

El papel del fitoplancton en el cambio climático: ¿cuánto depende nuestro destino de unas pequeñas microalgas?

Eduardo Costas*, Victoria López Rodas.

Genética. Facultad de Veterinaria. Universidad Complutense de Madrid.

Recibido el 17 de febrero de 2011.

e-mail: Ecostas@vet.ucm.es

RESUMEN

Hoy en día estamos viviendo un período de cambio global rápido en el cual alrededor de 30.000 especies llegan a extinguirse anualmente debido a las actividades humanas que están alterando los procesos biogeoquímicos a nivel de la biosfera. Los ciclos de la biosfera tal vez lleguen a ser menos predictibles si los microorganismos esenciales sucumben al cambio climático y a las actividades antropogénicas. En particular, las microalgas y cianobacterias juegan un importante rol en el control del cambio global pues son los principales productores primarios de los ecosistemas acuáticos, produciendo alrededor del 50% de la fotosíntesis total. El equilibrio entre respiración-oxidación ($C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \Rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O$) y fotosíntesis ($6 CO_2 + 6 H_2O \Rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6 O_2$) marca la pauta del CO_2 y consecuentemente del cambio climático. Investigar la capacidad diferencial de respuesta del fitoplancton al forzamiento ambiental inducido por los humanos ha llegado a ser clave para entender las futuras repercusiones sobre el funcionamiento de los ecosistemas a nivel planetario. Nuestros estudios muestran que los diferentes grupos funcionales del fitoplancton (p.e. fitoplancton oceánico, costero, simbiote de corales, continental...) tienen muy diferente capacidad de adaptarse al cambio global. La capacidad de las diferentes microalgas puede explicarse en relación a la estructura genética de la población, tasa de crecimiento, tasa de mutación, ploidía, preferencia de hábitat y grupo taxonómico. Las poblaciones de microalgas oceánicas son las que muestran la mínima capacidad de adaptación al cambio. Como el océano es el mayor ecosistema de la Tierra, las perspectivas futuras no son buenas.

Palabras clave: Cambio global; CO_2 ; fitoplancton; fotosíntesis.

ABSTRACT

The role of phytoplankton in climate change: depends our future of some small microalgae?

Nowadays, we are living in a rapid global change period in which around 30,000 species go extinct annually due to those human activities that are altering biosphere-level biogeochemistry processes. Biosphere level cycles may become less predictable as essential microbes succumb to climatic change and anthropogenic activities. In particular, since microalgae and cyanobacteria play an important role in control of global change because they are the principal primary producers of aquatic ecosystems producing around 50% total photosynthesis. Balance between respiration -oxidation ($C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \Rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O$) and photosynthesis ($6 CO_2 + 6 H_2O \Rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6 O_2$) is the pacemaker of CO_2 and consequently of climatic change. Investigating the differential capacity of the response of phytoplankton to human-induced environmental forcing has become a key issue to understanding further the future repercussions on the functioning of ecosystems at planetary level. Our studies show that different functional phytoplanktonic groups (ie. oceanic, coastal, coral-symbionts, continental phytoplankton...) have very different capability for adaptation to global change. The capacity of different microalgal species to adapt to global change can be explained in relation to population genetics structure, growth rate, mutation rate, ploidy, habitat preference and taxonomic group. Populations of oceanic microalgae showed the minimal capacity to adapt to change. Since open ocean is the biggest ecosystem on the Earth, future perspectives are not good.

Key words: Climatic change; CO_2 ; phytoplankton; photosynthesis.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Tiempos de cambio global

Hoy en día los humanos somos los organismos con mayor impacto ecológico sobre nuestro planeta y tal vez la principal fuerza que condiciona su evolución (1). Somos muchos, crecemos exponencialmente, ocupamos casi todos los hábitats destruyendo buena parte de ellos, manejamos una cantidad ingente de energía y disponemos de una poderosa tecnología en rápida expansión que condiciona el destino de la Tierra. La principal característica del período que nos toca vivir es el ritmo cada vez más acelerado al que ocurren los cambios. Nuestras cosechas, ganadería, pesca, caza, ciencia, tecnología, medicina, comunicaciones, contaminación... están cambiando a velocidades de vértigo el funcionamiento de la Tierra a escala planetaria: vivimos tiempos de cambios tan grandes y rápidos como probablemente nunca se vieron en la historia de la Tierra: son los tiempos del Cambio Global.

Ya en una fecha tan temprana como 1896, Svante Arrhenius advirtió que la liberación de CO₂ a la atmósfera, como resultado de las actividades humanas, podría llevar a la Tierra a un calentamiento global de consecuencias catastróficas para la civilización. Sin embargo, solamente a partir del trabajo pionero iniciado por Dave Keeling en Mauna Loa (Hawai) en 1958 registrando mensualmente los niveles de CO₂ atmosférico, ha podido constatarse, sin ningún género de dudas, que los niveles de dióxido de carbono (el principal gas de efecto invernadero junto con el vapor de agua) en la atmósfera han ido aumentando progresivamente durante los últimos 50 años como consecuencia de las actividades humanas. Desde entonces varios miles de trabajos de investigación han perfilado nuestras ideas sobre este interesante período en el que estamos inmersos y del que somos la causa: el Antropoceno (2).

El nuevo milenio comenzó en medio de una preocupación creciente sobre el tema. Como ejemplo de ello, la National Academic of Science USA (la institución científica más importante del mundo) organizó en 2001 el "Colloquium on the Future of the Evolution" un macro-simposium en el que se concluyó que el cambio global de origen antropogénico es el mayor peligro al que se enfrenta actualmente la biosfera (y nosotros mismos como especie) y terminó con la recomendación de realizar urgentemente más investigaciones orientadas a conocer los efectos del cambio global sobre la pérdida de la biodiversidad y a averiguar como detener estos efectos adversos del cambio global en medida de lo posible. Complementariamente, los PNAS publicaron una serie de interesantes revisiones sobre el tema (p.e. ver referencias (3-5)).

En la actualidad esta preocupación ha trascendido del mero ambiente académico, generando a menudo noticias de primera plana en los medios de comunicación y resultando un tema recurrente en el debate político. Quizás el mejor indicio de la relevancia social que se le ha dado al cambio global de origen antropogénico venga dado porque entre los "best-sellers" de más éxito, podemos encontrar numerosos libros técnicos sobre el tema -algunos con un fuerte contenido social como los de Gore (6) o Lovelock (7), pero otros con un gran contenido conceptual en "Ciencias de la Tierra" como los de Flannery (8) o Weisman (9)-. Documentales y ciclos de conferencias como "Una verdad incómoda" de Al Gore, o el reconocimiento con el Premio Nobel al Panel

Internacional de Cambio Climático o con el Príncipe de Asturias al propio Al Gore vienen a incidir sobre la enorme trascendencia que el Cambio Global tiene en la actualidad.

1.2. La importancia de una foto: Biosferas como máquinas térmicas con flujo abierto de energía y ciclo cerrado de materia

Una simple fotografía tomada por el astronauta Bill Anders en 1968 durante la misión APOLO 8 cambió para siempre nuestra percepción del mundo. En ella se ve a la Tierra, nuestro único y común hogar, flotando en el espacio como un pequeño globo azul pálido. La foto refleja la fragilidad y pequeñez de un mundo que prácticamente considerábamos inacabable y pone de manifiesto que se trata de un sistema limitado, abierto en cuanto a la energía y prácticamente cerrado para la materia. En efecto, termodinámicamente hablando, la biosfera que conocemos en la Tierra no es más que el resultado del funcionamiento de una máquina térmica abierta para la energía y cerrada para la materia, que utiliza el Sol como fuente caliente y el espacio exterior como sumidero frío. Como ni la fuente caliente (el Sol) ni el sumidero frío (el espacio exterior que está a pocos grados sobre el cero absoluto) cambian con rapidez, el balance térmico de la Tierra dependerá del equilibrio entre cuánta radiación absorba nuestro planeta y cuánta emita. En este balance la composición de superficie de la Tierra es fundamental. Pero en la Tierra su capa más externa es la atmósfera. Una densa atmósfera rica en gases de efecto invernadero (dióxido de carbono, vapor de agua, metano...) dará lugar a un planeta con una superficie ardiente tipo Venus; una tenue atmósfera con pocos gases invernadero originará un gélido desierto tipo Marte.

