

BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL

Francisco Castillo Rodríguez

María Dolores Roldán Ruiz
Rafael Blasco Plá
María José Huertas Romera
Francisco J. Caballero Domínguez
Conrado Moreno-Vivián
Manuel Martínez Luque-Romero

Tébar

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL

Francisco Castillo Rodríguez (Coordinador)

María Dolores Roldán Ruiz
Rafael Blasco Plá
María José Huertas Romera
Francisco Javier Caballero Domínguez
Conrado Moreno-Vivián
Manuel Martínez Luque-Romero



Editorial Tébar

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Datos de catalogación bibliográfica:

Biotecnología Ambiental
Castillo Rodríguez, Francisco

EDITORIAL TÉBAR, S.L., Madrid, año 2005

ISBN digital: 978-84-7360-395-9
Materias: 577 Biología Molecular
579 Microbiología
504 Ciencias del Medio Ambiente

Formato: 165 × 240 mm Páginas: 616

Agradecemos la cesión de la fotografía de la portada de este libro a *ECOLOGISTAS EN ACCIÓN*

www.ecologistasenaccion.org

www.editorialtebar.com

Todos los derechos reservados.
Queda prohibida, salvo excepción prevista en la Ley, cualquier forma de reproducción, distribución, comunicación pública y transformación de esta obra sin contar con la autorización expresa de Editorial Tébar. La infracción de estos derechos puede ser constitutiva de delito contra la propiedad intelectual (arts. 270 y siguientes del Código Penal).

Biotecnología Ambiental
© 2005 Editorial Tébar, S.L.
C/ de las Aguas, 4
28005 Madrid (España)

ISBN digital: 978-84-7360-395-9

Diseño editorial: Rebeca Irazábal
Diseño de portada: Omega Estudio Gráfico

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

A Francisco Castillo Ramírez, Maestro Nacional, que me impulsó al estudio de la Biología y me enseñó el respeto a todos los seres y cosas de la Naturaleza.

Francisco Castillo Rodríguez

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

ÍNDICE

Prólogo 13

Capítulo 1. **Introducción a la Biotecnología Ambiental** 17

Glosario 18
1.1. Ecosfera 19
1.2. Paleocambios globales 20
1.3. Antroposfera 26
1.4. Biotecnología Ambiental 30
1.5. Los microorganismos en Biotecnología Ambiental 34
Bibliografía 37

Capítulo 2. **El origen de la vida en la tierra. Aparición y evolución del metabolismo** 39

Glosario 40
2.1. Introducción 41
2.2. Dónde apareció la vida 43
2.3. Cuándo apareció la vida 44
2.4. Cómo apareció la vida 46
2.5. Evolución del metabolismo 60
2.6. Porqué apareció la vida 63
Bibliografía 64

Capítulo 3. **Bioenergética microbiana** 65

Glosario 66
3.1. Conceptos bioenergéticos básicos 69
3.2. Las diversas formas de energía biológica 72
3.3. Fermentación 79
3.4. Conservación de la energía mediante generación de fuerzas motrices de iones 82
3.5. Respiración 88
3.6. Fotosíntesis 93
Bibliografía 100

Capítulo 4. **Ciclos biogeoquímicos I** 103

Glosario 104
4.1. Los compuestos carbonados y la biosfera 105
4.2. El ciclo del carbono en la naturaleza 106
4.3. Bioquímica del ciclo del carbono 107
Bibliografía 122

Capítulo 5. **Ciclos biogeoquímicos II** 123

Glosario 124

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

5.1. Oxidación de compuestos monocarbonados 125
5.2. Metanogénesis 128
5.3. Fijación del CO_2 140
5.4. El ciclo del carbono y el calentamiento global 146
Bibliografía 149

Capítulo 6. **Ciclos biogeoquímicos III** 151

Glosario 152
6.1. Introducción 155
6.2. Ciclos del nitrógeno, azufre, hierro y otros elementos 155
6.3. Lluvia ácida 243
6.4. Dinámica de la capa de ozono atmosférica 246
6.5. Biominería 249
Bibliografía 254

Capítulo 7. **Bases bioquímicas de la adaptación biológica** 257

Glosario 258
7.1. Introducción 259
7.2. Adaptación de las plantas al clima y al suelo 260
7.3. Interacciones entre plantas y animales 268
7.4. Interacciones entre plantas 283
7.5. Interacciones entre plantas y patógenos 284
7.6. Interacciones entre microorganismos 287
Bibliografía 291

Capítulo 8. **Tecnología enzimática** 293

Glosario 294
8.1. Introducción 297
8.2. Introducción a la cinética enzimática 298
8.3. Obtención y producción de enzimas 303
8.4. Inmovilización de enzimas 305
8.5. Aplicaciones de la tecnología enzimática 309
Bibliografía 319

Capítulo 9. **Técnicas básicas de biología molecular y manipulación del DNA** 321

Glosario 322
9.1. Introducción 325
9.2. La información genética y el genoma 327
9.3. Enzimas utilizadas en la manipulación del DNA 328
9.4. Fundamentos de la clonación del DNA 330
9.5. Técnicas de transferencia e hibridación de ácidos nucleicos 335
9.6. Técnicas de análisis transcripcional y de expresión de genes clonados 339
9.7. Amplificación del DNA y del RNA por PCR y RT-PCR 345
9.8. Mutagénesis dirigida o *in vitro* 347
9.9. Secuenciación del DNA y análisis de las secuencias 348
9.10. Genómica y proteómica 352
Bibliografía 357

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Capítulo 10. **Contaminación química y biológica** 359

Glosario 360
10.1. Introducción a la contaminación química y biológica 361
10.2. Residuos 361
10.3. Compuestos xenobióticos 363
10.4. Biodegradación 366
10.5. Biocorrosión y biodeterioro 370
10.6. Contaminación biológica 373
Bibliografía 378

Capítulo 11. **Bioquímica y biotecnología de microorganismos extremófilos** 379

Glosario 380
11.1. Interés de los extremófilos 381
11.2. Bases bioquímicas de las adaptaciones a medios extremos 381
11.3. Astrobiología 392
11.4. Biotecnología de extremófilos 393
Bibliografía 399

Capitulo 12. **Biodegradación de compuestos naturales I** 401

Glosario 402
12.1. Celulosa y ligninas 403
12.2. Biodegradación de cianuro, cianato y sus derivados, CO y metilaminas 408
12.3. Biotecnologías correctoras de la contaminación: biosensores y biorreactores ... 414
12.4. Plásticos biodegradables 419
Bibliografía 422

Capítulo 13. **Biodegradación de compuestos naturales II** 423

Glosario 424
13.1. Petróleo y derivados 425
13.2. Residuos procedentes de la producción de aceite de oliva 433
13.3. Tratamiento biológico de catástrofes naturales. Corrección *in situ* de vertidos de crudo 436
Bibliografía 446

Capítulo 14. **Biodegradación de compuestos naturales III** 447

Glosario 448
14.1. Introducción 449
14.2. Biodegradación aeróbica de compuestos aromáticos naturales. El plásmido TOL 452
14.3. Biotecnología del plásmido TOL 461
Bibliografía 466

Capítulo 15. **Biodegradación de compuestos xenobióticos I** 467

Glosario 468
15.1. Introducción 469
15.2. Biodegradación de dioxinas y dibenzofuranos 470

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

15.3. Biodegradación de los policlorobifenilos (PCB) 473
15.4. Las bacterias como ingenieros metabólicos: evolución natural de las rutas catabólicas 484
Bibliografía 485

Capítulo 16. **Biodegradación de compuestos xenobióticos II** 487

Glosario 488
16.1. Los compuestos nitroaromáticos 489
16.2. Transformaciones bioquímicas de los compuestos nitroaromáticos 490
16.3. Metabolismo del 2,4,6-trinitrotolueno (TNT) 497
16.4. Metabolismo de hidrocarburos nitroaromáticos policíclicos 500
16.5. Biotecnología de los compuestos nitroaromáticos 501
Bibliografía 505

Capítulo 17. **Biotransformación** 507

Glosario 508
17.1. Biodegradación en plantas y animales: biotransformación 509
17.2. Fase I: el sistema P450 510
17.3. Fase II: conjugasas 523
17.4. Biotransformación y carcinogénesis 524
17.5. Biotransformación en plantas. El concepto de hígado verde 525
17.6. Interferidores hormonales 527
Bibliografía 529

Capítulo 18. **Biotecnología agrícola** 531

Glosario 532
18.1. La biotecnología como estrategia preventiva 533
18.2. Control biológico de plagas y enfermedades de las plantas cultivadas 534
18.3. Fitorremediación de metales pesados, radionúclidos y contaminantes orgánicos 538
18.4. Abonos artificiales y fijación biológica del nitrógeno 546
18.5. Miseria y esplendor de las plantas transgénicas 553
Bibliografía 555

Capítulo 19. **Tratamiento de residuos** 557

Glosario 558
19.1. Emisión y transporte de contaminantes 559
19.2. Tratamiento de residuos urbanos (RU) 564
19.3. Tratamiento de aguas residuales 571
Bibliografía 575

Capítulo 20. **Legalidad y ética de la biotecnología ambiental** 577

Glosario 578
20.1. La comunidad internacional y el medio ambiente 579
20.2. La UE y la política ambiental 582
20.3. España y la política ambiental 586
20.4. Hacia un cambio de comportamiento 586
Bibliografía 591

Listado de palabras, términos y nombres por orden alfabético 595

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

PRÓLOGO

Este libro de Biotecnología Ambiental pretende ser un texto para alumnos y profesores de las materias "Biotecnología Ambiental", "Microbiología" y "Bioquímica Ambiental" y, en general, de las materias de las Ciencias Biológicas y Químicas relacionadas con el Medio Ambiente y que se imparten en las licenciaturas de Ciencias, Ciencias Ambientales, Biotecnología y Bioquímica en las universidades españolas. Sin embargo, la obra también trata de ser atractiva y útil para todos los profesionales dedicados al estudio o a la gestión medioambiental, ya sea desde un enfoque biológico, sanitario o puramente tecnológico. Por esta razón se incluyen contenidos tan heterogéneos como el origen de la vida en la Tierra, la gestión de residuos tóxicos o el tratamiento de episodios concretos de contaminación ambiental.

Un libro de texto para estudiantes y profesores universitarios no debe ser sólo un compendio de datos y técnicas utilizables en este caso para la gestión medioambiental. Por esta razón se incluyen hasta 9 capítulos en un bloque introductor que pretende iniciar al lector en los conocimientos básicos que debe poseer un biotecnólogo ambiental. El capítulo 1 podría parecer superfluo para un técnico, pero la concepción orteguiana de la universidad aún no ha fenecido por fortuna y es opinión de los autores apoyar la formación integral de los profesionales universitarios incluyendo aspectos de Historia de las Ciencias, de la que los científicos tienen mucho que aprender a la hora de establecer hipótesis y diseñar proyectos de investigación. El capítulo 2 abunda en la profundización de los aspectos básicos de las Ciencias Ambientales y por eso describe la evolución del escenario donde los seres vivos juegan de forma armónica su papel y al que la irrupción humana amenaza con desequilibrar de forma tal vez irreversible: Es necesario conocer el pasado para tratar de construir un futuro en el que se intente alcanzar un equilibrio dinámico razonable entre el hombre y la naturaleza.

Los Capítulos 3 al 7 pretenden sentar las bases teóricas para la comprensión del funcionamiento bioquímico de los seres vivos, de las interacciones entre los componentes químicos de la biosfera y de las bases moleculares de la adaptación biológica.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Dado que son las bacterias y las plantas los actores principales de los grandes ciclos biogeoquímicos, se hace un énfasis especial en el metabolismo bacteriano y vegetal, aunque no se olvidan las interacciones entre los microorganismos, las plantas y los animales, que, al ser intervenidos por el hombre, son la base de no pocos problemas medioambientales que padecemos en la actualidad.

Los capítulos 8 y 9 cierran el bloque introductor describiendo las técnicas más usuales en la manipulación de proteínas y genes, base de la moderna biotecnología y que naturalmente son una de las herramientas claves en la biotecnología ambiental.

El segundo bloque del programa incluye ya aspectos concretos de los desequilibrios ambientales y su posible tratamiento biológico. Dado que uno de los más importantes desequilibrios afecta a la dispersión de sustancias químicas antropogénicas (compuestos xenobióticos), parece razonable asignar el grueso del texto a la descripción de tales desequilibrios, de su repercusión en microorganismos, plantas y animales y de las tecnologías aplicables para su corrección.

El capítulo 10 introduce el problema de la contaminación química y sus repercusiones sobre la Biosfera, que responde desencadenando procesos biodegradadores de los agentes químicos contaminantes. El capítulo 11 describe cómo un grupo muy heterogéneo de microorganismos está adaptado a las condiciones adversas de medios muy extremos, por lo que su estudio parece interesante para seguir profundizando en las bases bioquímicas de la adaptación y para diseñar biotecnologías que utilicen herramientas moleculares extraídas o copiadas de los extremófilos.

La biodegradación es un mecanismo de respuesta de los seres vivos ante la presencia de sustancias químicas potencialmente tóxicas o tóxicas *per se*, ya sean naturales o artificiales. Los capítulos 12 al 17 tratan del metabolismo biodegradador de compuestos naturales e industriales y de las biotecnologías correctoras que se derivan del conocimiento a nivel molecular (enzimático y genético) de las rutas catabólicas implicadas. Por su importancia económica y sus repercusiones sanitarias se hace mención especial a la contaminación por tóxicos naturales pero cuya producción está altamente incrementada por actividades industriales y por hidrocarburos derivados del petróleo, causantes de numerosas catástrofes ecológicas suficientemente conocidas.

Una parte muy importante del texto se dedica a la biodegradación de compuestos xenobióticos, sobre todo por parte de las bacterias, y concretamente a los derivados aromáticos clorados y nitrados, los más abundantes y persistentes en el medio ambiente. Los capítulos correspondientes incluyen también el diseño de biotecnologías correctoras y tratamientos preventivos.

La parte correspondiente a la biodegradación concluye con el capítulo 17, que trata de las repercusiones tóxicas de los compuestos xenobióticos en las plantas y los animales, así como al papel que juegan los citocromos P450 en la biotransformación y eliminación de toda clase de compuestos químicos, tanto de origen biológico como industrial.

