

Evolución de la nitrogenasa:

Nutrientes para alimentar a un mundo con hambre.

Papá, ¿cómo somos capaces de producir comida suficiente para alimentar a tanta gente?



Crédito de la imagen: Peggy Greb, United States Department of Agriculture (USDA)-Agriculture Research Service.

Una gran variedad de **granos de cereales** y sus productos (pan, gachas, trigo) sustentan a la población humana mundial. Cereales, como los de la imagen, aportan casi el 80% de las proteínas y el 50% de las calorías que consumen los seres humanos y el ganado en todo el mundo. Identificar, comprender y superar las limitaciones en la producción de alimentos podría aliviar la malnutrición y el hambre.

Eric S. Boyd, Daniel R. Colman y Rachel L. Spietz

Departamento de Microbiología y Biología Celular, Universidad Estatal de Montana, Bozeman, Montana, EE.UU.

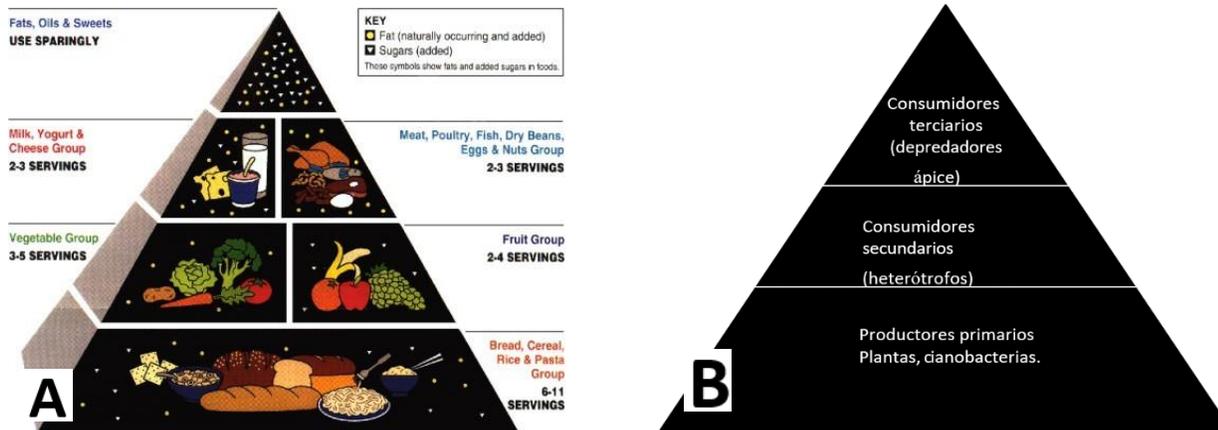
Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

Sinopsis

Todos los organismos vivos necesitan, como mínimo, 1) energía para realizar su trabajo y 2) nutrientes para construir y mantener sus componentes celulares, incluidas las proteínas, los lípidos y los ácidos nucleicos. Esto es cierto no sólo para los organismos con los que estamos familiarizados, como las plantas y los animales (dominio Eukarya), sino también para los organismos unicelulares menos familiares que pertenecen a los dominios Bacteria y Archaea. Los seres humanos obtenemos energía para trabajar y utilizamos nutrientes para construir y mantener nuestro cuerpo (que está formado por células) a través de los alimentos que ingerimos, aunque en algunos casos complementamos nuestra dieta con vitaminas u otros compuestos que nos ayudan a cubrir nuestras necesidades nutricionales cuando nuestra dieta es insuficiente. Casi todos los alimentos que consumimos proceden de plantas. Esto incluye el maíz, el trigo, el arroz, las judías, la avena y otros cereales. Es interesante señalar que esto también incluye la carne, los huevos, el pescado y otras fuentes de alimentos que podemos comer, ya que la producción de estas fuentes de alimentos requiere el consumo de plantas y/o su biomasa. Por ejemplo, las gallinas comen granos vegetales y producen huevos a partir de estos granos. Del mismo modo, muchos peces comen invertebrados que se sustentan comiendo algas o cianobacterias, estas últimas pueden considerarse plantas microbianas. Esto se denomina estructura trófica, o reparto de biomasa entre los distintos organismos componentes de un ecosistema.

Las plantas, las algas y las cianobacterias obtienen energía para crecer absorbiendo la radiación solar (luz). Utilizan esta energía solar, junto con el agua, para convertir el gas dióxido de carbono (CO_2) de la atmósfera en carbono orgánico en forma de hidratos de carbono, o azúcares, lípidos y proteínas mediante un proceso conocido como fotosíntesis. Curiosamente, los organismos fotosintéticos obtienen la mayoría de los demás nutrientes que necesitan para construir y mantener los componentes celulares de su entorno local (por ejemplo, los suelos, en el caso de las plantas). Sin embargo, muchos de los nutrientes que estos organismos obtienen de su entorno local son puestos a su disposición por Bacterias y Archaea. En otras palabras, los organismos fotosintéticos dependen de las actividades de las bacterias y las arqueas para obtener nutrientes. Esto es especialmente cierto en el caso de las plantas. Dado que los seres humanos (y otros animales) dependen de las plantas como fuentes de energía y nutrientes, nosotros también dependemos en última instancia de las actividades de las Bacterias y las Archaea para obtener nutrientes esenciales. Un nutriente clave que toda forma de vida necesita es el nitrógeno (N). La forma más abundante de N en la Tierra es el gas dinitrógeno (N_2) que constituye el 79% de nuestra atmósfera. Sin embargo, esta forma abundante de N no es biodisponible para las plantas, los animales o los seres humanos, lo que significa que no pueden absorber el N como nutriente cuando está en forma de N_2 . Podría decirse que una de las enzimas más importantes que han evolucionado en la Tierra es la nitrogenasa. La nitrogenasa convierte el N_2 en formas biodisponibles de N que sustentan todas las formas de vida en la Tierra.

