

FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS Y BIOMÉDICAS
PROGRAMA MICROBIOLOGÍA

Efecto del cambio climático sobre el microbioma de la rizosfera del suelo (CO₂ elevado)

Presentan:

López Herazo Rafael Andres

Montenegro Martínez Andrés Felipe

Natera solano Leonardo Emilio

Plata Rivera Alfredo José

Profesor Tutor:

Rosado Porto David Javier

Trabajo de investigación

21/05/2023

BARRANQUILLA, ATLÁNTICO

REPÚBLICA DE COLOMBIA

RESUMEN.

Las concentraciones elevadas de dióxido de carbono (CO_2) en la atmósfera tienen varios efectos sobre los ecosistemas. Estos incluyen el aumento de la fotosíntesis y el crecimiento vegetal, cambios en la distribución de especies, alteraciones en los ciclos biogeoquímicos y posibles impactos en la biodiversidad y la interacción entre las especies, por otro lado, las plantas C3, plantas C4 y plantas CAM son diferentes tipos de fotosíntesis que utilizan las plantas. Las concentraciones elevadas de CO_2 tienen efectos variables en cada uno de estos tipos de plantas. En general, las plantas C3 tienden a beneficiarse más de los niveles elevados de CO_2 , ya que experimentan un aumento en la fotosíntesis y un mayor crecimiento. Las plantas C4 y CAM también pueden beneficiarse, pero en menor medida. El CO_2 elevado en la rizosfera (la región del suelo que rodea las raíces de las plantas) de plantas C4 puede tener efectos sobre los procesos de absorción de nutrientes y la fisiología de la planta. Puede promover un mayor crecimiento de las raíces y alterar la interacción de las plantas con los microorganismos del suelo. Las plantas CAM también puede influir en la absorción de nutrientes y en la fisiología de estas plantas. Puede tener un impacto en la capacidad de las plantas CAM para almacenar carbono y en su adaptación a condiciones ambientales cambiantes.

El cambio en las concentraciones elevadas de CO_2 puede afectar los ciclos biogeoquímicos de diferentes elementos. El aumento del CO_2 puede influir en la disponibilidad y la movilidad del fósforo y el azufre en el suelo, lo que puede tener implicaciones para el crecimiento de las plantas y la calidad del suelo. Además, el CO_2 elevado puede influir en la producción de oxígeno y en los patrones de respiración de los organismos, así como en la disponibilidad de agua en los ecosistemas y de igual manera este CO_2 es un componente clave del ciclo del carbono. Las concentraciones elevadas de CO_2 pueden afectar la fotosíntesis y la respiración de las plantas, lo que a su vez puede

alterar los flujos de carbono en los ecosistemas. Estos cambios pueden tener implicaciones para el almacenamiento de carbono en los suelos, la absorción de CO₂ atmosférico y el equilibrio climático.

Palabras Claves: CO₂, microbioma, rizosfera, raíces, plantas, cambio climático.

ABSTRACT

High concentrations of carbon dioxide (CO₂) in the atmosphere have several effects on ecosystems. These include increased photosynthesis and plant growth, changes in species distribution, alterations in biogeochemical cycles, and potential impacts on biodiversity and species interactions. On the other hand, C₃ plants, C₄ plants, and CAM plants are different types of photosynthesis utilized by plants. High CO₂ concentrations have variable effects on each of these plant types. Generally, C₃ plants tend to benefit the most from elevated CO₂ levels as they experience increased photosynthesis and greater growth. C₄ and CAM plants can also benefit but to a lesser extent. Elevated CO₂ in the rhizosphere (the soil region surrounding plant roots) of C₄ plants can have effects on nutrient uptake processes and plant physiology. It can promote increased root growth and alter the plant's interaction with soil microorganisms. CAM plants can also influence nutrient uptake and physiology. It can impact the ability of CAM plants to store carbon and adapt to changing environmental conditions.

Changes in elevated CO₂ concentrations can affect the biogeochemical cycles of different elements. Increased CO₂ can influence the availability and mobility of phosphorus and sulfur in the soil, which can have implications for plant growth and soil quality. Additionally, elevated CO₂ can influence oxygen production and organism respiration patterns, as well as the availability of water in ecosystems. Furthermore, CO₂ is a key component of the carbon cycle. Elevated CO₂ concentrations can affect plant photosynthesis and respiration, which in turn can alter carbon flows

in ecosystems. These changes can have implications for carbon storage in soils, atmospheric CO₂ uptake, and climate balance.

Keywords: CO₂, microbiome, rhizosphere, roots, plants, climate change

INTRODUCCIÓN

En la actualidad, existe una gran preocupación sobre el impacto del cambio climático en los ecosistemas terrestres y acuáticos. El aumento desproporcionado de gases de efecto invernadero, como el dióxido de carbono (CO₂), el metano (CH₄) y el óxido nitroso (N₂O),

Aunque se ha demostrado que el dióxido de carbono (CO₂) aumenta la fotosíntesis, lo que afecta significativamente el crecimiento de las plantas y la productividad primaria (Herrera, (2001).), todavía se sabe poco acerca de cómo el eCO₂ (CO₂ elevado) afecta la estructura y actividad potencial de la comunidad microbiana subterránea. La diversidad del microbioma del suelo es mayor que la de otros hábitats microbianos, y las bacterias son el grupo más abundante y diverso de microorganismos en el suelo, Este tipo de microorganismos representan un biofertilizante ecológico y se habla principalmente de dos grupos: Los simbióticos, como Rhizobium, específicos de las leguminosas, que viven en el suelo y no necesitan a la planta para su reproducción, ejemplos de estos son el Azotobacter y Azospirillum. de esta podemos encontrar los microorganismos solubilizadores de fósforo, estos agentes se encargan de pasar el fósforo orgánico a formas inorgánicas para lograr mayor asimilación por las plantas. Este proceso involucra la transformación de fosfatos insolubles a formas disponibles para las plantas, estos microorganismos se encuentran en la rizósfera y algunas especies son: Pseudomonas putida, Bacillus subtilis, Penicillium bilaji, y Aspergillus niger, Debido a su versatilidad y variedad de funciones, las bacterias juegan un papel importante en los ciclos biogeoquímicos, como en el ciclo del carbono, donde el suelo es un importante reservorio de carbono. Asimismo, tienen un papel

clave en importantes procesos biogeoquímicos, como los ciclos de C, N, P y S, es de esperar que su respuesta al eCO₂ influya en el futuro CO₂ atmosférico.