Como colofón, se incluyen tres capítulos que tratan de estrategias preventivas de la contaminación ambiental, tratamiento de residuos y aspectos bioéticos y legales. El

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

capítulo 18 versa sobre biotecnología agrícola aplicada al control de plagas, limpieza de suelos afectados por contaminantes metálicos o radioactivos y alternativas al uso de abonos artificiales, las tres fuentes más importantes de contaminación del medio natural. No podía faltar una mención al tratamiento de aguas y residuos, que se recoge en el capítulo 19, y, por último, el capítulo 20 recapitula sobre la legislación ambiental vigente y sus perspectivas futuras y una reflexión sobre la utilización de organismos modificados genéticamente como instrumentos clave de la biotecnología ambiental.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

CAPÍTULO 1
INTRODUCCIÓN A LA BIOTECNOLOGÍA AMBIENTAL

Glosario
1.1. Ecosfera
1.2. Paleocambios globales
    1.2.1. Ciclos de Milankovitch
    1.2.2. Fraccionamiento isotópico
    1.2.3. Historia del clima
        Historia del oxígeno atmosférico
        Transición Precámbrico-Cámbrico
        Transición Paleoceno-Eoceno
1.3. Antroposfera
    1.3.1. Situación ambiental actual de la Tierra
    1.3.2. Desarrollo sostenible
1.4. Biotecnología Ambiental
1.5. Los microorganismos en Biotecnología Ambiental
Bibliografía

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Glosario

Antroposfera. Ecosistema formado por la humanidad y el medio ambiente.
Biodiversidad. Diversidad biológica a todos los niveles. Cuando se habla de diversidad (biológica) se refiere al nivel de especies.
Biomasa. Materia de origen biológico.
Biosfera. Biocenosis a escala planetaria.
Biotopo. Componente abiótico del ecosistema.
Biotecnología. Uso de organismos para obtener bienes y servicios.
Biotecnología ambiental. Aplicación de la biotecnología a la resolución o remediación de los problemas ambientales.
Capacidad de contaminación. Relación entre la energía consumida y la superficie terrestre ocupada.
Ciclos biogeoquímicos. Transformaciones de la materia entre los subsistemas terrestres debidas a los procesos biológicos y geológicos.
Ciclos de Milankovitch. Condiciones climáticas periódicas debidas a causas astronómicas.
Cinta transportadora oceánica. Modelo global de la circulación oceánica.
Circulación de materia. Transporte cíclico de la materia en virtud de la naturaleza cerrada (impermeable a la materia) del planeta.
Comunidad. Componente biótico del ecosistema.
Conservación. Gestión de la sucesión-regresión de los ecosistemas.
Contaminación (polución). Desequilibrio en la circulación de materia.
Economía ecológica. Política que prima la sensibilidad ambiental y grava su desconsideración.
Ecosfera. Ecosistema a escala planetaria.
Ecosistema. Nivel de organización biológica que integra biotopo y comunidad.
Educación ambiental. Política que antepone la educación como procedimiento para remediar los problemas ambientales.
ENSO. Modelo global de circulación atmosférica.
Explotación. Externalización de la productividad de un ecosistema.
Flujo de energía. Transporte unidireccional de la energía en virtud de la naturaleza abierta (permeable a la energía) del planeta. Equivalente a productividad bruta.
Hipótesis Gaia. Teoría que defiende que la evolución biológica es una coevolución entre biotopo y comunidad. Vida y sustrato se condicionan mutuamente.
Impacto ambiental. Perturbación brusca y asimétrica provocada por la antroposfera en los ecosistemas.
Medio ambiente. Biotopo donde vive la humanidad. Además de los factores físico-químicos incluye los culturales.
Nivel trófico. Componente de la red alimenticia.
Paleocambio. Cambio ambiental antiguo registrado en los testigos de sondeo.
Primavera silenciosa (R. L. Carson, 1962). Libro de amplia repercusión donde se denuncian las repercusiones ambientales del desarollo desbocado.
Productividad. Biomasa producida en un ecosistema por unidad de tiempo.
Relación isotópica. Medida de la distribución de los isótopos en una muestra.
Regresión. Involución del ecosistema.
Renovación. Materia que permanece en un depósito por unidad de tiempo. Es equivalente a la productividad neta.
Retroalimentación (***feed-back***). Repercusión de la salida en la entrada en los sistemas de control.
Sucesión. Evolución del ecosistema.
Testigo de sondeo. Muestra extraída de un depósito geológico.
Tiempo de renovación. Inverso de la renovación.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

1.1. Ecosfera

Un ecosistema es una unidad básica de la Naturaleza definida por A. G. Tansley (1935) como "un conjunto formado por poblaciones de organismos y el complejo de factores físicos que constituyen su ambiente". La matriz o sustrato abiótico donde viven y se desarrollan los organismos se llama biotopo y el colectivo de especies se denomina comunidad. Factores ambientales o ecológicos son todos los elementos del ecosistema susceptibles de actuar sobre alguna fase del desarrollo de los organismos. Pueden ser directos e indirectos, abióticos y bióticos y se caracterizan por su predicibilidad, intensidad y variabilidad. Entre organismos y factores ecológicos se establecen interacciones energéticas no lineales (acciones, reacciones y coacciones) mediante sutiles y múltiples circuitos de retroalimentación (negativa y positiva) que complican extraordinariamente su dinámica. En los ecosistemas se acoplan un flujo de energía con una circulación de materia. La energía luminosa convierte los minerales oxidados en biomoléculas reducidas (biomasa), que se mueven por los diferentes niveles tróficos hasta reciclarse a minerales. El calor generado abandona el sistema para siempre (Fig. 1.1.A).

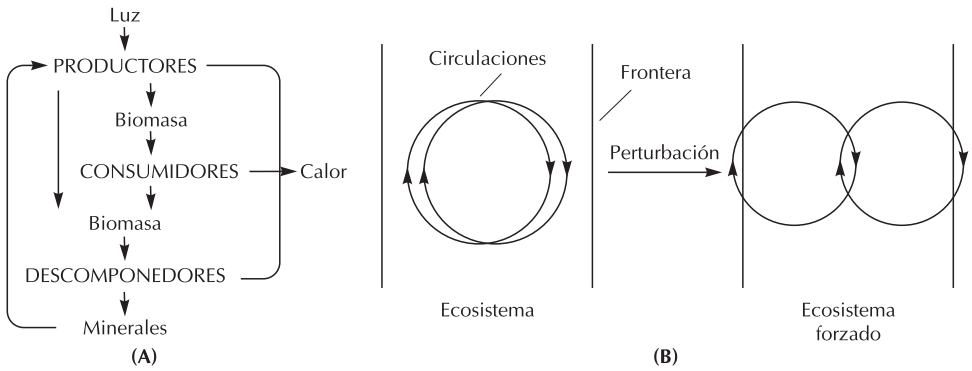


Figura 1.1. Modelo de red trófica (A). Respuesta del ecosistema al forzamiento (B).

Los ecosistemas son las estructuras biológicas de mayor nivel de integración y aunque su tamaño y complejidad varían mucho, presentan propiedades extensivas e intensivas genuinas tales como biomasa, productividad, tiempo de renovación, diversidad y estabilidad (conservación, sucesión, regresión, extinción). Si un ecosistema se fuerza (Fig. 1.1.B), desarrolla un tensión (R. Margalef, 1992) que se traduce en:

a) una disminución del tiempo de renovación (aceleración de la circulación) y/o

b) una deposición o inmovilización de materia en la frontera.

Ambos efectos son tanto más acentuados cuanto mayores sean los gradientes de densidad ρ y velocidad de transporte $\mathbf{v}$ (en cumplimiento de la ecuación de continuidad):

$$\nabla (\rho \mathbf{v}) = -\frac{\partial \rho}{\partial t} \qquad (1.1)$$

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Los dos tipos de forzamientos más comunes son la explotación y la contaminación y ambos conducen a una regresión (retroceso de la sucesión). El conjunto de ecosistemas de la Tierra constituye la Ecosfera. La biocenosis a escala planetaria se llama Biosfera (B), vocablo introducido por E. Suess (1875) y desarrollado por V. Vernadsky (1919). Puede considerarse una delgada cáscara que ocupa la interfase de la atmósfera (A), hidrosfera (H) y geosfera (G), cuyo conjunto constituye el biotopo planetario. La Ecosfera es un sistema prácticamente cerrado (Fig. 1.2.A) y la circulación está organizada en torno al eje definido por la gravedad y la luz (Fig. 1.2.B).

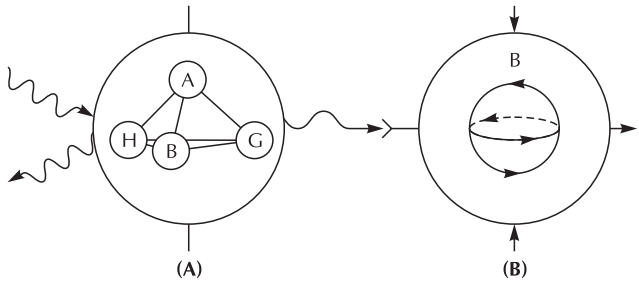


Figura 1.2. Organización fundamental de la Tierra (A) y Ecosfera (B).

Al distribuirse la irradiancia solar ($0{,}4 \times 10^{27}$ W) sobre una esfera de radio igual a la órbita terrestre, esto es, sobre una superficie de $0{,}28 \times 10^{24}$ m^2, se obtiene la "constante solar": $1{,}43 \times 10^3$ J s^{-1}m^{-2} (= $5{,}48 \times 10^{24}$ J año^{-1} = $1{,}78 \times 10^{17}$ W), repartiéndose desigualmente entre el ecuador (300 W m^{-2}año^{-1}) y los polos (80 W m^{-2}año^{-1}). Más del 99% de este flujo se transfiere entre la atmósfera y la superficie (calor sensible, calentamiento/enfriamiento conductivo del sustrato y calor latente de evaporación) y genera el gradiente de temperatura polo/ecuador que determina el transporte meridional de calor responsable del clima a gran escala y de los fenómenos geológicos externos. Menos del 1% es convertido en energía metabólica que impulsa los fenómenos biológicos. Equivale a unos 10^{37} bit s^{-1} y se cree que no ha variado significativamente durante los últimos 10^9 años. Si t es el tiempo que permanece la energía ε en la Biosfera, el flujo energético es:

$$J_E = \frac{\varepsilon}{t} \qquad (1.2)$$

y concuerda con el valor de la productividad bruta. H. Morowitz (1968) ha calculado que la reconstrucción de la biomasa de *E. coli* a partir de una mezcla atómicamente equivalente es 0,27 eV átomo^{-1} y es del mismo orden del valor del flujo de energía que mantiene la Biosfera.

1.2. Paleocambios globales

La historia de la Biosfera está jalonada de cambios climáticos seculares, propiciados por acontecimientos periódicos y erráticos de índole astronómica, geológica y

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

biológica. D. Jablonski (1993) ha indicado que uno de los patrones más característicos de la Biosfera es la alternancia de regímenes de fondo y de catástrofes con los altibajos bióticos correspondientes. Tales cambios han quedado registrados en los depósitos estratigráficos.

1.2.1. Ciclos de Milankovitch

El análisis de los testigos de hielo de Groenlandia y la Antártida y de las varvas del lago Baykal ha confirmado la existencia de ciclos climáticos debidos a que la radiación recibida por la Tierra depende de la longitud orbital y de la inclinación y precesión del eje de rotación.

La posición de la Tierra respecto al Sol sería la misma (y también la insolación) si éste ocupara el centro geomético de la órbira terrestre y la inclinación del eje de rotación fuera constante. L. Agassiz (1847) fue el primer geólogo que descubrió la existencia de glaciaciones y J. Croll 1875) sugirió que estaban causadas por cambios en la irradiancia solar debidas a ciclos astronómicos:

a) Ciclo orbital (100.000 años). La órbita terrestre pasa de ser casi circular a elíptica de pequeña excentricidad, variando la distancia Tierra-Sol unos 18,27 millones de kilómetros.
b) Ciclo de inclinación (41.000 años). El ángulo que forma el eje de rotación terrestre con el plano de la eclíptica varía de 21º 30′ a 24º 30′.
c) Ciclo de precesión (22.000 años). El eje de rotación terrestre describe una circunferencia que hace que apunte a distintas estrellas durante el transcurso del tiempo (actualmente lo hace a *Polaris*).

M. Milankovitch (1930) perfeccionó la teoría astronómica y sugirió que la variación de la irradiancia a 60º N es la causa impulsora del avance y retroceso de los mantos de hielo europeos y norteamericanos defendida por Agassiz. Las mediciones de las relaciones isotópicas realizadas con ^{1}H, ^{2}H, ^{12}C, ^{13}C, ^{14}C, ^{16}O y ^{18}O en testigos de sondeo de muchas localidades y épocas han puesto de manifiesto que la temperatura y las concentraciones de CO_2 y O_2 han variado ampliamente a lo largo de los periodos geológicos. Así, aprovechando la circunstancia de que la composición isotópica (ver más adelante) de los caparazones de los foraminíferos depende de la temperatura del agua en que viven, J. Imbrie *et al.* (1976) han obtenido un termómetro geológico del último medio Ma que está de acuerdo con los ciclos de Milankovitch (Fig. 1.3.A).

Se desconoce la forma en que las sutiles variaciones de irradiancia se amplifican para producir los cambios espectaculares de clima y tampoco se sabe la causa de que las edades glaciares ocurran simultáneamente en ambos hemisferios pese a que dichas variaciones tengan efectos opuestos en el norte y en el sur. W. Broecker (1987) ha indicado que la cinta transportadora oceánica amplifica las débiles variaciones de temperatura y precipitación que se dan cerca de Groenlandia. Según D. P. Schrach (2000), una de las razones de centrarse en el Atlántico Norte es que la mayoría de los registros mejor datados proceden de esta parte y que el problema no se resolverá has-

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

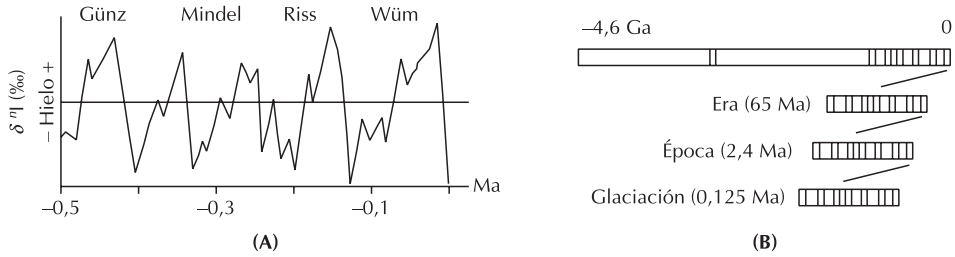


Figura 1.3. Registro de las paleotemperaturas en los últimos 0,5 Ma por medición de $\delta^{18}O$ (A). Eras, épocas y edades glaciales o glaciaciones (B).

ta que se haga lo propio con los registros del Pacífico tropical y se resuelvan los pautas climáticas de la Antártida.