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

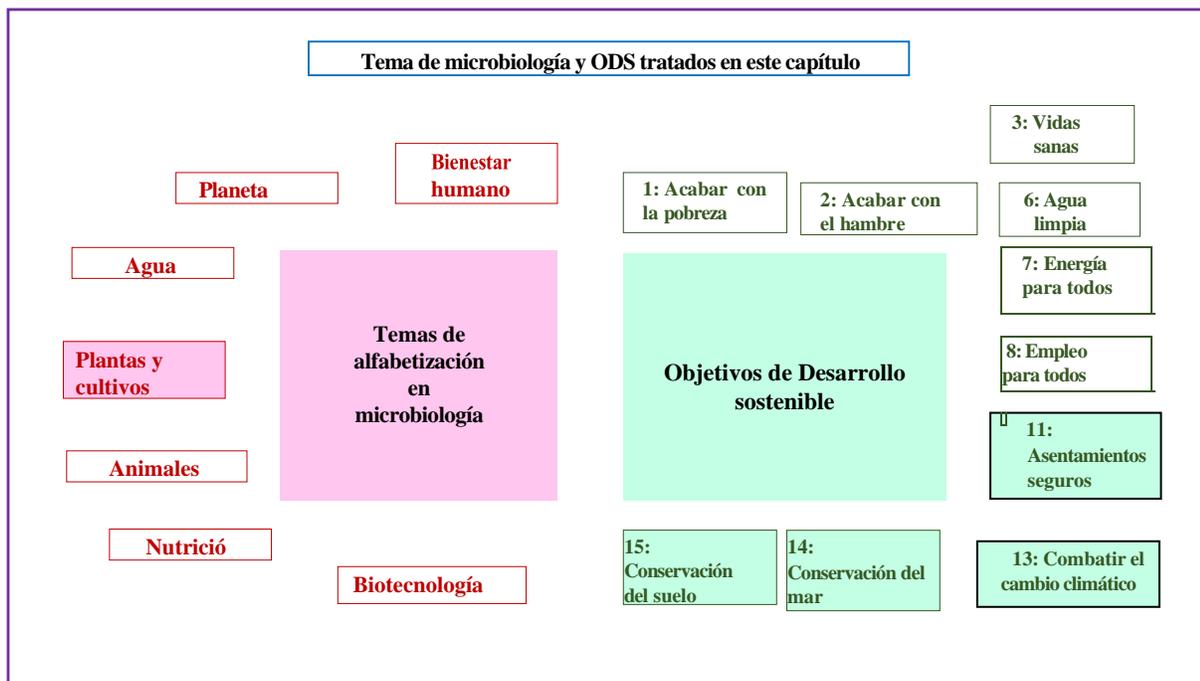


A. La **pirámide de los alimentos** representa las raciones de los distintos tipos de alimentos que se recomienda consumir diariamente a los seres humanos. Se recomienda consumir los alimentos de la base de la pirámide (pan, cereales, arroz, pasta, verduras y frutas) en mayor proporción que los de la parte superior (leche, yogur, queso, carne, pescado, legumbres secas, huevos y frutos secos). Las grasas, los aceites y los dulces deben consumirse con moderación. Hay que tener en cuenta que los alimentos de la base de la pirámide son plantas o biomasa vegetal (cereales), mientras que los de la cúspide suelen ser de origen animal. También se puede considerar que la pirámide alimentaria representa la **estructura trófica** de los ecosistemas naturales, en los que las plantas, gracias a la fotosíntesis, proporcionan energía y nutrientes a los niveles tróficos superiores, que comprenden a los animales, incluidos los seres humanos. Crédito de la imagen: USDA. **B.** Una estructura trófica simplificada de ecosistemas apoyados por la fotosíntesis muestra que la base de la pirámide comprende productores primarios cuya biomasa sustenta una cantidad ligeramente menor de biomasa (porción más pequeña de la pirámide) en forma de consumidores secundarios (por ejemplo, vacas, cerdos, ciervos) que a su vez pueden sustentar una cantidad menor de biomasa de consumidores terciarios o depredadores ápice (por ejemplo, leones, humanos, osos). Los consumidores terciarios también pueden ser **omnívoros**, es decir, organismos que consumen biomasa de productores primarios y consumidores secundarios. Los humanos son un ejemplo de organismos omnívoros, en los que un individuo puede comer pan (hecho de granos vegetales) o huevos producidos por gallinas (consumidoras secundarias de granos vegetales).

La microbiología y el contexto social

La microbiología: grupos tróficos, redes alimentarias y niveles tróficos, nitrógeno, evolución, nitrógeno, cofactores metálicos de las enzimas, sensibilidad al oxígeno de las enzimas, eutrofización. *Y, periféricamente para completar el argumento:* Proceso Haber-Bosch para la reducción del nitrógeno. *Cuestiones de sostenibilidad:* pobreza, hambre, salud, ciudades sostenibles, acción por el clima, conservación del agua y el suelo.

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez



Nitrogenasa: La enzima y sus huéspedes microbianos

1. **La nutrición.** Antes de empezar a discutir el papel de la enzima microbiana nitrogenasa en la nutrición global, demos un paso atrás y repasemos lo que constituye una célula. Las células están formadas por proteínas, lípidos y ácidos nucleicos, entre otros componentes. Estas **biomoléculas** están formadas principalmente por carbono (C), oxígeno (O), hidrógeno (H), nitrógeno (N) y fósforo (P). Los organismos obtienen la mayor parte de su O y H asimilando agua (H₂O), una de las muchas razones por las que plantas y animales necesitan este compuesto. Sin embargo, son los otros elementos que componen la biomasa (C, N y P) los que nos ocupan aquí. Por término medio, el material celular tiene una proporción de C a N y P (C:N:P) de 106:16:1. Esto significa que por cada átomo de C, N y P que hay en la biomasa, hay un átomo de P. Esto significa que por cada átomo de P que necesita una célula, necesita 16 átomos de N y 106 átomos de C.

A la hora de pensar de dónde obtiene una célula estos elementos, resulta útil dividir las formas de vida en dos grupos: **autótrofos** y **heterótrofos**. Estos dos grupos se distinguen por el lugar de donde obtienen el C necesario para construir el material celular. Los organismos autótrofos obtienen su C a través de la fotosíntesis, mientras que los organismos heterótrofos lo obtienen consumiendo el C producido por los autótrofos. También hay organismos autótrofos que no dependen de la luz, denominados quimioautótrofos, pero como sólo aportan aproximadamente <1% del C orgánico producido en la Tierra hoy en día, no se tratarán más en este artículo. Las cianobacterias (dominio Bacteria), las algas (dominio Eukarya) y las plantas (dominio Eukarya) son autótrofos. Los heterótrofos, incluidos los animales, los invertebrados y los humanos, son comunes entre los miembros de Bacteria, Archaea y Eukarya y todos

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

dependen de los autótrofos. Por este motivo, los autótrofos suelen considerarse **especies clave** o especies cuyas actividades tienen un efecto desproporcionado en el funcionamiento de un ecosistema.

Anteriormente, hemos hablado de las diferencias en la forma en que los autótrofos y los heterótrofos obtienen su C. Ahora vamos a hablar de las formas generales en que estos grupos de organismos obtienen N, posiblemente el elemento cuya disponibilidad suele limitar la producción de plantas, cianobacterias y algas. Todas las formas de vida tienen una gran demanda de N, ya que es un componente de los aminoácidos (los componentes básicos de las proteínas) y los ácidos nucleicos (los componentes básicos del ADN y el ARN), que son dos componentes clave de las células.

La fuente más abundante de N en el planeta es el gas N_2 que, como ya se ha mencionado, constituye el 79% del aire que respiramos. Sin embargo, el N_2 es químicamente inerte y no es biodisponible para la vida. Primero debe convertirse (o fijarse) en una forma de N que la biología pueda utilizar. Tales formas incluyen la forma más oxidada de N, el nitrato (NO_3^-), y la forma más reducida de N, el amoníaco (NH_3). En el caso del NO_3^- , las células deben primero reducir químicamente este compuesto a NH_3 antes de que pueda ser asimilado y utilizado para satisfacer las demandas de N. Sin embargo, la reacción bioquímica para reducir el NO_3^- a NH_3 requiere energía y, por esta razón, el NH_3 es la forma preferida de N para Bacterias, Archaea y Eukarya.

Los animales y los humanos obtenemos N fijo de los alimentos que comemos, en particular de los ricos en proteínas. En esencia, comemos alimentos que contienen aminoácidos y ácidos nucleicos y la digestión de estos compuestos en nuestro tracto gastrointestinal libera el NH_3 que luego es absorbido por nuestras células. Dado que toda la nutrición de animales y plantas procede en última instancia de organismos autótrofos, nuestro interés se centra en cómo obtienen los autótrofos el NH_3 . Entonces, ¿cómo obtienen estos organismos el N del medio ambiente cuando la fuente más ampliamente disponible de N (N_2) no está disponible para ellos?