Un estudio crítico reveló cambios importantes en la estructura general de las comunidades microbianas del suelo bajo eCO₂, lo que indica que la estructura de la comunidad microbiana no es resistente a las perturbaciones en general (Silberman, Albanesi, et al., 2016). Por otro lado, se sabe que los compuestos orgánicos derivados de los exudados de las raíces desempeñan un papel importante en los procesos del suelo (Walker et al., 2003). Es bien sabido que la biomasa y la actividad microbiana están fuertemente influenciadas por las características físicas, químicas y biológicas de la rizosfera, y afectan los procesos del suelo y la fertilidad de este (Pearce et al., 1995; Sorensen, 1997).

Dado que se espera que las concentraciones atmosféricas de CO₂ aumenten drásticamente en el futuro, se han realizado muchos estudios para investigar los efectos del CO₂ elevado (eCO₂) en los ecosistemas. Inicialmente, los estudios se centraron en la respuesta de las plantas y la química del suelo al eCO₂, pero recientemente se ha prestado más atención al efecto del eCO₂ en los microorganismos del ecosistema, ya que estos juegan un papel crucial en el ciclo biogeoquímico de los ecosistemas

Con el aumento del CO₂ y los cambios climáticos, es necesario entender cómo afecta la descomposición del carbono orgánico del suelo y la liberación de CO₂. Dos factores que pueden afectar la descomposición del carbono orgánico del suelo son la disponibilidad de nitrógeno y de carbono fresco para las plantas, los cuales cambian con el aumento del CO₂. El suministro de carbono fresco a la matriz del suelo puede acelerar la descomposición del carbono orgánico del suelo y reducir las reservas de carbono del suelo, conocido como el "efecto cebado". Los efectos del cebado inducidos por las raíces pueden aumentar la degradación del carbono orgánico del suelo

hasta un 350 % (Orjuela, 2018b). Sin embargo, la mayoría de los modelos del ciclo del carbono no consideran estos efectos, debido al conocimiento limitado de los mecanismos y factores que influyen en su magnitud.

El aumento de CO₂ ha demostrado incrementar las concentraciones de carbohidratos no estructurales y compuestos de defensa en las hojas, pero disminuye la concentración de nitrógeno en ellas. (Vicente, 2012) Debido a que la disponibilidad de sustrato es un impulso importante del metabolismo microbiano, se espera que el aumento en la producción de residuos debido al crecimiento de la planta en condiciones de CO₂ elevado mejore la respiración microbiana del suelo (Zak et al., 2000). Según un metanálisis realizado por Norby et al. (2001), los cambios en la calidad de la materia orgánica producidos por las concentraciones elevadas de CO₂ tienen efectos limitados en el ciclo del carbono.

Hay dos formas generales de aumentar las reservas de carbono del suelo en tierras agrícolas: reducir las pérdidas de carbono del suelo al reducir la perturbación o secuestrar carbono en suelos más estables, y aumentar la entrada de carbono del suelo mediante la mejora del cultivo, la fertilización y el riego.

Esta revisión busca determinar el efecto del cambio climático en el microbioma de la rizosfera del suelo, así como el impacto de la respiración microbiana del suelo en condiciones de CO₂ elevado. Estudios previos han demostrado que la bioquímica del tejido vegetal influye en la tasa de descomposición de la hojarasca presente en el suelo, lo que afecta el ciclo de los compuestos en el suelo (Pardo & Marcela, 2008b).

Se tuvo en cuenta los tipos de microorganismos que habitan la rizosfera del suelo, donde algunos de ellos pueden ser neutrales o patógenos para sus huéspedes, mientras que otros son conocidos por apoyar el crecimiento de las plantas y aumentar su tolerancia al estrés biótico y

abiótico. Por lo tanto, se pretende obtener conclusiones precisas acerca de los efectos del cambio climático en los microorganismos presentes en la rizosfera del suelo y sus posibles efectos en el medio ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización del presente trabajo se realizó una consulta bibliográfica en las bases de datos Scopus, Web of Science y Latindex utilizando las palabras claves:

- Microbioma del suelo
- Cambio climático
- CO₂ elevado y microbioma del suelo
- Microbioma del suelo y ciclos biogeoquímicos.

RESULTADOS.

EFFECTOS GENERALES DE LAS CONCENTRACIONES ELEVADAS DE CO₂ SOBRE LOS ECOSISTEMAS.

La manifestación más evidente del cambio global es el cambio climático, que se manifiesta en el aumento de las temperaturas y el aumento de la frecuencia e intensidad de los fenómenos meteorológicos extremos (José Antonio Hódar, Regino Zamora y Josep Peñuelas, 2004)

El clima global del planeta como se muestra en la **FIGURA 1** está determinado por la totalidad de masa, la distancia al Sol y la composición de la atmósfera. Con base a todos los factores, se espera que la temperatura promedio de la Tierra sea de alrededor de 18°C. Sin embargo, la temperatura promedio en la Tierra es 33°C es decir, alrededor de 15°C. Todo eso se debe a la presencia de pequeñas cantidades de vapor de agua en la atmósfera (0 - 2%), CO₂ (0,03 - 0,04%). (Martha González E., Enrique Jurado, Socorro González E., Óscar Aguirre C., Javier Jiménez P., José Navar., 2003)

