**Can   We   Understand   Evolution   Without**

**Symbiogenesis?**

**Francisco  Carrapiço**

*…symbiosis is more than a mere casual and isolated biological*

*phenomenon: it is in reality the most fundamental and universal*

*order or law of life.*

Hermann Reinheimer [(1915)](#25)

**Abstract**  This  work  is  a  contribution  to  the  literature  and  knowledge  on  evolu-

tion  that  takes  into  account  the  biological  data  obtained  on  symbiosis  and  sym-

biogenesis.  Evolution  is  traditionally  considered  a  gradual  process  essentially

consisting  of  natural  selection,  conducted  on  minimal  phenotypical  variations

that  are  the  result  of  mutations  and  genetic  recombinations  to  form  new  spe-

cies.  However,  the  biological  world  presents  and  involves  symbiotic  associations

between  different  organisms  to  form  consortia,  a  new  structural  life  dimension  and

a  symbiont-induced  speciation.  The  acknowledgment  of  this  reality  implies  a  new

understanding  of  the  natural  world,  in  which  symbiogenesis  plays  an  important

role  as  an  evolutive  mechanism.  Within  this  understanding,  symbiosis  is  the  key

to  the  acquisition  of  new  genomes  and  new  metabolic  capacities,  driving  living

forms’  evolution  and  the  establishment  of  biodiversity  and  complexity  on  Earth.

This  chapter  provides  information  on  some  of  the  key  figures  and  their  major

works  on  symbiosis  and  symbiogenesis  and  reinforces  the  importance  of  these

concepts  in  our  understanding  of  the  natural  world  and  the  role  they  play  in  the

establishing  of  the  evolutionary  complexity  of  living  systems.  In  this  context,  the

concept  of  the  symbiogenic  superorganism  is  also  discussed.

**Keywords**  Evolution**·**  Symbiogenesis**·**  Symbiosis**·**  Symbiogenic  superorgan-

ism**·**  New  paradigm

F. Carrapiço ()

Centre for Ecology Evolution and Environmental Change (CE3C);

Centre for Philosophy of Science, Department of Plant Biology, Faculty of science,

University of Lisbon, Lisbon, Portugal

e-mail: fcarrapico@fc.ul.pt

© Springer International Publishing Switzerland 2015

N. Gontier (ed.),*Reticulate Evolution*, Interdisciplinary Evolution Research 3,

DOI 10.1007/978-3-319-16345-1\_3

81

82 F. Carrapiço

**1  Introduction**

The  idea  of  evolution  applied  to  the  biological  world  was  used  for  the  first  time

in  the  eighteenth  century  (1779)  by  the  Swiss  naturalist  and  philosopher  Charles

Bonnet  (Bowler  1975),  who  developed  this  concept  in  the  context  of  egg  fertili-

zation  by  spermatozoon.  In  his  work,  the  author  considers  that  the  egg  contains

the  embryo  preformed  with  all  the  parts  of  the  future  organism  present,  the  sperm

cell  being  the  trigger  for  such  development.  The  unfolding  of  the  pre-existent

embryo  was  called  “evolution”  (Rieppel  2011).  However,  the  use  of  this  term  in

a  more  modern  sense  began  to  emerge  when  new  data  were  obtained  from  differ-

ent  expeditions  around  the  world  carried  out  by  French  and  English  naturalists  in

the  eighteenth  and  nineteenth  centuries.  These  data,  which  included  geological  and

biological  information  on  different  continents,  undermined  the  official  version  of

the  Earth’s  formation  and  its  age,  as  well  as  the  universal  tenet  of  the  creation  of

species,  questioning  the  validity  of  the  biblical  version  and  building  a  new  tree  of

life  on  a  dynamic  planet  (Mayr  2001;  Kutschera  2011).

The  first  modern  scientific  ideas  on  evolution  were  presented  in  1809  by  Jean

Baptiste  Pierre  Antoine  de  Monet,  Chevalier  de  Lamarck,  in  his  book*Philosophie*

*Zoologique,  ou  Exposition  des  Considérations  Relatives  à  l’Histoire  Naturelle*

*des  Animaux*.  The  latter  envisioned  evolution  as  a  progression  from  less  to  more

complex  organisms,  where  the  notion  of  progression  was  represented  by  a  straight

line  (Lamarck  1809).  The  shift  from  the  belief  in  a  static  approach  to  a  dynamic

understanding  of  the  evolution  of  the  natural  world  was  brought  about  by  the  pub-

lication  of  Alfred  Wallace’s  works  and  especially,  in  1859,  by  Charles  Darwin’s

book*On  the  Origin  of  Species  by  means  of  Natural  Selection  or  the  Preservation*

*of  Favored  Races  in  the  Struggle  for  Life*  (Darwin  1859).  Influenced  by  the  works

of  Thomas  Malthus  and  Charles  Lyell,  Darwin  built  a  theory  that  contributed  to

change  radically  the  idea  of  constancy  of  species,  which  allowed  for  the  develop-

ment  of  the  theory  of  common  descent  and  the  challenging  of  the  natural  theology

principles  that  had  ruled  natural  science  for  centuries  (Kutschera  2011).

At  the  beginning  of  the  twentieth  century,  new  scientific  data  were  published

by  several  authors,  among  them  the  German  biologist,  Theodor  Boveri,  and  the

American  biologists,  Thomas  Hunt  Morgan  and  Hermann  Joseph  Muller  (Reif

et  al.  2000),  contributing  to  a  new  understanding  of  the  evolution  concept.  Among

these  data,  the  discovery  of  the  nature  and  role  of  the  chromosome  in  hered-

ity—which  lays  at  the  core  of  the  chromosome  theory  of  inheritance—was  of

primordial  importance.  Further  research,  namely  in  mathematical  and  field  stud-

ies  population  genetics,  developmental  biology,  biogeography,  and  paleontology,

contributed  to  a  better  understanding  of  evolution  and  the  formation  of  evolu-

tionary  synthesis,  which  constituted  the  core  of  the  synthetic  theory  of  evolution.

This  theory  was  based  on  five  evolutionary  factors:  mutation,  recombination,

selection,  isolation,  and  drift  (Reif  et  al.  2000).  In  1942,  Julian  Huxley  published

*Evolution:  The  Modern  Synthesis*,  opening  a  new  chapter  on  the  understand-

ing  of  evolution,  merging  the  Darwinist  ideas  with  new  concepts  in  genetics  and

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

83

evolutionary  biology,  developed  previously  by  authors  such  as  John  B.S.  Haldane

and  Theodosius  Dobzhansky  (Huxley  1942).  The  same  year,  Ernst  Mayr  published

*Systematics  and  the  Origins  of  Species,  from  the  Viewpoint  of  a  Zoologist*  (Mayr

[1942](#24)),  an  important  work  on  modern  evolutionary  synthesis.  It  was  the  beginning

of  the  neo-Darwinist  period,  which  is  still  considered  the  mainstream  approach  to

evolution  studies.

Bearing  this  background  in  mind,  this  work  is  a  contribution  to  the  literature

and  knowledge  on  evolution,  which  takes  into  account  the  biological  data  obtained

in  the  last  few  years.  This  chapter  tries  to  find  new  answers  to  old  questions,  which

neo-Darwinism  in  its  “ivory  tower”  has  not  been  able  to  cope  with,  having  driven

evolutionary  science  to  a  dead  end  regarding  some  topics  in  the  field,  reinforcing

the  importance  of  symbiogenesis  to  understand  the  natural  world  and  in  the  estab-

lishment  of  evolutive  complexity  of  living  systems.

**2  Roots  and  Paths  of  Symbiogenesis**

Evolution  is  traditionally  considered  as  a  gradual  process  essentially  consisting  of

natural  selection  conducted  on  minimal  phenotypical  variations,  which  are  the  result

of  random  mutations  and  genetic  recombinations  to  form  new  species.  However,

“Mutation  accumulation  does  not  lead  to  new  species  or  even  to  new  organs  or  new

tissues,”  and  “99.9  %  of  the  mutations  are  deleterious”  (Margulis  and  Sagan  2002).

In  contrast,  the  biological  world  presents  and  involves  symbiotic  associations

between  different  organisms  to  form  consortia,  a  new  structural  life  dimension

and  a  symbiont-induced  speciation.  This  reality  implies  a  new  understanding  of

the  natural  world,  in  which  symbiogenesis  plays  an  important  role  as  an  evolutive

mechanism,  with  symbiosis  as  the  key  to  the  acquisition  of  new  genomes  and  new

metabolic  capacities,  which  drives  living  forms’ evolution  and  the  establishment  of

biodiversity  on  Earth  (Margulis  and  Sagan  2002).  So,  we  can  say  that  “Symbiosis

is  simply  the  living  together  of  organisms  that  are  different  from  each  other”

(Margulis  and  Sagan  2002)  and  symbiogenesis  can  be  seen  as  the  “origin  of  evolu-

tionary  novelty  via  symbiosis”  (Margulis  1990).  Even  one  of  the  well-known  neo-

Darwinists  of  our  time,  Richard  Dawkins,  in  his  book*The  Selfish  Gene*  (Dawkins

[1976,](#24)  p.  182),  introduced  the  idea  that  “Each  one  of  our  genes  is  a  symbiotic  unit”

and  “We  are  gigantic  colonies  of  symbiotic  genes.”  Nevertheless,  he  refused  to

admit  that  symbiosis  and  co-operation  can  have  a  crucial  role  in  nature  and  rein-

forced  the  importance  of  gene  selfishness  in  the  evolutive  process.

It  was  only  with  Peter  Corning’s  work,*The  Co*-*operative  Gene…*  (Corning  1996),

that  these  ideas  moved  to  a  new  level  of  understanding,  highlighting  co-operation

and  saying  that  “Synergy  is  a  multi-leveled  phenomenon  that  can  take  many  differ-

ent  forms,”  and  “has  played  a  significant  causal  role  in  the  evolution  of  complexity.”

In  a  certain  way,  “Co-operation  represents  an  often  advantageous  survival  strat-

egy”  and  in  “a  complex  organism  or  superorganism  [it]  represents  a  collective

84 F. Carrapiço

survival  enterprise”  (Corning  1996,  p.  205).  It  was  also  this  author  who  in  his

book*Holistic  Darwinism*  clarifies  the  relation  between  symbiosis  and  synergy,

saying

That symbiosis refers to relationships of various kinds between biological entities and

the functional processes that arise from those relationships. Synergy, on the other hand,

refers to the interdependent functional effects (the bioeconomical pay offs) of symbiosis,

among other cooperative phenomena. In short, all symbioses produce synergistic effects,

but many forms of synergy are not the result of symbiosis (Corning 2005, p. 82).

As  Yves  Sciama  states  in  his  article  “Penser  coopération  plutôt  que  competition

(Think  cooperation  instead  of  competition),”  it  is  important  to  consider  as  the  main

project  for  twenty-first  century  biology,  “*Repenser  le  vivant  à  partir  de  la  notion  de*

*symbiose*  (Rethinking  the  living  from  within  the  notion  of  symbiosis)”  (Sciama  2013).