A partir de la fotografía de Anders, los científicos comenzaron a trabajar en pequeñas biosferas experimentales cerradas en cuanto a materia y abiertas en cuanto a energía (Sagan 10). Estas biosferas no son más que recipientes de cristal herméticamente cerrados, más o menos esféricos, rellenos en parte de agua con nutrientes y la otra parte de una atmósfera confinada. Encierran un ecosistema sencillo con productores primarios (microalgas flotando en el agua), productores secundarios (gambas comedoras de dichas algas) y descomponedores (hongos y bacterias que remineralizan los restos orgánicos). Si estas biosferas se mantienen expuestas a un flujo de energía adecuado (la cantidad necesaria de luz), sus organismos se mantienen vivos durante años reciclando la materia (lo que empezó como una serie de experimentos orientados a diseñar misiones espaciales de muy larga duración, terminó siendo un negocio rentable para la NASA que en la actualidad vende biosferas al gran público).

Tal vez la característica más destacada de dichas biosferas es que su atmósfera se encuentra muy lejos del equilibrio: en efecto, en la atmósfera de las biosferas, al igual que en la atmósfera de la Tierra, podemos encontrar grandes cantidades de oxígeno libre. Aunque estamos acostumbrados (y gracias a ello respiramos), la existencia de oxígeno libre no deja de ser un fenómeno muy extraño: existen grandes cantidades de sustancias que se oxidan fácilmente (en especial mucha materia orgánica libre). Si hay tanto oxígeno libre ¿cómo es que no todo este oxígeno acaba oxidando a esta materia orgánica?

1.3. Una reacción para el equilibrio:

La sencilla reacción: $C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \rightleftharpoons 6 CO_2 + 6 H_2O$ [1] uno de los grandes tótems canónicos de nuestra Ciencia, nos da la explicación al anterior

enigma. De inmediato reconocemos en ella la reacción parcial que representa la respiración: $C_6H_{12}O_6 + 6 O_2 \Rightarrow 6 CO_2 + 6 H_2O$ [2] gracias a la cual obtenemos la energía necesaria para mantenernos vivos. Si solo funcionase esta oxidación, se agotaría el oxígeno libre de la atmósfera (incluso relativamente rápido) pues hay en la Tierra suficiente materia orgánica como para ello. Durante una buena parte de la historia de la vida en la Tierra no hubo una atmósfera oxidante con oxígeno libre. La otra reacción parcial aporta la clave: $6 CO_2 + 6 H_2O \Rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6 O_2$ [3] se trata de la ecuación que representa la fotosíntesis. Desde que proliferaron las cianobacterias y las microalgas el equilibrio se desplazó en este sentido y apareció una atmósfera muy rica en oxígeno libre y escasa en dióxido de carbono que ha permitido la existencia de animales de gran tamaño como nosotros.

No hace falta ir a Marte para saber que no hay en su superficie una rica vida fotosintética como la que hay en la Tierra. Si la hubiese, su atmósfera, lejos del equilibrio, contendría cantidades significativas de oxígeno libre (11).

Sin duda, en el equilibrio de la reacción respiración-fotosíntesis [1], los organismos fotosintetizadores juegan un papel protagonista. Una parte de los fotosintetizadores son plantas terrestres, pero el mar ocupa el 70% de la superficie del planeta y recibe la gran mayoría de la radiación solar. Por tanto buena parte de la clave del equilibrio estará en los organismos fotosintetizadores marinos, en su gran mayoría organismos fitoplanctónicos microscópicos, verdaderos protagonistas del balance del dióxido de carbono en la Tierra y por tanto del destino del cambio climático.

2. EL RELEVANTE PAPEL DEL FITOPLANCTON EN EL DESTINO DEL CAMBIO CLIMÁTICO

2.1. Cambiando tradiciones milenarias en la Biosfera

Los hombres, unos recién llegados al planeta (si la historia de la vida en la Tierra solo durase un año, nosotros apenas apareceríamos a punto para comernos la última uva en la noche fin de año), con la rebeldía irreflexiva que caracteriza a los adolescentes, estamos cambiando una de las más antiguas tradiciones de la Biosfera: en efecto, el Sol, la fuente caliente de nuestra máquina térmica, es una pequeña estrella en proceso de convertirse en una gigante roja; a lo largo de este proceso, el Sol prácticamente duplicó la radiación incidente que envía a la Tierra desde que hace cerca de 4.000 millones de años apareció la vida sobre ella inaugurando la Biosfera. Pese a este gran incremento de la radiación solar, la Tierra siempre fue habitable y la temperatura varió muy poco a lo largo de eones durante las distintas eras geológicas.

La vida encontró la solución: secuestrar gases de efecto invernadero de la atmósfera, manteniendo así una temperatura adecuada en la Biosfera. Mediante la fotosíntesis los productores primarios secuestraron CO_2 de la atmósfera, acumulándolo en forma de materia orgánica reducida de las que los combustibles fósiles (petróleo y carbón) son buenos ejemplos. La biosfera acumuló también gases de invernadero de otras muchas formas “ingeniosas”, por ejemplo secuestrando grandes cantidades de CO_2 atmosférico en forma de carbonato cálcico con el que construir los hermosos caparazones de multitud de organismos (los magníficos cocolitos de las actuales haptofíceas son un extraordinario

ejemplo), o secuestrando metano en forma de clatratos de metano en los fondos marinos (cuya cantidad parece exceder a las reservas totales de combustibles fósiles).

La llegada de los hombres con su revolución industrial y tecnológica basada en la quema de combustibles fósiles, está invirtiendo una tradición que tiene eones de buen funcionamiento. Por el momento ya hemos liberado a la atmósfera algo más de 450.000 megatoneladas de CO₂ y el ritmo sigue incrementándose muy rápidamente a medida que nuevos países emergentes (p.e. China) van alcanzando elevados niveles de desarrollo.

Además de la quema de combustibles fósiles estamos alterando la atmósfera del planeta mediante diversas formas. Una de ellas consiste en utilizar masivamente la reacción de Haber para convertir el gas atmosférico más abundante (el nitrógeno, que en su forma molecular N₂ permanece prácticamente inerte durante eones) en nitratos liberados como fertilizantes agrícolas en la biosfera produciendo la indeseada eutrofización de las aguas continentales. Por el momento ya hemos retirado de la atmósfera unas 155 megatoneladas de nitrógeno. Pero seguimos influyendo sobre la composición atmosférica mediante numerosos procesos (p.e. CFCs y la destrucción de la capa de Ozono, emisiones sulfurosas originando la lluvia ácida, etc.) (8).

2.2. ¿Por qué algunos seres vivos podemos alterar tan rápidamente a la composición de la atmósfera?

Durante la época de los grandes viajes de descubrimiento, los seres humanos eran muy aficionados a representar el mundo que iban desvelando en sus expediciones geográficas en forma de hermosos globos terráqueos de madera bellamente decorada. Basta echarles un rápido vistazo para darse cuenta de los grandísimos errores cartográficos de estas admirables obras. Sin embargo acertaron de pleno en una de sus representaciones: estos globos terráqueos estaban recubiertos de una fina capa de cera para protegerlos; la proporción que guarda esta delicada capa de cera con respecto al tamaño total del globo terráqueo que recubre, es similar en proporción al espesor de la atmósfera con respecto a la Tierra. A pesar de lo que pensamos, la atmósfera terrestre es apenas una tenue y delgada capa recubriendo el planeta. Pero toda la biosfera terrestre depende de tan endeble recubrimiento. Al ser tan pequeña, los seres vivos podemos realizar grandes cambios en la composición atmosférica en muy poco tiempo.

2.3. Ligados por el destino: El mar y el CO2

Aunque nuestro planeta se llame la Tierra, es el mar quien ocupa la gran mayoría de su superficie. Consecuentemente recibe casi las $\frac{3}{4}$ partes de la radiación solar incidente que llega al planeta. Aunque solo fuese por su enorme superficie, el intercambio de gases entre el mar y la atmósfera determinará en buena medida el destino del CO₂ procedente de las actividades humanas. De hecho los océanos son el principal reservorio de CO₂ del planeta. Aproximadamente la mitad de las 450.000 millones de toneladas de CO₂ producido por el hombre ya se encuentra retenido en los océanos (12). A comienzos de la era industrial la atmósfera terrestre contenía 280 ppm de CO₂. En la actualidad contiene 381.5 ppm, pero de no haber sido por la capacidad de secuestrar CO₂ del mar, en la actualidad habría 55 ppm más de CO₂ atmosférico de las que hay hoy en día, con consecuencias catastróficas -según los últimos datos (IPCC 2007) la temperatura

media en Europa aumentó como media 0.95 °C durante el siglo XX, en especial a partir de los años 70-. Así el destino del planeta va íntimamente ligado a la capacidad del mar para retener el CO₂.