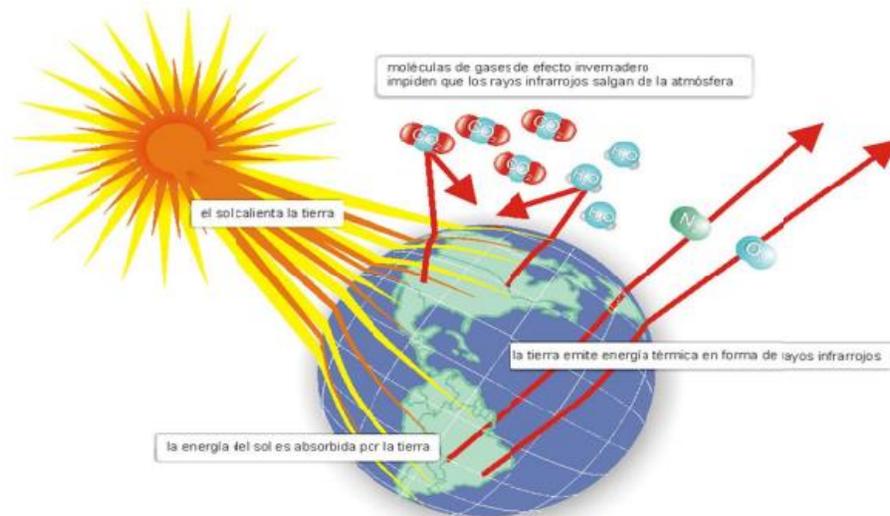


FIGURA 1: Muestra del proceso del calentamiento global a nivel mundial, donde se evidencia la entrada de energía solar y el impedimento de la salida de los rayos infrarrojos de la atmósfera por las moléculas de gases de efectos invernadero. Fuente: (Tafur, Mabrouk A. El-Sharkawy y Sara Mejía de, 2011).

Dado que el cambio climático debido al aumento de las emisiones de gases de efecto invernadero puede afectar a los cultivos de manera diferente en diferentes regiones del mundo, el impacto más beneficioso sobre los rendimientos en las regiones templadas depende en gran medida del impacto de los efectos directos del CO₂. (Adriana Yepes & Marcos Silveira Buckeridge, 2011).

Cada acción emprendida por la sociedad desde la revolución industrial ha incrementado la concentración de gases de efecto invernadero (GEI) en la atmósfera, y en especial las emisiones de CO₂. Sobre todo, las consecuencias de este fenómeno que se han producido son un aumento de la temperatura y cambios en el ciclo hidrológico (precipitaciones), entre las más importantes. (Haro Lenin, Oscullo José, 2016).

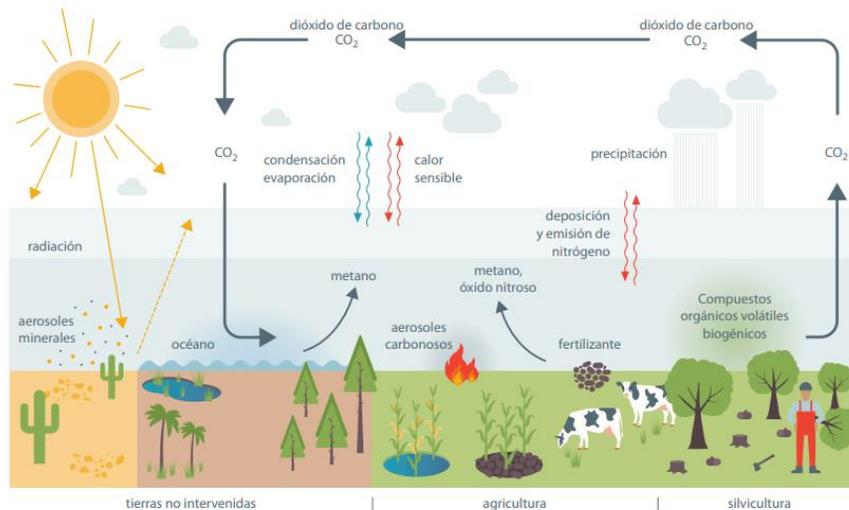


Figura 2: La imagen se ve la interacción que existe entre la tierra y el clima CO₂. ((IPCC), Grupo Intergubernamental sobre Cambio Climático, 2019).

Los ecosistemas tienen redes de producción que constan de dos componentes principales: redes de producción primaria y respiración heterótrofa, Como podemos ver en la **FIGURA 2** El primero es la mayor contribución de carbono al ecosistema y es el resultado de la fijación de CO₂ durante la fotosíntesis menos la pérdida de CO₂ a través de la respiración. Se desaconsejan las proyecciones del Panel Intergubernamental sobre Cambio Climático (IPCC), que indican que, si las temperaturas aumentan 3,5°C, se producirán extinciones masivas que afectarán al 40-70% de las especies conocidas. (Pinto, Alba Luz González, 2018).

El cambio climático hace parte de uno de los fenómenos de calentamiento global que ha estado aportando efectos adversos para la salud mundial, dando por conclusión que a mediano

plazo la sociedad en todas sus facetas ya sean sociales, políticas, económicas, agroindustriales, étnicas y demás están siendo afectadas (Nicholls R., Wong V., Burkett J., Codgnotto J., Hay R., et al., 2007), tema que resulta controversial ya que la mayoría de las actividades antropogénicas hacen parte de una de las principales causas del cambio climático. (“Efectos Negativos Del Cambio Climático Para La Humanidad.” 2019).

Uno de los factores que se asocian a el cambio climático es el incremento del CO₂ en la atmósfera mediante quema de fósiles y otras actividades antropogénicas que desatan este suceso, de manera más específica en los últimos 50 años se calculó un incremento del 22% de este compuesto presente en la atmósfera, siendo este un tiempo corto en evolución poblacional para dicha magnitud de crecimiento. (Martín Chivelet, Javier, 2010).