Despite  these  open-minded  ideas  related  to  a  more  co-operative  and  synergistic

approach  to  the  evolutive  process,  symbiosis  and  symbiogenesis  have  been  consid-

ered  by  the  majority  of  the  scientific  community  as  “stepdaughters  or  stepsons”  of

evolutionary  theory  (Pereira  et  al.  2012),  or  in  the  case  of  symbioses,  as  biological

jokes  (Selosse  2000).  This  reveals  a  limited  understanding  of  evolutive  process  and

does  not  correspond  to  the  reality  of  the  facts  nor  to  the  structure  of  the  web  of  life

on  our  planet.  The  symbiogenic  view  also  enables  a  coherent  conceptual  and  epis-

temological  rupture  with  some  evolutionary  ideas  of  the  past,  indicating  and  build-

ing  a  new  approach  to  understanding  the  development  and  evolution  of  life.  To

comprehend  this  new  approach  and  paradigm  to  the  evolution  process  and  diver-

sity  of  life  on  our  planet,  we  must  go  back  in  time  and  begin  our  narrative  when

the  first  modern  scientific  ideas  on  evolution  appeared,  namely  after*The  Origin  of*

*Species*  by  Darwin  in  1859.  On  the  topic  of  origins,  let  us  start  at  the  beginning…

The  year  of  1867  is  better  known  for  the  publication  of  the  first  volume  of

*Das  Kapital*  by  Karl  Marx,  but  it  was  also  in  that  year  that  Simon  Schwendener,

a  Swiss  botanist,  proposed  at  the  Swiss  Natural  History  Society  annual  meeting,

held  in  Rheinfelden,  an  interesting  dual  hypothesis.  In  order  to  explain  the  nature

of  lichens,  this  hypothesis  indicated  that  they  are  an  association  of  two  organisms,

a  fungus  and  an  alga,  behaving  as  “master  and  slave”  (Honegger  2000).  The  idea

that  an  organism  could  be  formed  by  two  or  more  genetically  separate  organisms

living  together  and  working  as  one  unit  was  regarded  as  so  unusual  at  the  time

that  it  was  largely  rejected  by  the  scientific  community.  The  dual  hypothesis  was

a  revolutionary  concept  for  the  biology  of  the  nineteenth  century,  as  well  as  a  rup-

ture  in  the  traditional  concept  of  an  organism.  The  proposal,  however,  was  not  eas-

ily  accepted,  as  can  be  seen  from  the  example  of  William  Nylander’s  book*Les*

*Lichens  des  Environs  de  Paris*,  published  almost  20  years  after  Schwendener’s

statement.  In  his  book,  Nylander  states  that  “*On  sait  bien  aujourd’hui  que  la  for-*

*mule  ‘les  lichens  sont  des  champignons  vivant  en  symbiose  avec  des  algues’  est*

*une  assertion  de  pure  fantaisie  ou  une  calomnie*  (Today,  we  know  very  well  that

the  formula  ‘lichens  are  fungi  living  in  symbiosis  with  algae’  is  an  assertion  rest-

ing  on  pure  fantasy,  or  a  calumny)”  (Nylander  1896).

Another  example  of  this  situation  was  the  living  experience  of  Beatrix  Potter

who  worked  with  lichens  at  the  end  of  the  nineteenth  century  and  who  was  not

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

85

allowed  to  continue  her  scientific  work  because  she  supported  Schwendener’s  ideas,

and  also  because  she  was  a  woman.  The  traditional  English  scientific  community

was  not  supportive  of  her  work  (Sapp  1994;  Taylor  et  al.  1995).  However,  as  society

lost  a  scientist,  it  gained  a  children’s  story  writer.*Peter  Rabbit  and  his  Friends*  prob-

ably  did  more  for  the  establishment  of  an  environmentally  friendly  behavior  for  new

generations  than  many  of  her  co-fellows  who  rejected  her  as  a  scientist.

The  next  important  step  was  the  introduction  of  the  symbiosis  concept  by  the

German  naturalist  Heinrich  Anton  De  Bary  in  1878,  which  was  based  on  studies  of

the  nature  of  lichens  and  the  role  of  algae  and  fungi  in  this  association.  He  also  used

the  example  of  the  aquatic  fern*Azolla*  to  develop  this  concept,  referring  to  the  per-

manent  presence  of  the  cyanobacterium*Anabaena  azollae*  in  the  leaf  cavity  and  in

the  sexual  structures  of  this  plant.  He  further  expanded  on  this  presence  by  explain-

ing  that  at  no  stage  of  its  life  cycle  is  the  fern  free  from  cyanobacterium  and  that  the

latter  is  in  no  way  harmful  to*Azolla*  (Carrapiço  2010a).  This  concept  was  presented

in  a  communication  entitled  “Ueber  Symbiose”  (About  Symbiosis),  at  the  Congress

of  Naturalists  and  German  Doctors  in  Cassel  (De  Bary  1878),  and  was  defined  as

“the  living  together  of  unlike  named  organisms,”  which  is  at  present  the  best  defini-

tion  for  this  phenomenon  (Carrapiço  2010a).  However,  it  is  important  to  note  that

this  concept  follows  two  previously  introduced  concepts.  The  first  was  mutualism,

which  was  put  forward  by  Pierre-Joseph  Van  Bénéden  in  1875,  and  constituted  an

application  of  Pierre-Joseph  Proudhon’s  social  ideas  to  the  animal  kingdom  (Van

Bénéden  1875;  Boucher  1985).  The  second  concept  was  symbiotismus,  which  was

introduced  by  Albert  Bernhard  Frank,  in  1877,  in  a  publication  on  the  biology  of

lichens  (Frank  1877).  This  author,  who  is  better  known  for  the  study  and  introduc-

tion  of  the  term  “mycorrhiza”  in  1885,  defined  symbiotismus  in  a  similar  way  to  De

Bary’s  symbiosis  in  1878.  In  1879,  De  Bary  published  a  new  article  related  to  this

subject  entitled  “Die  Erscheinung  der  Symbiose”  (The  Phenomenon  of  Symbiosis).

In  both  works,  De  Bary  considers  the  association*Azolla*–*Anabaena*  to  be  a  clas-

sic  example  of  van  Bénéden’s  mutualistic  cases  applied  to  the  plant  kingdom.  Even

though  this  association  was  previously  studied  by  Eduard  Strasburger  in  1873,  De

Bary  noted,  as  already  mentioned,  that  no  stage  of  the  life  cycle  of  the  fern  was  free

of  the  cyanobacteria  and  that  they  did  no  harm*Azolla*.

In  1895,  the  Danish  botanist  Eugenius  Warming  published*Plantesamfund*

(*Ecology  of  Plants*)  and  considers  the*Azolla*–*Anabaena*  association  an  example

of  mutualism  and  an  exception  to  normal  behavior  in  plant  communities:  “In  plant

community  egoism  reigns  supreme”  (Sapp  1994).

In  1902,  Petr  Kropotkin  published*Mutual  Aid.  A  Factor  of  Evolution*.  This

work  was  written  while  in  exile  in  England,  and  argues  that,  despite  the  Darwinian

concept  of  the  survival  of  the  fittest,  co-operation  rather  than  conflict  is  the  main

factor  in  the  evolution  of  species.  Kropotkin,  better  known  as  a  leader  of  the  anar-

chist  movement,  developed  his  ideas  of  the  natural  world  based  on  the  experience

he  lived  during  a  five-year  expedition  in  Siberia  (1862–1867).  He  was  also  influ-

enced  by  the  work  of  the  Russian  zoologist  Karl  Kessler,  who  in  1879  presented

a  paper  entitled  “On  the  Law  of  Mutual  Aid”  at  the  Society  of  Naturalists  of  St.

Petersburg  (Kropotkin  1902;  Todes  1989).

86 F. Carrapiço

However,  the  main  core  of  the  symbiogenic  ideas  was  developed  by  the

Russian  biologist  Constantin  Merezhkowsky  during  his  stay  as  professor  at  Kazan

University  (1902–1914)  where  he  conducted  research  on  symbiotic  associations,

namely  on  lichens.  His  research,  however,  goes  well  beyond  these  organisms.

Between  his  stay  in  Kazan  and  his  death  in  Geneva  in  1921,  this  author  published

several  papers  on  the  origin  of  chloroplasts  and  the  role  of  symbiosis  in  evolu-

tion  (Sapp  et  al.  2002).  In  particular,  in  1905  he  published  the  article  “Uber  Natur

und  Ursprung  der  Chromatophoren  im  Pflanzenreich”  (On  the  Nature  and  Origin

of  Chromatophores  in  the  Plant  Kingdom)  where,  for  the  first  time,  coherent  scien-

tific  arguments  showed  that  plastids  arose  from  free-living  cyanobacteria  (Martin

and  Kowallik  1999;  Merezhkowsky  1905).  In  1909,  he  published  “The  Theory

of  two  Plasms  as  Foundation  of  Symbiogenesis,  New  Doctrine  on  the  Origin  of

Organisms”  in  Russian  (Merezhkowsky  1909).  The  German  version  was  published

one  year  later.  As  a  professor  at  Kazan  University,  Constantin  Merezhkowsky

developed  this  work  introducing  the  concept  of  symbiogenesis  as  “The  origin  of

organisms  by  the  combination  or  by  the  association  of  two  or  several  beings  which

enter  into  symbiosis.”  In  this  paper,  he  introduced  not  only  new  concepts  on  sym-

biogenesis  and  evolution,  but  he  also  developed  some  important  ideas  about  the

origin  of  life,  namely  related  to  the  role  of  extremophiles  in  that  scenario.  A  new

classification  of  the  living  world  was  proposed  using  associations  between  organ-

isms  (Fig.  1;  Merezhkowsky  1909).

In  1920,  several  months  before  committing  suicide  in  Geneva,  Constantin

Merezhkowsky  published  the  article  “La  Plante  Considerée  comme  un  Complexe

Symbiotique”  (The  Plant  Considered  as  a  Symbiotic  Complex)  where  the

author  developed  his  previous  ideas  on  the  symbiotic  origin  of  chloroplasts  and

nucleus.  In  opposition  to  contemporary  views  of  the  time  (Guilliermond  1918),

Merezhkowsky  defended  that  chloroplasts  did  not  evolve  from  mitochondria

or  protoplasm,  but  from  free-living  cyanobacteria,  as  he  had  presented  in  1905

(Merezhkowsky  1920).

It  should  be  mentioned  that  another  Russian  botanist,  Andrey  Famintsyn,  con-

temporary  of  Merezhkowsky  and  also  working  in  the  symbiotic  field,  published  in

1907*On  the  Role  of  Symbiosis  in  the  Evolution  of  Organisms*,  where  he  developed

the  idea  that  symbiosis  has  an  important  evolutionary,  or  even  adaptive,  meaning

(Khakhina  1992;  Sapp  1994;  Sapp  et  al.  2002;  Corning  2005).  He  states  that  the

increasing  complexity  of  the  organization  and  function  of  organisms  during  the

process  of  evolution  may  occur  not  only  through  the  differentiation  of  simpler,

early  forms,  but  also  on  the  basis  of  symbiotic  unification  of  independent  organ-

isms  into  a  living  unit  of  a  higher  order  (Khakhina  1992).  In  his  point  of  view,  the

idea  that  symbiosis  could  be  involved  in  evolution  was  important  to  understand  the

origin  of  life  on  Earth  and  its  development  (Khakhina  1992).

