



**FACULTAD DE CIENCIAS**

**GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES**

**TRABAJO DE FIN DE GRADO**

**INFLUENCIA DE LOS MICROORGANISMOS  
EN EL CLIMA**

Autor: Judit Sánchez Nogueras  
Tutor/es: José Luis Copa Patiño

2020



FACULTAD DE CIENCIAS

GRADO EN CIENCIAS AMBIENTALES

TRABAJO DE FIN DE GRADO

**INFLUENCIA DE LOS MICROORGANISMOS EN EL CLIMA**

Tribunal de calificación:

(Firma)

Presidente: \_\_\_\_\_

(Firma)

Vocal 1º: \_\_\_\_\_

(Firma)

Vocal 2º: \_\_\_\_\_

Calificación: \_\_\_\_\_

Fecha: \_\_\_\_\_

2020

**Segunda Página de Memoria del Trabajo Fin de Grado**

**Anexo V**

**INFORME PARA LA DEFENSA PÚBLICA DEL TRABAJO DE FIN DE GRADO**

D José Luis Copa Patiño, profesor del Departamento de Biomedicina y Biotecnología de la UAH, como tutor del Trabajo de Fin de Grado en Ciencias Ambientales de D<sup>a</sup> Judit Sánchez Noguerras titulado “Influencia de los microorganismos en el clima”.

(\*) Realizado en \_\_\_\_\_

(\*) Dirigido por D/D<sup>a</sup> \_\_\_\_\_

INFORMA:

FAVORABLE

NO FAVORABLE

Alcalá de Henares 21 de septiembre de 2020

Firma del tutor



Firmado digitalmente  
por COPA PATIÑO JOSE  
LUIS - DNI 51636631K  
Fecha: 2020.09.21  
11:31:58 +02'00'

Fdo.: José Luis Copa Patiño

(\*) Para trabajos realizados fuera de la UAH.

## RESUMEN

Los microorganismos presentan una gran influencia en los ciclos biogeoquímicos, ya que llevan a cabo procesos metabólicos por los que producen y consumen gases de efecto invernadero, tales como el CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> y N<sub>2</sub>O. En condiciones naturales, estos procesos se compensan entre sí, produciéndose un equilibrio que contribuye al mantenimiento del clima.

El problema radica en que, actualmente, se están produciendo variaciones en el clima tal y como lo conocemos, debido al incremento desmesurado de gases de efecto invernadero emitidos por actividades antrópicas. Las consecuencias del cambio climático provocan una alteración de las actividades microbianas, modificando los flujos de gases atmosféricos, produciendo, una retroalimentación de estos gases. Además, algunas comunidades microbianas están mostrando cambios en su composición y funcionalidad, estableciendo un potencial de adaptación al cambio climático.

No se puede establecer con certeza si las retroalimentaciones que se producen son positivas o negativas debido a una falta de investigación en este campo científico.

**Palabras clave:** microorganismos, ciclos biogeoquímicos, clima, cambio climático, actividades microbianas, gases de efecto invernadero.

## **ABSTRACT**

Microorganisms have a great influence on biogeochemical cycles since they carry out metabolic processes by which they recycle greenhouse gases such as CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> and N<sub>2</sub>O. Under natural conditions, these processes compensate each other, producing a balance that contributes to maintaining the climate.

The problema is that, actually, there are variations in the climate as we know it, due to the excessive increase in greenhouse gases emitted by anthropogenic activities. The consequences of climate change cause an alteration of microbial activities modifying the flows of atmospheric gases, producing a feedback of these gases. Furthermore, some microbial communities are showing changes in their composition and functionality, establishing a potential for adaptation to climate change.

It cannot be established with certainty if the feedbacks that are produced are positive or negative due to a lack of research in this scientific field.

**Keywords:** microorganisms, biogeochemical cycles, climate, climate change, microbial activities, greenhouse gases.

# ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. OBJETIVO.....	4
3. MATERIALES Y MÉTODOS .....	4
4. INFLUENCIA DE LOS MICROORGANISMOS EN EL CLIMA A TRAVÉS DE LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS.....	6
4.1 Ciclo del carbono.....	8
4.2 Ciclo del nitrógeno.....	11
4.3 Ciclo del azufre.....	14
5. MICROORGANISMOS Y CAMBIO CLIMÁTICO: Relación entre ambas variables.....	16
5.1 Retroalimentación del carbono atmosférico.....	18
5.2 Alteración de las transformaciones microbianas del nitrógeno.....	20
5.3 Alteración de los ecosistemas propiciado por el cambio climático .....	21
5.3.1 Zonas mínimas de oxígeno (ZMO) .....	21
5.3.2 Las turberas.....	22
5.3.3 El permafrost .....	23
6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN.....	24
7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	26

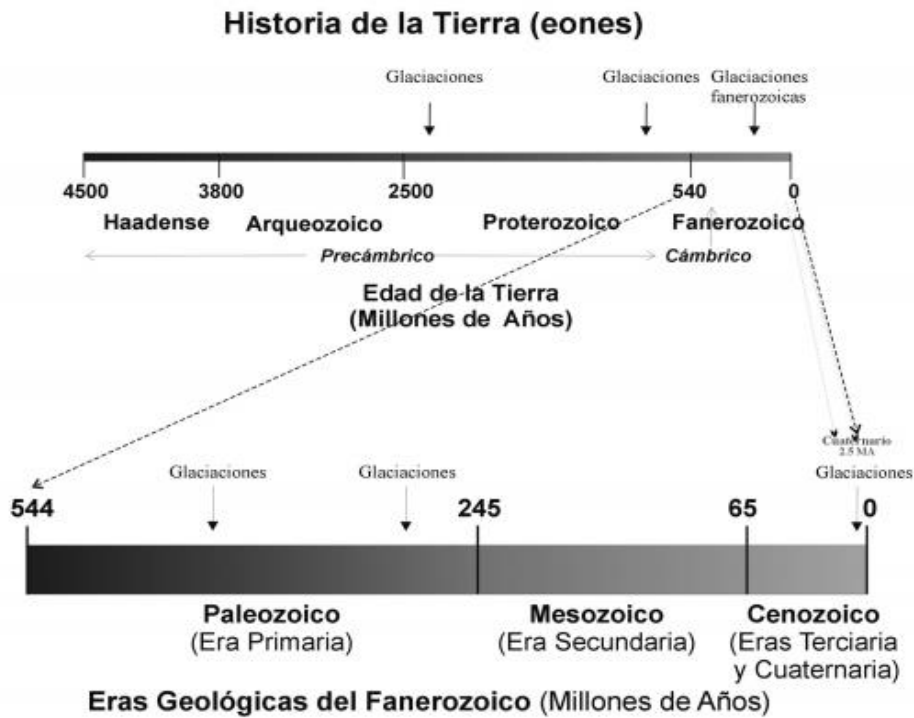
## 1. INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia se han establecido diferentes definiciones de “clima”, siendo Claudio Ptolomeo la primera persona en establecer una clasificación climática en cuanto a criterios de latitud (Escardó, 1998).

Humboldt, en torno al año 1845 afirmaba que *“el término clima designa todos los cambios en la atmósfera que significativamente afectan la humana psicología”*. En esa época, el clima se relacionaba exclusivamente con la temperatura, pero, a lo largo del tiempo distintos autores han ido estableciendo numerosas acepciones de clima incluyendo otros factores atmosféricos además de la temperatura. Por ejemplo, Contreras Arias, define clima como *“el conjunto de las características que definen el estado más frecuente de la atmósfera y la distribución de los fenómenos meteorológicos, a través del año, en un lugar de la superficie de la Tierra”* (Escardó, 1998).

A pesar de que actualmente es una palabra que sigue creando discusión por sus distintas acepciones, la Organización Meteorológica Mundial (OMM) define el clima como una medida estadística basada en los valores medios y en la variabilidad de magnitudes relevantes como son la temperatura, la precipitación o el viento en un periodo largo de tiempo (rango que puede variar desde meses hasta miles de millones de años), aunque el periodo que establece la OMM es de 30 años (Organización Meteorológica Mundial, 2020).

El clima no ha sido constante a lo largo de la historia de la tierra. Se han producido numerosos cambios climáticos desde su origen hasta la actualidad. Desde que se formó el planeta hace 4.500 millones de años, en el precámbrico, cuándo las temperaturas eran extremadamente elevadas y la vida era insostenible, hasta el Cenozoico (constituido por la era terciaria y cuaternaria, en la que nos encontramos actualmente) que tiende al enfriamiento del planeta, tras haber pasado por el Mesozoico que se caracteriza por un clima bastante cálido y húmedo, sin olvidar el Fanerozoico, dónde se produjeron dos grandes glaciaciones (Figura 1). (Uriarte, 2003; García Barrón, 2009).



**Figura 1.** Periodos de la historia de la tierra y sus respectivas glaciaciones (García Barrón, 2009).

Se puede afirmar que, la variabilidad del clima lo largo del tiempo se debe a factores naturales tales como la dirección de los vientos, las corrientes oceánicas, la posición de un ecosistema terrestre respecto al sol etc., los cuáles han influido en los factores que forman el clima (como la precipitación y la temperatura) (Fernández, 2013).