La presencia del CO₂ en el ambiente se encuentra delimitada a realizar y promover gran cantidad de procesos relacionados con la vida propiamente dicha, uno de ellos por ejemplo surge del efecto como un factor externo para propiciar la fotosíntesis, hacer parte de la respiración de los seres vivos así como también estar presente en el inicio de todos los procesos de alimentación como primer escalón de cada ser vivo, su efecto puede notarse en experimentos en los que se ha evaluado la relación cantidad CO₂/rendimiento agrícolas, en unos con un rango de entre 30 a 300 %. (Carlos A. Llerena, 1991).

El suelo puede actuar tanto como emisor CO₂ cuando la cantidad de materia orgánica en descomposición sea menor que las pérdidas de carbono dadas por los procesos en los que este se encuentre inmerso, por el contrario, actuará como fuente retenedora de CO₂ cuando se reforestan las tierras de poco interés agrícola aumentando su contenido en materia orgánica. De manera evidente a los efectos dados por la disposición de CO₂ se realizó un estudio en el que se evidencio el comportamiento de la población microbiana y fauna ligada estrechamente al suelo rizosférico

en las que se vio cambios determinantes en poblaciones de lombrices y nematodos y una disminución de poblacional de rizobacterias que fue probablemente debido al aumento de nematodos predadores, así mismo se manifestó el incremento en las poblaciones de micorrizas. (de la rosa, 2008).

EFFECTO DE CONCENTRACIONES ELEVADAS DE CO₂ EN DIFERENTES PLANTAS C3.

En las plantas C3, conocidas así por originar productos primarios de 3 carbonos en su fotosíntesis, ocurre un proceso oxidativo sincrónico con la fotosíntesis denominado fotorrespiración. En este proceso, más de un tercio del CO₂ total fijado es regresado a la atmósfera (Ernesto Medina, Tatiana de Bifano y Milena Delgado, 1976,1). Sin embargo, es importante considerar que el metabolismo de las plantas C3 no se limita únicamente al proceso de la fotorrespiración, sino que también está influenciado por otros factores, como el microbioma presente en la rizosfera.

El metabolismo de las plantas C3 implica reacciones de carboxilación en el ciclo de Calvin, donde el CO₂ se convierte en ácido fosfoglicérico. La enzima clave en este proceso es la ribulosa-1,5-bisfosfato carboxilasa/oxigenasa, también conocida como Rubisco. Sin embargo, la Rubisco puede actuar como oxigenasa, lo que reduce la eficiencia fotosintética de las plantas C3 (Equipo Editorial INTAGRI, 2018, 2).

Además del impacto de la fotorrespiración en la fijación de CO₂, es importante considerar la influencia del microbioma de la rizosfera en las plantas C3, especialmente en un escenario de CO₂ elevado donde los microorganismos que se encuentran en la rizósfera y algunas especies son: *Pseudomonas putida*, *Bacillus subtilis*, *Penicillium bilaji*, y *Aspergillus niger*. Estudios han demostrado que la comunidad microbiana asociada a la rizosfera puede desempeñar un papel

crucial en el ciclo del carbono y en la respuesta de las plantas al CO₂ atmosférico (Ernesto Medina, Grisela Velásquez e Ismael Hernández Valencia, 2016, 3). Estos microorganismos, como bacterias y hongos, pueden interactuar con las raíces de las plantas y afectar la absorción de nutrientes, el crecimiento de las plantas y su respuesta al cambio climático, incluyendo la asimilación de CO₂ (Smith, P., Wolińska, A., & Woliński, P. 2019).

En la fotosíntesis las plantas C₃ tienen la capacidad de soportar las reacciones de carboxilación del ciclo de Calvin, donde forman el ácido fosfoglicérico con el CO₂, de esta forma la enzima con mayor responsabilidad de este proceso es la ribulosa-bisfosfato o mejor conocida como Rubisco, esta cumple una función principal que es funcionar como catalizador para la carboxilación o de actuar como oxigenasas y reducir la capacidad fotosintética de la planta C₃. (Equipo Editorial intagri, 2018).

Todas las especies con metabolismos fotosintéticos C₃ tienen una importancia en el proceso de concentración de la atmósfera ya que se disminuye el 30% de la fijación de CO₂, de este motivo la temperatura está en aumento día a día por el cambio climático. (Ernesto Medina^{1*}, Grisela Velásquez¹ e Ismael Hernández Valencia, 2016).

El objetivo es obtener una reducción en la eficiencia de fijación de CO₂ y un posible colapso del ciclo de Calvin debido al ácido glicólico, lo cual tres sufren una serie de transformaciones como lo pueden ser los cloroplastos y los peroxisomas son ejemplos de compartimentos celulares. Respecto a cada unidad de CO₂ ha consumido el glicólico que la planta es capaz de retener en forma de aminoácidos (glicina y serina). Ya no hay tres, cuatro o incluso dos ATP sino cinco, equivalentes de reducción de H⁺ por NADPH. Además, el costo de la pérdida que no se previno en forma de CO₂, a partir de carbono fijado y previamente reducido. El objeto

de la unidad de ribulosa 1–5 difosfato. La ribulosa 1-5 difosfato estimula la oxigenación. Carboxilasa-oxigenasa. (Salvador Cordero Rodríguez, 1985).

PLANTAS C4 Y CAM.

Las vías metabólicas C4 y CAM se encuentran únicamente en plantas vasculares. Estas vías implican mecanismos especializados para concentrar y transportar el CO₂ a los sitios de fijación de la RUBISCO (vía C3), lo que implica un costo adicional de ATP por unidad de CO₂ fijado, sin presentar ninguna mejora bioquímica en la eficiencia de la RUBISCO sobre la vía C3. De las especies estudiadas hasta el momento, aproximadamente el 89% son C3, el 10% son CAM y el 1% restante son C4. Además, se conocen algunas especies intermedias C3-C4. En las plantas C4, las modificaciones evolutivas han resultado en la fijación de CO₂ en dos compartimentos diferentes.