The  same  year  that  Constantin  Merezhkowsky  published  his  last  work,  Hermann

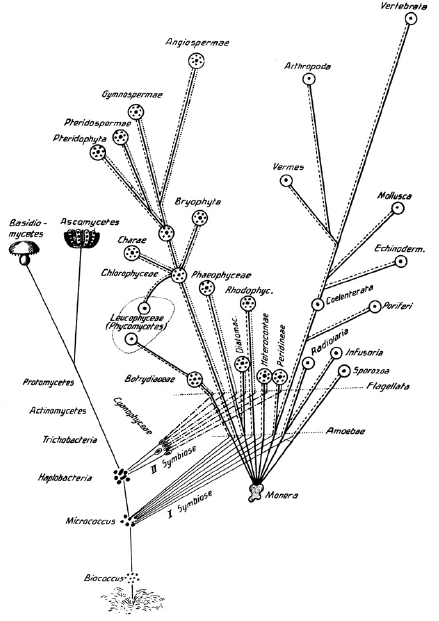
Reinheimer  published  a  book  entitled*Symbiosis.  A  Socio*-*Physiological  Study*

*of  Evolution*  (Reinheimer  1920).  The  author  points  out  the  importance  of  specific

interrelations  in  the  development  of  organisms  as  a  whole,  giving  us  a  holistic  per-

spective  on  organismal  evolution:

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?



87

**Fig. 1** The tree of life proposed by Constantin Merezhkowsky in 1909. In this, the organization

of the living world is presented using, for the first time, associations between prokaryotic and

eukaryotic organisms

88 F. Carrapiço

The main conclusion which I wish to enforce is that the normal relations between organ-

isms, more particularly those having regard to food, involve, quite indispensably, a stu-

pendous amount of systematic biological reciprocity, so that upon all organisms, be they

high or low in the scale of life, there devolve definitive duties and obligations, on pain of

degeneration or destruction, viz., to contribute in their several ways to the welfare of the

organic family as a whole. (…) I regard the totality of organisms as a kind of world-soci-

ety, the various species and families of plants and animals being the individuals of which

this worldsociety is made-up.

This  author,  who  lived  in  Surbiton  (London)  until  the  1950s,  is  not  particu-

larly  well  known  among  biologists,  which  is  strange  given  that  he  wrote  19  books

during  his  life,  several  of  them  related  to  evolution  and  symbiogenic  topics.  His

first  book  was  published  in  1909  with  the  title*Nutrition  and  Evolution*.  A  year

later,  he  published*Survival  and  Reproduction.  A  New  Biological  Outlook*.  It

was  in  his  three  following  books  that  Reinheimer  developed  his  ideas  about  co-

operation  in  a  more  coherent  way:  symbiogenesis,  symbiosis,  and  evolution.

The  third  book,  published  in  1913  and  titled*Evolution  by  Co*-*operation.  A  Study*

*in  Bio*-*Economics*,  is  a  good  example  of  these  ideas.  In  the  preface  of  the  book

he  mentions:  “To  the  study  of  the  physiological  and  combined  economic  factors

productive  of  ‘general  stability  and  efficiency’—the  study  of  biological  eugen-

ics—freed  from  the  misleading  side-issues  of  ‘single  peculiarities,’  I  have  devoted

myself  for  some  years,  and  in  so  doing,  I  claim  to  be  contributing  to  and  further-

ing  Darwin’s  work”  (Reinheimer  1913).  He  was  an  evolutionist,  but  also  believed

in  eugenics,  which  was  usual  in  that  period  among  many  of  Darwin’s  supporters.

One  of  the  main  ideas  of  this  book  is  the  significance  of  what  he  calls  “bio-eco-

nomics”  in  evolution,  including  the  importance  of  co-operation  and  mutuality  in

the  evolutionary  process  rather  than  the  “struggle  for  existence.”  These  ideas  were

further  developed  in  his  next  book  published  in  1915  and  entitled*Symbiogenesis;*

*the  Universal  Law  of  Progressive  Evolution*.  The  word  symbiogenesis  was  used

without  any  reference  to  Merezhkowsky’s  work,  which  means  that  he  either  even-

tually  omitted  the  work  of  the  Russian  biologist  or  that  he  did  not  have  knowledge

of  his  works,  namely  that  of  1909.  Although  Merezhkowsky  published  this  work

in  German  in  1910  and  Reinheimer  knew  the  language,  its  diffusion  was  very  lim-

ited  and  probably  did  not  reach  the  United  Kingdom.  However,  it  is  interesting  and

intriguing  to  notice  the  use  of  the  same  term.

To  understand  the  nature  of  the  content  of  Reinheimer’s  book  and  the  way  he

perceived  biology,  we  transcribe  parts  of  the  introduction  that  are  relevant  for  the

nature  of  our  work.  On  page  XIII  he  mentions:

The first chapter is particularly devoted to the subject of symbiosis, which is generally

defined as a physiological partnership between individuals of different species, but which

is of far more universal meaning and occurrence than is suggested by this definition. The

term must be particularly applied also to the wider bio-economic form of co-operation

which underlies evolution and unites all organisms in one vast web of life.

On  pages  XIV  and  XV  he  defines  symbiogenesis  as

By symbiogenesis I mean the production and increase of values throughout organic life

by means of a symbiotic principle of co-operation or reciprocity between different organs

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

89

of the individual, but evolved and complex body, as well as between different organisms

in a species or different species, genera, orders, etc., even in the last and most fundamen-

tal way between plant and animal in the web of life. By the term symbiosis I refer to

that obvious phenomenon of co-operation of parts and organisms as they occur, while by

symbiogenesis I mean the principle underlying such symbiosis and indeed all instances

of mutuality in the progressive transmutation of biological values generally. Symbiosis,

further, may be domestic when it is between the organs of one organism and between the

members of a family; biological when it refers to physically separate partners, even when

widely separated and unconscious of partnership.

And  on  pages  XVI  and  XVII  he  states:

The grand importance of symbiosis consists in the fact that it evolves and safeguards those

very modes of reciprocal differentiation which we must recognise as the universal means

of the creation and elaboration of physiological and psychological values, including those

which perhaps may be more especially regarded as genetic in character and influence. In

other words, symbiosis is more than a mere casual and isolated biological phenomenon: it

is in reality the most fundamental and universal order or law of life. So much so is this the

case that I claim the great principle underlying all Creative Life, all Progressive Evolution

to be that of “Symbiogenesis”; i.e., the mutual production and symbiotic utilisation of bio-

logical values by the united and correlated efforts of organisms of all descriptions. It is a

well-known saying of Aristotle that the City exists for the sake of its good citizens, and I

would apply it to the biological society, which also exists for its “good” citizens—those

organisms, namely, which by symbiotic endeavour at once earn the right of biological citi-

zenship and contribute to the welfare, permanence and progress of their “society.”

At  last,  a  sentence  that  summarizes  his  ideas  related  to  symbiosis:  “…

Biologically  speaking,  I  should  say:  ‘La  symbiose  fait  la  force.’”  This  was  said

when  he  argues  that  “l’union  fait  la  force”  (Reinheimer  1915).

A  final  note  about  this  author  and  his  background. As  we  previously  mentioned,

Reinheimer  is  almost  unknown  among  the  authors  working  on  symbiontology,

especially  taking  into  consideration  the  number  of  works  he  published  related  to

this  area  of  science.  In  many  of  these  works,  he  used  expressions  that  were  ahead

of  his  time,  such  as  “web  of  life”,  “bio-economics”,  and  “antibiotics”.  To  under-

stand  how  some  of  his  works  were  not  well  accepted  by  established  biologists,  we

transcribe  a  sentence  included  in  a  review  of  his  1915  book,  which  was  authored

by  the  American  biologist  William  L.  Tower,  from  the  University  of  Chicago,  and

published  in*The  American  Journal  of  Sociology*:  “…  in  the  whole  book  nothing

to  commend  it,  nor  any  possible  escape  from  characterizing  it  as  the  least  logi-

cal,  worst  constructed,  most  inaccurate  and  irrational  book  upon  evolution  that  has

appeared  in  a  long  time”  (Tower  1916).  Reinheimer  was  born  in  Germany  (Hesse),

but  he  was  naturalized  as  a  British  citizen  in  1901.  In  1911,  the  England  Census

reported  that  he  was  38  years  old,  single,  and  worked  as  a  self-employed  stock-

broker.  He  lived  in  London  (Surbiton)  until  the  1950s  and  subscribed  to  an  alter-

native  view  of  society,  with  the  majority  of  his  books  being  published  by  editors

associated  with  anarchism,  metaphysics,  theosophy,  and  vegetarianism.  A  good

example  of  alternative  editors  is  the  publisher  Charles  William  Daniel,  an  anar-

chist  and  pacifist  who  founded  his  own  company  in  1902  for  editing  books  on

such  topics.  Another  example  is  John  M.  Watkins,  a  publisher  involved  in  the  sub-

jects  of  mysticism  and  metaphysics.  Although  Reinheimer  refers  to  his  occupation

90 F. Carrapiço

as  stockbroker,  his  knowledge  of  natural  sciences  and  namely  of  evolution  suggest

that  he  had  a  biological  background,  despite  there  being  no  indication  that  he  had

any  affiliation  with  academia  in  England.

Several  other  authors  were  related  to  the  development  of  symbiogenic  ideas  in

biology  during  the  first  decades  of  the  twentieth  century.  Among  them,  we  must

refer  to  the  French  biologist  Paul  Portier  who  published*Les  Symbiotes*  in  1918.  In

this  work,  Portier  developed  the  idea  that  all  organisms  are  constituted  of  an  asso-

ciation  of  different  beings.  In  the  particular  case  of  mitochondria,  he  argues  that

those  cell  organelles  were  symbiotic  bacteria,  which  the  author  calls  “symbiotes”

(Portier  1918;  Sapp  1994).  He  also  refers  to  the  positive  role  of  these  prokaryotic

organisms  in  the  human  body  at  a  time  when  germ  theory  was  the  mandatory  rule

in  biology  and  medicine.  These  ideas  shocked  the  French  scientific  community

that  reacted  negatively.  The  following  year,  Auguste  Lumière  published  a  critical

response  in  the  book*Le  Mythe  des  Symbiotes*  (Lumière  1919).

In  the  United  States,  Ivan  Wallin,  working  at  the  University  of  Colorado,

developed  similar  ideas  to  Portier’s  concepts,  and  in  1923  and  1927  published

two  important  works  on  the  subject.  The  first,  titled*The  Mitochondria  Problem*,

emphasized  the  symbiotic  origin  of  these  organelles  against  the  cytoplasmic  point

of  view.  In  the  second  work,  titled*Symbionticism  and  the  Origin  of  Species*,  the

author  defends  the  importance  of  symbiotic  mechanisms  in  evolution,  with  empha-

sis  on  the  symbiotic  origin  of  mitochondria.  Wallin  also  underlines  the  importance

of  microsymbiosis  in  this  process,  pointing  out  the  idea  “That  bacteria,  which  are

popularly  associated  with  disease,  may  represent  the  fundamental  causative  factor

in  the  origin  of  species”  (Wallin  1923,  1927;  Sapp  1994).  He  considers  symbioti-

cism  as  a  mechanism  of  speciation,  suggesting  that  the  primary  source  of  genetic

novelty  for  speciation  was  the  periodic  repeated  fusion  of  bacterial  endosymbionts

with  host  cells  (Taylor  1979).  Although  he  claims  that  it  was  possible  to  cultivate

mitochondria  outside  of  the  cell,  like  Portier  did  in  1918,  these  data  were  incorrect

as  they  resulted  from  culture  contamination.  It  was  only  after  his  death,  in  1969,

that  evidence  began  accumulating  that  his  theory  was  partially  correct  concern-

ing  the  bacterial  origin  of  mitochondria,  and  the  prokaryotes’  role  in  evolution.