Entre los factores naturales que influyen en el clima, se incluyen las actividades microbianas, ya que estos seres microscópicos presentan una gran influencia en la atmósfera (lugar dónde ocurren la mayoría de los factores climáticos). La evidencia de este hecho nace desde los orígenes de la tierra, cuando aparecen las primeras formas de vida oxigénicas, las cianobacterias. Los investigadores coinciden en que las bacterias fueron los primeros seres vivos que aparecieron en nuestro planeta, adaptándose a una atmósfera primitiva en la que predominaba el dióxido de carbono, el nitrógeno y el vapor de agua. Posteriormente aparecieron las cianobacterias. Estos microorganismos procariotas fueron los responsables de la oxigenación de la atmósfera primitiva



a través de la reacción química que hoy llamamos “fotosíntesis oxigénica”. Gracias a esta reacción llevada a cabo inicialmente por las cianobacterias, donde se libera como producto el oxígeno, se ha ido acumulando este elemento durante millones de años en la atmósfera transformando su carácter reductor a oxidante y llegando a alcanzar concentraciones idóneas favoreciendo así la aparición de formas de vida más complejas (Fonturbel & Molina, 2004 ; Pérez, 2010).

A pesar de que a lo largo de la historia se han ido produciendo cambios en el clima debido a causas naturales, actualmente esos cambios están ligados mayoritariamente por actividades derivadas del ser humano, es por ello que la Convención Marco de las Naciones Unidas sobre el Cambio Climático (CMNUCC) distingue entre cambio climático, atribuido exclusivamente a las actividades humanas que alteran la composición de la atmósfera, y variabilidad climática natural, atribuida a la causas naturales (Organización Meteorológica Mundial, 2020). Sin embargo, el panel intergubernamental sobre cambio climático (IPCC) define este como “todo cambio producido en el clima a lo largo del tiempo, ya sea debido a la variabilidad natural o como resultado de la actividad humana” (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2020b).

Entre las principales actividades antrópicas que contribuyen al cambio climático se encuentran: la quema de combustibles fósiles, la deforestación, la industrialización, y la agricultura y la ganadería intensiva. Estas actividades producen, entre otras cosas, una alteración de los ecosistemas, ya que estos dependen en gran medida del clima en el que se encuentren, por lo que la alteración climática conlleva la modificación de los ecosistemas y con ello, la alteración de las actividades de los seres vivos que habitan en esos ecosistemas, al cambiar sus condiciones físico-químicas, incluidas las actividades microbianas (Fernández, 2013).

Actualmente, es importante investigar no sólo cómo los microorganismos influyen en el clima a través de sus actividades metabólicas, sino también, como el actual cambio climático está afectando a las comunidades microbianas, ya que en numerosos hábitats los microorganismos son la base

de la vida de organismos superiores, incluso del propio hábitat donde se encuentran.

## **2. OBJETIVO**

A pesar de ser un tema de gran interés científico, cuya información puede ser de gran utilidad hoy en día para colaborar en la mitigación del cambio climático a través del manejo de las actividades microbianas, la investigación sobre la relación de los microorganismos y el clima es deficiente. Es por ello que, surge la necesidad de investigar la relación entre ambas variables, y cómo estas pueden verse afectadas la una por la otra, directa o indirectamente.

Este estudio se basa en la síntesis de información científica recopilada en la bibliografía y presenta dos objetivos principales:

- 1) Investigar cómo los microorganismos influyen en el clima a través de sus actividades metabólicas.
- 2) Investigar cómo el cambio climático actual está alterando las actividades microbianas.

## **3. MATERIALES Y MÉTODOS**

La realización de este estudio se ha llevado a cabo mediante la revisión de diversa información científica.

La búsqueda de dicha información se ha realizado principalmente mediante los siguientes buscadores: Biblioteca UAH, Google Académico, Dialnet, Scielo, Scopus y WOS (Web of Science).

Además de los buscadores mencionados, se ha encontrado información de gran relevancia en páginas webs oficiales como son CSIC (Consejo Superior de Investigaciones Científicas), IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), OMM (Organización Meteorológica Mundial), ONU (Organización de

las Naciones Unidas) etc. Así como en revistas científicas como “*Nature Climate Change*” y “*Nature reviews microbiology*”.

La búsqueda de información se ha llevado a cabo mediante dos fases:

**FASE 1: Fase general.** Basada en la búsqueda de conceptos generales para llegar a entender cómo los microorganismos son capaces de influir en el clima y viceversa, así como para la posterior comprensión de conceptos e investigaciones específicas.

Palabras clave: Microorganismos y clima; ciclos biogeoquímicos y microorganismos; ciclo del carbono; ciclo del nitrógeno; ciclo del azufre; cambio climático; alteración de ciclos biogeoquímicos; alteración de ecosistemas.

**FASE 2: Fase específica.** Tras realizar una búsqueda general de información y comprender mediante que procesos los microorganismos influyen en el clima y de qué manera este influye en las actividades microbianas, se realiza una búsqueda de información de procesos específicos.

Palabras clave: Fitoplancton marino; bacterias quimioautotróficas; degradación de la materia orgánica; respiración microbiana; metanogénesis; nitrificación; desnitrificación; DMS y DMSP; retroalimentación del carbono y cambio climático; Zonas de mínimo oxígeno y microorganismos; turberas y actividad microbiana; permafrost y degradación microbiana.

Las palabras clave para la búsqueda de referencias bibliográficas se establecieron tanto en español como en inglés.

Finalmente se eligieron 53 referencias bibliográficas, de las cuáles, la mayoría, se encuentran en inglés, y en un menor porcentaje en español. Para la elección de la bibliografía se ha tenido en cuenta la fecha de publicación, eligiendo las referencias publicadas en los últimos 20 años (2000- 2020), a excepción de dos artículos publicados en 1998, los cuáles se han incluido por presentar información de gran relevancia para la historia del clima y de la microbiología.

## **4. INFLUENCIA DE LOS MICROORGANISMOS EN EL CLIMA A TRAVÉS DE LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS**

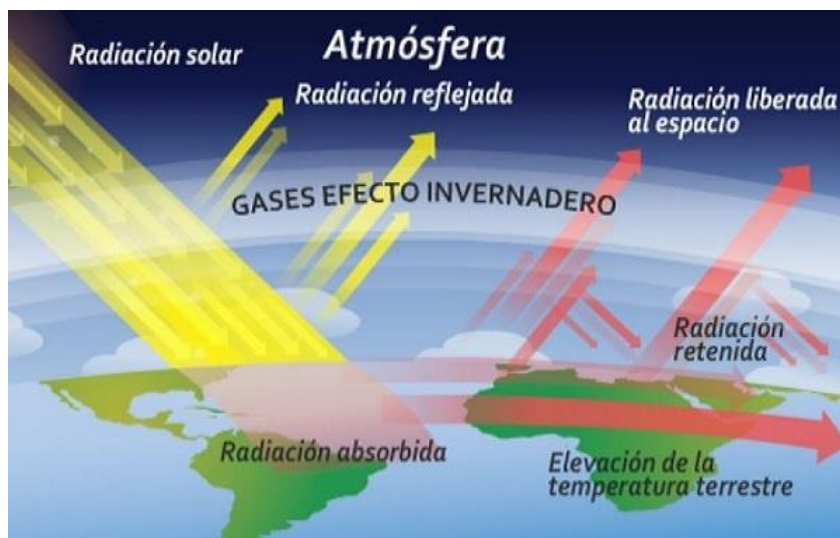
Los ciclos biogeoquímicos son procesos naturales por los que se realizan conversiones cíclicas de los elementos en sus diferentes formas químicas a través de los organismos biológicos y el medio ambiente, manteniendo así un equilibrio estático. Estos juegan un papel fundamental en la dinámica de ecosistemas, ya que aportan numerosos beneficios, entre los que se encuentra la regulación de la atmósfera, la biosfera y la hidrosfera debido al reciclaje de los elementos químicos. Es por esto que ejercen una gran influencia en nuestro clima (CIIFEN, 2020).

El clima está constituido por determinadas variables del sistema climático que varían con lentitud a lo largo del tiempo. Por lo que, generalmente, el clima de una región se identifica a partir de sus variables atmosféricas como son la precipitación, el viento o la temperatura (Amador & Alfaro, 2009).

A su vez, estas variables están íntimamente relacionadas con los gases atmosféricos, cuyo equilibrio, a través de los ciclos biogeoquímicos, hace posible que el clima se mantenga constante. Esto es lo que ocurre con los denominados gases de efecto invernadero (GEI). Los GEI se definen como componentes gaseosos de la atmósfera capaces de absorber y emitir radiación en diferente longitud de onda (Intergovernmental Panel on Climate Change, 2020a).