El secuestro de CO₂ en el medio marino tiene una componente regional muy acusada: así el Atlántico Norte que solo ocupa el 15% del área oceánica total secuestró el 23% del total de CO₂ procedente de emisiones antropogénicas (12, 13). En particular, algunos lugares como el Golfo de Cádiz, durante determinadas épocas presentan una capacidad de secuestrar CO₂ extraordinariamente elevada, en función de la actividad biológica de la comunidad fitoplanctónica y de su tránsito efectivo hacia otros niveles tróficos (14, 15).

La captación de CO₂ por el medio marino se ve muy influida por los factores meteorológicos que condicionan el forzamiento atmosférico local. Dicha captación se ve condicionada por una serie de mecanismos diferentes: El primero de ellos es un mecanismo físico, la bomba de solubilidad, controlado por la temperatura (y lógicamente mas efectivo en las altas latitudes con bajas temperaturas donde la solubilidad de gases en agua es mayor). El segundo es un mecanismo químico, la bomba química, basado en la interacción de distintas formas de carbono inorgánico (p.e. iones carbonato, bicarbonato...). Dado que estos dos mecanismos se encuentran acoplados a menudo se les conoce genéricamente como “bomba física”. El tercer mecanismo, la bomba biológica, depende de la fijación fotosintética de carbono por parte del fitoplancton mediante la fotosíntesis. De este modo se consigue fijar carbono inorgánico en forma de materia orgánica, buena parte de la cual es transportada a zonas oceánicas profundas mediante sedimentación. En los últimos tiempos se está dando la máxima importancia a la captura de CO₂ en la plataforma continental o “bomba continental”. A menudo la bomba continental consigue verdaderos récords en fijación de CO₂ al combinar el agua fría que se encuentra en las márgenes continentales, con muy elevadas producciones primarias. En este sentido hay que recordar que las plataformas continentales son responsables de hasta el 30% de la producción primaria de los océanos.

2.4. El cambio peligroso: Captación de CO₂ y calentamiento global

Aunque apenas hemos comenzado a entender sus mecanismos, tenemos la evidencia de que los procesos de captación de CO₂ van a verse muy influenciados por el cambio global, si bien todavía estamos lejos de conocer hasta que punto lo harán. Entre los efectos incuestionables del cambio global está el incremento de la temperatura oceánica, con lo que la bomba de solubilidad podría llegar a ser cada vez mas ineficiente. Por otra parte, a medida que cada vez mas CO₂ vaya disolviéndose en el mar, el pH oceánico bajará (y hay evidencias de que ya ha ocurrido), lo cual afectará significativamente al funcionamiento de la bomba química. Pero sin duda el cambio global tendrá un enorme efecto sobre el fitoplancton. Del modo en que los organismos fitoplanctónicos, clave del funcionamiento de la bomba biológica y principales protagonistas de la captación de CO₂, sean capaces de responder al cambio global dependerá en buena medida el destino de nuestro planeta en un futuro próximo.

2.5. La vastedad desolada: las claves para entender un sorprendente reparto en la producción primaria (y la mayor extinción en masa)

El océano abierto (alta mar) es la mayor extensión de nuestro planeta (con casi el 65% de su superficie) y por tanto, recibe la mayor parte de la radiación solar incidente que nos llega desde el Sol. Pero contrariamente a lo que cabría esperar no contribuye con el 65% de la producción primaria (ni muchísimo menos). Ni tan siquiera llega a un 30% de la producción primaria total. En realidad el océano abierto es en su mayor parte una vastedad desolada. En alta mar podemos encontrarnos los mayores desiertos del Planeta (con producciones primarias a menudo inferiores a la producción primaria media del desierto del Sahara) (16, 17).

Resulta fácil entender: el océano abierto es una estructura tridimensional, donde los nutrientes tienden a acumularse en el fondo a unos pocos kilómetros de profundidad. Los cadáveres de microorganismos, zooplancton, peces y demás componentes de la cadena trófica terminan por llegar al fondo marino más tarde o más temprano empujados por la gravedad. Una vez allí les resulta muy difícil ascender contra las fuerzas gravitatorias y tan solo logran alcanzar de nuevo la superficie en determinadas ocasiones en las ciertas áreas de afloramiento en las que el agua profunda asciende empujada por una serie de procesos oceanográficos (16). Estas zonas corresponden a las áreas marinas más productivas, a menudo asociadas con grandes pesquerías. Por el contrario la luz se extingue progresivamente en las primeras decenas de metros, justo donde los nutrientes escasean. Así los organismos fitoplanctónicos tienen luz en la superficie, pero muy pocos nutrientes. Por el contrario, en el fondo tendrían nutrientes pero no luz. El resultado general es un sistema que presente fuertes tendencias hacia una escasa producción primaria.

No todas las reservas de agua líquida del planeta corresponden a zonas de aguas profundas. Existe una importante zona costera con aguas poco profundas, (correspondiente a la plataforma continental) con fuerte circulación de nutrientes y en general una elevada producción primaria. En ella, debido a su poca profundidad (menos de 200 m) hay luz y nutrientes en abundancia permitiendo a menudo una gran abundancia de fitoplancton con elevadas producciones primarias.

Aunque la plataforma continental, hogar del fitoplancton costero y de la mayoría de los organismos marinos que nos son familiares, apenas ocupa en la actualidad el 12% de la superficie marina, su contribución a la producción primaria del planeta es fundamental. Para entenderlo basta un indicio: en el Pérmico todos los continentes de la Tierra se juntaron en un solo mega-continente. Por una simple cuestión geométrica de relación perímetro-superficie, el área total de la plataforma continental alcanzó su valor mínimo (los muchos continentes e islas separados de la actualidad tienen mucha más superficie costera que uno solo agrupado y cuasi-circular). La fusión de todas las tierras emergidas en el supercontinente Pangea, coincidió con la Gran Extinción del Pérmico, la mayor extinción en masa de la historia de nuestro planeta, que costó la vida probablemente a más del 90% de las especies sobre el planeta.

2.6. Las distintas “estrategias” del fitoplancton: grupos funcionales con un papel diferente.

A la hora de intentar hacer predicciones sobre el comportamiento del fitoplancton frente al cambio global (y en especial sobre sus complejas interacciones), hay que tener en cuenta que los organismos fitoplanctónicos son muy diversos, condicionados por las características del hábitat que ocupan. Aún a riesgo de caer en una simplificación excesiva, agruparemos, a *grosso modo* el fitoplancton en 4 grupos funcionales claramente diferenciados (Figura 1) cuyas principales características se resumen a continuación:

1. FITOPLANCTON OCEÁNICO: Su extraordinaria relevancia en la Tierra resulta obvia puesto que colonizan con mucho la mayor superficie del planeta ($\approx 65\%$). El fitoplancton oceánico está compuesto en su mayoría por organismos de pequeño tamaño (como flagelados eucariotas tipo haptofitas y pequeños procariontes como proclorofitas y cianobacterias). Son organismos condicionados por la baja densidad de nutrientes de su entorno, por lo que viven a bajas concentraciones, obligados a mantenerse cerca de la superficie. Pese a su baja productividad, pueden ser responsables de casi el 30% de la producción primaria total de la Tierra, al ocupar una extensión tan extensa. Algunos grupos de organismos fitoplanctónicos oceánicos forman “cocolitos”, magníficos caparzones microscópicos que los recubren y que al estar formados por carbonato cálcico constituyen uno de los sumideros de carbono más importantes.
2. FITOPLANCTON COSTERO: Constituido mayoritariamente por microalgas eucariotas grandes (diatomeas, dinoflagelados, clorofíceas...) viviendo en zonas en las que los nutrientes abundan estacionalmente debido a fenómenos oceanográficos como el upwelling o la circulación estuárica. En condiciones favorables proliferan hasta alcanzar densidades tan elevadas que llegan a cambiar la coloración del mar, como ocurre en las mareas rojas. En los períodos adversos dejan formas de resistencia que se acumulan en el sedimento y vuelven a germinar cuando las circunstancias son adecuadas. Aunque solo ocupan poco más del 8% de la superficie total del planeta en las zonas costeras podemos encontrar muchas de las áreas más productivas (contribuyendo con más del 12% de la producción primaria total de la Tierra) que constituyen los lugares de las grandes pesquerías.
3. FITOPLANCTON ENDOSIMBIONTE EN LOS CORALES: Se trata de un caso particular de fitoplancton costero que presenta unas características muy especiales. Son dinoflagelados de gran tamaño que viven como simbioses dentro de los corales (“zooxantelas”). Dado que la supervivencia de muchos corales aparece ligada a su relación simbiótica con estas microalgas, su papel en el cambio global puede ser muy relevante. Recordemos que pese a las colosales obras de la ingeniería civil humana, los enormes arrecifes de coral son con mucho las más ingentes obras del planeta movilizadas de carbonato cálcico. Así aunque los arrecifes de coral (y su fitoplancton simbiote) solo ocupan un 0.1% de la superficie planetaria, su aportación al secuestro de CO_2 es enorme. Recordemos además que los arrecifes coralinos constituyen la mayor reserva de biodiversidad del medio marino.