2. Biodisponibilidad del nitrógeno en la Tierra primitiva y origen de la nitrogenasa.

La vida microbiana surgió en la Tierra hace ~3.800 millones de años (Gya). Sin embargo, la fotosíntesis oxigénica (productora de oxígeno) no evolucionó hasta hace unos 2.800 millones de años (Gya) y pasaron otros 2.000 millones de años (Ga) antes de que evolucionaran las plantas terrestres (hace unos 800 millones de años (Mya)). Como ya se ha mencionado, en la Tierra actual la vida no fotosintética (llamada vida quimiosintética) representa ~<1% de la producción de carbono orgánico (producción primaria) del planeta. Entre 3,8 y 2,8 Gya, es razonable suponer que todos los ecosistemas de la Tierra eran similar o ligeramente menos productivos que los ecosistemas no fotosintéticos actuales, representando aproximadamente ~<1% de la productividad global actual. En esencia, sin organismos fotosintéticos oxigenados como las cianobacterias, las algas y las plantas, la Tierra sólo podría albergar una pequeña fracción de la vida actual. Sin embargo, la vida microbiana que existió en la Tierra entre 3,8 y 2,8 Gya aún habría necesitado una fuente de N biodisponible (es decir, NO_3^- o NH_3) para

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

apoyar la biosíntesis de proteínas y ácidos nucleicos. ¿Cuál era la fuente de N biodisponible para la vida microbiana durante esta época?

Los científicos saben desde hace tiempo que los rayos, que se forman debido a la descarga de energía electrostática en la atmósfera terrestre, pueden romper el triple enlace entre átomos de N ($\text{N}\equiv\text{N}$) en el N_2 permitiéndoles recombinarse con el O de la atmósfera para formar compuestos de N oxidados, como el NO^-3 . La Tierra primitiva era volcánicamente más activa que la Tierra actual, y los volcanes pueden desencadenar tormentas eléctricas, lo que sugiere que algunos NO^-3 podrían haber sido producidos por rayos que podrían haber apoyado las demandas microbianas de N en ese momento. Alternativamente, los minerales reducidos del manto y la corteza terrestre, cuando se exponen al N_2 a altas temperaturas, pueden promover la reducción del N_2 para formar NH_3 . En general, los científicos creen que estos procesos proporcionaron N biodisponible a las primeras formas de vida en la Tierra.



Caída de un rayo cerca del lago Wright Patman, Red River, Texas, EE.UU. La descarga de energía electrostática en forma de rayo puede romper el triple enlace ($\text{N}\equiv\text{N}$) del N_2 , lo que permite que los átomos de N se recombinen con los de O en la atmósfera terrestre para crear compuestos de N oxidado biodisponibles. Crédito de la imagen: Griffinstorm y se utiliza aquí bajo la licencia Creative Commons Attribution-Share Alike 4.0 International.

Sin embargo, el suministro de N biodisponible procedente de estas fuentes habría sido finito y es fácil imaginar que la vida microbiana explotó al máximo este suministro, haciendo que el N fuera el nutriente limitante para la biosfera. Entonces, 2,8 Gya, evolucionaron los organismos fotosintéticos oxigénicos, haciendo posible la expansión de la biosfera (eventualmente en 2 órdenes de magnitud) mediante el uso de un suministro de energía aparentemente interminable (es decir, el sol) para formar C orgánico. Sin embargo, la feroz competencia por el N biodisponible impuso limitaciones a una proliferación tan rápida. ¿Qué podía hacer la biosfera microbiana?

La limitación de N biodisponible debió de ejercer una enorme presión sobre la biología para que desarrollara una solución microbiana que permitiera "aprovechar" las enormes

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

reservas de N_2 presentes en la atmósfera. Aproximadamente 2,1 Gya, a través de muchas generaciones de **mutación** y **selección**, surgió finalmente una enzima que cambiaría para siempre el planeta: *la nitrogenasa*. Por fin, uno de los enlaces químicos más fuertes conocidos en la Tierra, el triple enlace estable $N\equiv N$ del N_2 , había encontrado su pareja biológica. La enzima nitrogenasa cataliza la reacción química que reduce el triple enlace ($N\equiv N$) del N_2 a NH_3 haciendo biodisponible el N de la atmósfera. Con la evolución de la nitrogenasa, la biología disponía de lo que parecía un suministro casi infinito de N biodisponible, lo que permitió la proliferación de ecosistemas basados en la fotosíntesis.

3. ¿Cómo evolucionó la nitrogenasa? La evolución tiende a actuar sobre las variantes existentes en una población. En este caso, la evolución actuó sobre una enzima que participa en la reducción de un doble enlace en un cofactor (denominado cofactor F_{430}) de importancia crítica para la metanogénesis, un proceso biológico mediado por microbios que genera metano (CH_4) como producto y que es uno de los procesos metabólicos más antiguos que surgen en los organismos unicelulares. A través de múltiples iteraciones de mutación y selección sobre variaciones del cofactor F_{430} , se originó la enzima nitrogenasa.

El metanógeno combinaba hidrógeno (H_2) y dióxido de carbono (CO_2) como fuente de energía (generando CH_4 y H_2O como productos) y habitaba en un entorno de alta temperatura y presión, condiciones que reducen la cantidad de energía necesaria para reducir el N_2 a NH_3 . Esto será importante más adelante, cuando hablemos del proceso Haber-Bosch de reducción industrial del N_2 a NH_3 .

Los metanógenos son organismos anaerobios, lo que significa que no pueden crecer ni proliferar en entornos con presencia de oxígeno. Como tales, muchas de las enzimas que los metanógenos utilizan para apoyar su metabolismo, incluida la nitrogenasa, son muy sensibles al oxígeno. Aunque los datos disponibles indican que la nitrogenasa se originó primero en un metanógeno anaerobio y en un entorno sin oxígeno, no pasó mucho tiempo hasta que las bacterias aerobias adquirieron la nitrogenasa a través de un proceso denominado transferencia lateral de genes, en el que se comparten genes entre organismos emparentados a distancia. Después de todo, la fotosíntesis oxigénica ya se había originado en 2,1 Gya (cuando se cree que evolucionó la nitrogenasa) y en la Tierra empezaba a acumularse O_2 , capaz de sustentar organismos que respiran O_2 (aerobios). Una vez que las bacterias aerobias adquirieron los genes que codifican para las enzimas nitrogenasas, tuvieron la capacidad de reducir el N_2 . Todo habría sido excelente para estas bacterias aerobias si no fuera por el hecho de que la nitrogenasa es sensible al O_2 . Entonces, ¿cómo puede funcionar una enzima sensible al O_2 en una bacteria aerobia que habita en ambientes ricos en O_2 ?

Las bacterias fijadoras de nitrógeno han desarrollado varias formas únicas de proteger a la nitrogenasa sensible al O_2 de ser inactivada por el O_2 . Quizás el más simple de estos mecanismos es que las bacterias aerobias separen la nitrogenasa, ya sea espacial o temporalmente, de los procesos dependientes del O_2 . Por ejemplo, algunas Cianobacterias, organismos que producen O_2 durante la fotosíntesis oxigénica durante el día, sólo utilizan la nitrogenasa por la noche. Durante la noche, la fotosíntesis oxigénica está inactiva (los fotótrofos necesitan radiación solar para impulsar la fotosíntesis oxigénica) y cualquier O_2 en el medio

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

ambiente es rápidamente consumido por los microorganismos aeróbicos vecinos, dejando el medio ambiente libre de O_2 y permitiendo el funcionamiento de la nitrogenasa. Sin embargo, otras cianobacterias crean células diferenciadas llamadas heteroquistes. Estas células no son capaces de realizar la fotosíntesis oxigénica y, por tanto, no generan O_2 . Estas células están hechas exclusivamente para albergar la nitrogenasa en un entorno libre de O_2 y se alimentan de carbono orgánico procedente de células de cianobacterias no heterocísticas que realizan la fotosíntesis oxigénica. A su vez, los heteroquistes transfieren N fijo a las células no heterocísticas para apoyar la fotosíntesis. Por último, algunas células segregan una gruesa vaina de polisacáridos (capa de moco) fuera de la célula para minimizar la difusión de O_2 en la célula. Estas mismas células aumentan la velocidad a la que utilizan el O_2 para que el citoplasma permanezca libre de O_2 , permitiendo que funcione la nitrogenasa.