En la historia terrestre hay documentadas siete eras glaciares (Fig. 1.3.B). Son periodos de 50-65 Ma en los que la temperatura media anual terrestre ha tenido un valor generalizado inferior a lo normal. La última era duró unos 65 Ma y tuvo seis épocas glaciares de varios Ma. La más cercana se llama Época Glaciar Pleistocena, duró 2,4 Ma y estuvo formada por varias edades glaciales o glaciaciones, de unos 100.000 años de duración, separadas por interglaciares de unos 10.000 años. Desde el punto de vista de las formaciones geológicas continentales se han descrito las glaciaciones alpinas Günz, Mindel, Riss y Würm, que jalonan la evolución humana (de *H. habilis* a *H. sapiens sapiens*). En el interglaciar Holoceno hubo tres periodos de frío, el último de los cuales se llama Pequeña Edad de Hielo (ss. XV-XIX), al que siguió un periodo más cálido que concluyó en 1960. Actualmente debiera haber un periodo de enfriamiento, pero el efecto invernadero antropógeno está actuando en contra.

1.2.2. Fraccionamiento isotópico

Los elementos químicos consisten en una mezcla de isótopos radiactivos y/o estables de distintas masas atómicas que pueden identificarse por radiometría y espectrometría de masas.

a) Los fenómenos biológicos seleccionan los isótopos de menor masa (fraccionamiento cinético) y provocan un desequilibrio característico en la distribución ($\delta\ ^{n}$I) de la mezcla que puede cuantificarse por la expresión:

$$\delta\ ^{n}\mathrm{I}\,(‰) = \frac{\left[\left(\frac{^{n}\mathrm{I}}{^{n-1}\mathrm{I}}\right)_{x} - \left(\frac{^{n}\mathrm{I}}{^{n-1}\mathrm{I}}\right)_{s}\right]}{\left(\frac{^{n}\mathrm{I}}{^{n-1}\mathrm{I}}\right)_{s}} \qquad (1.3)$$

donde n es la masa atómica del isótopo y x y s se refieren a la relación del mismo en el problema y el patrón.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

b) Los fenómenos geológicos también producen diferentes fraccionamientos isotópicos. Unos dependen de la masa (las moléculas $H_2{}^{18}O$ se congelan más fácilmente que las $H_2{}^{16}O$ y el oxígeno respirable queda enriquecido en $^{16}O_2$, con lo que los caparazones de los foraminíferos que hayan vivido en periodos fríos tendrán mayor proporción de este isótopo) y otros no (pero se conoce que están promovidos por la luz UV). El punto interesante es que dejan en las rocas una firma diferente a la de los procesos biológicos.

1.2.3. Historia del clima

Para R. T. Pierrehumbert (2002), el clima es un *pas de deux* entre el dióxido de carbono y el agua. El estado de la atmósfera es función de la radiación solar (ciclos de Milankovich) y de los procesos de la Geosfera (ciclo carbonato/silicato) y la Biosfera (ciclo fotosíntesis/respiración). Los primeros son de naturaleza astronómica y, hasta ahora, intocables por el ser humano, pero la potente tecnología actual ha empezado a introducir palos entre los sutiles engranajes de los ciclos biogeoquímicos globales (Fig. 1.4). El análisis de las burbujas de aire atrapadas en el testigo de Vostok (una columna de hielo antártico de 2.200 m que abarca un periodo de tiempo de más de 160 Ma) ha revelado el estrecho paralelismo que hay entre la temperatura y la concentración de CO_2 de la atmósfera. Una diferencia de 10 °C en la temperatura media mundial y un cambio en el CO_2 de 100 ppm condicionan la existencia de periodos glaciares e interglaciares con el consiguiente retroceso (extinciones) y desarrollo (bioexplosiones) de especies.

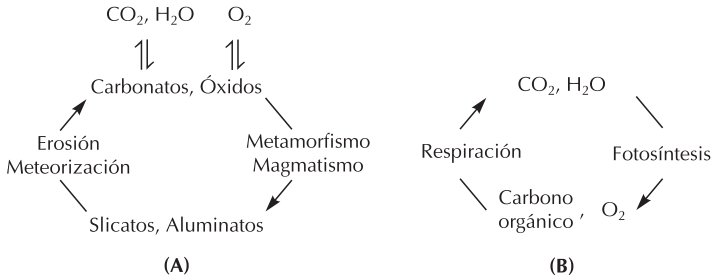


Figura 1.4. Ciclos carbonato/silicato (A) y fotosíntesis/respiración (B).

La hipótesis Gaia (J. Loveloeck, 1979) propone que vida y ambiente están tan estrechamente acoplados que la evolución concierne a ambos. Los parámetros geofisiológicos, como temperatura, estado rédox, pH, etc., se mantienen constantes a corto plazo gracias a *feed-backs* establecidos entre ambiente y biota y cambian en sincronía con las necesidades de ésta (Fig. 1.5).

Historia del oxígeno atmosférico

Los indicios paleobiológicos indican que hace unos 3,5 Ga las cianobacterias ya se habían establecido en la Tierra pero hay muchas pruebas geoquímicas en favor de

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

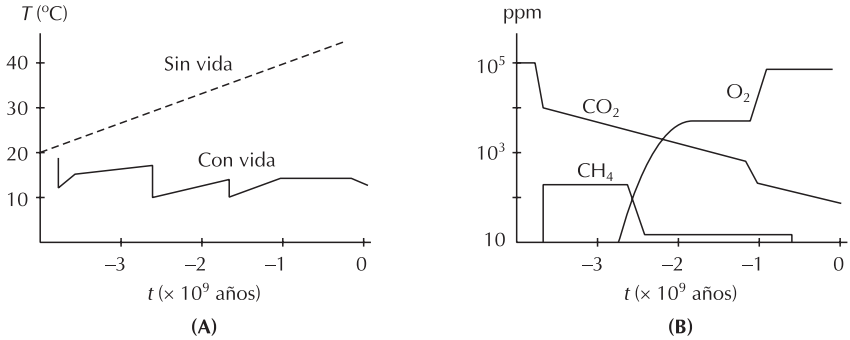


Figura 1.5. Probables temperaturas (A) y concentraciones gaseosas (B) terrestres (J. Loveloeck, 1988).

la idea de que hasta hace unos 2,5 Ga el oxígeno era un elemento muy escaso en la atmósfera (Cuadro 1.1).

Cuadro 1.1. Indicios de la escasez de O_2 en la atmósfera entre –3,5 y –2,5 Ga.

1) Las formaciones de hierro bandeadas (BIF) y los sedimentos ricos en pirita y uraninita son anteriores a 2,3 y 2,75 Ga, respectivamente.
2) Los paleosuelos ricos en hidróxido de hierro son posteriores a 2,3 Ga.
3) Las rocas formadas hace unos 2,2 Ga muestran un pico de ^{12}C que indica que el carbono orgánico enterrado empezó a aumentar por esa fecha (H. Holland y J. Karhu, 1996).
4) El fraccionamiento isotópico independiente de la masa cesó hace unos 2,45 Ga (J. Farquhar *et al.*, 2000).
5) Los gases emitidos por los volcanes empezaron a perder mucha de su capacidad reductora hace unos 2,7 Ga (L. Kump *et al.*, 2001).

¿Qué factores eliminaron de la atmósfera durante 1 Ga el oxígeno que se estaba produciendo por fotosíntesis? Se cree que éste pudo desaparecer al reaccionar con el carbono orgánico de los sedimentos o con los gases y minerales ferrosos volcánicos reductores. Los dos mecanismos implican a la Tectónica de Placas. J. Copley (2001) ha indicado que el aumento del oxígeno no es más que el primer paso de la danza que bailan la geología, el clima y la vida.

Transición Precámbrico/Cámbrico

El declive de los eucariotas unicelulares parece estar relacionado con los dilatados periodos glaciales (medidos en Ma) que hubo a finales del Precámbrico, debidos a un "efecto invernadero inverso" provocado por el enterramiento marino de biomasa y el consiguiente enriquecimiento en oxígeno de la atmósfera. La fauna vendiense es de edad inferior a –700 Ma y el único indicio fósil de la vida multicelular más antigua. El origen de ésta está ligado al aumento de la concentración del oxígeno disuelto en agua y a las presiones selectivas ejercidas por la creciente depredación.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

P. F. Hoffman *et al.* (1998) han indicado que, durante el periodo Criogénico del Precámbrico muy tardío (de –850 a –590 Ma), la Tierra experimentó dos glaciaciones que la convirtieron en una "bola de nieve". Los casquetes polares avanzaron hacia el ecuador impidiendo la fotosíntesis oceánica y las condiciones anóxicas aniquilaron la mayoría de la vida eucariota. La recuperación de la pCO_2 por emisiones volcánicas, y el consiguiente efecto invernadero, estimularían los procesos biológicos que llevaron a la Explosión Cámbrica. W. T. Hyde *et al.* (2000) creen que es más probable una versión menos cruda en la que coexistiesen condiciones de bola de nieve, que acabarían extinguiendo muchos linajes, con "calvas" circumecuatoriales fundidas que actuarían de refugios para las biota pelágica y bentónica.

Transición Paleoceno/Eoceno (P/E)

Los análisis isotópicos del oxígeno ($^{18}O/^{16}O$) de caparazones de los foraminíferos de testigos de la Antártida (J. P. Kennett y L. D. Stott (1991)) han puesto de manifiesto el máximo térmico producido en la frontera *P/E* (Fig. 1.6.A) y coincidente con la bajada de la proporción $^{13}C/^{12}C$ del carbono disuelto en el océano (Fig. 1.6.B). G. R. Dickens *et al.* (1995) explicaron el suceso suponiendo que a temperaturas normales, el metano biogénico del océano (enriquecido, por tanto, en ^{12}C) forma hidratos cristalinos que se liberan como metano y al salir a la atmósfera tanto él como su oxidación a CO_2 producen un efecto invernadero. A. C. Kurtz *et al.* (2003) explican el máximo térmico *P/E* suponiendo la existencia de incendios globales y milenarios de las turberas. Fundan su conclusión en el desacoplamiento de las curvas isotópicas del carbono y del azufre. Las bacterias reductoras del sulfato habrían producido también una pirita empobrecida en ^{34}S, y eso no se observa en los registros. Este desacoplamiento biogeoquímico implica, dicen los autores, que el carbono estaría enterrado fundamentalmente en los continentes.

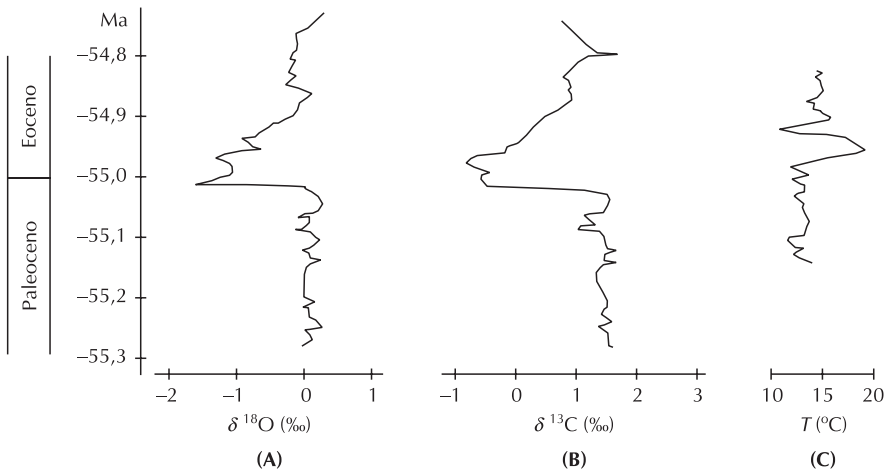


Figura 1.6. Análisis isotópicos de los caparazones de *Subbotina* ssp (A, B) y temperatura (C) en *P/E*.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Según S. Bains *et al.* (2000) el aumento de temperatura producido tras la liberación de metano propició un incremento de la fotosíntesis oceánica como reflejan los análisis de barita biogénica de muestras recogidas en el Programa de Dragado del Océano. (Generalmente se acepta que este mineral es un marcador apropiado de la productividad.) El consiguiente *feed-back* devolvió la concentración y temperatura atmosféricas a los niveles anteriores. Según los autores, la intensa escorrentía de un mundo invernadero enriquecería de nutrientes el océano y generaría el estallido de crecimiento.

1.3. Antroposfera

Una de las características sobresalientes de la Biosfera actual es la especial posición que ocupa la especie humana a pesar de que sólo representa la 0,00004 parte de la biomasa. La producción primaria de la Biosfera ha variado poco en los últimos milenios pero la biomasa de plantas y animales ha disminuido mucho y, en parte ha sido sustituida por la biomasa humana y sus artefactos. Aunque es más científico considerar al ser humano como una especie, resulta más práctico analizarlo como subsistema diferenciado (Antroposfera), formado por la Humanidad y el Medio Ambiente. En ésta cobra importancia el concepto de metabolismo exosomático (MEX, Fig. 1.7) como complementario del metabolismo en sentido estricto (endosomático, MEN).

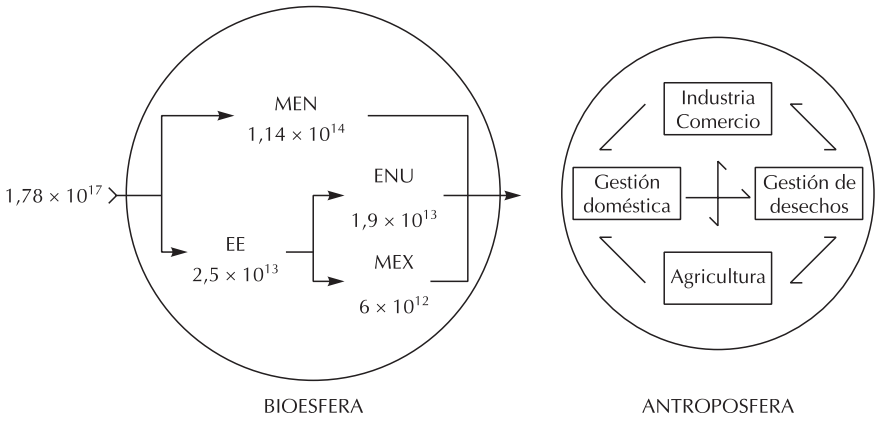


Figura 1.7. Biosfera y Antroposfera. Valores en watt. ENU = Energía no utilizable.