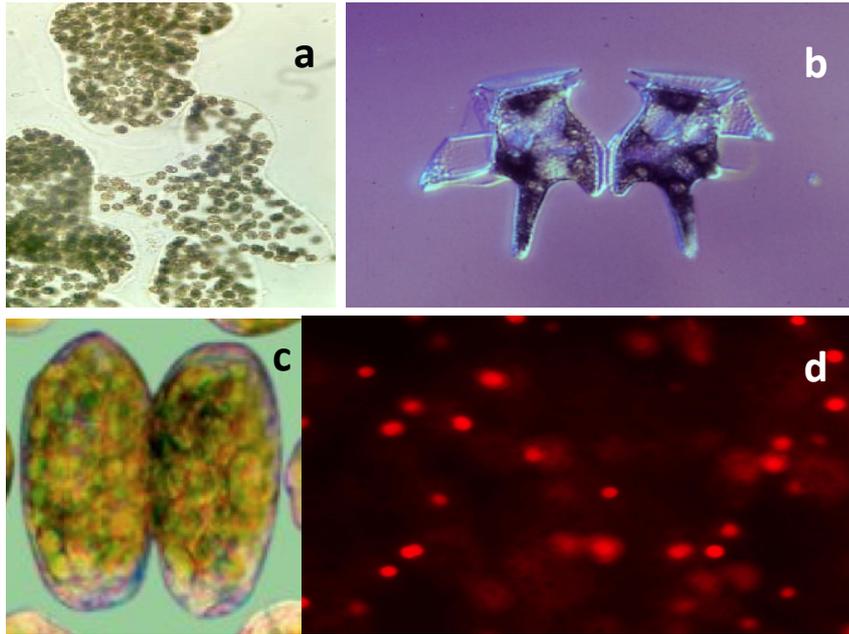


Figura 1. Diferentes grupos funcionales de fitoplancton: a) un ejemplo de fitoplancton continental (*Microcystis*); **b)** fitoplancton costero (*Dinophysis*); **c)** fitoplancton simbiótico de corales (*Symbiodinium*); **d)** fitoplancton oceánico (*Prochloron*).

4. FITOPLANCTON DE AGUAS CONTINENTALES: Además de los mares y océanos, aproximadamente el 1% de la superficie emergida del planeta está ocupada por aguas continentales (charcas, ríos, lagos, embalses). Las aguas continentales soportan ricas comunidades de organismos fitoplanctónicos muy diversos (cianobacterias, clorofíceas, diatomeas...) y muchas de ellas son extraordinariamente productivas. Las aguas continentales contribuyen a la producción primaria del planeta mucho más de lo que les corresponde por su superficie.

2.7. Principales amenazas que el cambio global plantea a los distintos grupos funcionales de organismos fitoplanctónicos: vislumbrando algunas consecuencias

El cambio global de origen antropogénico somete a los distintos grupos funcionales de organismos fitoplanctónicos a diferentes tipos de amenazas de las que por el momento ni tan siquiera comenzamos a tener una idea aproximada.

Así el fitoplancton oceánico, aunque habita una de las zonas del planeta donde menos se deja sentir la influencia humana, parece gravemente amenazado, puesto que se trata de organismos adaptados a vivir en un ambiente constante, sometido a muy pocos cambios y variaciones ambientales. A priori parece razonable pensar que estos organismos van a tener una limitada capacidad de adaptación al cambio global. Hoy en día existen evidencias de que parámetros ambientales vitales para el fitoplancton oceánico (como el pH o la temperatura) están cambiando lenta pero inexorablemente (aparentemente la superficie del mar se ha ido acidificando progresivamente como consecuencia del exceso de carbono liberado por la quema de los combustibles fósiles; también se va calentando progresivamente). Además las nuevas condiciones climáticas propiciadas por el cambio global podrían estar cambiando la circulación oceánica, alterando el

funcionamiento de las principales corrientes marinas, con unas consecuencias imprevisibles.

Por otra parte la mayoría de la población humana está asentada cerca de las zonas costeras marinas, por lo que resulta obvio que la influencia antropogénica en las zonas costeras y plataformas continentales resulta máxima. Como consecuencia de nuestro uso indiscriminado de la reacción de Haber para conseguir fertilizantes agrícolas, los humanos estamos eutrofizando significativamente estas áreas (lo que en principio debería aumentar su producción primaria y la fijación de CO₂). Por el contrario, algunas de las grandes obras civiles (presas, canalizaciones de agua, regadíos) han debilitado en muchos lugares la circulación estuárica disminuyendo enormemente la producción primaria. Así mismo los vertidos de nuevos contaminantes de origen antropogénico también parecen contribuir al descenso de la producción primaria del fitoplancton costero.

En particular los arrecifes coralinos y su fitoplancton parecen ser extraordinariamente sensibles al cambio ambiental. La mayoría de los parámetros asociados al cambio global (calentamiento, acidificación, contaminación, incremento de temperatura) tienen efectos catastróficos en estos organismos.

En las aguas continentales es donde la influencia humana resulta máxima: por un lado desecamos alguna de las más grandes extensiones de agua dulce del planeta como el Mar de Aral o el Lago Chad con consecuencias catastróficas; por otro creamos gigantescos embalses. Contaminación y eutrofización son una consecuencia generalizada del cambio global, tanto más preocupante en cuanto a la extraordinaria velocidad a la que está ocurriendo.

2.8. La pregunta clave: ¿Cómo, cuándo y cuántos organismos fitoplanctónicos se adaptarán al cambio global? ¿Qué consecuencias tendrá para el futuro de la Biosfera?

Las diversas eras geológicas están separadas por eventos catastróficos de extinciones masivas: las faunas y floras dominantes de una época desaparecen bruscamente del registro fósil en episodios puntuales de rápidas extinciones masivas. Aunque la más “popular” de todas ellas fue la gran extinción Cretácica que acabó con los dinosaurios, existe un consenso paleontológico para bautizar a 5 grandes extinciones masivas (si bien existieron muchas más) y considerar que actualmente estamos inmersos en la sexta gran extinción de la que somos causantes. Los microfósiles muestran que en los períodos de grandes extinciones muchas de las líneas exitosas de organismos fitoplanctónicos se extinguieron. Es más, actualmente una serie de sólidas evidencias permiten afirmar que durante el período Neoproterozoico la fotosíntesis, anteriormente muy intensa, cayó prácticamente a cero en todo el planeta, manteniéndose así durante unos 70 millones de años tras la catástrofe neoproterozoica.

Sin embargo, pese a estas catástrofes siguen existiendo organismos fitoplanctónicos. Entre los más antiguos fósiles, con una edad de 3.700 millones de años aparecen organismos idénticos a las cianobacterias actuales. Sin duda muchos de los organismos fitoplanctónicos deberían ser capaces de sobrevivir al cambio global, salvo que los niveles de CO₂, vapor de agua, metano y otros gases de efecto invernadero alcansasen en la atmósfera niveles tales que convirtiesen a la Tierra en un infierno ardiente, tal y como ocurre en el actual Venus.

Pero además el destino de la Tierra (desde pasar por una época de ligera fiebre hasta terminar abrasada en un infierno Venusino) va a depender en buena medida tanto de lo que hagamos los seres humanos como de lo que haga el fitoplancton: la mayoría de los meteorólogos y científicos planetarios apenas tiene dudas de que un relativamente ligero incremento en la temperatura media de la Tierra (de tal vez no mucho más de 5 °C) podría liberar la mayor reserva de metano (uno de los más efectivos gases de efecto invernadero) que en la actualidad se encuentra retenida en el fondo del mar en forma de clatratos de metano. Su liberación provocaría una irreversible catástrofe planetaria, ya que sus reservas son muy superiores a las reservas totales de petróleo y carbón. Nuestra capacidad para controlar la quema de combustibles fósiles por un lado, y la capacidad del fitoplancton para mantener o incrementar el funcionamiento del mecanismo de bomba biológica secuestrando carbono (recordemos que por el momento ya la mitad del carbono liberado por la quema de combustibles fósiles por el hombre se encuentra secuestrado de forma segura en el mar) decidirán sin duda nuestro destino.