El conjunto de estos gases le confiere a la atmósfera un bajo poder de absorción de las longitudes de onda que se encuentran en el espectro visible, pero, por el contrario, presenta un gran poder de absorción de longitudes de ondas cortas y largas. Por lo que la atmósfera es capaz de absorber radiación ultravioleta (de longitud de onda corta) procedente del sol, cuyo mérito se le atribuye al ozono, y radiación infrarroja (de longitud de onda larga) procedente de la superficie terrestre, gracias al vapor de agua y gases como el dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ), el metano ( $\text{CH}_4$ ) y el óxido nitroso ( $\text{N}_2\text{O}$ ) (Ballesteros & Aristizabal, 2007).

Parte de esa radiación infrarroja es reflejada por los gases de efecto invernadero hacia el espacio y la otra parte es reflejada nuevamente a la superficie terrestre, suministrando una fuente de energía adicional a la solar y contribuyendo así al denominado efecto invernadero (figura 2). Un proceso que se lleva a cabo de manera natural y que es esencial para la vida en la tierra, ya que permite mantener una temperatura idónea para la supervivencia de los seres vivos.



**Figura 2.** Representación gráfica del efecto invernadero.  
(LogiNews, 2020).

Para que se lleve a cabo este proceso de manera natural y se mantenga una temperatura más o menos constante, se debe establecer una proporción no desmesurada de los GEI, ya que un considerable aumento de estos gases provoca grandes cambios en la temperatura de la superficie terrestre y, como consecuencia, grandes cambios en el clima.

En este sentido, los ciclos biogeoquímicos juegan un papel fundamental para el clima, como se ha mencionado anteriormente, ya que muchas formas químicas de los elementos que se reciclan a través de ellos son gases de efecto invernadero.

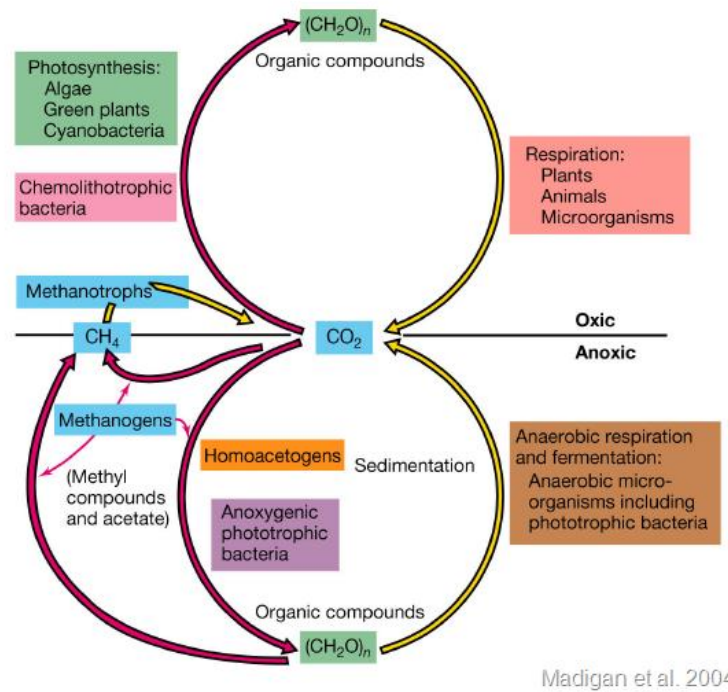
A su vez, numerosos autores afirman que los microorganismos son los encargados de dirigir los ciclos biogeoquímicos, esto se debe a que son los seres vivos que participan más activamente en ellos, llevando a cabo diversos procesos que conllevan la producción y el consumo de GEI (Cavicchioli et al.,

2019). Por lo que, para llegar a entender cómo los microorganismos son capaces de ejercer una notoria influencia en el clima, es necesario comprender cada uno de los procesos de consumo y producción de GEI que llevan a cabo dentro de los ciclos biogeoquímicos.

## 4.1 Ciclo del carbono

El carbono se transfiere a través de la atmósfera, los océanos y la superficie terrestre, pasando por diferentes formas químicas que constituyen compuestos orgánicos e inorgánicos. El  $\text{CO}_2$  y el  $\text{CH}_4$  constituyen dos formas químicas del carbono, que se encuentran en la atmósfera y forman parte de lo que denominamos gases de efecto invernadero. (Escardó, 2012).

La actividad microbiana determina cuánto carbono se libera y se remineraliza en forma de  $\text{CO}_2$  y  $\text{CH}_4$  (Figura 3) (Cavicchioli et al., 2019).



**Figura 3.** Flujo general del carbono mediante procesos microbianos (Madigan et al, 2004).

**El fitoplancton marino** realiza una notoria contribución en el secuestro del carbono atmosférico. Este está formado por microorganismos de distintos reinos, como son las cianobacterias, las diatomeas y los dinoflagelados, y las clorofitas. Todos ellos realizan la fotosíntesis y se establecen desde la superficie de la lámina de agua hasta un rango aproximado de 200 metros de profundidad (rango al que puede llegar la radiación solar) (Hernández-Becerril, 2014).

La fotosíntesis llevada a cabo por el fitoplancton marino es similar a la realizada por las plantas en el ecosistema terrestre. A partir de CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O y utilizando la radiación solar como fuente de energía, siguiendo distintas rutas metabólicas, se sintetiza materia orgánica y se libera oxígeno. Por lo que, además de constituir la base trófica de mares y océanos, contribuyen al secuestro de CO<sub>2</sub>. La fotosíntesis fitoplanctónica no sólo es similar a la realizada en el ecosistema terrestre, sino que, además, contribuye al mismo porcentaje de fijación de CO<sub>2</sub>, total en el planeta. El 50 % de la fijación fotosintética de CO<sub>2</sub> atmosférico es realizada por el fitoplancton marino, mientras que el otro 50% es realizado por las plantas superiores (Field, Behrenfeld, Randerson & Falkowski, 1998; Boyce, Lewis & Worm, 2010).

A pesar de que los organismos fitoplanctónicos realizan el mayor porcentaje de fijación de CO<sub>2</sub> dentro del mundo microbiano mediante la fotosíntesis, hay **bacterias quimioautotróficas** en las profundidades de los océanos que son capaces de fijar un porcentaje notable de carbono inorgánico, presentando un gran impacto en el ciclo global del carbono. Estas bacterias utilizan el CO<sub>2</sub> como fuente de carbono y, como fuente de energía compuestos inorgánicos reducidos, ya que se encuentran en zonas donde la radiación solar no incide (Cavicchioli et al., 2019).

No se sabe a ciencia cierta qué microorganismos controlan la quimioautotrofia de los océanos. Algunos estudios sugieren que está dominada por Epsilonproteobacterias, (Grote, Jost, Labrenz, Herndl & Jürgens, 2008), mientras que otros afirman que el grupo predominante de la quimioautotrofia de los océanos son las bacterias pertenecientes al filo de las Nitrospirae, oxidantes del nitrito (Pachiadaki et al., 2017).

Un estudio reciente, tras realizar varios experimentos en el Atlántico Norte, afirma que las bacterias del filo Nitrospirae son fundamentales en la quimioautotrofia del océano oscuro, llegando a fijar del 15 al 45 % del carbono inorgánico del Atlántico Norte y estimando que pueden llegar a fijar 1,1 petagramos de carbono de todo el océano oscuro al año. (Pachiadaki et al., 2017).

Tanto la fotosíntesis fitoplanctónica, como la quimioautotrofia de las bacterias, llevadas a cabo en ecosistemas acuáticos, presentan un papel fundamental en la eliminación del CO<sub>2</sub> atmosférico, convirtiéndose este en otras formas químicas que no forman parte de los GEI.

Frente a ello, los microorganismos llevan a cabo procesos inversos por los que se libera de nuevo CO<sub>2</sub> a la atmósfera, como son **la degradación de la materia orgánica y la respiración heterotrófica** (Cavicchioli et al., 2019).

La emisión del CO<sub>2</sub> a la atmósfera se lleva a cabo principalmente mediante la respiración, que es realizada en un 50 % por plantas superiores (respiración autótrofa) y, el otro 50 %, mediante animales y microorganismos (respiración heterotrófica) (Singh, Bardgett, Smith & Reay, 2010).

Pero no todo el carbono es utilizado por los seres vivos de manera inmediata. Una cierta parte del carbono se encuentra retenida en los suelos formando parte, muchas veces, de compuestos orgánicos complejos (como el humus) a los que no pueden acceder los seres vivos, a excepción de los microorganismos, que, gracias a su gran potencial enzimático, son capaces de degradar estos compuestos, aunque de manera lenta, en otros más sencillos pudiendo ser utilizados por el resto de organismos. Es la denominada biodegradación microbiana y genera como producto CO<sub>2</sub>, que es devuelto a la atmósfera (Chiellini, Corte, D'Antone & Bilingham, 2007).

Tras el CO<sub>2</sub>, **el metano (CH<sub>4</sub>)** es el gas de efecto invernadero más abundante en la atmósfera (Museo Nacional de Ciencias Naturales, 2020) y presenta una gran influencia en el ciclo del carbono. Los microorganismos llevan a cabo dos principales procesos por los que consumen y liberan CH<sub>4</sub>.



