a través d'unes estructures moleculars específiques, que s'anomenen fotosistemes i cadenes de transport d'electrons i se situen en membranes biològiques, va aportar energia per a la síntesi de compostos orgànics i va produir oxigen com a producte residual.

A poc a poc, l'oxigen va anar augmentant a la Terra, fet que va ocasionar un canvi en la composició de l'atmosfera. La presència d'oxigen a l'atmosfera va fer possible també l'existència d'un metabolisme cel·lular molt més eficient, fet que va permetre la formació d'organismes multicel·lulars amb un elevat grau de complexitat. Des de fa entre 3.800 i 4.000 milions d'anys, quan la vida va començar a evolucionar, fins fa uns 1.800 milions d'anys, tota la vida va ser unicel·lular i aquàtica. L'existència d'oxigen ha permès el desenvolupament de la vida multicel·lular, tant l'aquàtica com la terrestre.