Por lo tanto los estudios acerca de la reacción del fitoplancton frente al cambio global resultan primordiales. Desafortunadamente, los efectos del cambio global sobre el fitoplancton resultan extraordinariamente difíciles de predecir. En ecología del fitoplancton, existe una larga tradición en la cual la mayoría de los estudios se centran en la respuesta “fisiológica” que el fitoplancton es capaz de dar a diversos parámetros ambientales del cambio global (eutrofización, temperatura, acidez, contaminación..). Estos estudios, sin duda de extraordinaria importancia, a menudo no contemplan una condición fundamental: al tratarse de organismos vivos, el fitoplancton no se limita a seguir pasiva e inalterablemente un comportamiento predeterminado y repetible. Por el contrario, el fitoplancton dispone de la capacidad de evolucionar adaptándose activamente al cambio de las condiciones ambientales. Así, los estudios sobre la capacidad de adaptación del fitoplancton al cambio global cobran una importancia extraordinaria.

Desafortunadamente estos interesantes estudios son, por el momento, muy escasos (revisados por Sniegowsky (18)). Por todo esto, durante los últimos años nuestro grupo de investigación se ha dedicado a estudiar los mecanismos y capacidades de adaptación de diversos organismos fitoplanctónicos a diversos parámetros del cambio global. Repasaremos a continuación alguna de las evidencias que han ido apareciendo.

2.9. Algunas asunciones teóricas, consideraciones sobre el “estado del arte” y una pregunta decisiva

A priori cabría pensar que los distintos grupos funcionales de organismos fitoplanctónicos podrían tener capacidades de adaptación muy diferentes. Así parece lógico asumir que para los organismos fitoplanctónicos oceánicos o el fitoplancton simbiote de los corales, que llevan millones de años habitando en ambientes constantes, la capacidad de adaptarse rápidamente al cambio no sea prioritaria. Por el contrario, cabe esperar que los organismos fitoplanctónicos de aguas continentales así como los que forman el fitoplancton costero, expuestos a ambientes muy cambiantes e impredecibles, deberían disponer de una rápida capacidad de adaptación al cambio ambiental.

Así mismo los microorganismos en general y los microorganismos fitoplanctónicos en particular tienen poblaciones naturales con características biológicas tan peculiares que sin duda deberían tenerse muy en cuenta: la gran mayoría de las especies fitoplanctónicas son haploides, en ellas predomina la reproducción asexual (lo que da lugar a que sus poblaciones estén organizadas en forma de conjuntos de clones), presentan tamaños de población ingentes (con miles de millones de organismos), y tienen tiempos de generación muy cortos (en un mes el fitoplancton tiene tantas generaciones como los seres humanos en 1000 años) (19). Por el contrario, la mayoría de los trabajos en genética de poblaciones se han efectuado con organismos diploides con reproducción sexual, en poblaciones de pequeño tamaño (a menudo en especies en peligro de extinción) y con tiempos de generación mucho mayores que la de los organismos fitoplanctónicos (20).

Por tanto no es de extrañar que la comprensión del problema de cómo los microorganismos se adaptan al cambio ambiental sea una de las más interesantes historias de la biología (extensamente revisada en Sniegowsky (18) y Lensky & Sniegowsky (21): la visión Neo-Darwinista de que la adaptación de los microorganismos se logra mediante la selección de la variabilidad genética pre-existente (mutaciones que ocurren espontáneamente al azar antes de la exposición al agente selectivo y que se mantienen generalmente a bajas frecuencias en las poblaciones), que tan rápidamente se aceptó para explicar la evolución de animales y plantas, tardó mucho más tiempo en aceptarse para bacterias y protistas; por el contrario, muchos microbiólogos sostenían que la adaptación de los microorganismos se producía directamente en respuesta al agente selectivo mediante un proceso no Darwiniano (la expresión “las bacterias se hacen resistentes a los antibióticos” resume perfectamente este punto de vista). Hoy en día muchos microbiólogos siguen defendiendo estos procesos sosteniendo la hipótesis de las mutaciones adaptativas que ocurren en respuesta a los agentes selectivos no letales (22, 23).

Entre la panoplia de organismos fotosintetizadores del plancton podemos encontrar desde primitivos procariotas como las cianobacterias hasta modernos eucariotas como clorofíceas o diatomeas y desde habitantes de ambientes tan extremos como el Río Tinto (que se utiliza como un modelo de estudio de exobiología) hasta fitoplancton oceánico viviendo en un ambiente muy poco variable. La pregunta clave es ¿Qué mecanismo les permitirá adaptarse al cambio global de origen antropogénico?

2.10. Obteniendo algunas respuestas

Creemos que la clave para entender los complejos mecanismos que permiten la adaptación de los organismos fitoplanctónicos al cambio ambiental podría comprenderse en buena parte siguiendo un estudio a diferentes niveles:

1º Dentro de ciertos límites, los microorganismos fitoplanctónicos podrían enfrentarse al cambio ambiental (p.e. un contaminante tóxico) mediante un proceso de aclimatación fisiológica, basado principalmente en la modificación de la expresión de sus genes.

2º Superados estos límites fisiológicos, los organismos fitoplanctónicos solo podrían adaptarse a un agente selectivo adverso (p.e. un contaminante tóxico) mediante la aparición de nuevas mutaciones que les confieran resistencia. Conocer

el mecanismo por el cual aparecen estas mutaciones que confieren resistencia (espontáneamente por azar antes de la exposición al agente tóxico versus inducidas de algún modo por el agente tóxico) es la clave para entender la adaptación de estos organismos fitoplanctónicos, ya que la evolución adaptativa depende del origen de nuevas mutaciones (18). Sorprendentemente apenas hay estudios (ni en organismos fitoplanctónicos ni en cualquier otro tipo de microorganismos) que analicen los mecanismos por los que aparecen las nuevas mutaciones adaptativas (p.e. las que confieren resistencia a un tóxico) ni que establezcan conexiones experimentales directas entre las tasa de aparición de estas mutaciones favorables y el proceso de adaptación, debido a las numerosas dificultades tanto prácticas como teóricas que se presentan a la hora de abordar el problema (revisado por Sniegowsky (18)).

3º Además parece relevante conocer cual es el papel que juegan (y jugarán) la adaptación, el azar y la historia en la manera con que los organismos fitoplanctónicos se enfrentan al cambio global. A este nivel una serie de interesantes experimentos de evolución rápida con bacterias contribuyen de manera esencial a clarificar la cuestión (24).

En este sentido durante los últimos 7 años hemos estudiado la adaptación de diversas especies de organismos fitoplanctónicos (tanto cianobacterias como microalgas eucariotas de distintos grupos funcionales -continentales, costeras, oceánicas-) al cambio global, utilizando dos modelos experimentales interesantes: El primero de ellos consiste en estudiar la adaptación de estos organismos fitoplanctónicos a contaminantes ambientales (tanto contaminantes antropogénicos de nueva síntesis como herbicidas, TNT, antibióticos..., como contaminantes presentes en toda la historia de la Tierra como cobre, cromo,...). El segundo consiste en analizar los mecanismos por los cuales las especies de fitoplancton neutrófilas son capaces de adaptarse rápidamente a ambientes naturales extremos (p.e. el Río Tinto, aguas termales,...). Complementariamente también investigamos los mecanismos que permiten la adaptación del fitoplancton a dos importantes parámetros del cambio global antropogénico: el incremento de temperatura y la eutrofización.

Para ello se emplearon diversas metodologías: en primer lugar el estudio de los límites de la aclimatación fisiológica se llevó a la práctica mediante estudios de dosis-efecto en los que se valoró el daño que concentraciones crecientes de tóxicos produjeron a los organismos fitoplanctónicos, tanto sobre diversos parámetros de la fotosíntesis como de manera especial sobre los componentes de eficacia biológica, principalmente sobre el parámetro malthusiano de la fitness (25, 26). Para estudiar los mecanismos genéticos que permiten la adaptación una vez superados los límites de la aclimatación fisiológica, empleamos una modificación del tradicional análisis de fluctuación de Luria-Delbruck, que nos permitió conocer no solo el modo de aparición de las mutaciones que confieren adaptación sino también sus tasas de mutación (27, 28). Además averiguamos la eficacia biológica de los mutantes adaptativos (componente wrightiano de la fitness) y el modo en el que se mantienen en las poblaciones mediante un equilibrio mutación-selección, empleando una serie de procedimientos de genética de poblaciones adaptados a organismos fitoplanctónicos (29, 30). Adaptamos los procedimientos de análisis de poblaciones ancestrales *versus* poblaciones derivadas de Lensky a las microalgas, para averiguar qué papel desempeñaba el azar, la adaptación y la historia en la

evolución rápida de organismos fitoplanctónicos en condiciones de incremento de la temperatura y la eutrofización (31). Por último empleamos procedimientos de “trinquete” que maximizan a la vez la aparición de mutantes y la selección direccional sobre ellos (y que empleamos a menudo en investigación aplicada, p.e. patente PCT/ES2008000465) para averiguar cuál es la máxima capacidad de adaptación al cambio global de los distintos grupos funcionales de organismos fitoplanctónicos.