Estas estrategias fisiológicas críticas permiten que la fijación del N_2 se produzca a los niveles necesarios para satisfacer las demandas de N fijado de la Tierra. Hoy en día, la nitrogenasa se encuentra en muchos grupos de Bacterias y Archaea, aerobios y anaerobios, y autótrofos y heterótrofos, incluyendo conocidos simbioses de importantes plantas de cultivo, como los rizobios formadores de nódulos radiculares que proporcionan nitrógeno a la soja. La medida en que los microbios han desarrollado estrategias para mantener la función de la nitrogenasa en presencia de O_2 , combinada con la diversidad de organismos y entornos metabólicos en los que funciona la fijación del nitrógeno, apunta al papel fundamental que tiene esta enzima en el sustento de la vida en la Tierra. Entonces, ¿qué es exactamente la nitrogenasa y cómo reduce el N_2 a NH_3 ?



Las raíces de una planta de soja están colonizadas por miembros del género bacteriano *Rhizobia*. La soja crea nódulos que albergan las células de *Rhizobia* que proporcionan N fijo a la planta a través de la actividad de la nitrogenasa. A cambio, la planta proporciona al *Rhizobia* carbono orgánico para alimentar su metabolismo e impulsar la reducción de N_2 . Estas asociaciones, o **simbiosis**, son comunes entre los cultivos agrícolas. ¿Existen formas de estimular la aparición y el alcance de este tipo de simbiosis en la naturaleza para mejorar la producción de cultivos? Crédito de la imagen: Departamentode Agricultura de Estados Unidos.

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

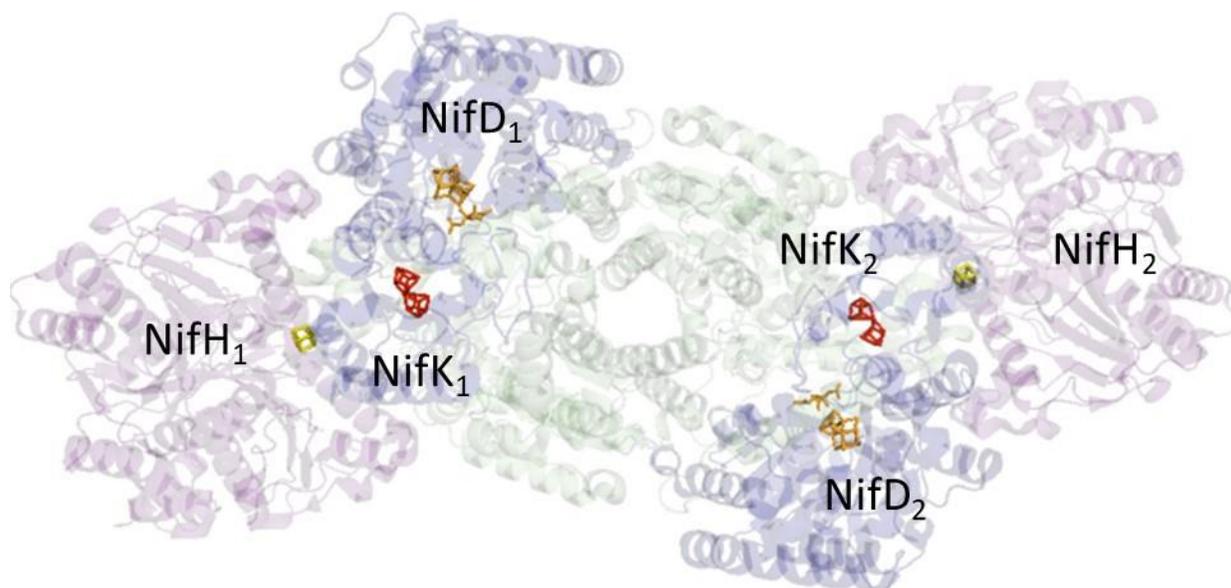
4. Bioquímica de la nitrogenasa. La nitrogenasa es una de las enzimas mejor estudiadas, debido en gran parte al papel fundamental que desempeña en el suministro de N biodisponible para sustentar la vida en la Tierra. Dicho esto, la bioquímica de la nitrogenasa, aunque fascinante, es también extremadamente compleja. Muchos de estos complejos detalles son innecesarios para los propósitos de este artículo: presentar la enzima y su importancia ecológica, económica y agrícola. Por lo tanto, nuestra discusión de la bioquímica de la nitrogenasa se mantendrá al mínimo en este artículo.

Las enzimas son máquinas/catalizadores moleculares de tamaño nanométrico que hacen posible la vida en la Tierra al acelerar la velocidad de las reacciones químicas. A menudo, las enzimas aceleran las reacciones químicas incorporando metales catalíticos y otros elementos clave en lo que se conoce como sitios activos, es decir, el lugar de la enzima donde tiene lugar la transformación química.

Existen tres formas de nitrogenasa en las células bacterianas y arqueas actuales (la nitrogenasa no se da en Eukarya) que se diferencian por los metales que se encuentran en el sitio activo. El cofactor del sitio activo de la forma más común de nitrogenasa contiene los elementos molibdeno (Mo), hierro (Fe), azufre (S) y C. Es en el átomo de Mo donde tiene lugar la acción y el N_2 se reduce para formar NH_3 . La reducción de N_2 es intensiva en energía, requiriendo 16 moléculas de adenosín trifosfato (ATP, la moneda energética de todas las células) y 8 electrones (e^-) para reducir una sola molécula de N_2 a 2 moléculas de NH_3 . Otras formas de nitrogenasa tienen un átomo de vanadio (V) o Fe en lugar de Mo en su sitio activo, estas enzimas son menos eficientes que la nitrogenasa dependiente de Mo. Todas estas enzimas están relacionadas evolutivamente y las formas dependientes del V y del Fe sólo funcionan cuando las células tienen limitaciones de Mo y no pueden sintetizar el sitio activo de la enzima dependiente del Mo, sirven como reserva para el proceso crucial de fijación del nitrógeno. Además, las formas dependientes de V y Fe evolucionaron después de la nitrogenasa dependiente de Mo y la nitrogenasa dependiente de Mo es responsable de la mayor parte de la reducción biológica de N_2 en la Tierra hoy en día. Por ello, centraremos nuestra discusión únicamente en la nitrogenasa dependiente de Mo.

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

La nitrogenasa dependiente de Mo, también llamada Nif, comprende tres proteínas individuales (llamadas subunidades) denominadas NifH, NifD y NifK. NifD y NifK se asocian entre sí y albergan el sitio activo catalítico, se las conoce comúnmente como las "proteínas estructurales" de la nitrogenasa. NifH, también llamada "proteína de hierro" de la nitrogenasa, también se asocia con NifDK, pero sólo temporalmente. Cada vez que NifH se "acopla" con NifDK, e^- se entrega y se utiliza para reducir N_2 . Cada nitrogenasa dependiente de Mo comprende dos conjuntos de subunidades NifHDK (NifH, D, K₁₂₁₂₁₂), y un conjunto es una imagen especular del otro conjunto. Como tal, la Nif es una enzima bastante grande que tiene un largo camino para que los electrones viajen desde la subunidad proteica donadora de electrones (NifH) hasta el sitio activo que se aloja en NifDK, donde se reduce el aceptor de electrones (N_2).