*Symbionticism  and  the  Origin  of  Species*  was  published  in  1927,  the  year  in  which

Hermann  J.  Muller  published  the  paper  “Artificial  Transmutation  of  the  Gene”

in*Science*.  This  article  opened  the  way  to  the  explanation  for  species  formation

under  the  neo-Darwinian  theory,  showing  that  X-rays  could  dramatically  increase

the  frequency  of  gene  mutations  in*Drosophyla*,  and  overshadowed  Wallin’s  expla-

nation  of  bacteria  as  a  factor  of  speciation  (Muller  1927;  Wallin  1927;  Sapp  [1994;](#25)

Brucker  and  Bordenstein  2012).

Another  author,  who  must  be  referred  to,  is  the  Russian  biologist  Boris  Kozo-

Polyansky,  who  published  an  important  book  in  1924  entitled*A  New  Principle*

*of  Biology:  An  Essay  on  the  Theory  of  Symbiogenesis*.  This  book  gave  symbio-

sis  a  determinant  role  in  evolution,  building  the  bridge  between  symbiogenesis

and  the  Darwinian  theory,  and  introducing  the  idea  of  the  organism  as  a  consor-

tium  (Kozo-Polyansky  2010).  This  concept  was  initially  presented  in  1873  by

the  German  botanist  Johannes  Reinke,  to  refer  to  the  relationship  between  the

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

91

fungi  and  algae  in  lichens  (Reinke  1873;  Sapp  et  al.  2002).  According  to  Kozo-

Polyansky,  the  theory  of  symbiogenesis  was  a  theory  of  selection  relying  on  the

phenomenon  of  symbiosis  (Khakhina  1992).

All  these  ideas  had  criss-crossed  in  an  elegant  and  outstanding  way  in  the  1967

work  of  Lynn  Margulis  published  in  the*Journal  of  Theoretical  Biology*  under  the

title  “On  the  Origin  of  Mitosing  Cells”  (Sagan  1967).  In  this  paper,  a  theory  of  the

origin  of  eukaryotic  cells  was  presented,  explaining  the  transition  bridge  between

the  prokaryotic  and  the  eukaryotic  levels  of  biological  organization.  Mitochondria,

basal  bodies  of  the  flagella  and  chloroplasts,  are  considered  to  have  derived  from

free-living  prokaryotes,  and  eukaryotic  cells  are  seen  as  the  result  of  the  evolution

of  ancient  symbioses.  All  this  pioneering  work  formed  the  basis  of  serial  endo-

symbiotic  theory,  and  it  constituted  the  beginning  of  both  remarkable  work  and

contributions  to  the  rehabilitation  and  development  of  symbiogenic  ideas  applied

not  only  to  the  cellular  world,  but  also  to  the  construction  of  a  new  biology  for  the

twenty-first  century.  Furthermore,  it  represented  a  clear  and  sustained  rupture  with

the  traditional  neo-Darwinian  understanding  of  biological  evolution.  Beginning

with  eukaryotic  cell  formation,  symbiogenesis  appears  to  be  the  main  evolutionary

mechanism  in  the  establishment  and  maintenance  of  different  ecosystems,  as  well

as  the  foundation  for  biodiversity  on  Earth,  based  on  rather  sudden  evolutionary

novelties,  and  not  in  conventional  gradualism  or  mutagenic  processes  (Carrapiço

[2010b](#23)).

Among  the  numerous  works  published  by  Lynn  Margulis,  we  would  like  to

refer  to  two  important  works  that  changed  the  way  biology  is  seen  and  understood

nowadays.  The  first,  published  in  1970,  is*Origin  of  Eukaryotic  Cells*,  considered

a  landmark  in  the  understanding  of  the  origins  of  eukaryotic  cells.  In  the  well-

expressed  words  of  John  M.  Archibald  in  a  recent  commemorative  review  pub-

lished  on  the  40th  anniversary  of  its  publication,  “This  influential  book  brought  the

exciting  and  weighty  problems  of  cellular  evolution  to  the  scientific  mainstream,

simultaneously  breaking  new  ground  and  ‘re-discovering’  the  decadesold  ideas  of

German  and  Russian  biologists”  (Archibald  2011).  The  other  book  is*Acquiring*

*Genomes.  A  Theory  of  the  Origin  of  Species*,  in  which  Margulis  and  her  co-author

Dorion  Sagan  provide  a  solid  critique  of  neo-Darwinism  and  identify  the  acquisi-

tion  of  new  genomes  involving  symbiogenic  processes  as  the  main  driving  force

in  evolution,  not  random  mutations  (Margulis  and  Sagan  2002)  (Fig.  2).  These

ideas  include  new  research  themes  in  order  to  develop  the  understanding  of  the

evolutionary  process  and  the  complexification  of  life,  namely  the  existence  of  hor-

izontal  DNA  transfer  between  organisms  and  the  mechanisms  to  explain  it.  These

new  paradigms  in  biology  and  in  the  evolution  of  biodiversity  include  bacteria  and

virus–host  symbiosis  and  their  composite  dynamics  in  the  establishment  of  the

symbiogenic  web  of  life  (Sapp  2003;  Carrapiço  2010b;  Villarreal  and  Ryan  2011).

At  the  same  time  that  the  1967  Margulis’  article  was  published,  an  oft-forgot-

ten  short  paper  by  the  Norwegian  microbiologist  Jostein  Goksoyr  appeared  in

*Nature,*  providing  a  similar  endosymbiotic  theory  for  the  origin  of  eukaryotic  cells

(Goksoyr  1967).  In  this  paper,  the  author  suggested  that  the  evolutionary  devel-

opment  of  the  eukaryotic  photosynthetic  cell  was  based  in  prokaryotic  forms.  He

92 F. Carrapiço



**Fig. 2** The author of this

chapter with Lynn Margulis

at the Gulbenkian Foundation

in Lisbon in 2009

also  suggested  that  this  evolution  could  have  been  of  a  polyphyletic  nature,  as

stated  in  the  conclusion  of  his  work:

A further logical conclusion is that the eucaryotic cell which developed would take its

genetic material mainly from the procaryotic forms making up the coenocytic system.

Such coenocytic systems may develop a number of times, from different procaryotic

forms. Present-day eucaryotic organisms do not necessarily, therefore, have to be devel-

oped from one original species. This might even explain some of the rather puzzling par-

allels that exist between groups of procaryotic and eucaryotic organisms.

Before  concluding  this  part  of  the  text,  we  would  like  to  refer  to  the  work  of

the  Canadian  biologist  F.J.R.  (Max)  Taylor,  a  renowned  expert  on  dinoflagellates,

who  has  published  several  papers  on  cell  evolution  and  endosymbiosis  theory

(Taylor  1974,  1976,  1979).  He  was  also  one  of  the  first  researchers  to  understand

the  significance  and  importance  of  symbiotic  bacteria  in  the  origin  of  chloro-

plasts  and  mitochondria  in  eukaryotic  cells  and  independently  to  develop  similar

ideas  to  Margulis’  serial  endosymbiosis  theory,  as  well  as  the  role  of  symbiosis

in  evolution.  His  ideas  were  ahead  of  his  time  as  we  can  see  in  the  1979  work

*Symbioticism  Revisited:  A  Discussion  of  the  Evolutionary  Impact  of  Intracellular*

*Symbioses*:

From the evolutionary standpoint, a symbiotic event represents the union of two or more

previously divergent genomes into a new coevolutionary unit. The subsequent fate of

this unit will depend on both the survival effectiveness of the new unit interacting with

external selective forces, and also the continued integrative and competitive interactions

between the two symbionts.

In terms of genetic novelty symbiosis represents a quantum leap of a magnitude far

greater than that arising from intrinsic sources such as mutation, hybridization or ploidy

changes. The component species can exist independently, but the structure formed by the

union of the two may be equal or more successful than the individual species. Integrative

factors are therefore crucial in intracellular symbioses (Taylor 1979).

Although  we  have  referred  mainly  to  the  symbiogenic  studies  applied  to  the

biological  field,  symbiogenesis  can  be  related  to  other  scientific  fields  beyond

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

93

biology  and  evolution,  such  as  in  social  studies.  One  pertinent  example  is  the  work

of  Nathalie  Gontier  from  2007,  which  states  that  “Besides  the  obvious  application

of  the  universal  scheme  in  micro-evolutionary  symbiosis  studies  and  the  origin  of

eukaryotic  beings,  it  will  be  argued  that  universal  symbiogenesis  can  also  include

the  study  of  viruses  and  their  hosts,  hybridization,  and  even  extra-biological  phe-

nomena  such  as  culture  and  language”  (Gontier  2007).  We  believe  that  econom-

ics,  medical  sciences,  and  education  may  also  potentially  benefit  from  this  theory’s

application.

**3  The  “Big  One”  and  the  Concept  of  the  Symbiogenic**

**Superorganism**

The  concept  of  superorganic  evolution  was  first  introduced  into  the  scientific  lit-

erature  by  Herbert  Spencer  in  1876,  in  the  first  volume  of*The  Principles  of*

*Sociology*  (Spencer  1876).  Although  the  term  “superorganism”  was  not  used

explicitly,  the  work  implied  the  existence  of  a  new  approach  to  the  classical  con-

cept  of  organism,  with  consequences  at  both  the  biological  and  social  levels.  In

1911,  the  American  entomologist  William  Morton  Wheeler,  in  his  paper,  “The

Ant-Colony  as  an  Organism,”  compared  ant  society  to  an  organism  when  observ-

ing  the  biology  and  social  behavior  of  these  insects  in  colonies.  However,  it  was

only  in  1928  that  he  concluded  in  his  book*The  Social  Insects,  Their  Origin  and*

*Evolution*  that  the  “insect  colony  or  society  may  be  regarded  as  a  super-organ-

ism  and  hence  as  a  living  whole  bent  on  preserving  its  moving  equilibrium  and

integrity.”  In  this  case,  the  entire  colony  acts  in  unison  as  an  independent  “crea-

ture,”  feeding  itself,  expelling  its  wastes,  defending  itself,  and  looking  out  for  its

future  (Wheeler  1911,  1928).  The  idea  of  the  superorganism  was  applied  to  dif-

ferent  levels  of  biological  organization  and  was  subsequently  developed  by  other

authors,  such  as  Wilson  (1975),  Wilson  and  Sober  (1989),  Sapp  (2003),  Corning

[(2005](#23)),  Carrapiço  (2006a,  2010a,  b),  and  Holldobler  and  Wilson  (2009).  Based

on  these  ideas,  we  have  introduced  the  concept  of  the*symbiogenic  superorganism*