El metabolismo de un ser humano es de unos 150 W y morirse de hambre o de un atracón sólo representa una variación de –1 a +2 veces este valor. Por el contrario, el metabolismo exosomático varía desde 0 W (pobres de solemnidad) a 10 kW (millonarios despilfarradores y epicúreos). La energía externa (*EE*) es, por consiguiente, el parámetro más revelador de la Antroposfera, está relacionada con el transporte horizontal (R. Margalef, 1983), y constituye el agente fundamental de las perturbaciones antrópicas.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

El desarrollo de la Antroposfera ha sido vertiginoso cuando se compara con el ritmo al que suelen operar los procesos naturales. Se pueden considerar tres grandes etapas (Cuadro 1.2). Los seres humanos han explotado, modificado y contaminado los ecosistemas desde muy antiguo. Pero después de la Revolución Industrial esta perturbación de carácter discontinuo, brusco y asimétrico ha alcanzado la categoría de impacto ambiental y ha sido constatada explícitamente en el libro de G. P. Marsh (1864) *Man and Nature; or Physical Geography as modified by Human Action*. A. Stoppani acuñó la expresión *Era Antropozoica*: "Una nueva fuerza telúrica que en poder y universalidad es comparable a las más grandes de la Tierra" (1873).

Cuadro 1.2. Etapas del desarrollo de la Antroposfera.

ETAPA	AMBIENTE	ENERGÍA	TÉCNICA
Cazador/recolector	Silvestre	Renovable	Adaptación natural
Pastor/agricultor	Rural	Renovable	Tala/quema, Domesticación
Industrial	Urbano	No renovable	Maquinaria

1.3.1. Situación ambiental actual de la Tierra

P. J. Crutzen (2002) ha resumido la "Geología de la Humanidad"en los siguientes puntos:

1) En los últimos tres siglos la población humana ha crecido unas diez veces (Fig.1.8). Durante la mayoría de la Historia, los seres humanos han sobrevivido ¡e incluso florecido! con una esperanza de vida media en el nacimiento de 20 a 40 años. Este parámetro demográfico ha pasado de ser de 48 años en 1900 a 76 años en 2000. Esta ganancia de vida en un siglo equivale a la conseguida en los diecinueve siglos anteriores. Como indica la figura 1.8, la duplicación de la población humana (estimada en 250 Mhab en el año 0) se ha logrado en 1650, 200, 100 y 35 años. Actualmente hay "viviendo" en el planeta 6 Ghab. Se estima que la capacidad de carga del planeta no puede ser muy superior a 10 Ghab, cifra que se "logrará" antes del año 2050. ¿Qué ocurrirá entonces?

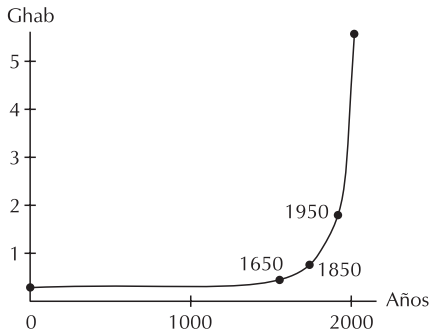


Figura 1.8. Demografía humana en los dos últimos milenios.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

2) Los datos siguientes se refieren al 25% de la población.
   i) Uso de más de la mitad de toda el agua dulce accesible.
   ii) Empleo del 30-50% de la superficie emergida.
   iii) Explotación pesquera de más del 30% de la producción primaria.
   iv) Las emisiones antropógenas de SO_2 y NO superan a las naturales.
   v) Los abonos nitrogenados sobrepasan la fijación de nitrógeno natural.
   vi) La quema de combustibles ha producido un aumento del 30% del CO_2 y el 100% del CH_4 (alcanzando los niveles más altos de los últimos 0,4 Ma).
3) El consumo de energía ha crecido en el último siglo dieciséis veces y la temperatura media global ha aumentado unos 0,6 °C (en los mares tropicales 1-2 °C). Desde 1976 ha habido más fenómenos "Niño" y la velocidad de aumento ha sido la más rápida del último milenio (Panel Internacional sobre el Cambio Climático, 2001; Fig. 1.9.A). Según las previsiones del IPCC, la temperatura global de la Tierra será similar a la que existía en la época de la extinción de los dinosaurios dentro de uno a tres siglos (Fig. 1.9.B).

La estación de Mauna Loa (Islas Hawai) ha registrado desde los años 1950s un continuo aumento del CO_2 atmosférico. Los dientes de sierra de la gráfica (Fig. 1.9.C) se deben a los cambios estacionales verano-invierno propiciados por la actividad fotosintética (se han denominado "respiración de Gaia").

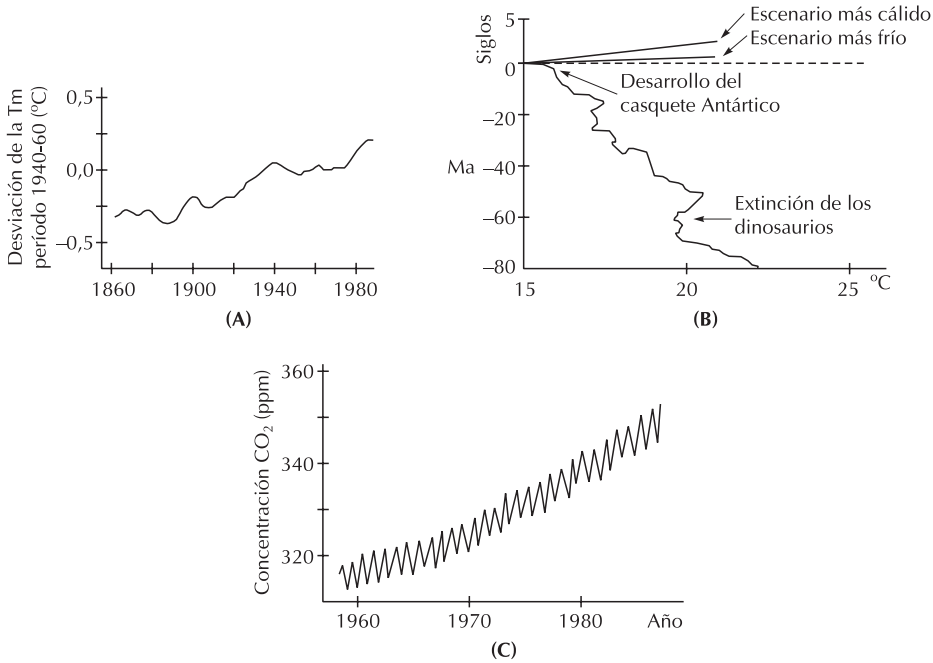


Figura 1.9. Aumento de la temperatura global a través de los últimos siglos (A) y millones de años (B). Aumento de la concentración de CO_2 atmosférico (C).

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Los datos de satélite revelan que a partir de los años 1960s, la cubierta de nieve y los mantos de hielo han disminuido un 10%. En las latitudes medias y altas del Hemisferio Norte, las precipitaciones (distribuidas fundamentalmente en otoño e invierno) han aumentado 0,5-1,0% por década, mientras que en las regiones subtropicales han disminuido un 0,3%. El verano de 2003 ha sido el más caluroso desde hace quinientos años.

Por consiguiente, en los últimos tiempos la variable antrópica ha cobrado relevancia en la ecuación del clima ya que generalmente se acepta que gran parte de los cambios de temperatura y de concentración del dióxido de carbono atmosféricos son consecuencia directa de la actividad humana. Aunque los expertos reconocen que la Tierra ha experimentado cambios climáticos a lo largo de su historia, en general también aceptan que el cambio climático actual es bastante rápido y está provocado en parte por acción humana. Es tema de discusión si los *feed-backs* podrán mantener la homeostasia geofisiológica.

Lo que sí parece estar claro es que fenómenos como el efecto invernadero antrópico, la reducción de la capa de ozono, la acumulación de residuos peligrosos, la lluvia ácida, la niebla tóxica y la sobreexplotación de recursos, están modificando la Tierra y mermando la biodiversidad, que es la propiedad más genuina de la Biosfera. Los modelos que estiman la velocidad de extinción se basan fundamentalmente en la relación número de especies/área y en la velocidad de destrucción del hábitat debida a deforestación. La inversión de la regla "duplicación/decuplicación" indica que si se reduce diez veces el área de una comunidad, se extingue la mitad de las especies. Tomando para las selvas tropicales una deforestación del 0,8% anual (en la actualidad se cree que sería del 2% anual), el modelo de McArthur y Wilson (1967) predice velocidades de extinción comprendidas entre el 0,1 y el 0,3% anual. ¡Es probable que en las tres últimas décadas se haya perdido la tercera parte de la biodiversidad! Suponiendo que en la Biosfera hay viviendo $1{,}4 \times 10^7$ especies y que las de los trópicos representan las dos terceras partes del total, se estima que la diversidad tropical está disminuyendo al ritmo de $1{,}4 \times 10^4$-$4{,}0 \times 10^4$ especies por año (2-5 por hora). J. B. Hughes *et al.* (1997) han estimado la pérdida de biodiversidad suponiendo que una especie tiene unas 220 poblaciones y que la extinción de éstas es una función lineal de la pérdida de hábitat. Sus cálculos arrojan la pérdida de $1{,}6 \times 10^7$ poblaciones por año (1.800 por hora). Esta cifra es tres órdenes de magnitud superior a la pérdida de especies. R. Leakey y R. Lewin (1997) hablan de "Sexta Extinción", pero en esta ocasión la catástrofe es de origen antrópico.

1.3.2. Desarrollo sostenible

El libro de R. L. Carson *Silent Spring* (traducido al castellano en 2001) marca el comienzo de los movimientos ambientalistas para frenar el desarrollo desbocado de la Antroposfera. A partir de los años setenta del siglo XX hay una conciencia generalizada sobre el deterioro ambiental y se presentan informes sobre el estado del planeta y las posibles soluciones de sus problemas (Ver 19.1). Desarrollo sostenible es el progreso social y económico que resuelve las necesidades del presente sin comprometer

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

la capacidad de las generaciones futuras de satisfacer las suyas. Actualmente no se discute la idea de que si el ser humano quiere optimizar el binomio calidad de vida-impacto ambiental debe cambiar de comportamiento. Este enfoque tiene una vertiente triple que implica al público en general y a los expertos y gobiernos en particular.

i) Economía ecológica que prime la sensibilidad ambiental (ahorro de recursos, reciclaje, producción "ecológica", etc.) y grave la desconsideración ambiental (consumo, perturbaciones).

ii) Educación ambiental.

iii) Conservación: Gestión del "juego" sucesión-regresión.

1.4. Biotecnología Ambiental

El término Biotecnología se define como la "utilización de organismos para la obtención de bienes y servicios". Aunque el ser humano ha usado procesos biotecnológicos (fabricación de bebidas y pan, por ejemplo) desde varios milenios antes de Cristo y desde muy antiguo ha seleccionado las razas silvestres de plantas y animales para obtener variedades mejoradas con fines agropecuarios, la revolución biotecnológica se caracteriza por una manipulación genética de organismos usando técnicas microbiológicas, bioquímicas y del DNA recombinado y, por consiguiente, deriva de la explosión de los conocimientos biológicos adquiridos en el siglo XX (Tabla 1.1). La Biotecnología repercute en todos los campos de la Antroposfera: Producción de energía, alimentación, farmacia, medicina, química industrial, minería, urbanismo, gestión ambiental y bioconservación.

Tabla 1.1. Hitos históricos de la Biotecnología.

ACONTECIMIENTO	AUTOR	AÑO
Domesticación / Cultivo	Desconocido	Neolítico
Fabricación artesanal de pan, vino y cerveza	Desconocido	Antigüedad
Fabricación industrial del vinagre	Proceso de Orleans	1667
Estequiometría de la fermentación alcohólica	A. Lavoisier / J-L. Gay-Lussac	1780
Etudes sur le vin	L. Pasteur	1866
Fermentación in vitro	E. Büchner	1897
Producción de acetona y butanol	C. Weizmann	1912
Patente de un detergente con enzimas	O. Röhm	1913
Agricultura científica	Varios	1920
Principios de la purificación de enzimas	O. Warburg *et al.*	1930
Fabricación de penicilina	A. Fleming, H. Florey y E. Chain	1939
Ingeniería genética	Varios	1970

El empleo de procedimientos biológicos y, por consiguiente, "naturales" no es, en principio, una garantía de inocuidad. Aunque se ha demostrado que los temores iniciales (Conferencia Internacional de Asilomar, 1975) eran exagerados, y los vaticinios de E. Chargaff en 1976 ("Mi generación ha sido la primera en emprender, bajo la di-

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

rección de las ciencias exactas, una guerra colonial y destructora contra la naturaleza. El futuro nos maldecirá por ello") iban, según opinión de R. Dulbecco (1989), en dirección equivocada, la lógica y la prudencia aconsejan no bajar la guardia.

La Biotecnología Ambiental es la aplicación de la Biotecnología a la resolución, o remedio, de los problemas ambientales naturales, agrícolas y antrópicos y a la conservación de la calidad ambiental. De los cuatro tipos de perturbaciones que el ser humano realiza en los ecosistemas, a saber, destrucción de hábitats, sobreexplotación, introducción de especies y contaminación, la Biotecnología Ambiental cobra especial relevancia en los procesos de producción y en el tratamiento de la contaminación derivada de una gestión deficiente en el manejo de productos peligrosos o de las acciones intencionadas (actos bélicos, sabotajes) o fortuitas (accidentes) relacionadas con los mismos. Desde los años 60 ha habido unos ocho mil vertidos de crudo y derivados (Tabla 1.2), causados por accidentes de extracción/transporte o acciones de guerra, que suman 15 MTm.

Tabla 1.2. Vertidos al mar de petróleo causados por accidentes/sabotajes.

SUCESO	AÑO	LOCALIZACIÓN	CANTIDAD ($\times 10^3$ Tm)
Guerra Mundial	1940s	Costa oriental USA	417
Torrey Canyon	1967	Normandía	120
Urquiola	1976	Galicia	110
Amoco Cadiz	1978	Bretaña	230
Exxon Valdez	1989	Alaska	48
Mar Egeo	1991	Galicia	80
Guerra del Golfo	1991	Golfo Pérsico	840
Erika	1999	Bretaña	30
Prestige	2002	Galicia	77

Deben considerarse, además, otros tipos de catástrofes antrópicas relacionadas con la guerra, el desarrollo, la mala gestión o, simplemente, la mala suerte (Tabla 1.3).