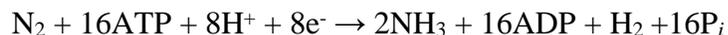


Estructura tridimensional de la enzima Mo-nitrogenasa (o Nif).

Se representa el heterotetrámero NifDK con un NifH acoplado a cada lado. Se muestra cada subunidad de la enzima, NifH1, NifH2, NifD1, NifD2, NifK1, NifK2). Obsérvese que, si se divide la imagen por la mitad, un lado es una imagen especular del otro. Los electrones se entregan a través de una serie de moléculas de hierro-azufre para llegar finalmente al sitio activo de la enzima (se muestran dos series de rutas de entrega de electrones, una para cada unidad NifHDK). La primera molécula de hierro-azufre se representa en amarillo en cada mitad, la segunda se representa en rojo y la tercera molécula de hierro-azufre del sitio activo se representa en naranja. Considere que se comportan como un cable que conecta un interruptor a una bombilla. La NifH es el interruptor, las moléculas de hierro y azufre son el cable y el N_2 es la bombilla. Es asombroso pensar que esta diminuta máquina molecular de tamaño nanométrico pueda tener un efecto tan monumental en la evolución y producción de vida en la Tierra. Crédito de la imagen: Mlee17 y se utiliza bajo los términos de la Licencia de Documentación Libre GNU, Versión 1.2.

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

Una serie de átomos de hierro-azufre conductores recubren una vía para transferir o "cablear" electrones al sitio activo donde tiene lugar la reducción de N_2 . Una reacción química, denominada hidrólisis, del ATP cambia la conformación (forma) de la NifH, lo que permite la asociación/disociación de la NifDK y la entrega de un e^- . Como se mencionó anteriormente, la reducción de una sola molécula de N_2 a 2 moléculas de NH_3 requiere 8 e^- , las 16 moléculas de ATP (que forman adenosín difosfato (ADP) y fosfato inorgánico (P_i) como productos) permiten múltiples ciclos de entrega de electrones a la nitrogenasa (es decir, asociación/desasociación de NifH de NifDK). Mientras que la reacción global de fijación de N_2 por la nitrogenasa dependiente de Mo consume 8 e^- , la reducción de N_2 a NH_3 sólo requiere 6 e^- . ¿A dónde van los otros 2 e^- ? Resulta que el H_2 es también un producto de la reducción del N_2 – reducción de protones (H^+) a una molécula de H_2 explica los otros 2 e^- . En total, la reducción de N_2 a NH_3 se produce según la ecuación siguiente:



5. Importancia evolutiva de la nitrogenasa. Se puede afirmar sin temor a equivocarse que la evolución de la nitrogenasa hacia 2 Gya puso a la biosfera en la senda de las formas de vida superiores, incluidas las plantas, los animales y los seres humanos. Sin la evolución de la nitrogenasa, es difícil ver cómo habrían evolucionado esas formas de vida (incluidos cada uno de nosotros). Hoy en día, la nitrogenasa es responsable de generar aproximadamente la mitad del N biodisponible en el planeta y puede decirse que sustenta la mitad de toda la vida en el planeta. Este fertilizante natural es el que sustenta gran parte de la capacidad de producción de alimentos de nuestro sistema agrícola y es el que sustenta la función natural de los ecosistemas de la Tierra que mantiene limpios el aire, el agua y la salud de los ecosistemas. Pero ¿de dónde procede la otra mitad del N biodisponible para satisfacer la demanda de N de la biosfera terrestre?

6. Proceso Haber-Bosch: reducción industrial del nitrógeno y sus repercusiones sociales

a. **Resumen.** El proceso industrial conocido como proceso Haber-Bosch de reducción de N_2 genera la mitad restante del N fijado en la Tierra. El proceso Haber-Bosch es una forma sintética de reducir el N_2 para formar NH_3 y es donde se origina el N de los fertilizantes utilizados en nuestros céspedes y nuestros campos agrícolas. El proceso Haber-Bosch se inventó en los años 40 y se lleva a cabo a alta temperatura y presión utilizando catalizadores metálicos (normalmente polvo de hierro) y H_2 como fuente de electrones.

Quizás no sea mucha coincidencia que estas características de cómo se lleva a cabo el proceso Haber-Bosch sean sorprendentemente similares a las inferidas para el metanógeno ancestral donde se originó por primera vez la nitrogenasa - en un metanógeno dependiente de H_2 que vive en un ambiente hidrotermal de alta temperatura y presión con una enzima nitrogenasa que comprende numerosas moléculas de hierro-azufre y catalizadores. Es posible que estas condiciones tan estrechas representen las únicas adecuadas que favorecen que tales reacciones tengan lugar en escalas temporales relevantes.

Quizás también valga la pena señalar que el proceso Haber-Bosch es altamente sensible a la acumulación de productos (es decir, NH_3) y por lo tanto el NH_3 que es producido por este

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

proceso debe ser removido para que no se acumule e inhiba la reacción hacia adelante (formación de NH_3). Para añadir más intriga a los orígenes biológicos de la nitrogenasa, los respiraderos hidrotermales (donde probablemente habitó un metanógeno dependiente de H_2 que originó la nitrogenasa) son entornos muy difusos en los que los productos se eliminarían fácilmente mezclándose con las aguas oceánicas adyacentes.

b. **Impactos potenciales sobre el cambio climático.** Al igual que la nitrogenasa, no cabe duda de que el proceso Haber-Bosch ha permitido aumentar extraordinariamente la productividad de la Tierra, y algunas estimaciones sugieren que aproximadamente la mitad de la población humana (y, por tanto, animal) del mundo se mantiene gracias al N producido por este proceso. Sencillamente, no habría forma concebible de mantener la producción de alimentos necesaria para alimentar a la población humana de la Tierra sin él. Sin embargo, nuestra dependencia del proceso Haber-Bosch tiene claros inconvenientes. En concreto, el H_2 que se utiliza para reducir el N_2 en el proceso Haber-Bosch se deriva del CH_4 que se origina a partir de combustibles fósiles como el gas natural, el carbón o el petróleo. Además, los combustibles fósiles se utilizan para crear las condiciones de alta temperatura ($>400^\circ\text{C}$) y presión ($>10\text{ MPa}$) que son necesarios para hacer funcionar eficazmente el catalizador de la reacción Haber-Bosch. Se calcula que $>3\%$ de las emisiones mundiales de carbono procedentes de la quema de combustibles fósiles (principalmente gas natural utilizado para producir H_2) se atribuyen al proceso Haber-Bosch.

c. **Impactos potenciales sobre la calidad del agua.** También es importante considerar el destino del NH_3 que se produce en el proceso Haber-Bosch. La nitrogenasa biológica genera NH_3 dentro de la célula y se asimila rápidamente en formas orgánicas que se retienen dentro de la célula o se transfieren cuidadosamente a socios simbióticos, minimizando así los residuos. Sin embargo, las fuentes industriales de NH_3 se aplican comúnmente en la superficie de los suelos agrícolas como amoníaco anhidro. La aplicación de NH_3 puede estimular un proceso microbiano llamado nitrificación que convierte NH_3 en nitrato (NO_3^-). El NO_3^- se disuelve fácilmente en el agua, como la de lluvia o derriego, y puede ser arrastrado desde los campos a los ríos y, en última instancia, a los océanos. Este pulso de NO_3^- en los sistemas acuáticos provoca una carga excesiva de nutrientes, o eutrofización, y puede causar floraciones masivas de cianobacterias y algas. Cuando estas floraciones de cianobacterias y algas mueren, aportan grandes cantidades de biomasa que estimulan el metabolismo heterótrofo y el consumo de O_2 dejando el medio ambiente local libre de O_2 . Estas condiciones asfixian a los invertebrados aeróbicos y a los peces, formando "zonas muertas".