(Carrapiço  2012b),  applied  to  new  entities  or  consortia  formed  by  the  integration

of  individual  organisms,  that  possess  characteristics  that  go  beyond  the  sum  of  the

individual  properties  of  each  element  of  the  association,  resulting  in  the  develop-

ment  of  new  attributes  and  capacities  as  an  integrated  whole.  In  this  process,  these

new  entities  also  agglutinate  and  dynamize  synergies  not  present  in  the  individual

organisms.  This  symbiogenic  process  also  involves  genetic  sharing  at  the  level  of

the  organisms  constituting  the  consortium,  forcing  the  genomes  to  be  incurred  by

synchronization  and  harmonization  processes.  These  processes  are  aimed  at  estab-

lishing  a  proper  functioning  for  the  new  organism  as  a  whole.  It  indicates  that  the

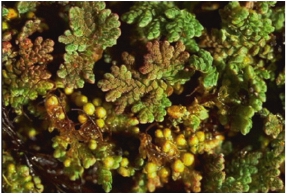
association  depends  not  only  on  the  intrinsic  symbiont–host’s  properties,  but  also

on  the  internal  and  external  system  environmental  conditions.  By  way  of  example,

a  single  organism  formed  by  the  association  of  two  composite  organisms  could  be

demonstrated  by  way  of  mathematical  formula.  The  result,  however,  would  not  be

94 F. Carrapiço



**Fig. 3** Sporophyte of

*Azolla filiculoides* showing

overlapping scale-like

bilobed leaves and numerous

microsporocarps (*yellow*

*small spheres*)

1  +  1  =  2,  but  1  +  1  =  a  larger  1,  characterized  by  the  following  principles:  (a)

the  new  organism  is  formed  by  different  species  of  organisms  that  work  towards

a  common  goal;  (b)  this  new  entity  is  a  polygenomic  one,  in  which  the  different

genomes  operate  together  in  a  complementary  and  synergistic  way  for  the  whole;

(c)  the  parts  and  units  of  this  entity  modify  themselves  qualitatively,  compared  to

the  same  units  when  isolated;  and  (d)  the  final  outcome  is  not  the  mere  qualitative

and/or  quantitative  sum  of  the  units  that  constitute  the  consortium,  but  acquire  new

collective  synergies  and  characteristics.  In  reality,  this  phenomenon  is  widespread

in  nature  and  allows  a  coherent  reconceptualization  of  the  traditional  epistemolog-

ical  concepts  of  the  past,  helping  to  form  a  new  evolutionary  approach  to  the  web

of  life  as  well  as  a  contribution  to  a  new  idea  for  the  organism  concept.

These  ideas  can  be  included  in  the  concepts  of  holobiont  (the  host  with  its

symbionts  as  a  whole)  and  hologenome  (the  sum  of  the  genetic  information  of

the  host  and  its  microbiota),  developed  by  several  authors  (Zilber-Rosenberg  and

Rosenberg  2008;  Guerrero  et  al.  2013).  These  principles  are  similar  to  the  sym-

biome  concept  introduced  in  2003  by  Jan  Sapp  (Sapp  2003;  Carrapiço  2006b).

The  symbiome  concept  reinforces  the  principle  that  eukaryotic  organisms  are  not

genetically  unique  entities,  and  the  concept  of  individual  must  be  seen  as  a  com-

plex  biological  ecosystem,  composed  of  multiple  interdependent  parts  living  sym-

biotically.  It  is  at  the  symbiome  level,  composed  of  an  integrated  multigenomic

genetic  pool,  that  natural  selection  acts  (Carrapiço  2006b).  In  a  recent  book,

John  Archibald  explores  and  elaborates  these  related  topics  in  an  elegant  way

(Archibald  2014).

Some  examples  of  these  kinds  of  consortia  are  lichens,  termites,  and  their  sym-

bionts,  the  symbiotic  system*Azolla*–*Anabaena*–bacteria  (Carrapiço  2006a,  [2010a,](#23)

[b](#23)),  and  in  many  animal  bodies,  including  humans,  with  their  microbiota  commu-

nity  (Sapp  2003).  All  of  these  relationships  can  be  considered  as  constituting  sym-

biogenic  superorganisms.

In  the  case  of*Azolla*  (Fig.  3),  the  superorganism  is  constituted  of  the  associa-

tion  of  two  types  of  prokaryote  organisms  (cyanobacterium  and  bacteria)  living

symbiotically  inside  the  leaf  cavity  of  the  fern  (host).  This  implies  and  involves  the

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

95

development  and  acquisition  of  new  metabolic  and  organic  capabilities  and  also

genome  sharing  by  the  partners  in  syntony  with  the  host,  to  establish  a  new  level

of  organization,  extending  beyond  the  capability  of  each  individual  forming  the

association.  One  good  example  of  this  can  be  found  at  the  pathway  of  the  biologi-

cal  nitrogen  fixation  present  in  this  symbiotic  system  and  shared  by  the  different

elements  of  the  consortium.  Another  is  at  the  level  of  sexual  reproduction  of  the

fern,  involving  cooperative  and  synchronous  efforts,  taking  into  consideration  that

the  cyanobacterium  and  the  bacteria  are  also  involved  and  incorporated  in  this  pro-

cess  (Carrapiço  2010a).  Due  to  these  latter  characteristics,  this  association  can  be

considered  both  as  an  example  of  a  hereditary  symbiosis  and  a  synergistic  complex

biological  system,  with  the  symbionts  always  present  in  the  fern’s  life  cycle,  sug-

gesting  a  phylogenetic  parallel  co-evolution  of  the  associated  partners  with  the  fern.

**4  The  Symbiogenic  Theory  of  Evolution**

The  biological  world  presents  and  involves  symbiotic  associations  between  dif-

ferent  organisms  to  form  consortia,  a  new  structural  life  dimension  and  a  symbi-

ont-induced  speciation.  This  implies  a  new  understanding  of  the  natural  world,

in  which  symbiogenesis  plays  an  important  role  as  an  evolutive  mechanism,  with

symbiosis  being  the  key  for  the  acquisition  of  new  genomes  and  new  metabolic

capacities,  which  drives  living  forms’  evolution  and  the  establishment  of  biodiver-

sity  on  Earth.  One  good  example  of  the  importance  of  symbiosis  in  evolution  can

be  found  in  plant  transition  from  aquatic  to  terrestrial  environments.  In  a  recent

work,  Lipnicki  (2015)  states  that  symbiosis  played  a  very  important  role  in  the

crucial  stages  of  the  transition  of  life  onto  land,  namely  through  lichenization  and

mycorrhization.  In  this  sense,  explanations  of  evolutionary  changes  must  include

an  integrated  synergistic  co-operation  between  organisms,  in  which  symbiosis

acts,  not  as  an  exception,  but  as  the  main  rule  in  nature,  based  on  rather  sudden

evolutionary  novelty  and  the  increased  complexity  of  living  systems  (Carrapiço

[2010b;](#23)  Corning  2005,  2014;  Corning  and  Szathmáry  2015;  Reid  2007).  These

ideas  constitute  the  development  of  novel  concepts  for  a  better  understanding  of

life  on  our  planet  and  beyond,  including  the  foundation  of  a  new  biological  theo-

retical  framework  that  can  integrate  and  explain  the  dynamical  organismal  inter-

actions  and  synergistic  relationships  present  on  Earth  and  in  other  planets.  In

this  sense,  we  would  like  to  share  in  this  work  a  set  of  principles  that  could  be

integrated  into  a  new  approach  to  the  evolutive  process,  helping  to  build  a  sym-

biogenic  theory  of  evolution  (Carrapiço  2006a,  2010b,  2012a,  b).  This  theory

includes  Darwinian  principles,  but  does  not  limit  itself  to  the  latter  in  its  attempt

to  promote  and  explain  the  development,  organization,  and  evolution  of  the  bio-

logical  world  in  a  symbiogenic  and  synergistic  sense.  To  integrate  these  ideas

in  the  scientific  literature,  we  need  to  develop  a  new  approach  to  the  analysis  of

evolution  based  on  six  themes:  (1)  Darwinian  principles,  (2)  symbiosis  concept,

(3)  symbiogenesis  as  an  evolutive  mechanism,  (4)  serial  endosymbiotic  theory,

96 F. Carrapiço

(5)  horizontal  gene  transfer  and  other  genetic  recombinations,  and  (6)  epigenetic

changes.  These  tenets  should  be  considered  as  a  contribution  to  a  new  epistemo-

logical  perception  of  the  natural  world  and  also  to  the  understanding  of  the  true

complexity,  organismal  interactions,  and  relationships  present  in  the  different  eco-

systems  on  Earth.

**5  Conclusion**

Life  is  evolution,  a  dynamic  continuum  existing  unbroken  since  its  emergence.

Nevertheless,  we  must  go  beyond  the  traditional  approaches  to  the  understand-

ing  of  evolution  based  on  competition  and  gradualism,  and  integrate  symbiogenic,

synergistic,  and  co-operative  principles  as  potential  sources  of  evolutive  novelty

and  quick  transition.  In  symbiotic  relationships,  the  central  aspect  is  the  creation

of  evolutive  novelty  (metabolic,  anatomical,  and  organismal),  which  also  involves

the  sharing  of  genomes  among  the  organisms  constituting  the  consortium,  forcing

these  genomes  to  be  incurred  by  synchronization  and  harmonization  aimed  at  the

proper  functioning  of  the  new  organism  as  a  whole.  All  these  data  should  be  incor-

porated  into  a  new  field  of  biological  science,  symbiogenic  developmental  biology,

or  informally,*symbio*-*devo*,  merging  symbiogenic  evolution  with  developmental

biology.  These  ideas  imply  the  development  of  novel  concepts  for  a  better  under-

standing  of  life  and  the  emergence  of  complexity  in  nature,  including  the  founda-

tion  of  a  new  biological  theoretical  framework  that  can  integrate  and  explain  the

dynamical  organismal  interactions  and  synergistic  relationships  present  on  Earth.

This  reality  can  be  embodied  and  built  in  a  symbiogenic  theory  of  evolution.  The

development  of  such  a  theory  could  contribute  towards  a  new  epistemological

approach  to  symbiotic  phenomena  in  evolution  specifically,  and  indeed  biology  in

general,  presenting  new  perspectives  that  allow  for  a  better  understanding  of  the

web  of  life  on  our  planet  and  beyond.

**6  Main  Milestones  in  Symbiogenic  Studies  Until  2003**

1840 Pierre-Joseph  Proudhon  (1809–1865)  develops  the  idea  of*mutualism*

applied  to  the  social  and  political  arena  in  the  book*Qu’est*-*ce  que  la  pro-*

*priété*  (What  is  Property?).

1867 Simon  Schwendener  (1829–1919)  proposes  in  the  Swiss  Natural  History

Society  annual  meeting  held  in  Rheinfelden  (Switzerland)  the  dual

hypothesis  to  explain  the  nature  of  lichens,  indicating  that  they  are  an

association  of  two  organisms,  a  fungus  and  an  alga,  behaving  as  “master

and  slave.”

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

97

1873 Johannes  Reinke  (1849–1931)  refers  to  the  relationship  between  the

fungi  and  the  algae  in  lichens  as  a*consortium.*

1875 Pierre-Joseph  van  Bénéden  (1809–1894)  introduces  the*mutualism*

concept  for  the  animal  kingdom  in  the  work*Les  Commensaux  et  les*

*Parasites  dans  le  Règne  Animal*  (*The  Commensals  and  the  Parasites  in*

*the  Animal  Kingdom*).