Tabla 1.3. Recientes catástrofes medioambientales antrópicas.

AÑO	LOCALIZACIÓN	CATÁSTROFE
1960s	Vietnam	Empleo de 60 millones de litros de desfoliadores.
1976	Seveso	Escape de TCDD.
1997	Malasia	Incendios intencionados de 800.000 ha de selva.
1984	Bhopal	Filtración de 40 Tm de gases tóxicos.
1986	Chernóbil	Escape radiactivo afectando gravemente (más de 5 curios) a 2,5 millones de ha.
1998	Aznalcóllar	Derrame de 4,5 hm^3 de lodos con metales pesados.

Actualmente se estima en 350 MTm $año^{-1}$ la producción mundial de residuos peligrosos (España genera el 1% de esa cantidad; J. J. Rodríguez e A. Irabien, 1999). Como la nocividad es un concepto relativo (depende de la legislación, siempre a la zaga del conocimiento), la cifra real es muy superior. La mayoría de ellos proceden

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

de la industria química y siderúrgica. A escala macroscópica, una medida de la capacidad contaminadora de un país podría indicarse mediante la relación gasto de energía/superficie (Tabla 1.4).

Tabla 1.4. Índice de la capacidad de contaminación.

PAÍS	ENERGÍA USADA/SUPERFICIE (1971)
Hong Kong	2,50
Bélgica	0,56
USA	0,10
España	0,05
URSS	0,01
Argentina	0,005
Mongolia	0,0003

Los agentes contaminantes (óxidos de carbono, nitrógeno y azufre, fosfatos, metales pesados, petróleo, plaguicidas y elementos radiactivos, Tabla 1.5) ejercen efectos muy variados en los subsistemas terrestres (Fig. 1.10), tanto local como globalmente y a corto y largo plazos.

Tabla 1.5. Contaminantes químicos más corrientes.

	INORGÁNICOS			ORGÁNICOS		
	AIRE	AGUA	SUELO	AIRE	AGUA	SUELO
Agricultura	NO_x	NO_3^-	NO_3^-	CH_4	Plaguicidas	Plaguicidas
Ciudades	O_3, Cl_2	$PO_4H_2^-$	$(SiO)_x$, EP	PAH, VOC, Hollín, PCB, PCDD, PCDF	PAH, Hollín, Deterg. Aceites	PAH, PCDD, PCB
Industria	CO_x, SO_2, NO_x	EP, H^+	EP, ER	PAH, VOC, CFC	PAH, VOC	PAH, VOC
Transporte	CO_x, EP			PAH, PAN, Hollín	Combustibles	PAN
Trat. Residuos	CO_x			PCDD, PCDF, CH_4		PCDF

EP = Elementos pesados; ER = Elementos radiactivos, PAH = Hidrocarburos aromáricos policíclicos; VOC = Compuestos orgánicos volátiles; PCDD, PCDF y PCB = Dibenzodioxinas/furanos y Bifenilos policlorados; CFC = Compuestos fluorocarbonados; PAN = Nitrato de peroxiacetilo.

Muchos de ellos son compuestos xenobióticos, es decir, extraños desde el punto de vista metabólico, debido fundamentalmente a su corta historia de existencia (Tabla 1.6). Por dicha razón los procesos selectivos y adaptativos naturales todavía no han tenido tiempo de operar dado que generalmente son lentos desde la perspectiva de la escala de tiempo que maneja el ser humano.

Se pueden considerar efectos a niveles celular, orgánico y ecológico.

A) *Celular y orgánico.* El metabolismo intenta procesar la sustancia xenobiótica usando las enzimas disponibles. Debe tenerse en cuenta que éstas no han evolucionado para dicho menester. Se producen biotransformaciones (oxidaciones, reducciones, hidrólisis) y conjugaciones que tienden a solubilizar y desactivar las moléculas extrañas con objeto de excretarlas (animales) o inmovilizarlas

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

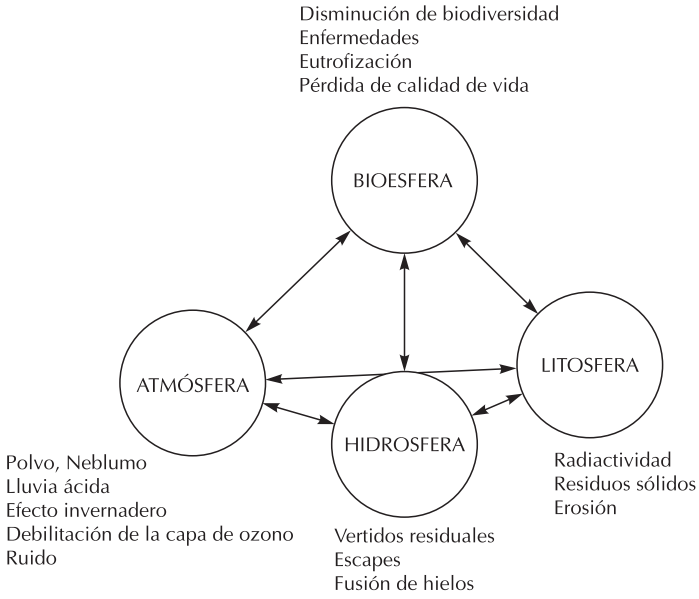


Figura 1.10. Efectos de la contaminación en los subsistemas terrestres.

Tabla 1.6. Cronología de las sustancias xenobióticas.

FECHA	ACONTECIMIENTO
1929	Introducción de los PCB
1938	Introducción del DDT
1940-50	1ª generación expuesta postnatalmente
1950-70	1ª generación expuesta prenatalmente
1970-90	1ª generación expuesta prenatalmente que alcanza la edad reproductora

(plantas). Las reacciones enzimáticas son muy similares en unos y otras, lo que ha conducido al concepto de "hígado verde" (H. Sandermann, 1994). En algunos casos se produce destoxificación, pero en otros hay una bioactivación del compuesto xenobiótico o una sobreproducción de radicales libres del oxígeno que tienen consecuencias desastrosas para el organismo afectado. Algunos compuestos xenobióticos actúan como interruptores hormonales de los procesos del crecimiento y desarrollo. Los radicales libres producen daños moleculares en los antioxidantes naturales.

B) *Ecológico.* La contaminación conduce a una regresión (simplificación de las redes tróficas). Ello implica:

   a) Aumento de la velocidad de renovación (producción primaria/biomasa total).
   b) Aumento de la productividad (biomasa/tiempo) y eficacia (respiración/biomasa total).
   c) Favorecimiento de los estrategas de la *r* (especies de crecimiento rápido).

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

d) Disminución de la diversidad, más a consecuencia de la intensificación del dinamismo trófico que a la reducción del número de especies resistentes a las nuevas condiciones.

e) Biomagnificación (elevación de la concentración a medida que pasa de un nivel a otro).

1.5. Los microorganismos en Biotecnología Ambiental

Según R. Margalef (1974), la contaminación (polución) es un desequilibrio entre la entrada (producción) y la salida (descomposición) de los ecosistemas, como consecuencia de una perturbación del transporte (horizontal) de materia, que no ha sido asimilada por la evolución. La estrategia fundamental para corregirla ha de consistir en la promoción del reciclaje ya que la contaminación es "una obstrucción del retorno". Un papel destacado en él juega el nivel de descomponedores que, aunque está todavía poco caracterizado, se compone mayoritariamente de microorganismos y, especialmente, bacterias y hongos. Los descomponedores transforman la materia orgánica de la biomasa en minerales, los cuales son reinyectados en el ecosistema y se solventa el problema derivado de la naturaleza cerrada de la circulación. Para ello estos organismos disponen de equipos enzimáticos exclusivos desarrollados mediante los mecanismos evolutivos convencionales (mutación/selección).

En la Tabla 1.7 se estima el número de bacterias que viven en los hábitats más significativos del planeta. La biomasa bacteriana (0,7-1,1 $\times 10^{15}$ kg) representa la mitad de la biomasa terrestre y, pese a ser del orden del 10^{-8}% de la masa planetaria (5,97 $\times 10^{24}$ kg), su influencia sobre la Tierra es equiparable a la ejercida por la tectónica, la meterorización y otros procesos geodinámicos (H. G. Schlegel, 1981).

Tabla 1.7. Estimación del número de bacterias (W. Wihtman, W. J. Wiebe (1999).

HÁBITAT	Nº DE CÉLULAS	% DEL TOTAL
Subsuelo marino	$3,6 \times 10^{30}$	66
Subsuelo continental	$1,4 \times 10^{30}$	26
Suelo	$2,6 \times 10^{29}$	4,8
Agua marina	$1,4 \times 10^{30}$	2,2
Agua continental	$2,3 \times 10^{26}$	$4,3 \times 10^{-3}$
Organismos eucariotas	$5,6 \times 10^{24}$	$1,7 \times 10^{-4}$
Hielo	$4,0 \times 10^{24}$	$7,4 \times 10^{-5}$

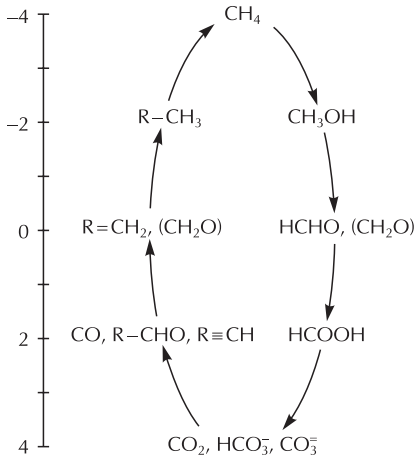
La frecuencia de mutación es 10^{-7} gen^{-1} $\times$ generación^{-1}, lo que significa que un gen común a todas las bacterias muta 2,5 veces $\times$ min^{-1}. El potencial biológico de las bacterias es, pues, impresionante. "Estamos en la edad de las bacterias... Son las triunfadoras en el relato de la vida. Ocupan una gama de ambientes más amplia y se extienden en un rango de constituciones bioquímicas más vasto que el de ningún otro grupo. Son adaptables, indestructibles y variadísimas" (S. J. Gould, 1994).

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

En el *Bergey's Manual* hay catalogadas varios miles de "especies" de bacterias pero experimentos de desnaturalización/renaturalización del DNA realizados por J. Goksöyr y V. Torsvik (1990) han puesto de manifiesto que en un gramo de suelo de un hayedo noruego puede haber 4-5 $\times 10^3$ especies (los autores suponen que dos "especies" han de poseer un grado de semejanza inferior al 70%). Es posible que se puedan aplicar a los hongos conclusiones similares. No cabe duda que los microbios son la cara oculta de la vida. "Si pudiera empezar de nuevo y perseguir mis visiones en el siglo XXI, me haría ecólogo microbiano" (E. O. Wilson, 1996).

Las bacterias (*Eubacteria* y *Archaea*) son los únicos organismos que cubren todo el espectro metabólico posible (fermentación/putrefacción, fotosíntesis anoxigénica y oxigénica y respiración aerobia y anaerobia). Esta increíble versatilidad bioquímica les confiere un protagonismo en los ciclos biogeoquímicos ya que la mayoría de las transformaciones químicas necesarias para cerrarlos son exclusiva competencia suya.

En el ciclo del carbono (Fig. 1.11), procesos tales como la metilotrofia, metanogénesis, homoacetogénesis y algunos tipos de fijación del CO_2 son exclusivamente bacterianos. En el del nitrógeno (Fig. 1.12), algunos tipos de respiración anaerobia, anamox (oxidación anaeróbica del amonio) y la mayoría de la fijación del dinitrógeno también son típicamente bacterianos. Otro tanto ocurre con el ciclo del azufre (Fig. 1.13).



BIOENERGÉTICA kJ mol^{-1}

Metilotrofia

$CH_4 + 3/2\,O_2 \longrightarrow HCO_3^- + 3\,H^+ + 2\,e^-$ −772

Metanogénesis

$HCO_3^- + 4\,H_2 + H^+ \longrightarrow CH_4 + 3\,H_2O$ −135

Homoacetogénesis

$2\,HCO_3^- + 4\,H_2 + H^+ \longrightarrow CH_3CH_2OH + 4\,H_2O$ −104

Fermentación

$(CH_2O)_6 \longrightarrow CH_3CH_2OH + 2\,CO_2$ −235

Resp. aerobia

$(CH_2O)_6 + 6\,O_2 \longrightarrow 6\,CO_2 + 6\,H_2O$ −680

BIOSÍNTESIS

Filación del CO_2

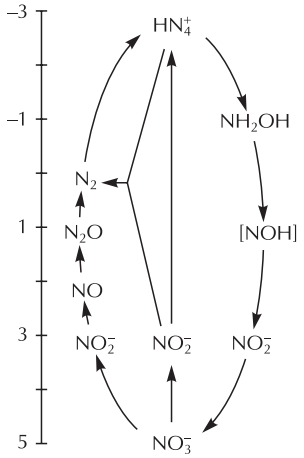
$6\,CO_2 + 6\,H_2O \longrightarrow (CH_2O)_6 + 6\,O_2$

$2\,CO_2 + 4\,H_2 \longrightarrow CH_3COO^- + H_2O + H^+$

Figura 1.11. Ciclo del carbono. Estados de oxidación y procesos bioquímicos.

No parece exagerado afirmar, por consiguiente, que las bacterias son los organismos que confieren estabilidad asintótica a la Biosfera, propiedad físico-matemática imprescindible para que todo sistema dinámico tenga probabilidades de prosperar. No deja de ser sorprendente que algunas enzimas, moléculas al fin de cuentas, estén directamente implicadas a escala biogeoquímica. D. Yakir (2002) las ha denominado enzimas globales.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial



BIOENERGÉTICA kJ mol^{-1}

Fermentación

$NO_3^- + 10\,H^+ + 8\,e^- \longrightarrow NH_4^+ + 3\,H_2O$ −591

Respiración

$NO_3^- + 3\,H^+ + 2\,e^- \xrightarrow{NAR} NO_2^- + H_2O$ −161

$NO_2^- + 2\,H^+ + 2\,e^- \xrightarrow{NIR} NO + H_2O$ −76

$NO + 2\,H^+ + 2\,e^- \xrightarrow{NOR} N_2O + H_2O$ −306

$N_2O + 2\,H^+ + 2\,e^- \xrightarrow{NOS} N_2 + H_2O$ −340

Anamox

$NH_4^+ + NO_3^- + 2\,H^+ + 2\,e^- \longrightarrow N_2 + 3\,H_2O$ −1.483

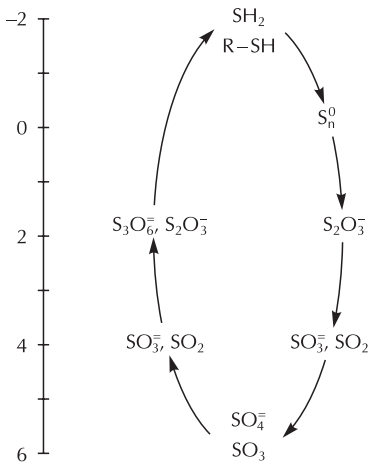
BIOSÍNTESIS

$N_2 + 10\,H^+ + 8\,e^- \xrightarrow{N_2ase} 2\,NH_4^+ + H_2$

$NO_3^- + 2\,H^+ + 2\,e^- \xrightarrow{NAS} NO_2^- + H_2O$

$NO_2^- + 8\,H^+ + 6\,e^- \xrightarrow{NIR} NH_4^+ + 2\,H_2O$

Figura 1.12. Ciclo del nitrógeno. Estados de oxidación y procesos bioquímicos.