Además, el NO_3^- puede infiltrarse en los acuíferos locales que sirven de fuente de agua para las poblaciones humanas. NO_3^- es un carcinógeno y son necesarias prácticas adicionales de tratamiento del agua para eliminar este compuesto de los suministros de agua antes de su consumo.

¿Existen formas alternativas de aumentar la producción biológica de NH_3 que no tengan los efectos secundarios nocivos asociados a la producción y fertilización de NH_3 a escala industrial? Alternativamente, ¿existen formas de mejorar la retención de NH_3 aplicada a los

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

campos agrícolas para maximizar la producción de cultivos minimizando los efectos en los ecosistemas aguas abajo?

Relevancia para los Objetivos de Desarrollo Sostenible y los Grandes Retos

- **OBJETIVOS 1&2: Acabar con la pobreza y el hambre.** La fijación del nitrógeno tiene un profundo impacto agronómico, económico y ecológico debido a que la disponibilidad de N limita comúnmente la producción agrícola que sustenta a la población humana y animal del mundo. Sin embargo, muchas personas sufren los problemas inextricables del hambre y la pobreza, con ~10% de la población mundial desnutrida y ~9% de la población mundial viviendo en la pobreza extrema. El fomento de las mejores prácticas agrícolas, incluso en las zonas del mundo que practican la agricultura tradicional, podría servir para aliviar ambos problemas. Las cianobacterias y las algas forman costras (esteras) en los suelos que 1) estabilizan el suelo, 2) ayudan al suelo a retener la humedad y 3) fertilizan el suelo. En el caso de las cianobacterias, muchas codifican la nitrogenasa y pueden promover la producción de N biodisponible para fertilizar aún más el suelo. El establecimiento de prácticas de agricultura sin laboreo ayuda a mantener intactas estas alfombras y puede promover la retención de nutrientes/agua y la fertilidad del suelo, mejorando así la productividad de los cultivos. Una parcela agrícola más productiva puede proporcionar más alimentos que pueden venderse como fuente de ingresos (disminución de la pobreza) y puede alimentar a más personas (disminución del hambre).

Pero ¿hay otras formas en que los países desarrollados puedan ayudar a acabar con la pobreza y el hambre en los países menos desarrollados? En un primer orden, los científicos gubernamentales, académicos e industriales están tratando de comprender los mecanismos básicos que permiten la función de la nitrogenasa (véase la sección de bioquímica más arriba). La idea es que comprendiendo cómo funciona la enzima, los científicos pueden mejorarla mediante enfoques de ingeniería genética o utilizar sus conocimientos para desarrollar catalizadores sintéticos inspirados en la biología para aumentar la economía y el rendimiento de la producción de cultivos. Por ejemplo, si los científicos pudieran aprender a dirigir la energía de la luz solar a la nitrogenasa o a un catalizador similar a la nitrogenasa (eliminando el aparato fotosintético), podrían utilizar cantidades ilimitadas de agua de mar (el agua como fuente de e^-), cantidades ilimitadas de luz como fuente de energía y cantidades ilimitadas de N atmosférico para desarrollar fertilizantes sintéticos que podrían generarse en cualquier lugar del planeta. Alternativamente, si la nitrogenasa pudiera ser diseñada para ser insensible al O_2 , entonces la energía sustancial que las Bacterias aeróbicas actualmente dirigen a proteger la nitrogenasa del O_2 (por ejemplo, la formación de heterocistos) podría ser dirigida a generar más biomasa y N biodisponible para apoyar los cultivos. Es importante destacar que, para que cualquiera de estas soluciones se haga realidad, es necesario reclutar continuamente mentes creativas que se incorporen a las disciplinas de Ciencia, Tecnología, Ingeniería y Matemáticas (STEM), y que los gobiernos y las industrias de las naciones desarrolladas sigan financiando la investigación básica y aplicada de la fijación del nitrógeno y formando a la próxima generación de científicos STEM.

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

- **OBJETIVO 3: Promover la buena salud y el bienestar.** La buena salud y el bienestar van de la mano de una dieta sana compuesta por alimentos nutritivos. Dado que al menos la mitad de los alimentos producidos en el planeta proceden del N biodisponible aportado por la nitrogenasa, es evidente que esta enzima contribuye a la salud y el bienestar de la humanidad. Sin embargo, no todos los alimentos son iguales en cuanto a su contenido nutricional. Por ejemplo, la soja está enriquecida en proteínas y también en N biodisponible, debido en gran parte a la asociación de estas plantas con *Rizobios fijadores de N₂* en sus raíces (los nódulos radiculares son una característica común de las leguminosas). De hecho, las leguminosas se plantan a menudo para aumentar la biodisponibilidad de N en los suelos. En cambio, el arroz, la avena y la cebada contienen menos proteínas, por lo que las dietas ricas en estos cereales deben complementarse con otras fuentes de proteínas. Los humanos sólo producimos 12 de los 21 aminoácidos que componen las proteínas de nuestro cuerpo. En otras palabras, dependemos de una dieta que contenga cantidades adecuadas de los otros 9 aminoácidos (histidina, isoleucina, leucina, lisina, metionina, fenilalanina, treonina, triptófano y valina). Sin estos aminoácidos, la salud empeora rápidamente. Somos lo que comemos y consumir dietas nutritivas que contengan cantidades adecuadas de proteínas con aminoácidos esenciales sólo es posible porque la nitrogenasa alivia la limitación de N en los sistemas de producción agrícola.

OBJETIVO 11: Ciudades y comunidades sostenibles. El N fijo o biodisponible limita la producción mundial de alimentos. Uno de los principales flujos de residuos de N biodisponible es la orina, que recibe su nombre del compuesto urea. La urea, también conocida como carbamida, es la forma de N que producen los mamíferos durante el metabolismo de las proteínas. Contiene dos grupos amida (-NH₂) unidos a un grupo carboxilo central. Cuando esas aminas se escinden de la molécula, se vuelven biodisponibles y pueden utilizarse para satisfacer demandas fijas de N. En las depuradoras de aguas residuales se han aislado microorganismos muy diversos capaces de separar las aminas de la urea. Sin embargo, las ciudades y los municipios gastan importantes recursos para mantener la urea y sus compuestos derivados fuera de los cursos de agua locales, debido en gran parte a la proliferación de algas nocivas que pueden desarrollarse al alimentarse de urea. Por ello, el tratamiento del agua está diseñado para promover la oxidación aeróbica de la urea (y el amoníaco) para generar NO⁻ mediante una aireación enérgica. A continuación, los operadores de tratamiento de aguas residuales promueven la desnitrificación, o la reducción del NO⁻ a gas N₂. Aunque esto tiene sentido desde el punto de vista de la calidad del agua, también representa un sumidero de N biodisponible que, de otro modo, podría utilizarse para superar la limitación de N biodisponible en la producción agrícola. También hay que tener en cuenta que el proceso de desnitrificación es permeable, y a menudo puede aportar óxido nitroso (N₂O) que es un potente gas de efecto invernadero. ¿Existen alternativas a las prácticas tradicionales de tratamiento de aguas residuales?