Por un lado, las **bacterias metanotrofas** llevan a cabo un proceso de oxidación por el que consumen metano en presencia de oxígeno, utilizándolo como fuente de carbono y energía. El metano que no es utilizado por estas bacterias, es liberado a la atmósfera, por lo que contribuyen en gran medida al secuestro de CH<sub>4</sub>, pero, por otro lado, este proceso tiene como producto final CO<sub>2</sub>, por lo que a pesar de estar consumiendo un potente gas de efecto invernadero, se libera otro más abundante en la atmósfera (Ingraham & Ingraham, 1998).

Por otro lado, las **bacterias metanógenas**, un grupo de arqueobacterias anaerobias estrictas, llevan a cabo la metanogénesis, proceso de respiración anaerobia en el que los microorganismos utilizan como aceptor terminal de electrones el CO<sub>2</sub> para dar lugar a metano. Otros microorganismos pueden producir metano utilizando diferentes sustratos como por ejemplo el acetato (Figura 4) (Castillo, 2005; Corrales, Romero, Macías & Vargas, 2015).



*Figura 4. Reacciones de la producción de metano por microorganismos a partir de dióxido de carbono (CO<sub>2</sub>) y acetato (CH<sub>3</sub>COOH).*

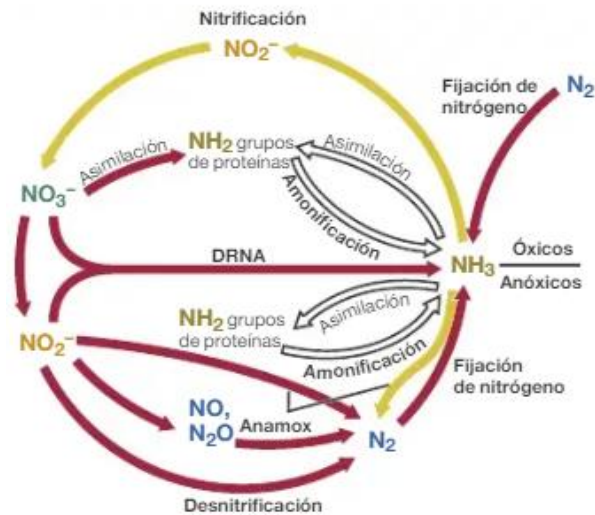
Todos los procesos mencionados contribuyen a la producción y al consumo de CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub>, manteniendo un equilibrio en el flujo de estos gases hacia la atmósfera en el ciclo del carbono (Cavicchioli et al., 2019).

## 4.2 Ciclo del nitrógeno

El nitrógeno se recicla en el medio ambiente mediante reacciones de óxido-reducción. Durante su transferencia por los distintos reservorios (atmósfera, océanos y tierra) pasa por diversas formas químicas, desde su forma más reducida (NH<sub>4</sub> y N orgánico) hasta su forma más oxidada (NO<sub>3</sub><sup>-</sup>), pasando por formas intermedias en estados de oxidación (N<sub>2</sub>, N<sub>2</sub>O y NO<sub>2</sub><sup>-</sup>).

El óxido nitroso ( $N_2O$ ) es considerado un potente gas de efecto invernadero involucrado en el calentamiento de la atmósfera. Actualmente ha despertado un gran interés por su gran capacidad de absorción infrarroja y por su determinación a la contribución del efecto invernadero en un 4 -5 %. Se establece que el 90% de las emisiones globales de  $N_2O$  se deben a procesos microbiológicos (muchos asociados a la agricultura) que suceden dentro del ciclo global del nitrógeno, concretamente a los procesos de nitrificación y desnitrificación (Cabrera, Vermoesen, Van Cleemput & Cabriales, 2000).

El nitrógeno gaseoso que encontramos en la atmósfera ( $N_2$ ), es utilizado por un grupo reducido de procariontas, en el proceso que denominamos “fijación del nitrógeno”. Este, se combina con otros elementos dando lugar a moléculas como el amonio ( $NH_4^+$ ). A su vez, el amonio es sometido a reacciones de oxidación llevadas a cabo por bacterias. En un primer paso, el amonio se oxida a nitrito ( $NO_2^-$ ) por bacterias nitrosificantes, y posteriormente, el nitrito es oxidado a nitrato ( $NO_3^-$ ) por bacterias nitrificantes, es lo que denominamos **nitrificación aerobia**. El nitrato que encontramos en el medio, de manera natural como producto de la nitrificación, es sometido a procesos de reducción que se encuentran dentro de lo que denominamos **desnitrificación**. Se puede llevar a cabo una reducción asimilativa, donde los microorganismos utilizan el nitrato para incorporarlo a su biomasa, o desasimilativa, donde el nitrato es utilizado como aceptor terminal de electrones, en condiciones anaerobias. En este caso, el nitrato se puede transformar en amonio o, por el contrario, se puede reducir a nitrito, es, en este último proceso, donde radica el problema. El nitrito, a su vez, es utilizado como aceptor final de electrones, reduciéndose a  $N_2$  de manera directa, o indirecta mediante la utilización de formas intermedias como son el  $N_2O$  y el  $NO$ , que son liberadas a la atmósfera, constituyendo, este proceso, la principal forma biológica de liberación de este gas de efecto invernadero ( $N_2O$ ) (Figura 5) (Sánchez & Sanabria, 2009; Madigan et al, 2009).



**Figura 5.** Flujo general del nitrógeno mediante procesos microbianos (Madigan et al, 2009).

Por lo que, la desnitrificación, llevada a cabo por los microorganismos, es un proceso que contribuye en gran medida al calentamiento global por la liberación de  $N_2O$  como gas de efecto invernadero, pero, no sólo este gas es perjudicial para el medio ambiente. Además de  $N_2O$ , también se libera a la atmósfera óxido nítrico ( $NO$ ), el cual reacciona con el ozono, destruyendo la capa de este gas que se encuentra en la atmósfera, generando, una mayor incidencia de radiación ultravioleta en la superficie terrestre (Sánchez & Sanabria, 2009; Madigan et al, 2009).

A pesar de que las emisiones de  $N_2O$  se produzcan de manera natural, actualmente, se han incrementado dichas emisiones en el sector de la agricultura debido al uso de fertilizantes nitrogenados. Las sustancias nitrogenadas que se aportan al suelo son fijadas por los microorganismos, y posteriormente convertidas a nitratos mediante la nitrificación, siendo estos utilizados por las plantas. Debido al aporte excesivo de estas sustancias, no todos los nitratos generados por los microorganismos son utilizados por las plantas, gran parte de ellos son lixiviados acabando en acuíferos, lagos etc. produciendo problemas de eutrofización. La parte que no es lixiviada ni utilizada por las plantas, es utilizada por los microorganismos en condiciones anaerobias como aceptor terminal de electrones y reducida a  $N_2$  mediante la desnitrificación, liberando  $N_2O$ . Por lo que, en este contexto, el proceso de

nitrificación también contribuye a la emisión de  $N_2O$ , aunque de manera indirecta, ya que establece la disponibilidad de nitratos sujetos a procesos de desnitrificación (Garzón & Cárdenas, 2013).

### **4.3 Ciclo del azufre**

Al igual que en el ciclo del nitrógeno, los microorganismos participan en el ciclo del azufre mediante reacciones de óxido-reducción, por las cuáles se transfieren, a través de los distintos compartimentos, sus diversas formas químicas, desde su forma más reducida ( $SH_2$ , R-SH) hasta su forma más oxidada ( $SO_4^{2-}$ ) pasando por su forma intermedia ( $S_0$ ).

Al contrario de los ciclos vistos anteriormente, los microorganismos no participan en la producción ni en el consumo de formas químicas del azufre que estén relacionadas directamente con el efecto invernadero, pero sí presentan formas cuya presencia en la atmósfera influye de manera notoria en el clima, como es el caso del dimetilsulfoniopropionato (DMSP) y el dimetil sulfuro (DMS) (Cavicchioli et al., 2019).

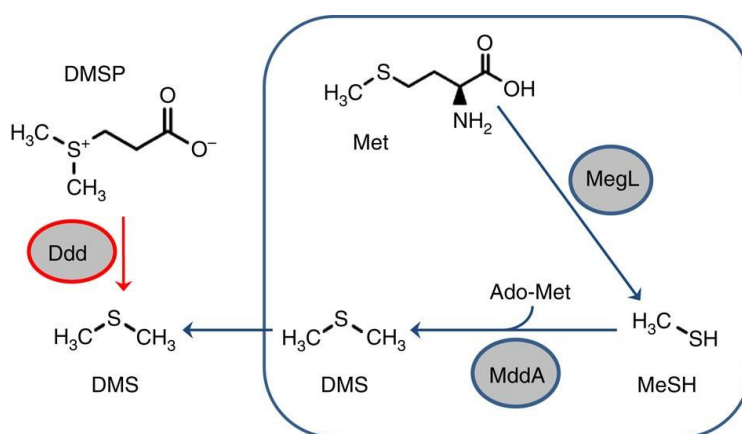
El DMPS es el compuesto orgánico más abundante de los océanos y juega un papel fundamental como regulador osmótico en algas. Diversas formas del fitoplancton sintetizan este compuesto y lo incorporan al interior celular para contrarrestar el porcentaje de sal del agua del mar. Posteriormente, es liberado al medio mediante la lisis celular o cuando el fitoplancton es capturado por el zooplancton. Es entonces cuando actúan las bacterias, las cuales catalizan este compuesto liberando al medio el DMS, que protagoniza la principal forma de intercambio de azufre entre el océano y la atmósfera (González, Pedrós-Alió & Gasol, 2008).