BIOENERGÉTICA kJ mol^{-1}

Respiración

$SO_4^= + 10\,H^+ + 8\,e^- \longrightarrow SH_2 + 4\,H_2O$ −596

$S_n^0 + 2\,H^+ + 2\,e^- \longrightarrow SH_2$

Dismutación

$4\,SO_3^= + 2\,H^+ + 2\,e^- \longrightarrow 3\,SO_4^= + SH_2$ −235

$S_2O_3^- + e^- \longrightarrow SO_3^= + S_n^0$

Fotosíntesis

$SH_2 \longrightarrow S_n^0 + 2\,H^+ + 2\,e^-$

BIOSÍNTESIS

Quimiótrofos

$SO_4^= \longrightarrow$ APS $\longrightarrow$ PAPS $\longrightarrow SO_3^= \longrightarrow SH_2$

Fotótrofos

$SO_4^= \longrightarrow$ APS $\xrightarrow{-SH} S_2O_3^= \longrightarrow 2\,SH_2$

Figura 1.13. Ciclo del azufre. Estados de oxidación y procesos bioquímicos.

En la actualidad, el potencial bacteriano natural se puede incrementar significativamente con las técnicas de la Ingeniería Genética (íntimamente ligada a la Microbiología, Tabla 1.8): diseño *ad hoc* y construccción de estirpes capaces de realizar tareas concretas.

Las palabras de H. B. S. Haldane en 1929 han resultado proféticas: "¿Quién se molestará en producir compuestos químicos cuando puede hacerlo un microbio?".

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Tabla 1.8. Hitos históricos de la Microbiología y la Ingeniería Genética.

ACONTECIMIENTO	AUTOR	AÑO
Descubrimiento de los microorganismos	A. van Leeuwenkoek	1680
Postulados de Koch	R. Koch	1876
Cultivos en condiciones anóxicas	P. Liborius	1886
Descubrimiento de la quimiolitotrofia	S. Winogradsky	1888
Cultivos de enriquecimiento	M.W. Beijerinck	1901
Unidad del metabolismo microbiano	A.J. Kluyver	1924
Descubrimiento de las bacterias fotosintéticas	C. van Niel	1931
Conjugación bacteriana	J. Lederberg y E. Tatum	1946
Descubrimiento de los plásmidos	N. D. Zinder y J. Lederberg	1952
Descubrimiento de las mono y dioxigenasas	H. S. Mason *et al.* / O. Hayaishi	1955
Primer mapa genético de *E. coli*	E. L. Wollman y F. Jacob	1957
Descubrimiento de la primera restrictasa	W. Arber y D. Dussoix	1962
Primer DNA recombinado	P. Berg	1971
Clonación molecular	S. N. Cohen, H. W. Boyer *et al.*	1973
PCR	C. Mullins *et al.*	1985
Interdependencia de los consorcios bacterianos	T. Leisinger *et al.*	1993

Bibliografía

ALDRIDGE, S. (1999). *El hilo de la vida*. Cambridge University Press. Madrid.

ATLAS, R. M., BARTHA, R. (2002). *Ecología microbiana y microbiología industrial*. Addison Wesley. Madrid.

CARLSON, R. L. (2001). *Primavera silenciosa*. Crítica. Barcelona.

COOMBS, J. (1989). *Diccionario de Biotecnología*. Labor S.A.

DULBECCO, R. (1989). *Ingenieros de la vida*. Pirámide. Madrid.

EHRLICH, H. L. (1996). *Geomicrobiology*. Marcel Dekker. New York.

GRIBBIN, J. (1991). *El efecto invernadero y Gaia*. Pirámide. Madrid.

LÓPEZ BONILLO, D. (2001). *El medio ambiente*, 3ª Ed. Cátedra. Madrid.

LOVELOECK, J. (1988). *The ages of Gaia*. OUP. Oxford.

MADIGAN, M.T. *et al.* (1997). *Brock Biology of microorganisms*, 8th Ed. Prentice Hall. Upper Saddle River.

MARGALEF, R. (1974). *Ecología*. Omega. Barcelona.

MARGALEF, R. (1992). *Planeta azul, planeta verde*. Prensa científica. Barcelona.

NEWEL, J. (1990): *Manipuladores de genes*. Pirámide. Madrid.

PRENTIS, S. (1986). *Biotecnología*. Salvat. Barcelona.

RODRÍGUEZ, J. J., IRABIEN, A. (eds.) (1999). *Residuos peligrosos*. Síntesis. Madrid.

VEGA, J. M. *et al.* (1983). *La bioconversión de la energía*. Pirámide. Madrid.

WACKETT, C. D., HERSHBERGER, C. D. (2001). *Biocatalysis and Biodegradation*. ASM Press, Washington.

WAINWRIGHT, M. (1999). *An introduction to environmental biotechnology*. Kluwer Academic Publishers. Boston.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

CAPÍTULO 2

EL ORIGEN DE LA VIDA EN LA TIERRA. APARICIÓN Y EVOLUCIÓN DEL METABOLISMO

Glosario
2.1. Introducción
2.2. Dónde apareció la vida
2.3. Cuándo apareció la vida
2.4. Cómo apareció la vida
    2.4.1. Micromoléculas
    2.4.2. Macromoléculas
    2.4.3. Protocélulas
        Modelo de la sopa prebiótica
        Modelo del mundo del hierro-azufre
        Modelo del mundo de RNA
2.5. Evolución del metabolismo
    2.5.1. Metanogénesis
    2.5.2. Sintrofia
    2.5.3. Respiración
    2.5.4. Fotosíntesis
    2.5.5. Anabolismo
2.6. Porqué apareció la vida
Bibliografía

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Glosario

Arcaico: Eón del Precámbrico en el que surge la vida en la Tierra.
Archaea: Dominio sistemático procariota más emparentado con *Eucarya*.
Autómata celular: Conjunto espacial de celdillas especificado por su estado en un instante (lista de los valores asociados a cada una) y un algoritmo que permita describir su evolución discreta (paso de unos estados a otros).
Bacteria: Dominio sistemático procariota menos emparentado con *Eucarya*.
Biogénesis: Origen de la vida.
BIF: Formaciones sedimentarias usadas como marcadores geoquímicos.
Cámbrico: Primer periodo de la Era Paleozoica.
Cierre catalítico: Condición en la que el último paso de la síntesis de cada uno de los miembros de un conjunto de moléculas está catalizado al menos por otro miembro del mismo.
Cosmoquímica orgánica: Presencia de sustancias orgánicas en ambientes extraplanetarios.
Estromatolitos: Comunidades fósiles producidas por tapetes microbianos.
Hierro-azufre, Mundo del: Modelo de biogénesis propuesto por G. Wächtershäuser (1988) que aboga por un origen termoacidófilo y quimiótrofo de la vida.
Hiperciclo: Interacciones cooperativas entre cuasiespecies.
Humeros submarinos: Chimeneas volcánicas asociadas a las dorsales oceánicas.
Ligadura histórica: Imposición contingente o accidental.
LUCA: Antepasado común más reciente de todos los organismos vivos.
Origen de la vida sobre la Tierra: (1936). Libro de A. I. Oparin donde se desarrolla la primera teoría científica sobre biogénesis adelantada por el autor en 1924.
Panspermia: Hipótesis que defiende que la vida originada en un planeta puede instalarse en otro apropiado viajando a través del espacio.
Plantilla: Polímero usado como molde para fabricar otro.
Polimerasa: (Bio)Catalizador necesario en la fabricación de un polímero.
Prebiótico: Anterior a la vida.
Precámbrico: Anterior al Cámbrico.
Protocélula: Modelo de sistema físico-químico que se encuentra en un estado considerado interfase abiótico-biótico.
RNA, Mundo del: Modelo de biogénesis propuesto por W. Gilbert (1986) que aboga por el protagonismo del RNA y moléculas relacionadas en las primeras formas de vida.
Ribozima: RNA con capacidad catalítica.
Selección *in vitro*: Amplificación molecular en virtud de una idoneidad definida por el experimentador.
Sopa prebiótica: Expresión usada por J. B. S. Haldane (1928) para el caldo oceánico primordial de A. I. Oparin (1924) en el que se sintetizaron las "primeras células" mediante procesos químico-físicos graduales.
Sopa prebiótica, Mundo de la: Modelo de biogénesis propuesto por F. Dyson (1982) que aboga por la primacía de la encapsulación (compartimentación).
Teoría de grafos: Técnicas matemáticas para estudiar las propiedades de los conjuntos formados por nodos (moléculas) y aristas (reacciones químicas).
Tioéster-hierro, Mundo del: Modelo de biogénesis propuesto por C. de Duve (1991) que aboga por la primacía de la formación fotooxidativa de tioésteres.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

2.1. Introducción

El problema de la biogénesis es una de las cuestiones más apasionantes de la ciencia y, sin lugar a dudas, la más fundamental de la Biología. Su resolución supone desbaratar las dos ligaduras históricas más fuertes que vertebran el cuerpo de los conocimientos biológicos actuales:

1) el aforismo *Ex ovo omnia* (W. Harvey, *Exercitationes de generatione animalium*, 1651) u *Omnis cellula e cellula* (R. Virchow, *Die Cellularpathologie*, 1858) y
2) la no linealidad/bucle DNA ↔ Proteínas,

relacionadas, respectivamente, con la teoría de la generación espontánea (enraizada en antiguos mitos egipcios) y el Paradigma Central de la Biología Molecular (F. H. Crick).

El "origen de la vida" fue tratado científicamente por primera vez por A. I. Oparin (1924) y J. B. S. Haldane (1928), quienes adelantaron la hipótesis de la generación progresiva heterótrofa según la cual las "primeras células" debieron sintetizarse por procesos químico-físicos graduales a partir de materiales prebióticos terrestres ("sopa prebiótica" de Haldane). Aunque la generación espontánea en las condiciones presentes no es posible ("No existe condición conocida en la actualidad en la que pueda afirmarse que los seres microscópicos vengan al mundo sin padres iguales a ellos", L. Pasteur, 1860), *ab initio* es la única concebible científicamente. Actualmente se acepta que la biogénesis es un segmento de la evolución cosmoquímica (Fig. 2.1) y abordable desde una perspectiva racional.

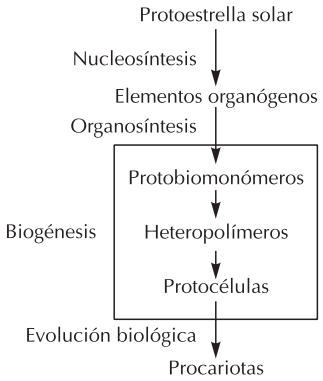


Figura 2.1. Evolución cosmoquímica y biogénesis.

M. Calvin (1969) y N. Lahav (1999) han discutido los enfoques del problema y C. de Duve (1991) lo ha planteado muy claramente haciendo uso de las *aitia* aristotélicas ¿dónde?, ¿cuándo?, ¿cómo? y ¿por qué? surgió la vida, cuestiones todas que, como se verá, están muy relacionadas.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Desde el punto de vista operativo cabe considerar las visiones ascendente (pasado → presente), que por simulación/experimentación permite estudiar procesos, y la descendente (presente → pasado), que por interpretación/experimentación permite deducir patrones (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Intentos de reconstruir el origen de la vida.

Ascendente (estrategias cosmogeológica y biogeoquímica)
Condiciones específicas
Quimiorganotrofia: Oparin-Haldane (1920s), Dyson (1982). "Sopa prebiótica".
Quimiolitotrofia: A. G. Cairns-Smith (1985), Wächtershäuser (1988). "Mundo mineral".
Quimiorganotrofia/litotrofia: C. de Duve (1991). "Mundo del tioéster-hierro"
Sin condiciones específicas
Origen genotípico: Eigen-Schuster (1971-1977). "Hiperciclos".
Origen fenotípico: Kauffman (1977). "Conjuntos autocatalíticos".
Descendente (estrategia biológica)
Condiciones específicas
Paleobiología precámbrica: S. A. Tyler y E. S. Barhoorn (1954); J. W. Schopf (1993).
Sin condiciones específicas
Mundo RNA: Woese-Crick-Orgel-Cech (1960-1980): J. W. Szostak *et al.* (2001).

Hay tres grandes clases de modelos alternativos (Fig. 2.2) que comparten la secuencia Precursores → Micromoléculas → Heteropolímeros y difieren en aspectos relacionados con la compartimentación (temprana/tardía), el metabolismo (heterotrofia/autotrofia) y la información (orígenes fenotípico/genotípico).

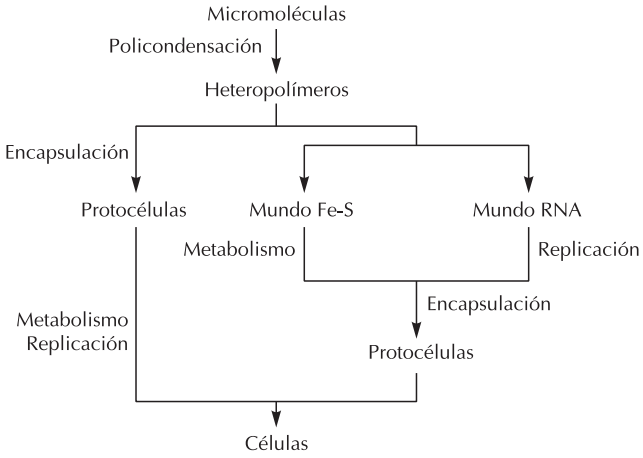


Figura 2.2. Tres posibles hipótesis para la biogénesis.