1877 Albert  Bernhard  Frank  (1839–1900)  introduces  the  term*symbiotismus*

in  a  publication  on  the  biology  of  lichens.  This  concept  is  similar  to  the

symbiosis  one  introduced  one  year  later  by Anton  De  Bary.

1878 Heinrich  Anton  De  Bary  (1831–1888)  introduces  the  concept  of*symbi-*

*osis*  (from  Greek,  meaning  “living  together”)  as  “the  living  together  of

unlike  named  organisms”  in  a  communication  entitled  “Ueber  Symbiose”

(On  Symbiosis)  during  a  meeting  at  Cassel  (Germany)  of  the  Congress

of  German  Naturalists  and  Physicians.  De  Bary  used  this  term  when  dis-

cussing  the  presence  of  the  cyanobacteria  in  the  leaf  cavity  of*Azolla*  and

also  about  the  nature  of  lichens  and  the  role  of  the  alga  and  fungus  in  this

association.

1883 Andreas  Schimper  (1856–1901)  reports  on  the  nature  and  growth  of

starch  grains  showing  that  they  arise  in  specific  organelles,  which  he

named*chloroplasts*.  He  also  noted  the  proliferation  of  these  organelles

through  division,  suggesting  their  symbiotic  origin.

1885 Albert  Bernhard  Frank  introduces  the  term  “micorrhizen”*mycor-*

*rhiza*  (fungus  root)  in  a  paper  entitled  “Ueber  die  auf  Wurzelsymbiose

beruhende  Ernährung  gewisser  Bäume  durch  unterirdische  Pilze”  (On

the  Nourishment  of  Trees  Through  a  Root  Symbiosis  with  Underground

Fungi)  in  the*Berichte  der  Deutschen  Botanischen  Gesellschaft*,  to

describe  the  mutualistic  associations  between  soil  fungi  and  plant  roots.

1893 Roscoe  Pound  (1870–1964)  publishes  in  the  journal,*The  American*

*Naturalist.*  “Symbiosis  and  Mutualism.”  based  on  the  communication

with  the  same  title  read  at  the  Botanical  Seminar  of  the  University  of

Nebraska  on  December  17,  1892.

1893 Shosaburo  Watasé  (1862–1929)  gives  the  lecture  “On  the  Nature  of  Cell-

Organization”  before  the  Biological  Club  of  the  University  of  Chicago,

on  February  7  of  this  year,  where  he  defends  the  idea  of  the  eukaryotic

cell  as  a  symbiotic  community,  and  published  the  following  year  in  the

*Biological  Lectures  of  Marine  Biological  Laboratory  of  Woods  Hall.*

1897 Albert  Schneider  publishes  in  the*Minnesota  Botanical  Studies,*  “The

Phenomena  of  Symbiosis,”  and  redefines  symbiosis  as  “a  contigu-

ous  association  of  two  or  more  morphologically  distinct  organisms,

not  of  the  same  kind,  resulting  in  a  loss  or  acquisition  of  assimilated

food-substances.”

1899 Herbert  Spencer  introduces  in  his  revised  and  enlarged  second  volume  of

*The  Principles  of  Biology*  the  idea  of  symbiosis  as  a  division  of  labor,

a  synthesis  of  a  complementary  physiological  functions,  resulting  from

early  divergence  in  the  history  of  life.

98 F. Carrapiço

1902 Petr  Kropotkin  (1842–1921)  publishes*Mutual  Aid.  A  Factor  of*

*Evolution*.  In  this  work,  Kropotkin  argues  that  despite  the  Darwinian  con-

cept  of  the  survival  of  the  fittest,  co-operation  rather  than  conflict  is  the

main  factor  in  the  evolution  of  species.  The  book  was  written  while  he

was  in  exile  in  England.

1904 Theodor  Heinrich  Boveri  (1862–1915)  suggests  that  the  nucleated  cells

arose  from  a  symbiosis  of  two  kinds  of  single  plasma-structures,  Monera,

in  a  fashion  that  a  number  of  smaller  forms,  the  chromosomes,  estab-

lished  themselves  within  a  larger  one  which  is  called  the  cytosome.  In

conclusion,  the  chromosomes  would  be  independent  elementary  organ-

isms  that  live  symbiotically  in  the  cytoplasm.  This  idea  was  further

deeply  developed  by  Constantin  Merezhkowsky.

1905 Constantin  Sergeevich  Merezhkowsky  (1855–1921)  publishes  the  article

“Uber  Natur  und  Ursprung  der  Chromatophoren  im  Pflanzenreich”  (On

the  Nature  and  Origin  of  Chromatophores  in  the  Plant  Kingdom)  where,

for  the  first  time,  coherent  scientific  arguments  show  that  plastids  arose

from  free-living  cyanobacteria.

1907 Andrey  Sergeevich  Famintsyn  (1835–1918),  a  Russian  botanist  contem-

porary  of  Merezhkowsky,  publishes  “On  the  Role  of  Symbiosis  in  the

Evolution  of  Organisms,”  where  the  author  developed  the  idea  that  sym-

biosis  has  an  important  evolutionary,  or  even  adaptative,  meaning.

1909 Publication  of  “The  Theory  of  Two  Plasms  as  Foundation  of

Symbiogenesis,  New  Doctrine  on  the  Origin  of  Organisms”  in

Russian.  The  German  version  is  published  one  year  later.  Constantin

Merezhkowsky  writes  the  work  during  his  stay  at  Kazan  University,

introducing  the  concept  of  symbiogenesis  as  “The  origin  of  organisms

by  the  combination  or  by  the  association  of  two  or  several  beings  which

enter  into  symbiosis.”  In  this  paper,  he  introduces  not  only  the  new  con-

cepts  in  the  symbiogenesis  field,  but  he  also  develops  some  important

ideas  about  the  origin  of  life,  namely  related  to  the  role  of  extremophiles

in  that  scenario.  A  new  classification  of  the  living  world  is  proposed

using  symbiotic  criteria.

1910 Frederick  Keeble  (1870–1952)  publishes*Plant*-*Animals.  A  Study  in*

*Symbiosis*,  a  study  of  the  biology  of  two  marine  worms,*Convoluta*

*roscoffensis*  and*Convoluta  paradoxa*,  and  their  algae  symbionts.

1913 Hermann  Reinheimer  publishes*Evolution  by  Co*-*operation.  A  Study  in*

*Bio*-*economics.*

1915 Hermann  Reinheimer  publishes*Symbiogenesis:  The  Universal  Law  of*

*Progressive  Evolution*,  reinforcing  the  idea  that  natural  co-operation  was

as  strong  a  force  in  evolution  as  Darwinian  natural  selection.

1918 Paul  Portier  (1866–1962)  publishes*Les  Symbiotes*.  In  this  work,  Portier

develops  the  idea  that  all  organisms  are  constituted  of  an  association  of

different  beings.  In  the  case  of  mitochondria,  he  argues  that  those  orga-

nelles  are  symbiotic  bacteria  that  the  author  calls  “symbiotes.”

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

99

1920 Constantin  Merezhkowsky  publishes  in  the*Bulletin  de  la  Société*

*des  Sciences  Naturelles  de  l’Ouest  de  la  France*  (*Nantes*),  “La  Plante

Considerée  comme  un  Complexe  Symbiotique”  (The  Plant  Considered  as

a  Symbiotic  Complex)  where  the  author  develops  his  previous  ideas  on  the

symbiotic  origin  of  chloroplasts  and  nucleus.  In  opposition  to  all  the  current

views  at  the  time,  Merezhkowsky  defends  that  chloroplasts  have  not  evolved

from  mitochondria  or  protoplasm,  but  from  free-living  cyanobacteria.

1920 *Symbiosis:  A  Socio*-*physiological  Study  of  Evolution*  is  published  by

Hermann  Reinheimer.  In  the  book,  the  author  points  out  the  importance

of  the  specific  interrelations  in  the  development  of  organisms  as  a  whole,

giving  us  a  holistic  perspective  of  organismal  evolution.

1921 Constantin  Merezhkowsky  commits  suicide  in  a  room  of  the  Hotel  des

Familles  in  Geneva,  Switzerland,  after  several  years  of  exile  (January  9).

1921 Paul  Buchner  (1886–1978)  publishes  his  first  book  entitled*Tier  und  Pflanze*

*in  Intracellular  Symbiose*  (*Animals  and  Plants  in  Intracellular  Symbiosis*).

1922 Maurice  Caullery  (1868–1958)  publishes*Le  Parasitisme  et  la  Symbiose*,

translated  into  English  in  1952  with  the  title*Parasitism  and  Symbiosis.*

1923 George  H.F.  Nuttall  (1862–1937)  publishes  in  the  journal,*The  American*

*Naturalist,*  the  article,  “Symbiosis  in Animals  and  Plants.”

1923 Lemuel  Roscoe  Cleveland  (1892–1969)  publishes  in  the*Proceedings*

*of  the  National  Academy  of  Sciences*  the  article  “Symbiosis  between

Termites  and  their  Intestinal  Protozoa”  referring  for  the  first  time  to  the

symbiotic  nature  of  the  intestinal  flagellates  of  termites.

1923 Ivan  Emmanuel  Wallin  (1883–1969)  publishes  in*The  American*

*Naturalist*,  “The  Mitochondria  Problem,”  emphasizing  the  symbiotic  ori-

gin  of  these  organelles  against  the  cytoplasmic  point  of  view.  He  joined

the  University  of  Colorado  in  1918  and  the  next  year  became  professor  of

anatomy,  a  position  he  held  for  32  years.

1924 Boris  Kozo-Polyansky  (1890–1957)  publishes  in  Russian  the  mono-

graph  “A  New  Principle  of  Biology:  An  Essay  on  the  Theory  of

Symbiogenesis.”  In  this  work,  Kozo-Polyansky  tries  to  integrate  the  sym-

biogenesis  theory  with  the  Darwinian  one.

1927 Ivan  Wallin  publishes*Symbionticism  and  the  Origin  of  Species*,  where

the  author  defends  the  importance  of  symbiotic  mechanisms  in  evolu-

tion,  with  emphasis  on  the  symbiotic  origin  of  mitochondria.  Wallin  also

emphasizes  the  importance  of  microsymbiosis  in  this  process,  pointing

out  the  idea  that  “Bacteria,  which  are  popularly  associated  with  disease,

may  represent  the  fundamental  causative  factor  in  the  origin  of  species.”

1952 Joshua  Lederberg  (1925–2008)  publishes  an  article  in  the  jour-

nal*Physiological  Reviews*  entitled  “Cell  Genetics  and  Hereditary

Symbiosis,”  where  he  introduces  the  term*plasmid*  to  describe  extranu-

clear  genetic  structures  that  can  reproduce  independently.  In  the  same

article,  he  defends  a  symbiogenic  approach  to  the  origin  of  mitochondria

and  chloroplasts,  pointing  out  the  similarities  between  known  bacterial

symbionts  and  those  organelles.