Este conjunto de estudios generó una serie de sorprendentes resultados:

En primer lugar la capacidad de aclimatación fisiológica de los organismos fitoplanctónicos frente a contaminantes ambientales resultó ser bastante limitada. En general bastan dosis relativamente bajas de antibióticos, herbicidas, metales pesados u otros contaminantes antropogénicos para que en muy poco tiempo se inhiba totalmente la fotosíntesis y se impida su proliferación, produciéndose la muerte celular poco tiempo después (Tabla 1).

Análogamente, la aclimatación fisiológica no permitió adaptarse a casi ninguno de los múltiples ambientes extremos estudiados (la mayoría de las aguas extremas estudiadas contienen grandes concentraciones de metales pesados y un pH muy ácido). Tras analizar numerosas aguas ácidas así como aguas procedentes de zonas de fuerte actividad geotérmica de diversas partes del mundo, comprobamos que la mayoría de estas aguas inmediatamente inhiben la fotosíntesis y el crecimiento celular matando rápidamente a los organismos fitoplanctónicos (Tabla 2).

Tabla 1. Ejemplos de límites de la aclimatación fisiológica (analizados mediante estudios de dosis-efecto) de distintas especies de organismos fitoplanctónicos frente a diversos contaminantes antropogénicos.

Especie	División	Agente Selectivo	Dosis Letal	Fuente
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	DCMU (herbicida)	10 µMol	(27)
<i>Pseudanabaena planctónica</i>	Cyanoprokariota	DCMU (herbicida)	10 µMol	(28)
<i>Pseudanabaena planctónica</i>	Cyanoprokariota	Eritromicina (antibiótico)	10 µg ml ⁻¹	(28)
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Chlorophyta	DCMU (herbicida)	10 µMol	(27)
<i>Scenedesmus spp.</i>	Chlorophyta	TNT (explosivo muy tóxico)	28 µg ml ⁻¹	(27)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	TNT (explosivo muy tóxico))	5 µg ml ⁻¹	(25)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Cyanoprokariota	Sulfato de cobre	5.8 µMol	(25)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Cyanoprokariota	Glyphosate (herbicida)	60 µg ml ⁻¹	(32)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Dodecyethyl dimetil-amonim bromide	21 µg ml ⁻¹	(33)
<i>Scenedesmus spp.</i>	Chlorophyta	Dodecyethyl dimetil-amonim bromide	118 µg ml ⁻¹	(33)

Así la limitada capacidad de aclimatación fisiológica que muestran la mayoría de los organismos fitoplanctónicos (incluso los más resistentes) no parece suficiente ni para conseguir que estos microorganismos se adapten a contaminantes de origen antropogénico, ni para explicar como consiguieron muchos de ellos adaptarse a proliferar en ambientes naturales extremos.

Tabla 2. Ejemplos de límites de la aclimatación fisiológica en diversos ambientes naturales extremos.

Especie	División	Ambiente extremo	¿Consiguen adaptación fisiológica?	Fuente
<i>Scenedesmus intermedius</i>	Chlorophyta	Vertido tóxico de lodos de Aznalcollar	No	(29)
<i>Spirogyra insignis</i>	Conjugatophyta	Aguas sulfurosas de La Hedionda	No	(34)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Río Tinto (ácido + metales pesados)	No	(35)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Cyanoprokariota	Río Tinto (ácido + metales pesados)	No	(35)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Mynydd Parys (UK) (ácido + metales pesados)	No	(36)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Río Agrio (ácido + metales pesados)	No	(37)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Bagno Vignoni (Italia) (aguas termales)	Sí	(38)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Amiana Marni (Italia) (aguas termales)	No	(38)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Infierno Sujo (Italia) (aguas termales)	No	(38)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Puzzoli (Italia) (aguas termales)	No	(38)
<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	Chlorophyta	Doña Sara (Argentina) (aguas termales)	Sí	(38)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Cyanoprokariota	Bagno Vignoni (Italia) (aguas termales)	Sí	(38)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Cyanoprokariota	Infierno Sujo (Italia) (aguas termales)	No	(38)
<i>Microcystis aeruginosa</i>	Cyanoprokariota	Puzzoli (Italia) (aguas termales)	No	(38)

La aclimatación fisiológica no puede explicar la adaptación de organismos fitoplanctónicos ni a contaminantes antropogénicos ni a ambientes naturales extremos (en los que a menudo proliferan especies de fitoplancton). Por tanto deben existir mecanismos genéticos que expliquen estas adaptaciones. En realidad, la mayoría de los organismos fitoplanctónicos (y en especial especies de clorofíceas) son capaces de adaptarse tanto a contaminantes ambientales de origen antropogénico (Tabla 3) como a ambientes naturales extremos (Tabla 4) mediante un sencillo mecanismo genético de adaptación: la aparición de mutantes que les confieren resistencia. Sorprendentemente, la adaptación a estas condiciones adversas que superan con mucho sus límites de aclimatación fisiológica se produce casi siempre como resultado de una sola mutación que afecta a un solo locus. Además estas mutaciones que confieren resistencia siempre aparecen espontáneamente por azar y durante la fase de proliferación anterior a que los organismos se vean expuestos al agente selectivo, bien sea un contaminante antropogénico, bien un agua procedente de ambientes extremos.

Dado que estos raros mutantes que confieren resistencia aparecen espontáneamente antes de la exposición al agente selectivo (bien sea un contaminante antropogénico, bien sean aguas extremas) a tasas del orden de 10^{-6} a 10^{-8} mutantes por división celular (Tabla 3; Tabla 4), el siguiente paso es averiguar como se mantienen en las poblaciones de estos microorganismos antes de la exposición al agente selectivo. Comprobamos que en ausencia del agente selectivo, estos mutantes resistentes presentan menor eficiencia fotosintética, así como una menor tasa de reproducción que los genotipos salvajes sensibles. Por tanto presentan una eficacia biológica menor, lo que hace que en ausencia del agente selectivo (esto es cuando crecen en ambientes “normales” no contaminados ni extremos) sean eliminados más pronto o más tarde por efecto de la selección natural. Sin embargo como la mutación que permite aparecer organismos resistentes es recurrente, en las poblaciones de organismos fitoplanctónicos se producirá un equilibrio entre los nuevos mutantes resistentes que están apareciendo recurrentemente por mutación espontánea y los mutantes eliminados continuamente por efecto de la selección natural. Se llega así a un equilibrio en las poblaciones de organismos fitoplanctónicos en el que podemos encontrar del orden de un mutante resistente aproximadamente por cada millón de genotipos salvajes sensibles (Tabla 3, Tabla 4). Recordemos que las poblaciones de organismos fitoplanctónicos alcanzan tamaños ingentes. Así una reserva de un solo individuo resistente por cada millón, que pudiera parecer muy pequeña en una población por ejemplo de un mamífero amenazado, resulta ser una cantidad ingente para una población de organismos fitoplanctónicos.

Aparentemente, la simple aparición espontánea de mutantes resistentes y su mantenimiento en las poblaciones mediante un mecanismo de equilibrio mutación-selección parece asegurar que el fitoplancton resistirá sin problemas el cambio global más extremo. Esto parece fuera de toda duda, pero la pregunta fundamental (al menos desde nuestro punto de vista) es: ¿seguirá siendo la bomba biológica del fitoplancton uno de los principales mecanismos secuestradores del exceso de CO_2 atmosférico de origen antropogénico?

Existen una serie de indicios preocupantes que hacen pensar que la eficacia de la bomba biológica podría disminuir a medida que varíen las condiciones ambientales debido al cambio global: hasta la fecha las docenas de organismos

fitoplanctónicos resistentes de distintos grupos funcionales y taxonómicos que obtuvimos frente a decenas de contaminantes ambientales, incremento de acidez o temperaturas elevadas siempre mostraron un rendimiento cuántico de la fotosíntesis mucho menor que los genotipos sensibles.

En nuestros estudios más recientes estamos analizando la adaptación del fitoplancton a un incremento conjunto de temperatura y de eutrofización (31). En trabajos todavía no publicados comprobamos que si bien el fitoplancton es capaz de adaptarse a este cambio global mediante la selección de nuevos mutantes, aparecen una serie de resultados indeseables: la eficiencia fotosintética de los organismos que consiguen adaptarse disminuye (especialmente en el fitoplancton oceánico) y entre los organismos que mejor se adaptan a este cambio están los dinoflagelados formadores de las mareas rojas (tan dañinas para la acuicultura y pesquerías) y las cianobacterias continentales productoras de toxinas. Estos dos indicios experimentales, por un lado la pérdida de eficacia fotosintética y por otro la mayor facilidad de adaptación en organismos "HABs" (Harmful Algal Blooms), pudieran ser la explicación de dos fenómenos preocupantes de los que parecen encontrarse cada vez más indicios: una ligera pérdida de la fotosíntesis oceánica total y un gran incremento en la proliferación de mareas rojas y proliferaciones de cianobacterias tóxicas.