Los humedales artificiales y los sistemas agrícolas que interactúan con los efluentes de aguas residuales son dos posibilidades. Estos enfoques tienen en común 1) evitar que las fuentes de N biodisponible lleguen a los cursos de agua locales, y 2) mejorar la retención de N biodisponible en la biosfera fomentando la absorción de nutrientes y el

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

crecimiento de las plantas junto con otros organismos en estos sistemas. En esencia, en lugar de "desgasificar" el N fijo de las aguas residuales como N_2 (y como gas de efecto invernadero N_2O) a través de los procesos combinados denitrificación/desnitrificación, estas prácticas pretenden utilizar el N fijo de las aguas residuales para cultivar productos agrícolas que puedan cosecharse o servir de alimento a los animales. Las prácticas acuícolas también han evolucionado para aprovechar las excreciones de N biodisponible de los peces mediante el cultivo de plantas productivas en las aguas que habitan esos peces. Este tipo de soluciones creativas también deben tener en cuenta los problemas de salud pública, como la liberación y transferencia de patógenos. Ampliar estos sistemas para satisfacer las necesidades de ciudades y municipios más grandes es un reto que requiere soluciones creativas de la próxima generación de científicos STEM: ¡tú!

- **OBJETIVO 13: Acción por el clima.** El clima de la Tierra se está calentando debido a la quema y las emisiones de combustibles fósiles. Como ya se ha mencionado, casi el 3% de las emisiones mundiales de CO_2 se atribuyen al proceso Haber-Bosch de reducción industrial de N_2 . En general, se argumenta que debemos abandonar los combustibles fósiles como fuentes de transporte, calor y electricidad. También se podría argumentar que necesitamos pasar del proceso Haber-Bosch a un proceso alternativo para generar el fertilizante necesario para cultivar los alimentos necesarios para alimentar al mundo. Sin embargo, el 10% de la población mundial carece de alimentos suficientes. Uno no puede imaginarse defender el fin de este proceso con tanta gente necesitada de alimentos. Para abandonar eficazmente el proceso Haber-Bosch sin poner en peligro la capacidad de producción de alimentos, tenemos que diseñar nitrogenasas más eficaces, aumentar la capacidad de fijación biológica del N_2 en los campos agrícolas, diseñar catalizadores sintéticos reductores del N_2 o identificar mejores métodos para retener el N fijado en la biosfera tras la aplicación de aguas residuales o fertilizantes. Quizás lo más tangible a corto plazo sea encontrar fuentes alternativas de H_2 como materia prima para el proceso Haber-Bosch y como fuente de electricidad para hacer funcionar este proceso a alta temperatura y presión. Se están realizando esfuerzos considerables para conseguirlo, desde la recuperación de H_2 geológico del subsuelo hasta el desarrollo de (bio)catalizadores de producción de H_2 impulsados por la luz. Irónicamente, uno de los objetivos para fabricar H_2 a niveles de producción es la propia enzima nitrogenasa, dado que libera una molécula de H_2 por cada molécula de N_2 que reduce.

OBJETIVOS 14&15: Vida bajo el agua y en la tierra. La agricultura industrial, en la que se aplican fertilizantes sintéticos a los campos de producción, puede tener repercusiones negativas sobre la biodiversidad local y mundial. Los ecosistemas aguas abajo, sobre todo a través de la escorrentía y las grandes mortandades de peces (y otros animales acuáticos) que se producen debido a la proliferación de algas o cianobacterias por el aporte excesivo de nutrientes a las aguas. Hay otro efecto menos estudiado de la aplicación de fertilizantes: Altera el ecosistema del suelo y puede perjudicar a los organismos autóctonos capaces de reducir de forma natural el N_2 . Esto puede dar lugar a un bucle de retroalimentación negativa en el que la única forma de que los suelos puedan soportar la producción agrícola es si se fertilizan con NH_3 sintético. Una forma

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

de romper este ciclo es plantar leguminosas que formen asociaciones con bacterias fijadoras de nitrógeno en los campos agrícolas para aumentar la fertilidad del suelo y empezar a restaurar la biodiversidad nativa del suelo. Otra forma posible de garantizar la conservación de la biodiversidad acuática y terrestre sería diseñar plantas con capacidad para asimilar y almacenar mejor el NH_3 , de modo que no tenga la oportunidad de modificar las comunidades microbianas del suelo o de llegar a los cursos de agua y alterar las comunidades acuáticas.

Mientras se desarrollan nuevos enfoques y plantas y bacterias manipuladas, los agricultores siguen logrando avances asombrosos en lo que se denomina **agricultura de precisión**. Los agricultores pueden supervisar la producción de los cultivos en los campos con una precisión espacial cada vez mayor (de ahí la palabra "precisión"). Esto, a su vez, les permite identificar los lugares de un campo con baja productividad, quizá debido a la limitación de N. Antes de la siguiente temporada de siembra, el agricultor puede orientar con precisión la aplicación de fertilizantes para suministrar más en las zonas de bajo rendimiento, minimizando al mismo tiempo la aplicación en las zonas de alta producción. De este modo, se optimiza la aplicación de fertilizantes, se reducen los residuos, se mejora la producción de los cultivos y su economía, y se minimizan los efectos en los ecosistemas terrestres y acuáticos.

Posibles implicaciones para las decisiones

1. Individual

- a. Ventajas e inconvenientes de la nitrogenasa o del proceso Haber-Bosch para fijar el N_2 en N biodisponible.
- b. Ética de la bioingeniería de plantas para que contengan la enzima nitrogenasa.

2. Políticas nacionales

- a. Considerar diferentes cultivos alimentarios y los beneficios y riesgos de plantarlos en relación con su contenido de N y su capacidad para formar simbiosis con microbios.
- b. El papel de los países desarrollados en la ayuda alimentaria a las naciones menos desarrolladas.
- c. Considerar políticas para los organismos modificados genéticamente, como la bioingeniería con nitrogenasa, en la agricultura.
- d. Considerar políticas para mitigar el riesgo público de exposición a patógenos en humedales construidos que traten aguas residuales humanas ricas en N.

Participación con los alumnos

1. Debate en clase

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

- a. La nitrogenasa se originó alrededor de 2,1 Gya mientras que los microorganismos se originaron alrededor de 3,8 Gya. Discute cómo de diferente habría sido el planeta antes del origen de la nitrogenasa. ¿Qué aspecto tendrían los continentes sin árboles, bosques ni plantas? ¿Habría suelo? ¿En qué se diferenciaría su composición de la que conocemos hoy? ¿En qué se diferenciaría la atmósfera? ¿Qué tipo de alimentos se consumirían en un planeta así?
- b. ¿Qué tipos de ambientes puedes imaginar en los que los organismos que producen nitrogenasa jueguen un papel importante en el mantenimiento de las comunidades, ya sean microbianas o macrobianas? ¿Existe algún tipo de ambiente en el que se esperaría encontrar muy pocos organismos que codifiquen la nitrogenasa?
- c. Si el ser humano resolviera el problema de la biodisponibilidad de N que limita la producción de cultivos, ¿cuál cree que sería el siguiente factor que limitaría la producción de cultivos?
- d. Si la biodisponibilidad de N ha limitado la productividad de las plantas durante los últimos ~800 Mya, ¿por qué cree que las plantas no han adquirido la capacidad de fijar su propio N₂?

Base empírica, lecturas complementarias y material didáctico

El nitrógeno ciclo del nitrógeno (para primaria primaria alumnos de primaria): <https://kids.frontiersin.org/articles/10.3389/frym.2019.00041>

El ciclo del nitrógeno (para estudiantes de secundaria): <https://microbiologysociety.org/why-microbiology-matters/what-is-microbiology/microbes-and-the-outdoors/nitrogen-cycle.html>

Global nitrógeno ciclo del nitrógeno en el 21st siglo: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2013.0164>

Bioquímica y función de la nitrogenasa: <https://proteopedia.org/wiki/index.php/Nitrogenase>

Glosario

ATP - El trifosfato de adenosina (ATP) es un compuesto rico en energía del que dependen todas las formas de vida para alimentar las reacciones químicas y realizar trabajo.