100 F. Carrapiço

1962 The  definitive  proof  of  DNA  in  chloroplasts  is  made  by  Hans  Ris  (1914–

2004)  and  Walter  Plaut  (1931–)  suggesting  that  chloroplasts  originate

from  endosymbiotic  cyanobacteria  as  was  postulated  by  Constantin

Merezhkowsky.  The  work  titled  “Ultrastructrure  of  DNA-Containing

Areas  in  the  Chloroplast  of*Chlamydomonas*”  is  published  in*The  Journal*

*of  Cell  Biology.*

1963 The  First  International  Conference  on  Symbiosis  titled  “Symbiotic

Associations”  takes  place  in  London  (April),  held  by  the  Society  for

General  Microbiology  in  its  Thirteenth  Symposium.

1963 René  Dubos  (1901–1982)  and  Alex  Kessler  publish  in  the*Proceedings  of*

*the  1st  International  Conference  on  Symbiosis*  the  article  “Integrative  and

Disintegrative  Factors  in  Symbiotic Associations.”

1963 Margit  Nass  and  Sylvan  Nass  found  DNA  fibers  in  mitochondria,  rein-

forcing  the  symbiotic  origin  of  these  organelles.  These  results  are  pub-

lished  in  two  papers  of*The  Journal  of  Cell  Biology.*

1967 Lynn  Margulis  (1938–2011)  publishes  in  the*Journal  of  Theoretical*

*Biology*  the  article  “On  the  Origin  of  Mitosing  Cells.”  In  this  paper,  a  the-

ory  of  the  origin  of  the  discontinuity  between  eukaryotic  and  prokaryotic

cells  is  presented.  Mitochondria,  basal  bodies  of  the  flagella  and  chlo-

roplasts,  are  considered  to  have  derived  from  free-living  cells,  and  the

eukaryotic  cell  is  seen  as  the  result  of  the  evolution  of  ancient  symbioses.

1967 At  the  same  time  that  Margulis’ 1967  article  was  published,  an  oft-forgot-

ten  short  paper  by  the  Norwegian  microbiologist  Jostein  Goksoyr  (1922–

2000)  appeared  in*Nature,*  providing  a  similar  endosymbiotic  theory  for

the  origin  of  eukaryotic  cells.

1969 Ivan  Wallin  submitted  a  short  paper  titled  “Symbioticism  in  the  Light  of

Recent  Cytological  Investigations”  to*Science*  magazine.  This  paper  was

rejected  without  any  comments.

1970 Lynn  Margulis  publishes  the  book,*Origin  of  Eukaryotic  Cells:  Evidence*

*and  Research  Implications  for  a  Theory  of  the  Origin  and  Evolution*

*of  Microbial,  Plant  and  Animal  Cells  on  the  Precambrian  Earth,*  in

sequence  with  her  previous  article.  Using  information  from  cellular  and

molecular  biology,  she  promotes  the  serial  endosymbiotic  theory  for  the

origin  of  the  eukaryotic  cells.

1972 Kwang  W.  Jeon  publishes  in  the  journal,*Science,*  a  short  article  enti-

tled  “Development  of  Cellular  Dependence  on  Infective  Organisms:

Micrurgical  Studies  in  Amoebas”  about  the  role  of  intracellular  symbi-

onts  on  cellular  divergence  and  variation.

1975 James  Lovelock  (1919–)  and  Lynn  Margulis  propose  the  Gaia  hypothesis,

supporting  the  idea  that  Earth  is  a  complex  self-regulatory,  flexible  living

system.

1976 Richard  Dawkins  (1941–)  writes*The  Selfish  Gene*,  redefining  the  concept

of  symbiosis  to  include  relations  between  individuals  of  the  same  species.

He  also  introduces  says  that  there  is  no  selection  for  “the  good  of  spe-

cies”  and  “we  are  gigantic  colonies  of  symbiotic  genes.”

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

101

1979 Liya N. Khakhina publishes in Russian the book, *Problema*

*Simbiogeneza:  Istoriko*-*Kritichesky  Ocherk  Issledovany  Otechestvennykh*

*Botanikov*,  translated  into  English  in  1992  as*Concepts  of  Symbiogenesis.*

*A  Historical  and  Critical  Study  of  the  Research  of  Russian  Botanists*,  and

edited  by  Lynn  Margulis  and  Mark  McMenamin,  an  important  contribu-

tion  to  the  knowledge  of  the  history  of  symbiosis  research  in  Russia.

1981 Lynn  Margulis  publishes*Symbiosis  in  Cell  Evolution:  Life  and  its*

*Environment  on  the  Early  Earth*.  In  this  book,  the  author  presents  a  mod-

ern  synthesis  of  the  mechanisms  and  processes  of  cell  evolution,  offer-

ing  a  coherent  explanation  of  how  eukaryotic  cells  evolved  from  bacterial

ancestors  by  a  series  of  symbioses.  In  this  sense,  the  origin  of  the  eukary-

otic  cell  is  perceived  as  a  special  case  of  a  general  phenomenon,  the  evo-

lution  of  microbial  associations.

1982 Christian  de  Duve  (1917–2013)  suggests  that  peroxisomes  arose

from  aerobic  bacteria  that  were  adopted  as  endosymbionts  before

mitochondria.

1985 Douglas  H.  Boucher  (1950–)  edits*The  Biology  of  Mutualism.  Ecology*

*and  Evolution*.  This  book  develops  the  point  of  view  that  the  mutually

beneficial  interactions  between  species  are  just  as  important  as  competi-

tion  and  predation,  and  how  mutualisms  affect  population  dynamics  and

community  structure.

1987 David  C.  Smith  and Angela  E.  Douglas  publish*The  Biology  of  Symbiosis*.

This  important  textbook  was  primarily  aimed  at  filling  a  gap  in  the  sym-

biosis  literature  to  base  a  course  in  the  field  for  the  biology  curricula  at

the  university  level.

1988 The  Microcosmos  Project  begins.  This  project  co-ordinated  by  Douglas

Zook  and  Lynn  Margulis  at  the  University  of  Boston  aims  at  the  use  of

the  microorganism  world  for  a  more  earth-conscious  approach  to  educa-

tion,  with  particular  interest  in  co-operative  biological  systems  and  the

maintenance  of  species  diversity.

1991 The  book*Symbiosis  as  a  Source  of  Evolutionary  Innovation:  Speciation*

*and  Morphogenesis*  is  published.  It  is  edited  by  Lynn  Margulis  and  René

Fester.

1991 Francisco  Carrapiço  (1951–)  publishes  in  the  journal*Plant  and  Soil*

the  article  “Are  Bacteria  the  Third  Partner  of*the  Azolla*-*Anabaena*

Symbiosis?”  presenting  data  showing  that  bacteria  existing  in  the*Azolla*

leaf  cavities  and  megasporocarps  follow  a  developmental  pattern  identical

to  the  cyanobacteria*Anabaena  azollae*  and  can  be  considered  the  third

partner  of  the  symbiotic  association.

1994 Jan  Sapp  (1954–)  writes*Evolution  by  Association.  A  History  of*

*Symbiosis*,  an  important  scientific  landmark  in  the  history  of  symbiosis

theory.

1994 Angela  Douglas  publishes*Symbiotic  Interactions*,  considering  that  “The

common  denominator  of  symbiosis  is  not  mutual  benefit  but  a  novel  met-

abolic  capability,  acquired  by  one  organism  from  its  partners.”

102 F. Carrapiço

1996 Peter  Corning  (1935–)  publishes  in  the*Journal  of  Evolutionary*

*Theory*  the  article  “The  Co-operative  Gene:  On  the  Role  of  Synergy  in

Evolution,”  an  important  contribution  to  understanding  evolution  in  a

more  synergistic  and  cooperative  way.

1997 The  International  Symbiosis  Society  (ISS)  is  founded  on  April  15  at  the

Second  International  Symbiosis  Congress  in  Woods  Hole,  United  States.

1998 Lynn  Margulis  publishes*Symbiotic  Planet.  A  New  View  of  Evolution*,

a  personal  and  autobiographical  journey  to  the  science  and  symbiosis

world.

1998 Douglas  Zook  in  the  article,  “A  New  Symbiosis  Language,”  published

in  the*ISS  Symbiosis  News*,  proposes  a  new  definition  for  symbiosis:

“Symbiosis  is  the  acquisition  and  maintenance  of  one  or  more  organisms

by  another  that  results  in  novel  structures  and  metabolism.  Some  symbi-

otic  evolution  may  involve  partner  genetic  exchanges.”

1999 William  Martin  and  Klaus  V.  Kowallik  publish  in  the*European  Journal*

*of  Phycology*  the  annotated  English  translation  of  Merezhkowsky’s  [(1905)](#24)

paper  “Uber  Natur  und  Ursprung  der  Chromatophen  im  Pflanzenreich”

(On  the  Nature  and  Origin  of  Chromatophores  in  the  Plant  Kingdom).

2000 Surinder  Paracer  and  Vernon  Ahmadjian  write*Symbiosis.  An  Introduction*

*to  Biological  Associations.*

2000 Rosmarie  Honegger  publishes  in  the  journal,*The  Bryologist,*  the  article,

“Simon  Schwendener  (1829–1919)  and  the  Dual  Hypothesis  of  Lichens.”

2000 Marc-André  Selosse  writes*La  Symbiose:  Structures  et  Fonctions,  Rôle*

*Ecologique  et  Évolutif.*

2002 The  book*Cyanobacteria  in  Symbiosis*  is  edited  by  Amar  N.  Ray,  Birgitta

Bergman,  and  Ulla  Rasmussen.  It  is  a  reference  work  in  the  field  of

plant–cyanobacteria  interactions  and  nitrogen  biological  fixation.

2002 Joseph  Seckbach  (1934–)  edits*Symbiosis:  Mechanisms  and  Model*

*Systems*,  providing  in  a  clear  and  broad  way  the  inter-  and  multidiscipli-

nary  dimension  of  the  interspecific  relationships,  and  their  mechanisms  of

work  and  evolution.

2002 Lynn  Margulis  and  Dorion  Sagan  (1959–)  publish*Acquiring  Genomes.*

*A  Theory  of  the  Origins  of  Species*.  In  this  work,  the  authors  point  out

that  the  acquisition  of  new  genomes  involving  symbiogenic  processes  is

the  main  driving  force  in  evolution,  not  random  mutations,  and  include  a

solid  criticism  of  neo-Darwinism.

2002 Jan  Sapp,  Francisco  Carrapiço,  and  Mikhail  Zolotonosov  (1954–)  publish

in  the  journal  of*History  and  Philosophy  of  the  Life  Sciences*  the  article,

“Symbiogenesis:  The  Hidden  Face  of  Constantin  Merezhkowsky,”  reveal-

ing  the  controversial  dimension  of  his  life  and  work.

2003 Jan  Sapp  introduces  the  terms*symbiomics*  and*symbiome*  in  his  new

book*Genesis.  The  Evolution  of  Biology*,  revealing  a  new  approach  to  the

understanding  of  this  science  in  an  evolutive  perspective,  reinforcing  its

symbiogenic  component.  In  this  work,  the  author  points  out  an  important

and  innovative  idea  that

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

103

Every eukaryote is a superorganism, a symbiome composed of chromosomal genes, orga-

nellar genes, and often other bacterial symbionts as well as viruses. The symbiome, the

limit of the multicellular organism, extends beyond the activities of its own cells. All

plants and animals involve complex ecological communities of microbes, some of which

function as commensals, some as mutualists, and others as parasites, depending on their

nature and context.