El DMS es un compuesto volátil que ejerce un papel fundamental en la regulación del clima, ya que actúa como un gas de refrigeración. Una vez liberado a la atmósfera, se produce una reacción de oxidación excitada por la radiación ultravioleta, formándose aerosoles que condensan la humedad, incrementando así la densidad de las nubes. Esto provoca que aumente el

denominado efecto albedo, haciendo que gran parte de la radiación solar incidente se refleje, disminuyendo la temperatura de la superficie terrestre. Por lo que se puede decir que este gas es un atenuante del efecto invernadero. (González et al., 2008).

Anteriormente se atribuía la producción de esta molécula exclusivamente a organismos del fitoplancton, ya que se pensaba que su producción estaba limitada a zonas superficiales del océano donde incidía la radiación solar. Sin embargo, un reciente estudio publicado por la revista “*Nature microbiology*”, llevado a cabo por científicos de la Universidad de East Anglia (Reino Unido) y la Ocean University (China), ha demostrado que hay bacterias heterotróficas marinas capaces de sintetizar DMS. Esto se debe al descubrimiento de un gen (*mddA*) capaz de codificar la síntesis de la enzima metiltransferasa que metila el CH<sub>4</sub>S (metil mercaptano) a DMS (Curson et al., 2017).

En definitiva, se pueden llevar a cabo dos vías para la producción de DMS (figura 6), a partir de la degradación del DMSP producido por el fitoplancton mediante la enzima DMSP liasa o mediante la síntesis directa. En este último proceso, la metionina que se encuentra en las bacterias marinas se convierte en metil mercaptano, y posteriormente, este, se transforma en DMS mediante un proceso de metilación llevado a cabo por la enzima metil transferasa utilizando adenosilmetionina como dador de metilo (Carrión et al., 2015).



**Figura 6.** Vías de producción del DMS (Carrión et al., 2015)

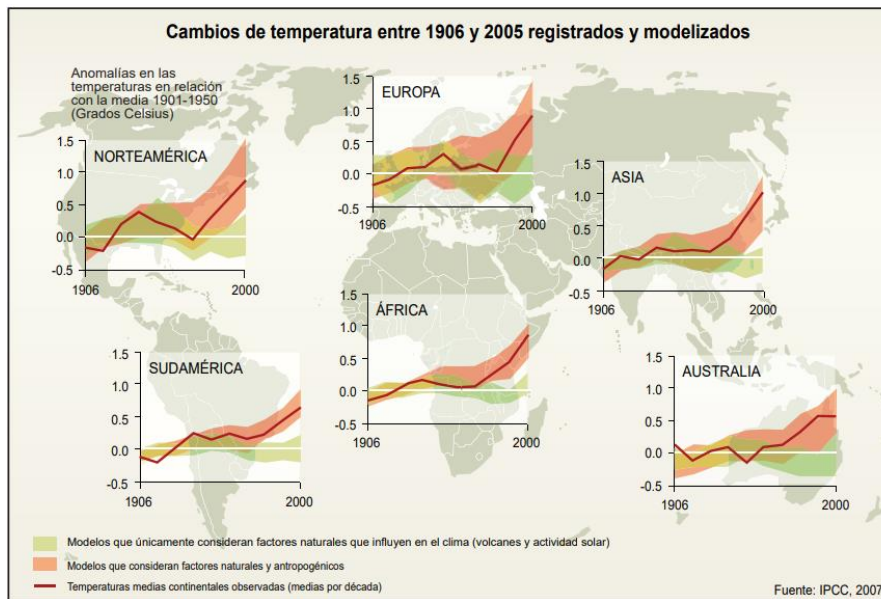
DMSP: dimetilsulfoniopropionato; Ddd: enzima DMSP liasa; DMS: Dimetil sulfuro; Met: Metionina; MegL: enzima metionina gamma liasa; MeSH: metil mercaptano; MddA: enzima metiltransferasa; Ado-met: adenosin metionina.

Tras este nuevo descubrimiento, no sólo se ha demostrado que la producción de esta molécula también es llevada a cabo por bacterias marinas que no requieren radiación solar, sino que se ha subestimado la producción de esta molécula y su importancia en el medio ambiente, especialmente en el clima (Curson et al., 2017).

## **5. MICROORGANISMOS Y CAMBIO CLIMÁTICO: Relación entre ambas variables.**

El cambio climático actual presenta como principales efectos el aumento de las temperaturas, fusión de nieve y del hielo, aumento del nivel del mar y fenómenos meteorológicos extremos tales como las sequías o las inundaciones. Varios informes del IPCC relacionan directamente el cambio climático con el aumento de la temperatura media global debido al incremento desmesurado de emisiones de gases de efecto invernadero (IPCC, 2020).

Algunos gases de efecto invernadero se producen de manera natural (muchos de ellos como consecuencia de la actividad microbiana, como se ha detallado en el apartado anterior), sin embargo, en el último siglo, estos gases se han incrementado en la atmósfera a niveles alarmantes como consecuencia de actividades humanas (Organización de las Naciones Unidas, 2020), produciéndose un calentamiento de origen antrópico a nivel mundial y elevándose la temperatura media global del planeta en 1,5 ° C (Figura 7) (Sintes & Heras, 2009).



**Figura 7:** Variación de las temperaturas en los distintos continentes entre 1906 y el año 2000 (Sintes & Heras, 2009).

Como se observa en la figura 7, el aumento de la temperatura media global de los últimos años se debe a modelos que consideran tanto factores naturales como antropogénicos en la influencia del clima, estableciéndose una gran diferencia respecto a modelos que sólo consideran factores naturales.

Debido al incremento del efecto invernadero, se están produciendo alteraciones en la biosfera a nivel global, donde los microorganismos presentan un papel fundamental en el mantenimiento de los ecosistemas. Por lo que es fundamental comprender cómo el cambio climático afecta a los microorganismos, ya que, a pesar de que los efectos presenten menor visibilidad en los microorganismos que en otras formas de vida superiores, estos constituyen un sistema de soporte vital de la biosfera, por lo que las alteraciones que se puedan producir, tanto en la composición como en las actividades microbianas, afectarán al resto de organismos, así como a su ecosistema, y viceversa (Cavicchioli et al., 2019).

## 5.1 Retroalimentación del carbono atmosférico

Los procesos microbianos tienen un papel fundamental en los flujos globales de algunos gases de efecto invernadero como el CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub> y N<sub>2</sub>O.

Se han realizado diversos estudios de investigación para determinar en qué medida el cambio climático puede alterar los ciclos biogeoquímicos, afectando al flujo de estos gases, pero no se puede establecer con certeza si las alteraciones que produce el cambio climático en los procesos microbianos conducen a una retroalimentación positiva o negativa de las emisiones de gases de efecto invernadero (Singh et al., 2010).

**El fitoplancton marino** contribuye al secuestro de CO<sub>2</sub> atmosférico. Este proceso puede verse afectado por el cambio climático.

Algunos autores defienden que el aumento de temperatura, la mayor incidencia de radiación solar y el aporte de agua dulce en los océanos provocan una estratificación en ciertas zonas del océano que contribuye al secuestro de nutrientes, quedando inutilizables por el fitoplancton. Al estar reducida la disponibilidad de nutrientes, el fitoplancton disminuye y como consecuencia, la fijación de CO<sub>2</sub> atmosférica es menor (Behrenfeld, 2014).

Por el contrario, otros estudios defienden que el cambio climático está produciendo un aumento de la población fitoplanctónica y con ello, el incremento de la fijación de CO<sub>2</sub>. Algunos de los estudios que defienden esta teoría sugieren que, cuando los nutrientes no son limitantes, el fitoplancton aumenta debido a que los niveles de CO<sub>2</sub> emitidos por el ser humano son mayores, utilizándolos para su crecimiento (Verspagen, Van de Waal, Finke, Visser & Huisman, 2014), otros autores añaden que el deshielo producido por el cambio climático está provocando una mayor incidencia de la radiación solar en los océanos, lo que está provocando un aumento de la productividad primaria (Kirchman, Morán & Ducklow, 2009).

Todos los estudios realizados coinciden en que la alteración de los factores ambientales está produciendo una alteración en la productividad primaria de los



océanos y, con ello, en el secuestro de carbono, pero, debido a la contrariedad de los estudios, no se sabe si de manera positiva o negativa.