También hay consenso general en las grandes etapas de la biogénesis:

Mundo prebiótico → Mundo del RNA → Mundo del DNA

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

2.2. Dónde apareció la vida

La vida está asociada a la evolución de los sistemas planetarios semejantes al solar porque los bioelementos sólo se producen en estrellas de cierta masa y las biomoléculas sólo son estables en un intervalo de condiciones físicas relativamente estrecho.

S. Arrhenius (1884) acuñó el término *panspermia* para referirse a la idea de que la vida originada en un planeta puede instalarse en otro apropiado viajando a través del espacio en forma de esporas o semillas convenientemente protegidas. Esta teoría entronca con la creencia de la eternidad de la vida, apuntada ya por Anaxágoras en el siglo V a.C. Autores distinguidos, como F. Hoyle y N. C. Wikramasinghe (1978) y F. Crick (1981), han dado argumentos en favor de un origen extraterrestre y P. Weber y J. M. Greenberg (1985) han presentado pruebas sobre la viabilidad de las esporas de *B. subtilis* sometidas a condiciones del espacio interestelar. Las misiones espaciales a la Luna (Apollo) y Marte (Mariner y Viking) no han aportado indicios de la existencia de vida en estos astros y tampoco las misiones diseñadas para explorar las regiones alejadas del Sistema Solar (Voyager, Galileo), aunque apenas han sido estudiadas. El telescopio espacial Hubble ha descubierto recientemente planetas extrasolares en las regiones de Orión, Pegaso, Osa Mayor y Virgo, pero no se han caracterizado. Aunque el campo de la exploración espacial está prácticamente virgen, la visión más extendida, respaldada por el principio de economía, supone que la vida comenzó *de novo* en el lugar donde únicamente se sabe que existe, esto es, en el planeta Tierra. Incluso existen indicios basados en análisis de las divergencias horizontal y vertical de las secuencias de los tRNA que llevan a pensar que la edad del código genético no es mayor que la del planeta (M. Eigen *et al*. 1989).

V. Smil (2002) ha indicado que la definición más simple de habitabilidad espacial debe considerar las regiones en las que es posible la existencia de agua en estado líquido. Estas zonas quedan comprendidas entre dos envolturas esféricas (caliente y fría) centradas en una estrella de características apropiadas. La especificación de la zona habitable del Sistema Solar (0,95 a 1,37 UA) se basa en las dos consideraciones siguientes:

i) Una radiación solar de 1,1 veces el valor actual ($1{,}4 \times 10^3$ W m^{-2}) provoca la fotolisis del agua, con el consiguiente escape del hidrógeno.

ii) Una baja temperatura promueve la disolución del CO_2 troposférico (con formación de carbonato) y el pequeño efecto invernadero no puede compensar la disminución de radiación solar.

Estos requisitos están determinados por condicionantes planetarios, estelares y galácticos:

a) Los tres determinantes planetarios más importantes son los parámetros orbitales (traslación, excentricidad, rotación e inclinación) y la masa y composición del planeta porque de ellos depende la insolación, gravedad y topografía superficiales, presión y temperatura atmosféricas y flujo geotérmico.

b) La masa y sistema estelares condicionan el tiempo de permanencia en la secuencia principal, el espectro de radiación y la estabilidad de las órbitas de los

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

planetas asociados. Las estrellas masivas evolucionan con mucha rapidez, las enanas radian en el infrarrojo y las dobles y múltiples desestabilizan las órbitas.

c) El ambiente intragláctico determina:

   i) los parámetros orbitales de la estrella (una pequeña excentricidad impide que la traslación la acerque al centro galáctico y la poca inclinación evita que cruce mucho el plano galáctico) y

   ii) la ausencia de regiones de alta densidad interestelar (nebulosas).

   Ambas características reducen el riesgo de ser afectada por explosiones de supernovas u otros fenómenos violentos.

2.3. Cuándo apareció la vida

Los marcadores cronológicos (radioisótopos), geoquímicos (como las formaciones de hierro bandeadas, BIF) y el fraccionamiento isotópico cinético (la preferencia biológica de los isótopos ligeros), complementados con el análisis filogénico molecular permiten delimitar la época en la que se establecieron los sistemas biológicos en la Tierra. En la figura 2.3 se muestra un calendario del Precámbrico, el vasto periodo de tiempo geológico que abarca desde el comienzo de la formación de la Tierra hasta la fecha en que empiezan a abundar los fósiles. El Precámbrico comprende tres eones y todos los indicios indican que los primeros sistemas biológicos emergieron en el Arcaico (o Arqueano).

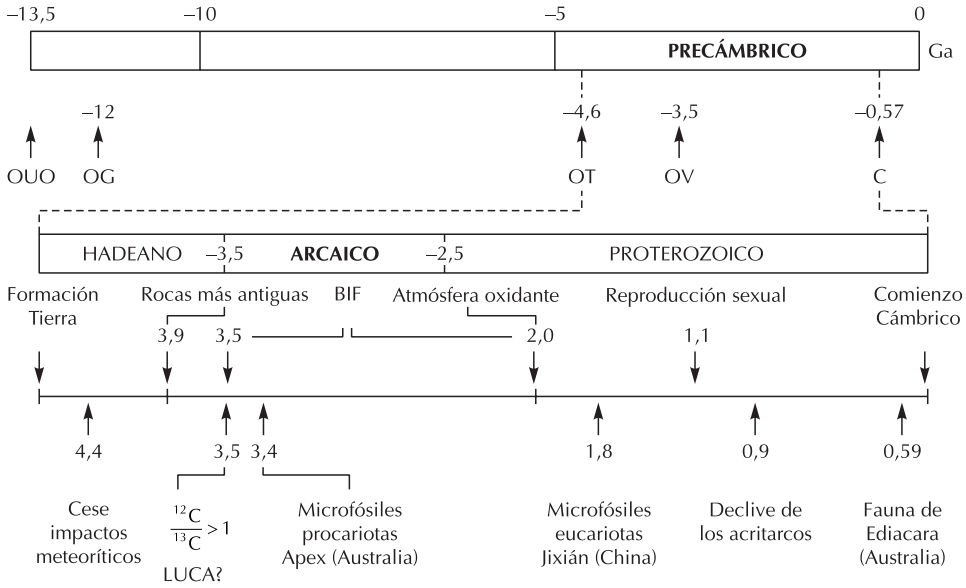


Figura 2.3. Cronología fundamental del Precámbrico.
(O = Origen, G = Galaxia, T = Tierra, V = Vida, C = Cámbrico).

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

M. A. Line (2002) ha indicado el enigma que envuelve el origen de la vida, a saber, el poco tiempo transcurrido desde la fase de química prebiótica hasta LUCA (el último antecesor común de los tres dominios, también llamado *cenancestro*). Ir de una mezcla de compuestos prebióticos a una bacteria es conceptualmente mucho más complejo que salvar la brecha que existe entre un procariota y un ser humano. Por tal motivo, el origen de la vida en el planeta Tierra aparece como un suceso muy improbable. Lo cual lleva a pensar en algún tipo de panspermia que, a su vez, no deja de ser una pura conjetura.

Durante el Arcaico se depositaron las formaciones bandeadas de hierro (BIF). Se trata de yacimientos a nivel planetario constituidos por bandas de mm/cm de espesor en las que alternan capas enriquecidas y empobrecidas en óxidos de hierro (hematites y magnetita). Se interpretan como el resultado de la progresiva oxidación del planeta hasta que se agotó el hierro ferroso soluble oceánico. Otros indicadores geológicos (uraninita y pirita) también apoyan la creencia de que hasta hace unos 2 Ga, los sistemas biológicos sólo podían disponer de trazas de oxígeno (W. Schopf, 2000). Escasez de oxígeno en la atmósfera implica que el metano sería 10^2-10^3 más abundante que en la actualidad (D. C. Catling *et al.*, 2001) y también significa ausencia de ozono estratosférico y, por consiguiente, la luz ultravioleta llegaría a la superficie terrestre y produciría una intensa fotolisis (del metano y del agua). No es probable que la atmósfera primitiva tuviera amoniaco ya que es inestable por encima de 800 °C pero J. A. Brandes *et al.* (1998) han demostrado que esta imprescindible sustancia prebiótica puede producirse por reducción abiótica (con el concurso de hierro ferroso y agua) de dinitrógeno, nitrito o nitrato. El sulfuro de hidrógeno y los sulfuros y el fosfato (y polifosfato) son buenas fuentes del azufre y fósforo. E. Nisbet (2000) ha comentado los enclaves arcaicos que podrían considerarse como probables ecosistemas (Fig. 2.4).

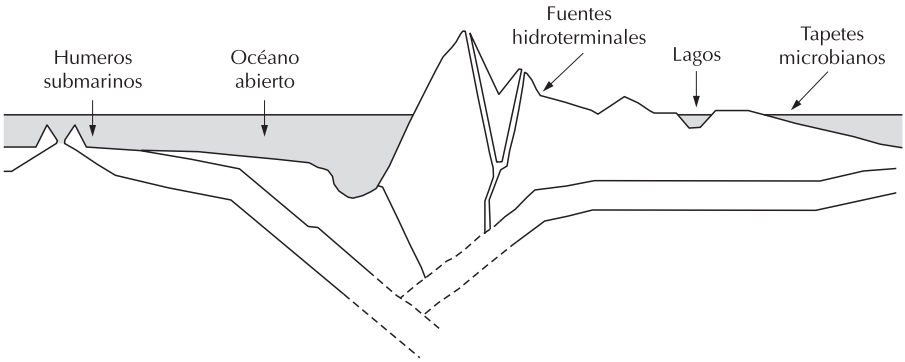


Figura 2.4. Ecosistemas arcaicos.

En los estudios de biogénesis han cobrado especial importancia los tapetes microbianos fósiles (estromatolitos), los humeros submarinos y las fuentes hidrotermales. N. Grassineau *et al.* (1999) han indicado que la abundacia de los isótopos ^{12}C y ^{32}S en sedimentos de –3,5 Ga apoyan la existencia de metanógenos y sulfatorreductores recicladores. B. Rasmussen (2000) ha presentado indicios microscópicos en fa-

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

vor de la existencia de quimiótrofos hipertermófilos en rocas volcánicas submarinas de edad –3,2 Ga.

2.4. Cómo apareció la vida

2.4.1. Micromoléculas

Cuando el planeta condensado se enfrió, perdió todo el hidrógeno y se hizo inapropiado para generar los precursores orgánicos prebióticos pero la oxidación fotoquímica del Fe^{++} pudo producir vastas cantidades de equivalentes de reducción que enriquecieron la atmósfera en H_2, H_4C, H_3N, HCN, H_2O, H_2S y otras moléculas al tiempo que el Fe^{++} precipitaba como óxidos y complejos de Fe^{+++} que produjeron las primeras BIF. Las descargas eléctricas u otras formas de energía harían reaccionar los gases atmosféricos para formar micromoléculas orgánicas como aminoácidos, hidroxiácidos, ácidos dicarboxílicos y tioles, que se acumularon en lagos y océanos. Este material orgánico también pudo haber sido traído al planeta por meteoritos y cometas.

S. L. Miller (1953) realizó los primeros experimentos modernos de síntesis prebiótica. Al someter la atmósfera reductora (CH_4, NH_3, H_2O) de un reactor a descargas eléctricas y recoger al cabo de varios días los productos disueltos, comprobó la presencia de algunas moléculas significativas, especialmente aminoácidos y ácidos carboxílicos. También se ha comunicado la formación de ácidos mono, di y tricarboxílicos, alcoholes grasos, nicotinamida, triazinas e imidazoles. Todavía no se ha demostrado la síntesis prebiótica de desoxirribosa, algunos ácidos grasos, aminoácidos básicos, porfirinas y la mayoría de las coenzimas derivadas de las vitaminas hidrosolubles. La síntesis de azúcares y bases es menos favorable termodinámica y cinéticamente que la de aminoácidos. La síntesis de nucleósidos y nucleótidos púricos no presenta problemas, al contrario de lo que ocurre con la formación de nucleósidos pirimidínicos. Se han calculado concentraciones de 0,3 mM para los aminoácidos y de 15 mM para las purinas. En la tabla 2.2 se resumen algunas de las contribuciones más significativas.

Tabla 2.2. Síntesis prebiótica de micromoléculas significativas.

AUTOR	CONDICIONES	MICROMOLÉCULAS
F. Whöler (1828)	Isocianato amónico, Calor	Urea
A. Strecker (1850)	Acetaldehído, HCN, NH_3	Alanina
S. L. Miller (1953)	Atmósfera reductora, Descargas	Aminoácidos, ácidos
J. Oró, A. P. Kimball (1961)	Ácido cianhídrico, Reflujo	Purinas
C. Ponnamperuma (1967)	Formaldehído, Caolinita, Calor	Azúcares
J. P. Ferris *et al.* (1968)	Cianoacetileno, Descargas	Pirimidinas
D. Ring *et al.* (1972)	Atm. no reductora, Descargas	Aminoácidos
W. D. Fuller *et al.* (1972)	B. nitrogenadas y azúcares,Calor	Nucleósidos púricos
R. Lohmann, L .E. Orgel (1976)	Nucleósidos y polifosfatos, Calor	Nucleótidos

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

En condiciones no tan reductoras (CO_2, N_2, H_2O), la síntesis prebiótica de micromoléculas es muy escasa y es necesario invocar aportaciones extraterrestres (meteoritos y cometas) de material orgánico, lo que no constituye ninguna condición especial ya que en estos cuerpos y en el espacio interestelar se ha demostrado la presencia de gran cantidad de sustancias orgánicas, tal como proponía la hipótesis de la "cosmoquímica orgánica" (J. Oró, 1962) (Tabla 2.3).

Tabla 2.3. Moléculas encontradas en las nebulosas (J. Oró, 1972).

H_2	PH_3
CO_2	HCHO (formaldeído)
N_2	HCSH (tioformaldehído)
CO	CH_3CHO (acetaldehído)
NH_3	C_2N_2 (cianógeno)
CH_4	HCN (cianuro de hidrógeno)
H_2O	H_2NCH (cianamida)

2.4.2. Macromoléculas

El mundo prebiótico habría permanecido estéril sin ayuda energética y catalítica. La policondensación en medio acuoso (H_2O 55 M) está desfavorecida termodinámicamente ya que la K_{eq} va de 0,036 (8 kJ mol^{-1} de enlace peptídido) a 0,0002 (20 kJ mol^{-1} de enlace fosfodiéster):

$$M_1 + M_2 \longleftarrow R_1 - R_2 + H_2O \qquad (2.1)$$

Por tanto, hay que eliminar o secuestrar el agua adsorbiéndola a minerales o acoplando la deshidratación de los monómeros (M_i) con la hidratación de compuestos energéticos. Para apreciar la magnitud del problema de la polimerización en medio acuoso basta considerar que la concentración de equilibrio de un polímero de veinte enlaces de 12,5 kJ mol^{-1} (con monómeros a concentraciones M) es $3{,}7 \times 10^{-44}$ M. "Resulta claro que faltan algunas piezas en el *puzzle* de la polimerización" (S. L. Miller, 1992). En la tabla 2.4 se recogen algunas de las comunicaciones más significativas encontradas en la bibliografía.