Autótrofo - Organismo que convierte el CO inorgánico₂ en carbono orgánico. Estos organismos pueden utilizar energía luminosa para facilitar este proceso (fotosíntesis) o energía química para facilitar este proceso (quimiosíntesis). Los autótrofos suelen codificar la enzima nitrogenasa, que les permite satisfacer sus demandas nutricionales fijas de N y C utilizando el N atmosférico₂ y el CO₂. Esto supone una gran ventaja para estos organismos y es una de las razones por las que son tan productivos y dominan la mayoría de los ecosistemas.

Biodisponible: término utilizado para describir si un compuesto puede ser absorbido por un organismo para satisfacer sus necesidades nutricionales. Por ejemplo, el dinitrógeno (N₂) no

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

está disponible para los seres humanos como fuente de nitrógeno (N). Sin embargo, el N_2 está disponible para los microorganismos con nitrogenasa, ya que pueden convertirlo en amoníaco (NH_3) asimilable. Un segundo ejemplo es la celulosa de las plantas. Los seres humanos no pueden metabolizar la celulosa como fuente de energía y carbono. Sin embargo, los microorganismos pueden metabolizar la celulosa como fuente de energía y carbono. En este caso, la celulosa no es biodisponible para los seres humanos, pero sí para algunos microorganismos.

Biomasa - Los componentes de los organismos vivos, incluidas sus células y su contenido celular. En las plantas, incluye los azúcares (hidratos de carbono, celulosa) y la lignina de los que dependen los consumidores secundarios para su crecimiento.

Granos de cereales - Las semillas producidas por plantas que pueden cosecharse para el consumo humano o animal. Algunos ejemplos son el trigo, el arroz, la soja y el maíz.

Corteza - Parte superior de la Tierra que cubre aproximadamente el 40% de su superficie en forma de continentes y plataformas oceánicas. En los continentes, la corteza alcanza una profundidad de hasta 80 km. La corteza contiene minerales ricos en hierro que pueden reaccionar con el gas N_2 para producir abióticamente (en ausencia de biología) NH_3 .

Dinitrógeno - Compuesto cuya fórmula química es N_2 , o $N\equiv N$. El triple enlace entre los dos átomos de N hace que este compuesto sea estable, razón por la cual constituye el 79% de nuestra atmósfera. **Pirámide alimentaria** - La pirámide alimentaria es un diagrama utilizado para ilustrar las cantidades recomendadas de alimentos que deben consumir los seres humanos.

Heterótrofo - Organismo que utiliza carbono orgánico para satisfacer sus demandas de C y energía. Algunos heterótrofos codifican la enzima nitrogenasa, que les permite satisfacer sus demandas nutricionales de N fijo utilizando el N_2 atmosférico.

Especie clave - Organismo cuyas actividades tienen un efecto desproporcionado en los ecosistemas. Los autótrofos y los organismos que fijan el N_2 suelen considerarse especies clave, ya que la eliminación de estos organismos (y de sus funciones) de un ecosistema puede provocar cambios extremos en la estructura y composición de dicho ecosistema.

Lípidos - Clase de biomoléculas no solubles en agua que incluyen grasas, aceites y esteroides y componen las membranas celulares. Los lípidos están compuestos de fósforo, carbono y algo de nitrógeno.

Manto - Parte interna de la Tierra que se extiende desde el núcleo denso hasta la corteza. El manto es rico en hierro que contiene minerales altamente reducidos (ricos en electrones o no oxidados) que pueden reaccionar con el gas N_2 abióticamente (en ausencia de biología) para producir NH_3 .

Mutación - Cambio de una base en una molécula de ADN que se produce por casualidad cuando se replica el genoma de un organismo. Dado que el genoma de un organismo (hecho de ADN) contiene genes que codifican proteínas (enzimas) que realizan el trabajo importante para una célula, un cambio en la plantilla de ADN que codifica esas proteínas puede afectar a la función de la proteína de forma beneficiosa o perjudicial.

Nitrogenasa - Enzima compleja que utiliza ATP y e^- para reducir el N_2 a NH_3 .

Ácidos nucleicos - Biomoléculas que comprenden el ácido desoxirribonucleico (ADN) y el ácido ribonucleico (ARN) y están compuestas por largas cadenas de nucleótidos individuales, algunos de los cuales son ricos en nitrógeno.

Omnívoro - Organismo que obtiene nutrientes y energía tanto de productores primarios (biomasa vegetal) como de consumidores secundarios (biomasa animal).

Un marco educativo en microbiología centrado en la niñez

Fotosíntesis - Conversión de CO inorgánico₂ en carbono orgánico en forma de hidratos de carbono, proteínas y lípidos utilizando la energía luminosa.

Agricultura de precisión - Un nuevo enfoque de la agricultura que incorpora tecnología de la información, como el rendimiento de los cultivos en un lugar concreto, para calibrar los niveles de fertilizante que es necesario aplicar en ese lugar del campo para optimizar la producción de cultivos y garantizar la sostenibilidad y minimizar el impacto medioambiental. Un ejemplo de ello sería reducir la aplicación de fertilizantes en las zonas productivas de un campo de cultivo y aumentarla en las zonas menos productivas.

Producción primaria - Término utilizado para describir el almacenamiento de energía química en forma de carbono orgánico. La mayor parte de la producción primaria la llevan a cabo organismos autótrofos, de los cuales hay algunos que dependen de la energía luminosa (organismos fotosintéticos) y de la energía química (organismos quimiosintéticos).

Proteína - Biomolécula rica en nitrógeno compuesta de aminoácidos. Algunas proteínas son enzimas que catalizan (aceleran) reacciones bioquímicas.

Legumbres - Plantas de la familia de las leguminosas que se cosechan por sus semillas secas. Ejemplos de cultivos de legumbres son los garbanzos, las judías comunes (pintas, negras y rojas), los guisantes secos, las lentejas y los guisantes de vaca. Muchos cultivos de legumbres forman simbiosis radicular con bacterias fijadoras de N₂ (por ejemplo, *Rhizobia*), dando lugar a granos ricos en proteínas que a su vez tienen elevadas cantidades de nitrógeno fijado.

Selección - Proceso por el cual las variantes funcionales de una población de organismos (generadas en gran medida mediante la mutación del ADN) prosperan (selección positiva) o fracasan (selección negativa). La selección determina la historia evolutiva de una población de organismos, ya que cada individuo transmite su genoma (formado por ADN) a su progenie. Si un individuo prospera porque está mejor adaptado para vivir en un entorno, producirá más descendencia que superará en número a los individuos menos adaptados para vivir en un entorno. A través de múltiples iteraciones de este proceso, se dice que la población ha evolucionado.

Simbiosis - Relación entre dos organismos que es beneficiosa para ambos. Un ejemplo de ello son las leguminosas y sus *Rizobios* asociados. La leguminosa (planta) genera unas estructuras radiculares especializadas llamadas nódulos que albergan a los *Rizobios* (bacterias). La planta proporciona al *Rhizobia* carbono orgánico producido por fotosíntesis, mientras que el *Rhizobia* proporciona a la planta N fijado producido por la enzima nitrogenasa.

Estructura trófica - Este término se refiere a la partición de la biomasa entre los diferentes componentes de un ecosistema. En los ecosistemas fotosintéticos, las plantas, las cianobacterias y las algas constituyen la base de la que dependen los consumidores secundarios y terciarios para obtener nutrientes y energía.