**Acknowledgments** I am grateful to Nathalie Gontier and Maria Helena Costa for their

encouragement in the development of this work and to Helena Carrapiço and Ben Farrand for

the English revision of the text. Also, a word of gratitude to Jonathan Bujak for helping to obtain

information about Hermann Reinheimer related to the 1911 England Census, and to Padmavathi

Jayajeevan for the excellent work in publishing this chapter.

**References**

Archibald JM (2011) Origin of eukaryotic cells: 40 years on. Symbiosis 54:69–86

Archibald J (2014) One plus one equals one. Symbiosis and the evolution of complex life.

Oxford University Press, New York

Boucher DH (1985) The idea of mutualism, past and future. In: Boucher DH (ed) The biology of

mutualism: ecology and evolution. Croom Helm Ltd., Oxford University Press, New York, pp

1–28

Bowler PJ (1975) The changing meaning of “evolution”. J Hist Ideas 36:95–114

Brucker RM, Bordenstein SR (2012) Speciation by symbiosis. Trends Ecol Evol 27(8):443–451

Carrapiço F (2006a) Is the Azolla-Anabaena symbiosis a co-evolution case? General botany: tra-

ditions and perspectives. Materials of the International Conference, dedicated to 200th anni-

versary of the Kazan Botanical School (23–27 Jan 2006). Part I. Kazan, 2006, pp 193–195.

Edited by Andrew Sitnykov and published by the Kazan University, Russia

Carrapiço F (2006b) The origins of life and the mechanisms of biological evolution. Proceedings

of SPIE 6309: 630900-1-630900-5

Carrapiço F (2010a) Azolla as a superorganism. Its implication in symbiotic studies. In:

Seckbach J, Grube M (eds) Symbioses and stress: joints ventures in biology, cellular origin,

life in extreme habitats and astrobiology, vol 17. Springer, New York, pp 225–241

Carrapiço F (2010b) How symbiogenic is evolution? Theory Biosci 129:135–139

Carrapiço F (2012a) The symbiotic phenomenon in the evolutive context. In: Pombo O, Rahman

S, Torres JM, Symon J (eds) Special sciences and the unity of science, logic, epistomol-

ogy and the unity of science, vol 24. Springer Science+Business Media B.V, New York, pp

113–119

Carrapiço F (2012b) Beyond neo-Darwinism. Building a symbiogenic theory of evolu-

tion. Abstracts of the International Colloquium on Emergence and non-Fundamentalist

Metaphysics. Lisbon, 14–16 May 2012. (published in Kairos, Journal of Philosophy &

Science 12:47–53, 2015)

Corning PA (1996) The co-operative gene: on the role of synergy in evolution. Evol Theor

11:183–207

Corning PA (2005) Holistic darwinism. Synergy, cybernetics, and the bioeconomics of evolution.

The University Chicago Press, Chicago

Corning PA (2014) Systems theory and the role of synergy in the evolution of living systems.

Syst Res 31:181–196

Corning PA, Szathmáry E (2015) “Synergistic selection”: a Darwinian frame for the evolution of

complexity. J Theor Biol 371:45–58

De Bary A (1878) Ueber symbiose—Tageblatt 51 Versamml. Deutscher Naturforscher u. Aerzte,

Cassel, pp 121–126

104 F. Carrapiço

De Bary A (1879) Die erscheinung der symbiose. Vortrag auf der Versammlung der Deutschen

Naturforscher und Aertze zu Cassel, Strasburg: Verlag von Karl J. Trubner, pp 1–30

Darwin C (1859) On the origin of species by means of natural selection or the preservation of

favored races in the struggle for life. In: Murray J (ed), London

Dawkins R (1976) The selfish gene. Oxford University Press, Oxford

Frank AB (1877) Ueber die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Beitr

Biol Pfl 2(2):123–200

Goksoyr J (1967) Evolution of eucaryotic cells. Nature 214:1161

Gontier N (2007) Universal symbiogenesis: an alternative to universal selectionist accounts of

evolution. Symbiosis 44:167–181

Guerrero R, Margulis L, Berlanga M (2013) Symbiogenesis: the holobiont as unit of evolution.

Int Microbiol 16:133–143

Guilliermond A (1918) Sur l’origine mitochondriale des plastides. C. R. Hebd Séanc. Acad Sci,

Paris 167:430–433

Holldobler B, Wilson EO (2009) The superorganism: the beauty, elegance and strangeness of

insect societies. W.W. Norton and Company, New York

Honegger R (2000) Simon Schwendener (1829–1919) and the dual hypothesis of lichens.

Bryologist 103:167–183

Huxley J (1942) Evolution. The modern synthesis. George Allen & Unwin Ltd (eds). London

Kozo-Polyansky B (2010) Symbiogenesis. A new principle of evolution. In: Fet V, Margulis L

(trans) Harvard University Press, Cambridge (from the Russian edition, 1924)

Khakhina LN (1992) Concepts of symbiogenesls. In: Marguhs L, McMenamin M (eds) A histori-

cal and critical study of the research of russian botanists. Yale University Press, New Haven

Kutschera U (2011) From the scala naturae to the symbiogenic and dynamic tree of life. Biol

Direct 6(33):1–25. doi:[10.1186/1745-6150-6-33](http://dx.doi.org/10.1186/1745-6150-6-33)

Kropotkin P (1902) Mutual aid. A factor of evolution. McClure Phillips, New York

Lipnicki IL (2015) The role of symbiosis in the transition of some eukaryotes from aquatic to ter-

restrial environments. Symbiosis 65:39–53. doi:[10.1007/s13199-015-0321-7](http://dx.doi.org/10.1007/s13199-015-0321-7)

Lamarck J-BM (1809) Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à

l’histoire naturelle des animaux. Paris

Lumière A (1919) Le mythe des symbiotes. Masson et Cie. Ed., Paris

Margulis L (1990) Words as battle cries—symbiogenesis and the new field of endocytobiology.

Bioscience 40(9):673–677

Margulis L, Sagan D (2002) Acquiring genomes. A theory of the origin of species. Basic Books,

New York

Martin W, Kowallik KV (1999) Annotated english translation of Mereschkowsky’s 1905 paper

“Uber Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreich”. Eur J Phycol 34:287–295

Mayr E (2001) What evolution is. In: Weidenfeld, Nicolson (eds) Basic books, London

Mayr E (1942) Systematics and the origins of species, from the viewpoint of a zoologist. Harvard

University Press, Cambridge

Merezhkowsky C (1905) Uber natur und ursprung der chromatophoren im pflanzenreiche. Biol

Centralbl 25(593–604):689–691

Merezhkowsky C (1909) The theory of two plasms as foundation of symbiogenesis. A new doc-

trine on the origins of organisms. Proceedings of studies of the Imperial Kazan University,

vol 12. pp 1–102

Merezhkowsky C (1920) La plante considerée comme un complexe symbiotique. Bulletin de la

Societé des Sciences Naturelles de l’Ouest de la France. 6:17–98

Muller HJ (1927) Artificial transmutaion of the gene. Science 66(1699):84–87

Nylander W (1896) Les lichens des environs de Paris. Typographie Paul Schmidt, Paris

Pereira L, Rodrigues T, Carrapiço F (2012) A symbiogenic way in the origin of life. In: Seckbach

J (ed) Genesis—in the beginning. Precursors of life, chemical models and early. Biological

evolution, cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology, vol 22. Springer

Science+Business Media, Dordrecht, pp 723–742. doi:[10.1007/978-94-007-2941-4\_36](http://dx.doi.org/10.1007/978-94-007-2941-4_36)

Portier P (1918) Les symbiotes. In: Masson et Cie. (ed), Paris

Can We Understand Evolution Without Symbiogenesis?

105

Reid RGB (2007) Biological emergences. Evolution by natural experiment. MIT Press,

Cambridge

Reif WE, Junker T, Hossfeld U (2000) The synthetic theory of evolution: general problems and

german contribution to the synthesis. Theor Biosci 119:41–91

Reinheimer H (1913) Evolution by co-operation. A study in bio-cconomics. In: Paul KT (ed).

Trubner & Co. Ltd., London

Reinheimer H (1915) Symbiogenesis. The universal law of progressive evolution. Knapp,

Drewett and Sons Ltd (eds), Westminster

Reinheimer H (1920) Symbiosis. A socio-physiological study of evolution. Headley Brothers

(eds), London

Reinke J (1873) Zur kenntniss des rhizoms von Corallorhiza und Epipogon. Flora 31:145–209

Rieppel O (2011) Evolutionary theory and the creation controversy. Springer, Heidelberg

Sagan L (1967) On the origin of mitosing cells. J Theor Biol 14:225–274

Sapp J (1994) Evolution by association: a history of symbiosis. Oxford University Press, New

York

Sapp J (2003) Genesis. The evolution of biology. Oxford University Press, New York

Sapp J, Carrapiço F, Zolotonosov M (2002) Symbiogenesis: the hidden face of Constantin

Merezhkowsky. Hist Phil Life Sci 24:421–449

Sciama Y (2013) Penser coopération plutôt que compétition. Sci Vie 1147:139–148

Selosse MA (2000) La symbiose: structures et fonctions, rôle écologique et évolutif. Vuibert (ed),

Paris

Spencer H (1876) The principles of sociology. D. Appleton and Company (eds), New York

Taylor FJR (1974) Implications and extensions of the serial endosymbiosis theory of the origin of

eukaryotes. Taxon 23(2/3):229–258

Taylor FJR (1976) Autogenous theories for the origin of eukaryotes. Taxon 25:377–390

Taylor FJR (1979) Symbioticism revisited: a discussion of the evolutionary impact of intracellu-

lar symbioses. Proc R Soc London B 204:267–286

Taylor J, Whalley JI, Hobbs AS, Battrick EM (1995) Beatrix potter 1866–1943. The artist and

her world. Imago Publishing Limited, Hong Kong

Todes DP (1989) Darwin without Malthus. The struggle for existence in Russian evolutionary

thought. Oxford University Press, New York

Tower WL (1916) Review of the book symbiogenesis. The universal law of progressive evolu-

tion. Am J Sociol:695–696

Van Bénéden PJ (1875) Les comensaux et les parasites dans le règne animal. Bibl Sci Int, Paris

Villarreal L, Ryan F (2011) Viruses in host evolution: general principles and future extrapola-

tions. Curr Top Virol 9:79–90

Wallin IE (1923) The mitochondria problem. Am Nat 57(650):255–261

Wallin IE (1927) Symbionticism and the origin of species. Williams and Wilkins (eds), Baltimore

Wheeler WM (1911) The ant-colony as an organism. J Morphol 22(2):307–325

Wheeler WM (1928) The social insects, their origin and evolution. Harcourt, Brace & Company,

New York

Wilson EO (1975) Sociobiology. The new synthesis. Harvard University Press, Cambridge

Wilson DS, Sober E (1989) Reviving the superorganism. J Theor Biol 136:337–356

Zilber-Rosenberg I, Rosenberg E (2008) Role of microorganisms in the evolution of animals and

plants: the hologenome theory of evolution. FEMS Microbiol Rev 32:723–735