Bacillus, pseudomonas. Estos microorganismos del suelo desempeñan un papel crucial en la disponibilidad de nutrientes para las plantas, ya que pueden descomponer la materia orgánica y liberar nutrientes esenciales en formas asimilables por las plantas. Por lo tanto, los cambios en la comunidad microbiana de la rizosfera debido al CO₂ elevado podrían tener implicaciones para la nutrición y el crecimiento de las plantas C4.(eric paterson, 1996).

En el mesófilo, el CO₂ se fija como HCO₃⁻ por la AC, para luego ser tomado por la PEPc que lo incorpora en un ácido C4. Este ácido C4 se transporta hacia la vaina del haz vascular gracias a la acción de acarreadores específicos ATP-dependientes, donde se descarboxilasa para liberar CO₂, que es fijado por la RUBISCO e incorporado al ciclo de Calvin-Benson. Con este mecanismo de concentración y bombeo de CO₂ hacia los sitios de fijación de la RUBISCO, la planta es capaz de mantener tasas altas de asimilación de CO₂, incluso en presencia de baja concentración

intercelular de este gas. A pesar de estas adaptaciones, las plantas C4 no son más tolerantes al estrés hídrico severo que las C3. El mecanismo C4 es una adaptación encaminada al uso eficiente del agua, y no a la tolerancia al estrés hídrico. Por otro lado, las plantas CAM sí muestran adaptaciones para tolerar estrés hídrico severo, como la succulencia de tejidos o de células, la disminución drástica en la relación área/volumen de los órganos fotosintéticos, el cierre estomático diurno que limita fuertemente la pérdida de agua y la apertura nocturna, que permite la ganancia de CO₂. Además, presentan sistemas radicales extensivos. (Benavides, (2003)).

CO₂ ELEVADO EN LA RIZOSFERA DE PLANTAS C4

La rizosfera de las plantas C4 se refiere al área del suelo que rodea las raíces de estas plantas. Las plantas C4 son un tipo de plantas que tienen una adaptación especial para maximizar la fotosíntesis en condiciones de alta intensidad de luz y altas temperaturas. Estas plantas tienen una anatomía foliar y un mecanismo bioquímico que les permite concentrar el dióxido de carbono (CO₂) en un compartimento especial llamado "ciclo C4".

En condiciones de CO₂ elevado, las plantas C4 pueden tener algunas respuestas específicas en su rizosfera. Por ejemplo, se ha observado que la disponibilidad de CO₂ en la atmósfera puede afectar la composición y actividad del microbiota del suelo en la rizosfera de estas plantas. Esto se debe a que las plantas C4 pueden tener una demanda diferencial de nutrientes y compuestos orgánicos en condiciones de CO₂ elevado, lo que a su vez puede afectar la comunidad microbiana del suelo. En adición a esto, la disponibilidad de CO₂ puede influir en la interacción entre las raíces de las plantas C4 y los microorganismos presentes en la rizosfera. Los microorganismos del suelo desempeñan un papel crucial en la disponibilidad de nutrientes para las plantas, ya que pueden descomponer la materia orgánica y liberar nutrientes esenciales en formas asimilables por

las plantas. Por lo tanto, cambios en la comunidad microbiana de la rizosfera debido al CO₂ elevado podrían tener implicaciones para la nutrición y el crecimiento de las plantas C4.

Es importante destacar que la respuesta de las plantas C4 a condiciones de CO₂ elevado puede variar dependiendo de varios factores, como la especie de planta, las condiciones ambientales y la composición del suelo. Aunque se han realizado estudios sobre los efectos del CO₂ elevado en las plantas C4, la comprensión completa de las interacciones en la rizosfera y sus consecuencias aún está en desarrollo y se requiere más investigación para tener un panorama más completo. (eric paterson, 1996).

Los estomas de las plantas son poros o aberturas regulables del tejido epidérmico, formados por un par de células especializadas llamadas células oclusivas. La apertura de estomas es el principal mecanismo al que se debe la pérdida de agua en las plantas. Los estomas responden rápidamente a los aumentos de CO₂ y temperatura. La radiación solar, el agua, la temperatura y la concentración del CO₂ son variables ambientales que afectan la apertura y cierre de estos. Los estomas se abren en presencia de radiación y se cierran en condiciones de obscuridad; sin embargo, en condiciones de sequía tienden a cerrarse, aunque haya radiación disponible para evitar pérdida de agua (Taiz y Zeiger, 2006). Si la transpiración se reduce por algún motivo, de igual manera lo hará la absorción de nutrientes, en consecuencia, el rendimiento o producción de biomasa se verá afectado (Huertas, 2008).

La combinación de altas concentraciones de CO₂ y altas temperaturas afectan negativamente la fotosíntesis; la reducción en las tasas de transpiración limita el transporte de nutrientes en hojas de plantas expuestas a niveles altos de CO₂ y en conjunto con la temperatura, y la disminución en la concentración de los minerales dentro de la planta puede contribuir a inhibir la actividad fotosintética en los diferentes tipos de plantas, En términos generales, la concentración

del CO₂ tiene varias consecuencias en las plantas debido a la abertura de los estomas, como un aumento del crecimiento en plantas C₄, en un 22 % respectivamente (He et al., 1995; Idso, 1994).

METABOLISMO DE LAS PLANTAS C₄

Las concentraciones elevadas de CO₂ atmosférico (550 ppm) favorecen altas tasas de fotosíntesis en las gramíneas con ciclo metabólico C₃, mientras que el aumento en la temperatura favorece mayores tasas de fotosíntesis en gramíneas C₄; además, la combinación de estos dos factores aumenta la tasa fotosintética en gramíneas C₄. Las reducciones en la transpiración resultan en la disminución de enfriamiento en las hojas de los cultivos, por lo que las temperaturas del dosel de los cultivos aumentan en aproximadamente 0.4 a 1.7 grados C. Observo gran aumento de la temperatura del dosel del sorgo (C₄) mientras que el maíz (C₄) solo aumento aproximadamente 0.6 grados C. Kimball (2016).