Recientemente investigamos si existe una capacidad diferencial de respuesta de los distintos grupos funcionales de organismos fitoplanctónicos en su capacidad de adaptación al forzamiento ambiental inducido por el hombre (40). Utilizamos un modelo que maximiza la presión de selección y la aparición de mutantes. Los resultados son relevantes: el fitoplancton oceánico presenta una capacidad de adaptación muy pequeña, seguido por el fitoplancton simbiótico de corales. En cambio el fitoplancton continental y costero es el que presenta mayor capacidad de adaptación. Sin embargo, el océano abierto ocupa la mayor parte de la superficie del planeta. El que sus habitantes sean los que presentan menor capacidad de adaptación al forzamiento ambiental antropogénico, no parece ser un dato halagüeño.

Por el momento nos encontramos lejos de poder dar respuestas seguras. Así las palabras de Paul Erlich que sirvieron de colofón al "Colloquium on the Future of Evolution" de la National Academic Science USA tienen en este sentido su máxima validez: *"More investigation is needed to make sound predictions about the future, and to determine actions to mitigate the biodiversity crisis"* (3). Si no somos capaces, podría ser que la ecuación de Drake¹ resultara cierta.

¹ Frank Drake calculó en su famosa ecuación el posible número de civilizaciones tecnológicas extraterrestres capaces de construir radiotelescopios que podría existir (tirando mucho por lo bajo). Su número era tan elevado que los científicos del programa SETI (que buscan inteligencia extraterrestre mediante radiotelescopios) se extrañaron de no encontrar ninguna. Entonces Drake introdujo un nuevo término en su ecuación: desde el momento en que una especie construye un radiotelescopio apenas le quedan unas décadas antes de que su influencia en el planeta la destruya. Ojalá se equivoque.

Tabla 3. Ejemplo de tasas de mutación (expresada en mutantes por división celular), coeficientes de selección contra el mutante resistente (s) y frecuencia a la que se mantienen en equilibrio mutación-selección los alelos resistentes en los ambientes sin contaminación. Valores extraídos de (25, 27, 28, 30, 38, 39).

Contaminante	Especie	Tasa de mutación	Coefficiente de selección	Frecuencia del mutante resistente
DCMU (herbicida)	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	2.1×10^{-6}	0.46	2.1×10^{-3}
DCMU	<i>Pseudanabaena planktonica</i>	2.4×10^{-6}	0.84	1.6×10^{-3}
DCMU	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	3.6×10^{-6}	0.80	2.1×10^{-3}
Glyphosate (herbicida)	<i>Microcystis aeruginosa</i>	3.6×10^{-7}	0.83	6.5×10^{-4}
Erythromycina antibiótico	<i>Pseudanabaena planktonica</i>	2.1×10^{-6}	0.82	1.6×10^{-3}
TNT (explosivo muy tóxico)	<i>Scenedesmus sp</i>	8.2×10^{-6}	0.83	3.1×10^{-3}
TNT (explosivo muy tóxico)	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	1.4×10^{-5}	0.40	5.9×10^{-3}
Sulfato de cobre	<i>Microcystis aeruginosa</i>	1.7×10^{-6}	0.76	1.5×10^{-3}

Tabla 4. Ejemplo de tasas de mutación para resistencia a ambientes naturales extremos (expresada en mutantes por división celular), coeficientes de selección contra el mutante resistente (s) y frecuencia a la que se mantienen en equilibrio mutación-selección los alelos resistentes. Valores extraídos de (35-38).

Aguas extremas	Especie	Tasa de mutación	Coefficiente de seleccion	Frecuencia del mutante resistente
Amiana Marmi (Italia)	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	8.5×10^{-6}	0.73	1.2×10^{-5}
Amiana Marmi (Italia)	<i>Microcystis aeruginosa</i>	2.7×10^{-6}	0.92	2.9×10^{-6}
Pienza (Italia)	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	2.0×10^{-6}	0.85	2.4×10^{-6}
Aguas Calientes (Argentina)	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	1.3×10^{-5}	0.89	1.5×10^{-5}
Los Tachos (Argentina)	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	4.2×10^{-6}	0.85	4.9×10^{-6}
Los Tachos (Argentina)	<i>Microcystis aeruginosa</i>	7.9×10^{-6}	0.86	9.2×10^{-6}
Río Tinto	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	1.4×10^{-6}	0.93	1.5×10^{-6}
Río Agrio	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	1.1×10^{-6}	0.95	1.2×10^{-6}
Mynydd Parys	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i>	1.6×10^{-6}	0.86	1.9×10^{-6}

3. CONCLUSIONES

3.1. Cada vez se acumulan más indicios sobre el modo en que diversas actividades humanas (quema de combustibles fósiles, síntesis de Haber...) están alterando la biosfera (eutrofización, calentamiento, fragmentación de hábitats..), produciendo un rápido cambio global, que está llevando a una grave crisis de biodiversidad (conocida como la 6ª gran extinción). Especialmente, la quema de combustibles fósiles ha liberado 450.000 megatoneladas de CO₂ a la atmósfera desde la revolución industrial, invirtiendo una tendencia sostenida probablemente durante los últimos 1.000 millones de años en los que la biosfera ha ido secuestrando CO₂ atmosférico mediante la fotosíntesis y acumulándolo en forma de carbón, petróleo...

3.2. Al menos la mitad del CO₂ liberado a la atmósfera desde la revolución industrial, ya ha sido “secuestrado” por el océano mediante diversos mecanismos entre los que destaca la llamada “bomba biológica” consistente en la captación fotosintética del CO₂ por los organismos fitoplanctónicos y su posterior transporte hasta el fondo marino a lo largo de la cadena trófica.

3.3. La captación del CO₂ atmosférico en el mar es muy heterogénea con algunas zonas que son un sumidero muy importante y otras zonas muy ineficaces. Sin embargo el destino final de esta captación del CO₂ (y por tanto en gran medida el destino de nuestro planeta) va a depender en buena parte de la capacidad que tengan los organismos fitoplanctónicos para seguir captando CO₂ al presente ritmo, incrementarlo o reducirlo.

3.4. Hay numerosos indicios de que el cambio global antropogénico está afectando al conjunto de los organismos fitoplanctónicos. Algunas consecuencias de las actividades humanas como la progresiva eutrofización contribuyen a incrementar la captación de CO₂ atmosférico, mientras que otras (como la contaminación la acidificación o el calentamiento) contribuyen a reducir esta captación. En estos tiempos de cambio rápido, el fitoplancton tiene que ser capaz de adaptarse al ritmo acelerado de los acontecimientos. En la medida que lo consigan la captación de CO₂ desde la atmósfera mediante la bomba biológica seguirá a un ritmo fuerte minimizando las consecuencias ambientales de la quema de combustibles fósiles.

3.5. Dentro de ciertos límites los organismos fitoplanctónicos consiguen aclimatarse fisiológicamente a este cambio. Superados estos límites tan solo se adaptan por mecanismos genéticos que confieren resistencia. Aparentemente el principal mecanismo es la aparición de nuevos mutantes resistentes a los efectos adversos de contaminantes, acidez, incremento de temperatura... Estos mutantes aparecen de forma espontánea por azar y a muy baja frecuencia sin que los agentes selectivos (contaminantes, bajo pH...) favorezcan para nada su aparición. Se mantienen en las poblaciones fitoplanctónicas a bajo número y aseguran la supervivencia de estos organismos. Sin embargo estos mutantes resistentes presentan una eficiencia fotosintética mucho menor que los genotipos sensibles (y también una menor tasa de proliferación), lo que podría reducir en un futuro la captación de CO₂ atmosférico por el océano. Además, las especies que parecen adaptarse mejor a este cambio global son las especies más dañinas, productoras de mareas rojas, proliferaciones masivas y toxicidad.

4. AGRADECIMIENTOS

La Dra. Emma Huertas mejoró significativamente este trabajo con sus ideas.