El aumento de temperaturas debido al cambio climático también provoca una alteración en el metabolismo microbiano del carbono de los suelos, causando una retroalimentación del CO<sub>2</sub>, pero no se sabe a ciencia cierta si la retroalimentación que se produce es negativa, o positiva. Esto se debe a que el cambio climático induce a un cambio de la fisiología de los microorganismos y de la composición de una comunidad microbiana, presentando, muchos de ellos, un potencial de adaptación al cambio climático, lo que altera los resultados esperados (Bradford et al., 2019).

En cuanto a los ecosistemas terrestres, el cambio climático ejerce una mayor influencia en los procesos de **degradación de la materia orgánica** y de la **respiración microbiana**.

El aumento de CO<sub>2</sub> en la atmósfera debido a las actividades humanas y el aumento de temperatura conlleva un aumento de la materia orgánica del suelo, quedando ésta disponible para su degradación microbiana, proceso por el cual se genera CO<sub>2</sub>. Por lo tanto, las emisiones de CO<sub>2</sub> producidas por la degradación de la materia orgánica aumentarían en una proporción considerable y la retención de carbono orgánico en el suelo disminuiría (Cavicchioli et al., 2019), sin embargo, no todos los investigadores están de acuerdo con esta teoría.

Un estudio publicado por la revista "*Nature Climate Change*" defiende que el aumento de la temperatura provocada por el cambio climático produce un crecimiento de la comunidad microbiana, lo que produce un aumento de la tasa de degradación de la materia orgánica y del CO<sub>2</sub> a corto plazo, pero, a largo plazo, se produce el efecto contrario. El crecimiento microbiano y el aumento de la tasa de degradación generan una falta de sustrato, por lo que, al no haber nutrientes disponibles, la actividad microbiana decrece y, con ello, se ve reducida la pérdida de carbono a la atmósfera (Walker et al., 2018).

Varios autores han llevado a cabo estudios de investigación sobre la influencia de las altas temperaturas en la tasa de respiración microbiana. Muchos de ellos

defienden que un aumento de la temperatura del suelo provoca una alteración de la tasa microbiana a corto plazo, sin embargo, la influencia que ejerce el cambio climático en la respiración a largo plazo es incierta (Dacal, Bradford, Plaza, Maestre & García-Palacios, 2019).

Algunos estudios han llevado a cabo experimentos en el laboratorio en los cuales se han analizado las tasas de respiración microbiana de suelos sometidos a distintas temperaturas. Los resultados concluyen en que la tasa de respiración de la biomasa microbiana es menor en los suelos que presentan mayores temperaturas. Estos resultados sugieren que los microorganismos del suelo presentan un gran poder de adaptación al calentamiento global, retrasando la liberación de carbono a la atmósfera. Por ello, no se sabe a ciencia cierta si el cambio climático presenta una influencia positiva o negativa en la retroalimentación del carbono (Bradford et al., 2019).

## **5.2 Alteración de las transformaciones microbianas del nitrógeno**

El cambio climático también ejerce una gran influencia en **el ciclo del nitrógeno**.

La quema de combustibles fósiles es uno de los procesos llevados a cabo por el ser humano en el que se libera nitrógeno reactivo a una velocidad que duplica las reacciones microbiológicas de óxido-reducción del nitrógeno (Greaver et al., 2016). Este proceso, junto con el uso de fertilizantes, ha aumentado considerablemente la disponibilidad de nitrógeno en ecosistemas terrestres y acuáticos en los últimos años, causando una alteración de los procesos biogeoquímicos de transformación del nitrógeno (Cavicchioli et al., 2019).

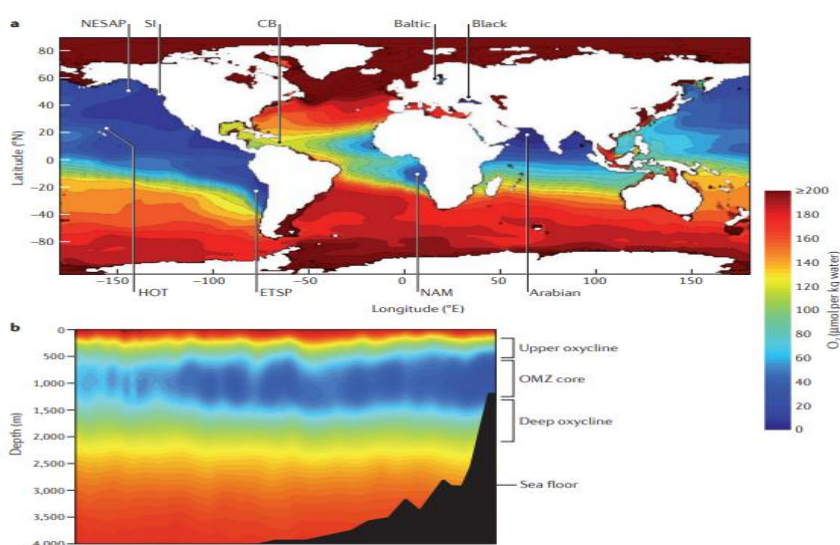
Algunos estudios afirman que la mayor disponibilidad de nitrógeno en los ecosistemas induce a una mayor tasa de **nitrificación** llevada a cabo por los microorganismos, provocando, a su vez, la eutrofización de muchos ecosistemas acuáticos (Greaver et al., 2016).

## 5.3 Alteración de los ecosistemas propiciado por el cambio climático

El cambio climático no sólo produce alteraciones directas en los procesos microbianos que producen o consumen gases de efecto invernadero, sino que también es capaz de **alterar ciertos ecosistemas** en los que se establecen nuevas condiciones que propician actividades microbianas productoras de gases de efecto invernadero, contribuyendo así al cambio climático, como ocurre en las zonas de mínimo oxígeno (ZMO), las turberas, o en el permafrost (Cavicchioli et al., 2019).

### 5.3.1 Zonas mínimas de oxígeno (ZMO)

El aumento de temperatura está provocando el calentamiento de los océanos. Una de las muchas consecuencias que esto conlleva es la disminución de la solubilidad de oxígeno en el agua, que, junto con la disminución de circulación de este por el incremento de la estratificación, está provocando el aumento las denominadas **zonas mínimas de oxígeno (ZMO)** (Figura 8) (Schmidtko, Stramma & Visbeck, 2017).



**Figura 8.** Ubicación de las zonas mínimas de oxígeno (ZMO)  
(Wright, Konwar & Hallam, 2012) (Continúa).

- A) Ubicación de las zonas mínimas de oxígeno en diferentes regiones del océano.**  
*NESAP: Pacífico Subártico Nororiental ; SI: Ensenada de San Simón ; CB: Cuenca de Cariaco ; Baltic: Mar Báltico ; Black: Mar negro; HOT: Océano Hawaii ; ETSP: Pacífico sur tropical oriental ;NAM: Surgencia de Namibia ; Arabia : Mar Árabe*
- B) Sección transversal de la ZMO de NESAP.** *En esa figura se muestra la concentración de oxígeno desde la superficie hasta la profundidad del océano. Se distinguen dos oxiclina, en la parte superior de la ZMO (Upper oxycline) y en la parte inferior (Deep oxycline).*

Estas zonas son inhóspitas para microorganismos aerobios, pero, por el contrario, suponen un lugar ideal para aquellos microorganismos que presentan un metabolismo anaerobio, por el cual liberan, como productos o subproductos, gases de efecto invernadero, causando un gran impacto en el equilibrio climático (Wright et al., 2012). Es por ello que se considera que la expansión de las ZMO provoca una alteración de los flujos de gases de efecto invernadero como el CH<sub>4</sub>, CO<sub>2</sub> y, especialmente el N<sub>2</sub>O (Wright et al., 2012). Estableciéndose estas, como grandes fuentes de emisión de N<sub>2</sub>O, debido a que, al no haber disponibilidad de oxígeno, los microorganismos suelen utilizar como aceptor terminal de electrones el NO<sub>3</sub><sup>-</sup> para obtener energía mediante la desnitrificación (Breitburg et al., 2018).

### **5.3.2 Las turberas**

**Las turberas** constituyen ecosistemas con condiciones especiales en las que se produce la inhibición de la degradación microbiana, lo que provoca, junto con una saturación del agua, la acumulación de materia orgánica, dando lugar a condiciones de anoxia. El hecho de que se produzca la inhibición de la degradación de la materia orgánica y el hecho de que estén formadas, principalmente, por musgo de turba, resistente a la degradación, confiere a estos lugares el poder de actuar como sumideros globales de carbono. Sin embargo, debido al cambio climático, las turberas están dejando de actuar como sumideros y están empezando a actuar como fuentes de carbono (Bragazza, Parisod, Buttler & Bardgett, 2013).