La alta concentración de CO₂ aumenta la tasa fotosintética en las especies de plantas C₃ como el arroz, la soya y el trigo, además, aumenta el costo energético de la exportación de carbohidratos; en las plantas C₄, se mejora el estado hídrico en condiciones de sequía, aumentando la fotosíntesis y la acumulación de biomasa, por lo que se prevén ventajas para las especies C₄ en escenarios futuros de cambio climático, particularmente en áreas áridas y semiáridas con CO₂ elevado, El CO₂ atmosférico elevado puede estimular el crecimiento de la planta al proporcionar carbono adicional (efecto de fertilización), se tienen indicios de que mitiga el impacto del estrés abiótico; además, el CO₂ elevado induce el cierre de los estomas, mejorando el uso del agua, protege contra el estrés frente a diferentes condiciones de su ambiente por ejemplo la sequía, además de esto se tiene un aumento en el suministro de moléculas de defensa (antioxidantes), consideradas responsables de la protección contra el daño oxidativo en CO₂ elevado; la reducción

en el daño oxidativo por el aumento de CO_2 se tiene con mayor frecuencia en las leguminosas, seguido de las gramíneas y las especies perennes (Adelgazad et al., 2015).

Varios estudios sugirieron que las plantas C4 responden menos al aumento de CO_2 comparado con las plantas C3, ya que estas poseen un mecanismo que aumenta la eficiencia fotosintética en la fijación de carbono (TAIZ & ZEIGER, 2004), mientras que para las plantas C3, haber un aumento en la tasa fotosintética. El aumento de la fijación C se debe a la supresión de la fotorrespiración y al aumento del suministro del sustrato.

En el maíz por ejemplo no se encuentra diferencias. El maíz (C4), es relativamente insensible al enriquecimiento de CO_2 . La diferencia probablemente se deba en parte a las diferentes propiedades de las carboxilasas en las plantas C3 y C4; otro factor es que los estomas de las plantas C4 son más sensibles a la presión parcial intercelular de CO_2 que los estomas de las plantas C3; otro más importante es la velocidad de activación de la molécula Rubisco en la fijación del CO_2 , también se han encontrado efectos de reducción de nutrientes no significativos en las plantas C4, dado que en este tipo de plantas el CO_2 elevado no estimula la producción de carbohidratos, aunque los datos que se tienen son insuficientes para aseverar tal hecho, otro dato que es bastante relevante en las plantas C4 es que los efectos son en un menor número y respuesta de elementos minerales producidos cuando las concentraciones de CO_2 esta elevado.

La disminución en el contenido mineral es mayor en las plantas C3, especialmente en trigo y soya, mientras que los cultivos C4, junto con el chicharro, no se vieron afectados drásticamente. Las diferencias entre especies de cada cultivo son determinantes en la concentración mineral de los productos agrícolas, así mismo, es necesario estudiar a fondo la interacción existente entre estas con las elevadas concentraciones de CO_2 , para el caso particular del maíz (tipo C4), el fosforo posee una considerable disminución, en cuanto a macronutrientes se refiere.

Las plantas C4 se pueden clasificar en tres grupos según la descarboxilación en la vaina vascular, y el maíz está en el grupo que presenta mayor eficiencia en el aprovechamiento de la radiación solar (entre 64,5 y 69 mol mol⁻¹) mientras que los demás grupos son encajan en valores cercanos a 52,6 a 60,4 mol mol⁻¹. Este mecanismo se ve favorecido por su anatomía, que presenta una menor área entre las costillas y una lamela suberizada, lo que reduce las pérdidas de CO₂ al medio externo. Con base en tales evidencias, el maíz se convierte en un cultivo con alta productividad y rendimiento de grano en comparación con otras especies (Bergamaschi&Matzenauer, 2014). La planta que posee el aparato fotosintético tipo C4 es aquella en la que el mecanismo de concentración de CO₂ de RUBISCO mantiene un nivel elevado de CO₂ proporción de O₂ y reduce la fotorrespiración. Esta elevada relación CO₂/O₂ se debe a la gran afinidad de la enzima fosfoenolpiruvato carboxilasa (PEP case) por el CO₂, que a su vez fija el dióxido de carbono mediante la formación de ácido oxaloacético y lleva este producto de cuatro carbonos a las células de la vaina del haz vascular. donde se descarboxila. El CO₂ es luego refijado por rubisco y aumenta su concentración en el medio haciendo que Rubisco opere al límite de su tasa máxima de saturación de CO₂, inhibiendo su actividad oxigenasa y eliminando la fotorrespiración (Bergamaschi&Matzenauer, 2014), debido a este mecanismo el maíz prácticamente no se satura por radiación solar, ya que la concentración de CO₂ provoca su saturación en el sitio de Rubisco y no permite la limitación de la carboxilación (Bergamaschi&Matzenauer, 2014).

Las plantas C4 muestran mayores tasas de fotosíntesis en condiciones áridas con altas temperaturas. Éstas pudieran adaptarse más al cambio climático que las plantas con ruta fotosintética C3, este tipo de respiración hace que estas plantas estén mejor adaptadas y evolutivamente están un paso adelante, como es el caso de *Bouteloua gracilis* a concentraciones