5. REFERENCIAS

1. Palumbi, S. R. (2001) Humans as world's greatest evolutionary force. *Science*. 293: 1786-1790.
2. Crutzen, P. J. & Stoermer, E. F. (2000) The Anthropocene. IGBP Newsletter 41, pp 12.
3. Ehrlich P. R. (2001) Intervening in evolution: ethics and actions. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 98: 5477-80.
4. Myers, N. & Knoll, A. H. (2001) The biotic crisis and the future of evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 98: 5389-5392.
5. Woodruff, D.S. (2001) Declines of biomes and biotas and the future of evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 98: 5471-5476.
6. Gore, A. (2007) Una verdad incómoda. La crisis planetaria del calentamiento global y cómo afrontarla. Editorial Gedisa. Barcelona.
7. Lovelock, J. (2006) La venganza de la Tierra: La teoría de Gaia y el futuro de la humanidad. Editorial Planeta. Barcelona.
8. Flannery, T. (2006) La amenaza del cambio climático. Historia y futuro. Ed. Taurus-Santillana. Madrid.
9. Weisman, A. (2007) El mundo sin nosotros. Random House Mondadori Ed. Barcelona.
10. Sagan, D. (1995) Biosferas. Metamorfosis del planeta Tierra. Alianza Editorial. Madrid.
11. Lovelock, J. (1983) Gaia una nueva visión de la vida sobre la Tierra. Hermann Blume Ediciones. Barcelona.
12. Sabine, C. L., Feely, R. A., Gruber, N., Key, R. M., Lee, K., Bullister, J. L., Wanninkhof, R., Wong, C. S., Wallace, D. W., Tilbrook, B., Millero, F. J., Peng, T. H., Kozyr, A., Ono, T. & Rios, A. F. (2004) The oceanic sink for anthropogenic CO₂. *Science*. 305: 367-371.
13. Bates, N. R. & Peters, A. J. (2007) The contribution of atmospheric acid deposition to ocean acidification in the subtropical North Atlantic Ocean. *Marine Chemistry*. 107: 547-558.
14. Huertas, I. E., Navarro, G., Rodríguez-Gálvez, S. & Lubian, L. M. (2006) Temporal patterns of carbon dioxide in relation to hydrological conditions and primary production in the northeastern shelf of the Gulf of Cadiz (SW Spain). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 53: 1344-1362.
15. Navarro, G. & Ruiz, J. (2006) Spatial and temporal variability of phytoplankton in the Gulf of Cadiz through remote sensing images. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 53: 1241-1260.
16. Margalef, R. & Estrada, M. (1980) On upwelling eutrophic lakes the primitive biosphere and biological membranes. In: Richards, F. A. (ed.). *Coastal Upwelling*. Am. Geophys. Union. Washington D. C. pp. 522-529.
17. García, M & Losada, M. (1983) Conversión biológica de la energía solar. *Mundo Científico*. 26: 616-632.
18. Sniegowsky, P. D. (2005) Linking mutation to adaptation: overcoming stress at the spa. *New Phytologist*. 166: 360-362.
19. Costas, E. (1990) Genetic variability in growth rates in marine Dinoflagellates. *Genetica*. 83: 99-102.
20. Gould, S. J. (2002) *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press. Cambridge Massachussets.
21. Lenski, R. E. & Sniegowsky, P. D. (1995) "Adaptative mutation": the debate goes on. *Science*. 269: 285-288.
22. Cairns, J., Overbaugh, J. & Miller, J. H. (1988) The origin of mutants. *Nature*. 335: 142-145.
23. Foster, P. L. (2000) Adaptative mutation: implications for evolution. *Bioessays*. 22: 1067-1074.
24. Travisano, M., Mongold, J. A., Bennet, A. F. & Lenski, R. E. (1995) Experimental tests of the roles of adaptation, chance, and history in evolution. *Science*. 267:87-90.
25. García-Villada, L., López-Rodas, V., Bañares, E., Flores-Moya, A. & Costas, E. (2002) Evolution of microalgae in highly stressing environments: an experimental model analyzing the rapid adaptation of *Dictyosphaerium chlorelloides* (Chlorophyceae) from sensitivity to resistance against 2,4,6-trinitrotoluene (TNT) by rare preselective mutation. *Journal of Phycology*. 38: 1074-1081.

26. Altamirano, M., García-Villada, L., Agrelo, M., Sánchez, L., Martín-Otero, L., Flores-Moya, A., López-Rodas, V. & Costas, E. (2004) A novel approach to improve specificity of algal biosensor using wild-type and resistant mutants: an application to detect TNT. *Biosensors and Bioelectronics*. 19: 1319-1323.
27. Costas, E., Carrillo, E., Ferrero, L. M., Agrelo, M., García-Villada, L., Juste, J. & López-Rodas, V. (2001) Mutation of algae from sensitivity to resistance against environmental selective agents: the ecological genetics of *Dictyosphaerium chlorelloides* (Chlorophyceae) under lethal doses of 3-(3,4-dichlorophenyl)-1,1 dimethylurea herbicide. *Phycologia*. 40: 391-398.
28. López-Rodas, V., Agrelo, M., Carrillo, E., Ferrero, L., Larrauri, A., Martín-Otero, L. & Costas, E. (2001) Resistance of microalgae to modern water contaminants as the result of rare spontaneous mutations. *Eur. J. Phycol.* 36: 179-190.
29. Baos, R., García-Villada, L., Agrelo, M., López-Rodas, V., Hiraldo, F. & Costas, E. (2002) Short-Term adaptation of microalgae in highly stressful environments: an experimental model analysing the resistance of *Scenedesmus intermedius* (Chlorophyceae) to the heavy metals mixture from the Aznalcollar mine spill. *Eur. J. Phycol.* 37: 593-600.
30. García-Villada, L., Rico, M., Altamirano, M., Sánchez, L., López-Rodas, V. & Costas, E. (2004) Occurrence of copper resistant mutants in the toxic cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*: characterization and future implications in the use of copper sulphate as algicide. *Water Research*. 38: 2207-2213.
31. Flores-Moya, A., Costas, E. & López Rodas, V. (2008) Roles of adaptation, chance and history in the evolution of the dinoflagellate *Prorocentrum triestinum* under simulated global change conditions. *Naturwissenschaften*. 95: 697-703.
32. López Rodas, V., Flores-Moya, A., Maneiro, E., Perdigones, N., Marvá, F., García, M. E. & Costas, E. (2007) Resistance to glyphosate in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as result of preselective mutations. *Evolutionary Ecology*. 21: 535-547.
33. Sánchez-Fortún, S., Marvá, F., D'Ors, A. & Costas, E. (2008) Inhibition of growth and photosynthesis of selected green microalgae as tools to evaluate toxicity of dodecylethyl-dimethyl-ammonium bromide. *Ecotoxicology*. 17: 229-234.
34. Flores-Moya, A., Costas, E., Bañares-España, E., García-Villada, L., Altamirano, M. & López-Rodas, V. (2005) Adaptation of *Spirogyra insignis* (Chlorophyta) to an extreme natural environment (sulphureous waters) through pre-selective mutations. *New Phytologist*. 166: 655-661.
35. Costas, E., Flores-Moya, A., Perdigones, N., Maneiro, E., Blanco, J. L., García, M. E. & López Rodas, V. (2007) How eukaryotic algae can adapt to the Spain's Rio Tinto: A neo-Darwinian proposal for rapid adaptation to an extremely hostile ecosystem. *New Phytol.* 175: 334-339.
36. López-Rodas, V., Marvá, F., Costas, E. & Flores-Moya, A. (2008) Microalgal diversity in the stressful acidic, metal-rich mine waters from Mynydd Parys (N Wales, UK) could be due to selection of preselective mutants. *Environmental Experimental Botany*. 64: 43-48.
37. López-Rodas, V., Marvá, F., Rouco, M., Costas, E. & Flores-Moya, A. (2008) Adaptation of the chlorophycean *Dictyosphaerium chlorelloides* to the stressful acidic, mine metal-rich waters from Aguas Agrias Stream (SW Spain) as result of pre-selective mutations. *Chemosphere (in press)*. doi: 10.1016/j.chemosphere.2008.04.009
38. Costas, E., Flores-Moya, A. & López-Rodas, V. (2008) Rapid adaptation of algae to extreme environments (geothermal waters) by single mutation allows "Noah's Arks" for photosynthesizers during the Neoproterozoic "snowball Earth"? *New Phytol.* 180: 922-932.
39. López-Rodas, V., Flores-Moya, A., Maneiro, E., Perdigones, N., Marvá, F., García, M. E. & Costas, E. (2007) Resistance to glyphosate in the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as result of preselective mutations. *Evol. Ecol.* 21: 535-547.
40. Huertas, I. E., Rouco, M., López-Rodas, V. & Costas, E. (2010) Estimating the capability of different phytoplankton groups to adapt to contamination: herbicides will affect phytoplankton species differently. *New Phytologist*. 188: 478-487.