Esto se debe a que el aumento de temperatura y la disminución de las precipitaciones provocadas por el cambio climático están cambiando la

composición vegetal de las turberas y los procesos microbianos asociados a ellas. Se está produciendo una reducción en la productividad del musgo de turba y, por el contrario, se está incrementado el crecimiento de plantas vasculares, las cuales son más fácilmente degradables por los microorganismos. Además, la reducción del contenido de agua en el suelo, está propiciando la aparición de hongos que retroalimentan positivamente el crecimiento de las plantas vasculares al facilitarles nutrientes por la fijación de nitrógeno atmosférico. De tal manera que, debido al climático, se está produciendo la degradación de la materia orgánica en zonas de turberas, lo que conlleva el aumento de las emisiones de CO<sub>2</sub> (Bragazza et al., 2013).

En un estudio llevado a cabo en el año 2005, al oeste de Canadá, se recolectaron diversos núcleos de turba que presentaban vegetación superficial y núcleos que se encontraban con arbustos ericáceos para estudiar en qué medida contribuía cada tipo de vegetación a la emisión de CO<sub>2</sub>. Los resultados mostraron que las plantas vasculares contribuyeron a la emisión de CO<sub>2</sub> en un 35- 57 % del total de la superficie de turba. Mientras que la debida a los procesos microbianos asociados a la rizosfera y a la degradación microbiana de los exudados de las raíces de las plantas, la cual contribuyó en un 17-24 % (Crow & Wieder, 2005).

### 5.3.3 El permafrost

Se sabe que el aumento de las temperaturas está ocasionando el deshielo de los polos a una velocidad alarmante y, con ello, un aumento del nivel del mar, pero, no sólo se está produciendo el deshielo de los polos, sino también de muchas otras formas del medio en el que vivimos, como es **el permafrost**, que se define como una capa de suelo que permanece por debajo de los 0°C, durante al menos, dos años. (Dobinski, 2012).

Esta capa de suelo congelado cubre más del 20 % de la superficie terrestre y presenta grandes reservas de carbono (figura 9) por lo que el deshielo del permafrost (que se está iniciando actualmente debido a las altas temperaturas provocadas por el cambio climático) supondría una gran emisión de carbono en forma de gases de efecto invernadero a la atmósfera (Hultman et al., 2015;

Zimov, Schuur & Chapin, 2006). La razón fundamental de dicha aseveración, es que el deshielo deja depósitos de carbono orgánico libres que anteriormente estaban congelados y que actualmente están siendo utilizados por los microorganismos mediante la degradación de esa materia orgánica liberando, como gases de efecto invernadero, CO<sub>2</sub> y CH<sub>4</sub>. (Schuur et al., 2015).



**Figura 9:** Suelo de la tundra de Siberia, que muestra, tras el deshielo, raíces antiguas conservadas en el permafrost (Zimov et al., 2006).

Un estudio llevó a cabo la investigación de comunidades microbianas que se encontraban en la capa de permafrost y determinó que el aumento de temperaturas provocó el aumento de genes funcionales microbianos involucrados en la degradación de carbono (Xue et al., 2016), sugiriendo así un gran poder de adaptación de los microorganismos del permafrost al cambio climático.

## **6. DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN**

Todos los estudios revisados en este trabajo muestran una clara evidencia, los microorganismos y el clima presentan una estrecha relación entre sí. Esta relación se debe en su mayoría, a que los microorganismos llevan a cabo procesos metabólicos por los cuales se consumen y liberan gases de efecto

invernadero fundamentales para el mantenimiento del clima, contribuyendo en gran medida a los ciclos biogeoquímicos, fundamentalmente del carbono y del nitrógeno.

La alteración de los factores climáticos provoca una alteración de las actividades metabólicas de los microorganismos, así como de la composición y funcionalidad de las comunidades microbianas. Las actividades microbianas que contribuyen al secuestro de gases de efecto invernadero (fijación fitoplanctónica del CO<sub>2</sub>, bacterias quimioautotróficas...) y las actividades que por lo contrario, contribuyen a su liberación en la atmósfera (degradación de la materia orgánica, respiración heterotrófica, desnitrificación...), están bien definidas e investigadas. Sin embargo, no se muestra una clara evidencia de si las alteraciones producidas en estas actividades por el cambio climático, causan retroalimentaciones positivas o negativas de los gases de efecto invernadero a la atmósfera.

Se conocen cuáles son las actividades llevadas a cabo por los microorganismos por las que se relacionan con el clima, pero, existe una falta de conocimiento respecto a los efectos que provocan las alteraciones del cambio climático en las poblaciones microbianas, existiendo una gran controversia entre distintos autores. Esto se debe a que hay una gran falta de investigación en este campo científico, ignorando el papel que supondría la variación de dichas poblaciones en el ámbito del cambio climático.

En definitiva, se debe tomar conciencia sobre la biología y participación de los microorganismos dentro del marco de cambio climático, ya que presentan una gran relevancia, y nos pueden ayudar a crear un futuro ambiental sostenible.

## 7. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Amador, J. A., & Alfaro, E. J. (2009). Métodos de reducción de escala: aplicaciones al tiempo, clima, variabilidad climática y cambio climático. *Revibec-Revista Iberoamericana de economía ecológica*, 39-52.
2. Ballesteros, H. O. B., & Aristizabal, G. L. (2007). Información técnica sobre gases de efecto invernadero y el cambio climático. *Bogotá DC: nota técnica del IDEAM*.
3. Behrenfeld, M. J. (2014). Climate-mediated dance of the plankton. *Nature Climate Change*, 4(10), 880-887.
4. Boyce, D. G., Lewis, M. R., & Worm, B. (2010). Global phytoplankton decline over the past century. *Nature*, 466(7306), 591-596.
5. Bradford, M. A., McCulley, R. L., Crowther, T. W., Oldfield, E. E., Wood, S. A., & Fierer, N. (2019). Cross-biome patterns in soil microbial respiration predictable from evolutionary theory on thermal adaptation. *Nature ecology & evolution*, 3(2), 223.
6. Bragazza, L., Parisod, J., Buttler, A., & Bardgett, R. D. (2013). Biogeochemical plant–soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nature Climate Change*, 3(3), 273-277.
7. Breitburg, D., Levin, L. A., Oschlies, A., Grégoire, M., Chavez, F. P., Conley, D. J., & Jacinto, G. S. (2018). Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science*, 359(6371).
8. Cabrera, O. G., Vermoesen, A., Van Cleemput, O., & Cabriaes, J. P. (2000). Efecto del tipo de suelo, humedad y fuente de nitrógeno en las emisiones de N<sub>2</sub> y N<sub>2</sub>O. *Terra Latinoamericana*, 18(1), 1-9.
9. Carrión, O., Curson, A. R., Kumaresan, D., Fu, Y., Lang, A. S., Mercadé, E., & Todd, J. D. (2015). A novel pathway producing dimethylsulphide in bacteria is widespread in soil environments. *Nature communications*, 6(1), 1-8.
10. Castillo, F. (2005). *Biotecnología ambiental*. Editorial Tebar.
11. Cavicchioli, R., Ripple, W. J., Timmis, K. N., Azam, F., Bakken, L. R., Baylis, M., Behrenfeld, M. J., Boetius, A., Boyd, P. W., Classen, A. T., Crowther, T. W., Danovaro, R., Foreman, C. M., Huisman, J., Hutchins,



- D.A., Jansson, J-K., Karl, D.M., Koskella, B, Mark Welch, D.B., Martiny, J.B.H., Moran M.A., Orphan, V.J., Reay, D.S., Remais, J.V., Rich, V.I., Singh, B.K., Stein, L.Y., Stewart, F.J., Sullivan, M.B., Van Oppen, M.J.H., Weaver, S.C., Webb, E.A.. & Webster, N.S. (2019). Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 17(9), 569-586.
12. Chiellini, E., Corti, A., D'Antone, S., & Billingham, N. C. (2007). Microbial biomass yield and turnover in soil biodegradation tests: carbon substrate effects. *Journal of Polymers and the Environment*, 15(3), 169-178.
  13. CIIFEN (2020). *Centro Internacional Para La Investigación Del Fenómeno De El Niño*. [online] Disponible en: [http://www.ciifen.org/index.php%3Foption=com\\_content&view=article&id=580%253Aciclos-biogequimicos&catid=98%253Acontenido-1&Itemid=131&lang=es](http://www.ciifen.org/index.php%3Foption=com_content&view=article&id=580%253Aciclos-biogequimicos&catid=98%253Acontenido-1&Itemid=131&lang=es). [Consultado el 23 de junio de 2020].
  14. Corrales, L. C., Romero, D. M. A., Macías, J. A. B., & Vargas, A. M. C. (2015). Bacterias anaerobias: procesos que realizan y contribuyen a la sostenibilidad de la vida en el planeta. *Nova*, 13(24), 55-82.
  15. Crow, S. E., & Wieder, R. K. (2005). Sources of CO<sub>2</sub> emission from a northern peatland: root respiration, exudation, and decomposition. *Ecology*, 86(7), 1825-1834.
  16. Curson, A. R., Liu, J., Martínez, A. B., Green, R. T., Chan, Y., Carrión, O., Williams B. T., Zhang, S. H., Yang, G. P., Bulman, P. C., Todd, J. D., & Zhang, X. H. (2017). Dimethylsulfoniopropionate biosynthesis in marine bacteria and identification of the key gene in this process. *Nature microbiology*, 2(5), 17009.
  17. Dacal, M., Bradford, M. A., Plaza, C., Maestre, F. T., & García-Palacios, P. (2019). Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. *Nature ecology & evolution*, 3(2), 232-238.
  18. Davidson, T. A., Audet, J., Jeppesen, E., Landkildehus, F., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., & Syväranta, J. (2018). Synergy between nutrients and warming enhances methane ebullition from experimental lakes. *Nature Climate Change*, 8(2), 156-160.
  19. Dobinski, W. (2011). Permafrost. *Earth-Science Reviews*, 108(3-4), 158-169.