elevadas de CO₂. *B. gracilis* es una especie con ruta fotosintética C₄, la cual es nativa e importante para el ganado y alimentación de fauna silvestre en el Desierto Chihuahuense, Por tener el tipo de fotosíntesis C₄, los pastos como *Bouteloua gracilis* logran tener mejor eficiencia en la producción en ambientes enriquecidos con CO₂ y en condiciones de déficit hídrico, en comparación con las plantas C₃ (Reich et al., 2018). Sin embargo, el conocimiento sobre las respuestas de las plantas C₄ ante el cambio climático, específicamente ante concentraciones elevadas de CO₂, es limitado y los pocos estudios llevados a cabo a la fecha reportan hallazgos contradictorios (Reddy et al., 2010). Las condiciones ambientales que incluyen concentraciones elevadas de CO₂ y déficit hídrico parecen favorecer la eficiencia en el uso del agua de las plantas C₄; sin embargo, aún no es claro si con una mayor demanda de fotosíntesis, los nutrientes disponibles en el suelo se vuelvan limitados. Algunos resultados estudios realizados coinciden con algunos reportados en especies similares como maíz y sorgo, las cuales llevan a cabo el proceso fotosintético por la misma ruta (C₄) que *Bouteloua gracilis* (Kimball, 2016). Al parecer, las respuestas de las plantas C₄ a los niveles elevados de CO₂ se presentan en condiciones de sequía, únicamente. Resultados contrastantes a los encontrados en el estudio por Kimball (2016) fueron reportados en otros estudios. Por ejemplo, Ottman et al. (2001) y Wu et al. (2009) encontraron un aumento en la producción de biomasa aérea de sorgo en ambientes con concentraciones elevadas de CO₂.

Por otro lado, Reddy et al. (2010) establecieron que los hallazgos sobre las respuestas de las plantas al cambio climático son aún contradictorias. Por ello, es importante aportar más conocimiento nuevo sobre este importante tema.

En este sentido dos conceptos son muy importantes, la transpiración, al igual que la evaporación, depende de factores como la incidencia de radiación solar, la temperatura y la velocidad del viento. La diferencia en la anatomía de las hojas afecta la transpiración del cultivo;

por lo tanto, éste fenómeno varía de acuerdo con las etapas fenológicas de las plantas (Allen et al., 2006) y al tipo de metabolismo fotosintético que posean. Así, las especies con ruta fotosintética C4 son más eficientes en el uso del agua, lo cual se estima como la relación entre transpiración y producción de biomasa, comparado con los cultivos C3 (Molden, 2007). Cabe mencionar que la humedad del suelo está estrechamente ligada con este fenómeno, ya aquí es donde las plantas encuentran el suministro de agua. La humedad del suelo influye tanto en la transpiración de las plantas como en la evaporación de la humedad del suelo (Sanchez, 2001). A la combinación de la transpiración de las plantas y la evaporación del suelo se le conoce como evapotranspiración. Dicho concepto es comúnmente usado, ya que es difícil discriminar la cantidad de agua evaporada por evaporación y por transpiración. Este efecto es de suma importancia ya que es esencial para la producción de los cultivos (Molden, 2007). La evaporación de la humedad del suelo ocurre principalmente por la incidencia de la radiación solar, lo que hace notar que al ir desarrollando follaje la planta, la evaporación tiende a disminuir (Allen et al., 2006). Para producir un gramo de biomasa, las plantas requieren de 100 a 1000 g de agua, dependiendo del tipo de planta y de las condiciones ambientales. En la década de los 60's, se demostró que las plantas con fotosíntesis C4 son más eficientes en el uso del agua que las plantas C3 (Medrano et al., 2007).

Un aspecto positivo de la transpiración es contribuir a la regulación de la temperatura de las hojas. Algunas especies controlan la cantidad de hojas de modo que en la sequía pueden perder una parte o la totalidad de ellas mediante un proceso fisiológico llamado abscisión. Este proceso sirve para desechar un miembro que ya no es necesario, como puede ser una hoja en otoño, o una flor durante la fertilización; o también puede ser parte de un proceso reproductivo del tipo de planta. Otras especies no tienen hojas y son los tallos los que realizan directamente la fotosíntesis. Alternativamente, algunas plantas aumentan el grosor de la hoja para así disminuir el riesgo de

pérdida de agua. En algunas especies se observa que el aumento en el grosor de la hoja va acompañado de un aumento en la capa de cera. Se piensa que a mayores concentraciones de CO₂ en el ambiente, asociado con el cambio climático, las plantas aumentarán la productividad de agua por unidad de evapotranspiración, debido a que la capacidad de captura de carbono se aumenta, lo cual se traduce en una mayor tasa de fotosíntesis (Droogers y Aerts, 2005).

Estudios previos han demostrado que el gasto de agua o transpiración de las plantas C4 se reduce a altas concentraciones de CO₂ (Wilson et al., 1999). En altas concentraciones de CO₂ la conductancia estomatál se modifica y provoca un mayor secuestro de CO₂, sin un mayor consumo de agua (Reich et al., 2018).

Diversos estudios indican que las plantas C4 responden a elevadas concentraciones de CO₂ a través de un mayor secuestro de este gas (Anderson et al., 2003). En el caso del cultivo de la caña de azúcar, da Silva et al. (2008) reportó un aumento del 13 al 16 % en el rendimiento de la producción de este cultivo, al elevar el nivel del CO₂ en un 100 % con respecto a la concentración ambiental. El índice de contenido de clorofila (ICC) fue estadísticamente similar ($p > 0.05$) en todas las concentraciones de CO₂ evaluadas (Cuadro 2). Estudios previos han reportado resultados similares para maíz (Ksiksi et al., 2018). Wang et al. (2015) reportaron que el maíz, especie típica con ruta fotosintética C4.

PLANTAS CAM.

Las plantas con metabolismo CAM presentan el fenómeno de fijación nocturna de CO₂ y son las plantas con mayor eficiencia de uso de agua. El efecto del CO₂ elevado sobre plantas CAM es más complejo y los resultados experimentales son frecuentemente contradictorios debido a efectos de temperatura y sequía; sin embargo, en el grupo de plantas CAM estudiado por diversos autores se encuentra un efecto positivo del CO₂ elevado sobre la productividad, tasas de