Tabla 2.4. Policondensaciones prebióticas.

POLIPÉPTIDOS	POLINUCLEÓTIDOS
S. W. Fox *et al.* (1958, 1977)	L. E. Orgel *et al.* (1968, 1973)
S. A. Akabori (1959)	J. Oró *et al.* (1974)
C. Ponnamperuma y E. Peterson (1965)	L. E. Orgel *et al.* (1983, 1986)
M. Paecht-Horowitz y A. Katchalsky (1967)	G. von Kiedrowski (1986)
D. H. White y J .C. Erickson (1981)	
ACIDOS PÉPTIDONUCLEICOS	**POLINUCLEOTIANÁLOGOS**
P. E. Nielsen *et al.* (1991)	A. Schenmoser (1992, 1997)
M. Egholm *et al.* (1993)	S. Pitsch *et al.* (1993)

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

2.4.3. Protocélulas

Modelo de la sopa prebiótica

El postulado fundamental de este modelo, adelantado por A. I. Oparin (1924), es la formación de coacervados en el "caldo universal primario" (océanos enriquecidos en materia orgánica). Se trata de microsferas estructuradas originadas al interaccionar en condiciones de fuerza iónica y pH apropiados polímeros de carga opuesta (A. I. Oparin, 1973). Este modelo ha sido estudiado experimentalmente por Fox *et al.* (S. W. Fox y K. Dose, 1977) y teóricamente por F. Dyson (1982, 1999) y D. Segré y D. Lancet (1999).

Las gotas coacervadas suspendidas en el líquido equilibrante confinan un volumen con monómeros difusibles y superficies químicamente activas (Fig. 2.5.A). Los monómeros pueden adsorberse a o desorberse de ellas y los que estén situados en localizaciones vecinas podrán experimentar reacciones de condensación. Se puede considerar que el metabolismo se origina cuando las reacciones de un estado inicial desordenado lo empujan contra el gradiente de probabilidad a acceder a otro estado final ordenado. Los coacervados crecen y se reproducen estadísticamente.

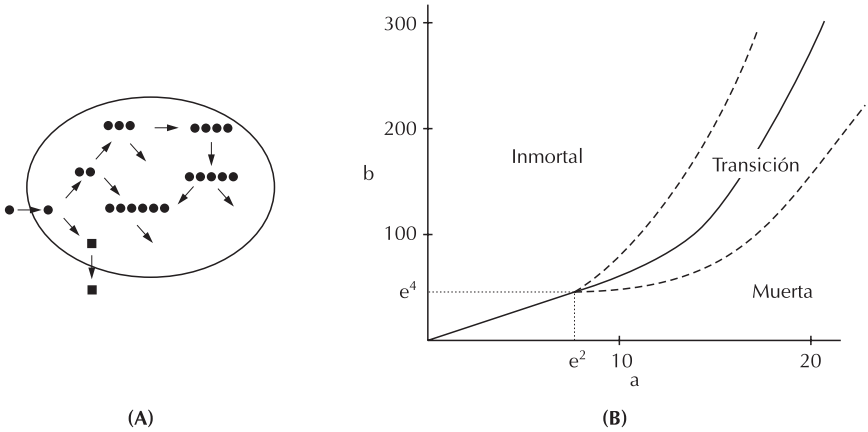


Figura 2.5.Protocélula (A) y espacio de estados (B) del modelo de Dyson.

El modelo de Dyson queda descrito por una exponencial de tres parámetros: *a* (diversidad química de los monómeros), *b* (grado de discriminación de los catalizadores) y *N* (tamaño de la población molecular). Las transiciones que tienen lugar con una probabilidad razonable desde el estado inicial hasta el final dependerán del intervalo de valores de dichos parámetros. En la figura 2.5.B se muestra las tres regiones del espacio de estados (*a*, *b*). La región "inmortal" carece de estados desordenados, la región "muerta" carece de estados ordenados y la región de "transición" contiene una mezcla de equilibrio de unos y otros y está circunscrita a los valores $a = 8\text{-}11$, $b = 60\text{-}100$ y $N = 2.000\text{-}20.000$. El valor $a = 10$ indica que la diversidad inicial de monómeros está más cerca de los aminoácidos (20 en las proteínas actuales) que de

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

los nucleótidos (4 en los ácidos nucleicos actuales). Un catalizador orgánico sencillo tiene un parámetro $b = 50$ (en comparación con los de 5.000-10.000 de una polimerasa actual) y funciona con un índice de error de 0,25 (tres de cuatro monómeros están situados en la secuencia correcta), un nivel inaceptable para un sistema replicador. Una población con N de varios miles de monómeros unidos en unos cuantos cientos de polímeros ofrece una variedad estructural suficiente para permitir la existencia de ciclos catalíticos de interés.

S. A. Kauffman (1993), basándose en los principios de la química de polímeros y de la teoría de grafos aleatorios, ha presentado un modelo cuya conclusión fundamental es que el cierre catalítico exigido por la autorreproducción (Fig. 2.6) es una propiedad colectiva emergente de los conjuntos de polímeros catalíticos de suficiente complejidad (heterogeneidad y longitud máxima).

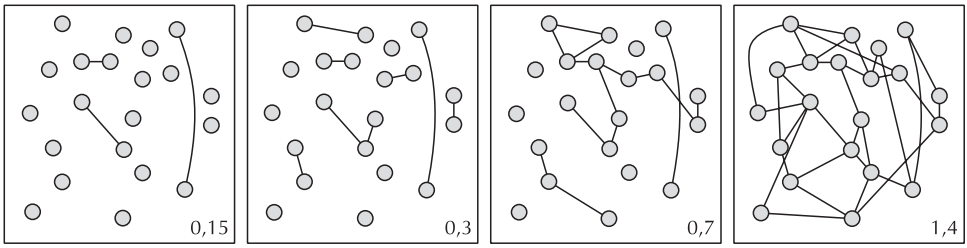


Figura 2.6. Cierre del grafo de *N* polímeros (círculos) y *K* reacciones (líneas). Los números indican la relación *K*/*N*.

Existen situaciones en las que el cierre se obtiene con conjuntos de menos de $3{,}5 \times 10^7$, o incluso con 6.200, polímeros aleatorios, según se tengan en cuenta exclusivamente reacciones de síntesis y escisión o se incluyan reacciones de intercambio con aparición de nuevos enlaces.

El modelo de la sopa prebiótica supone que las células primordiales habrían sido heterótrofas anaerobias que fermentaban las micromoléculas del medio y acoplaban las reacciones rédox con fosforilaciones a nivel de sustrato. La desaparición gradual de las condiciones prebióticas, el agotamiento de los nutrientes y el continuo aumento de la población celular propiciarían la evolución de procesos metabólicos independientes de la síntesis abiótica que contribuyeran a un imprescindible reciclaje de la materia. Estos sistemas autótrofos podrían haber sido quimiótrofos o fotótrofos anaerobios parecidos a los metanógenos o a las bacterias rojas/verdes actuales. Esta visión ha cambiado drásticamente en los últimos tiempos debido a los resultados obtenidos mediante estudios de bioquímica comparada y análisis filogénico (Ver 2.5.4).

Modelo del mundo de hierro-azufre

Un siglo después de que E. Haeckel propusiera un origen autótrofo de la vida, G. Wächtershäuser (1988) presentó una teoría según la cual los humeros submarinos ri-

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

cos en Fe(II) y H_2S serían un posible escenario para la síntesis prebiótica de micromoléculas y su ulterior evolución en tres fases, Precelular → Semicelular → Celular, en las que sucesivamente predominarían el metabolismo de superficie, el de superficie/membrana/citosol y el de membrana/citosol. El modelo se basa en consideraciones termodinámicas y cinéticas de las reacciones químicas producidas en la superficie cargada positivamente de los cristales de pirita formados en condiciones termoacidófilas (Fig. 2.7.A y B).

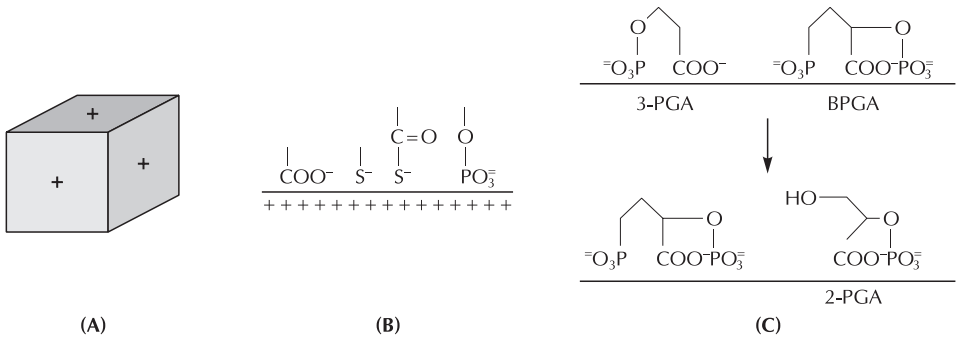


Figura 2.7. Cristal de pirita (A) al que se adsorben aniones (B) y se potencian las reacciones de transferencia (C) y de condensación.

Las reacciones iniciales fundamentales son la fijación autocatalítica de CO_2 (y CO) a 100 °C y 0,2 MPa impulsada por la formación oxidativa de pirita ya que el par H_2 / 2 H^+ + 2 e^- no es suficientemente reductor:

$$CO_2 + FeS + H_2S \longrightarrow HCOOH + FeS_2 \qquad \Delta G^o = -11{,}7 \text{ kJ mol}^{-1}$$

$$4\ CO_2 + 7\ FeS + H_2S \longrightarrow (CH_2{-}COOH)_2 + 7\ FeS_2 + 4\ H_2O \qquad \Delta G^o = -420 \text{ kJ mol}^{-1}$$

G. D. Cody *et al.* (2000) han presentado pruebas experimentales sobre la formación de piruvato a 250 °C y 200 MPa por doble carbonilación.

Los aniones se adsorben a las superficies teniendo lugar una primitiva compartimentación que, al mantenerlos en estrecha proximidad (sólo son posibles translaciones con dos grados de libertad), potencia reacciones de condensación y cuasiintramoleculares (transferencias, rédox), con formación de multitud de metabolitos azufrados, nitrogenados y fosforados, coenzimas incluidas, y polímeros. Es posible que funcionara una versión primitiva del ciclo de Krebs con participación de piruvato y metiltioacetato.

La capa monomolecular de sustancias orgánicas adsorbidas en la interfase mineral-agua constituye un "metabolista de superficie". Un subconjunto autosuficiente del mismo puede incorporar más nutrientes inorgánicos, experimentar reordenaciones y dispersarse. Esta extención es tanto un proceso de crecimiento como de reproducción ya que se generan más de tales subconjuntos. Es mantenida a raya por la tendencia a la desorción, que actúa así como agente selectivo. Los "organismos" de superficie con rutas metabólicas autocatalíticas no dependen de la copia de plantillas ya que pueden crecer, reproducirse y evolucionar sin maquinaria genética.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial

Al formarse isoprenoides, propensos a no despegarse, se acumulan y ejercen un efecto lipofilizante. Las primitivas sustancias exclusivamente hidrófilas empiezan a mezclarse con las lipófilas y, al actuar éstas de disolvente bidimensional, expulsan al agua de la superficie, reduciéndose la protonación e hidrólisis y promoviéndose la condensación. Al aumentar los lípidos tiene lugar una separación de fases con segregación de dominios hidrófobos. Las primeras membranas adheridas a la superficie están formadas por monoésteres de glicerol-fosfato interdigitados ya que sus cabezas tienen mayor sección que las colas. Posteriormente emergen diésteres y se forman bicapas.

La distribución bidimensional "aceite en agua" (Fig. 2.8.A) se invierte a otra de "agua en aceite" (Fig. 2.8.B) al ir aumentando la concentración lipídica y aparecen "estructuras semicelulares" que representan los primeros signos de individualización y sólo pueden prosperar en ambientes hipersalinos. Al ir apareciendo polipéptidos con restos lipófilos y básicos, las reacciones se liberan de la superficie y emerge un metabolismo membranal y citosólico. La celularización se logra por "astricción" o despegue del soporte mineral (Fig. 2.8.C), ayudadas por ósmosis, y tiene dos importantes repercusiones bioquímicas, imposibles de verificarse en la fase precelular:

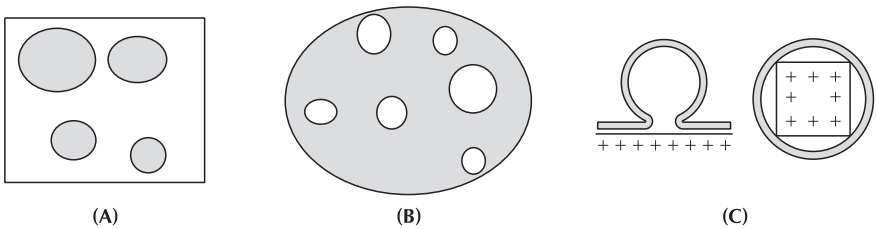


Figura 2.8. Estructuras precelulares (A), semicelulares (B) y celulares (C).

a) La conservación de la energía por fosforilación (a nivel de sustrato y de membrana, Fig. 2.9).

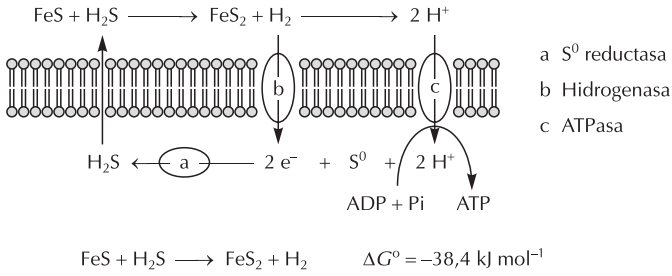


Figura 2.9. Hipotética fosforilación a nivel de membrana accionada por la formación de pirita.

b) La aparición de un catabolismo (heterotrofia) por salvamiento de las sustancias desorbidas.

© Editorial Tébar. Prohibida la reproducción sin la autorización expresa de la editorial