20. Escardó, A. L. (1998). Contribución al concepto de clima. *Territoris*, 1, 203-214.
21. Fernández, J. L. U. (2013). El cambio climático: sus causas y efectos medioambientales. *Anales de la real academia de medicina y cirugía de Valladolid*, (50), 71-98.
22. Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., & Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237-240.
23. Fontúrbel, R. F., & Molina, A. C. (2004). Origen del agua y el oxígeno molecular en la Tierra. *Elementos Ciencia y Cultura*, 11, 3-9.
24. García Barrón, L. (2009). *Cambios climáticos y efectos ambientales*. Ed. Universidad Internacional de Andalucía.
25. Garzón, J. E., & Cárdenas, E. A. (2013). Emisiones antropogénicas de amoníaco, nitratos y óxido nítrico: compuestos nitrogenados que afectan el medio ambiente en el sector agropecuario colombiano. *Revista de la Facultad de Medicina Veterinaria y de Zootecnia*, 60(II), 121-138.
26. González, J. M., Pedrós-Alió, C., & Gasol, J. M. (2008). Plancton bacteriano de los océanos. *Investigación y Ciencia*, 77.
27. Greaver, T. L., Clark, C. M., Compton, J. E., Vallano, D., Talhelm, A. F., Weaver, C. P., Band, L.E., Baron, J.S., Davidson, E.A., Tague, C.L., Felker-Quinn, E., Lynch, J.A., Herrick, J.D., Liu, L., Goodale, C.L., Novak, K.K. & Haeuber, R.A. (2016). Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nature Climate Change*, 6(9), 836-843.
28. Grote, J., Jost, G., Labrenz, M., Herndl, G. J., & Jürgens, K. (2008). Epsilonproteobacteria represent the major portion of chemoautotrophic bacteria in sulfidic waters of pelagic redoxclines of the Baltic and Black Seas. *Applied and environmental microbiology*, 74(24), 7546-7551.
29. Hernández-Becerril, D. U. (2014). Biodiversidad de algas planctónicas marinas (Cyanobacteria, Prasinophyceae, Euglenophyta, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatophyceae, Parmophyceae, Raphidophyceae, Bacillariophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Dinoflagellata) en México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85, S44-S53.

30. Hultman, J., Waldrop, M. P., Mackelprang, R., David, M. M., McFarland, J., Blazewicz, S. J., Harden, J., Turetsky, M.R., McGuire, A.D., Shah, M.B., VerBerkmoes, N.C., Lee, L.H., Mavrommatis, K., & Jansson, J.K. (2015). Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature*, 521(7551), 208-212.
31. Ingraham, J. L., & Ingraham, C. A. (1998). *Introducción a la microbiología*. Volumen II. Ed. Reverté.
32. Intergovernmental Panel on Climate Change (2020). [online] Disponible en: [https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/08/WGI\\_AR5\\_glossary\\_ES.pdf](https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/08/WGI_AR5_glossary_ES.pdf). [Consultado el 28 de mayo de 2020].
33. Intergovernmental Panel on Climate Change (2020). *IPCC — Intergovernmental Panel On Climate Change*. [online] Disponible en: <https://www.ipcc.ch/>. [Consultado el 1 de septiembre de 2020].
34. Kirchman, D. L., Morán, X. A. G., & Ducklow, H. (2009). Microbial growth in the polar oceans—role of temperature and potential impact of climate change. *Nature Reviews Microbiology*, 7(6), 451-459.
35. LogiNews (2020). *El Transporte Aéreo Aumenta Un 22% Las Emisiones De Gases Efecto Invernadero*. [online] Disponible en: <https://noticiaslogisticaytransporte.com/logistica/05/02/2018/el-transporte-aereo-aumenta-un-22-las-emisiones-de-gases-efecto-invernadero/114589.html>. [Consultado el 1 de septiembre de 2020].
36. Madigan, M. T., Martinko, J. M., Dunalp, P. V., & Clark, D. P. (2009). Brock. *Biología de los microorganismos*. 12<sup>o</sup> edición; p 685.
37. Madigan, M.T., Martinko, J.M., John, M., Parker, J. (2004). Brock. *Biología de los microorganismos*. 10<sup>o</sup> edición; Ed. Pearson Educación; Madrid.
38. Museo Nacional de Ciencias Naturales (2020) *Home | Museo Nacional De Ciencias Naturales*. [online] Disponible en: <https://www.mncn.csic.es/es>. (Consultado el 16 de septiembre de 2020).
39. Organización de las Naciones Unidas (2020). *Cambio Climático*. [online] Disponible en: <https://www.un.org/es/sections/issues-depth/climate-change/index.html>. [Consultado el 25 de junio de 2020].

40. Organización Meteorológica Mundial (2020). *Organización Meteorológica Mundial*. [online] Disponible en: <https://public.wmo.int/es>. [Consultado el 27 de agosto de 2020].
41. Pachiadaki, M. G., Sintès, E., Bergauer, K., Brown, J. M., Record, N. R., Swan, B. K., Mathyer, M.E., Hallam, S.J., Lopez-Garcia, P., Takaki, Y., Nunoura, T., Woyke, T., Herndl, G.J., & Stepanauskas, R. (2017). Major role of nitrite-oxidizing bacteria in dark ocean carbon fixation. *Science*, 358(6366), 1046-1051.
42. Pérez, M. J. M. (2010). Origen y evolución del oxígeno atmosférico. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 18(1), 16-24.
43. Sánchez, J., & Sanabria, J. (2009). Metabolismos microbianos involucrados en procesos avanzados para la remoción de Nitrógeno, una revisión prospectiva. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 11(1), 114-124.
44. Schmidtko, S., Stramma, L., & Visbeck, M. (2017). Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature*, 542(7641), 335-339.
45. Schuur, E. A., McGuire, A. D., Schädel, C., Grosse, G., Harden, J. W., Hayes, D. J., Hugelius, G., Koven, C.D., Kuhry, P., Lawrence, D.M., Natali, S.M., Olefeldt, D., Romanovsky, V.E., Schaefer, K., Turetsky, M.R., Treat, C.C., & Vonk, J.E. (2015). Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature*, 520(7546), 171-179.
46. Singh, B. K., Bardgett, R. D., Smith, P., & Reay, D. S. (2010). Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nature Reviews Microbiology*, 8(11), 779-790.
47. Sintès, M., & Heras, F. (2009). El clima en peligro. Una guía fácil del Cuarto Informe del IPCC. CENEAM-OAPN, Madrid.
48. Uriarte, A. (2004). Historia del clima de la Tierra. Gobierno Vasco. Departamento de Transportes y Obras Públicas. Dirección de Meteorología y Climatología, Vitoria-Gastei. p 66-73.
49. Verspagen, J. M., Van de Waal, D. B., Finke, J. F., Visser, P. M., & Huisman, J. (2014). Contrasting effects of rising CO<sub>2</sub> on primary production and ecological stoichiometry at different nutrient levels. *Ecology letters*, 17(8), 951-960.

50. Walker, T. W., Kaiser, C., Strasser, F., Herbold, C. W., Leblans, N. I., Wobken, D., Janssens, I.A., Sigurdsson, B.D. & Richter, A. (2018). Microbial temperature sensitivity and biomass change explain soil carbon loss with warming. *Nature climate change*, 8(10), 885-889.
51. Wright, J. J., Konwar, K. M., & Hallam, S. J. (2012). Microbial ecology of expanding oxygen minimum zones. *Nature Reviews Microbiology*, 10(6), 381-394.
52. Xue, K., Yuan, M. M., Shi, Z. J., Qin, Y., Deng, Y., Cheng, L., Wu, L., He, Z., Van Nostrand, J.D., Bracho, R., Natali, S., Schuur, E.A.G., Luo, C., Konstantinidis, K.T., Wang, Q., Cole, J.R., Tiedje, J.M., Luo, Y., & Zhou, J. (2016). Tundra soil carbon is vulnerable to rapid microbial decomposition under climate warming. *Nature Climate Change*, 6(6), 595.
53. Zimov, S. A., Schuur, E. A., & Chapin III, F. S. (2006). Permafrost and the global carbon budget. *Science(Washington)*, 312(5780), 1612-1613.