crecimiento y fijación nocturna de CO₂ (Drennan y Nobel, 2000). La contribución de la fase nocturna de fijación de CO₂ a la ganancia total de carbono en ciclos de 24 h indica que la enzima PEP-carboxilasa no se satura a las concentraciones actuales de CO₂ atmosférico. Los microorganismos de interacciones entre las plantas CAM y sus asociados microbianos como son los géneros *Actinobacterias*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, son la causa de este comportamiento a la succulencia de los tejidos fotosintéticos de plantas CAM que dificultan la difusión de CO₂ hasta los sitios de fijación, o a disminución de la afinidad de la enzima por el CO₂ (Drennan y Nobel, 2000). Estos autores concluyen que, en un escenario de incremento de CO₂ atmosférico y temperatura, los cultivos CAM pueden expandir sus áreas de establecimiento por sus mayores respuestas de producción de materia orgánica e incremento notable de la eficiencia de uso de agua. Al contar con mayores presiones parciales de CO₂, en general, es observado un aumento en las tasas de asimilación neta de CO₂ y de biomasa (Aidar et al. 2002, Olivo et al. 2002, Costa 2004, Godoy 2007, Marabesi 2007). Poorter & Navas (2003) compararon y comprobaron un aumento del 45% de biomasa en especies de herbáceas C₃, 48% en arbóreas C₃, 23 % en plantas CAM y 12% en plantas C₄ que crecieron en alto CO₂. Aunque no se sabe a ciencia cierta cuáles son los procesos responsables en plantas C₄, se ha observado un aumento en la fotosíntesis y, por consiguiente, un incremento en la tasa de crecimiento asociado a condiciones de estrés hídrico para maíz (Leakey et al. 2009).

El metabolismo CAM ha sido definido en términos fisiológicos como la capacidad de células con cloroplastos de asimilar cantidades significativas de CO₂ en la oscuridad, que conduce a la síntesis y acumulación de ácido málico en las vacuolas. En consecuencia, los tejidos con metabolismo CAM presentan drásticos cambios de concentración de acidez titulable durante el día (Osmond, 1978; Winter, 1984). anatómicamente puede generalizarse que el metabolismo CAM

ocurre en órganos suculentos, caracterizados por la presencia de células con volúmenes vacuolares considerables que permiten la acumulación del ácido málico sintetizado en el proceso. Dos acotaciones deben hacerse sobre la anatomía suculenta. En primer lugar, no todas las plantas con tejidos fotosintéticos suculentos son plantas CAM, esto es cierto por ejemplo para un gran número de higrohalofitas (sensu Walter, 1973), cuyas hojas y tallos pueden ser muy suculentos debido esencialmente a la acumulación de cloruros en sus vacuolas, o en epifitas suculentas de bosques húmedos (Piperáceas, Gesneriaceae). también se encuentran numerosas especies suculentas en familias con metabolismo CAM (Bromeliáceas y Orquídeas) en donde la suculencia representa solo un sistema de acumulación de agua tanto en tejidos fotosintéticos como no fotosintéticos. Por otra parte, la supervivencia de plantas CAM en condiciones naturales con sequías prolongadas y erráticas depende más de la posesión de una cubierta exterior notablemente impermeable al agua, la cual impide la desecación, que de la alta eficiencia de uso de agua en la asimilación de carbono posibilitada por la fijación nocturna de CO_2 , 56 revista de biología tropical La importancia ecológica de la fijación nocturna de CO_2 por plantas CAM radica en su contribución a la supervivencia de la planta al proveer de un mecanismo de recirculación interna de CO_2 en condiciones de sequía severa. Este mecanismo evitaría la fotoinhibición del aparato fotosintético cuando el cierre estomático total impide la absorción de CO_2 externo (Osmond, 1984). además, el metabolismo CAM contribuye a la producción de materia orgánica y crecimiento de la planta. Esta última característica puede demostrarse al analizar el contenido de carbono 13, no solo en aquellos tejidos que realizan CAM, sino en órganos cuyo crecimiento depende del traslado de fotosintetizados como raíces, tallos, flores y frutos (Medina, 1984). El metabolismo CAM parece constituir una alternativa metabólica ecológicamente favorable para el crecimiento y supervivencia de plantas en zonas áridas y cálidas, sin embargo, no constituye en sí mismo un

impedimento para el crecimiento de plantas en zonas húmedas, de baja temperatura o de intensidades de luz menores a las correspondientes a plena exposición. Mas bien su frecuencia en estos hábitats depende de las características morfo-fisiológicas asociadas que determinan una baja capacidad fotosintética intrínseca (no exclusiva de plantas CAM), tales como la presencia de una gruesa cutícula y una baja densidad estomática, o aquellas asociadas a un lento crecimiento que les permiten sobrevivir en hábitats oligotróficos, como ocurre con las epifitas (característica esta tampoco exclusiva de plantas CAM), pero la gran diferencia entre los tipos de plantas CAM se basa en la capacidad para realizar una fijación significativa de CO₂ en condiciones naturales con buen suministro de agua (CAM constitutivas. Winter, 1984) y aquellas que desarrollan metabolismo CAM cuando están sometidas a un "estrés" de segura (CAM inducible). Desde un punto de vista operativo es conveniente diferenciar los tipos morfológicos de plantas CAM que se encuentran en los trópicos. A diferencia de la flora CAM en zonas subtropicales, en los trópicos predominan las epifitas, probablemente por la existencia de hábitats relativamente xéricos en la copa de los árboles que han permitido la diferenciación de varias familias extraordinariamente ricas en especies. No consideramos aquí algunas plantas con metabolismo CAM muy particular, tal como el que ocurre en algunas especies de orquídeas afi- las (*Taelliophyllum spp.* y *Campylocentrum Bromeliácea Orchidaceae Cactaceae Bromeliaceae Orchidaceae Cactácea Cactácea Vitácea Bromeliácea Ejemplos Bromelia spp. Aechmea spp. Dyckia spp. Pentolinium spp. Epidendrum spp. Ritter cereus spp. Opuntia spp. Paleocene's spp. Tillandsia spp. Aechmea spp. Billbergia spp. Neoregelia spp. Epidendrum spp. Cattleya spp. Bresaola spp. Oncidium spp. Schomburgkia spp. Epiphyllum spp. Rhipsalis spp. Pereskia quamacho Cissus trifoliata Guzmania monostachia spp.;* Winter et al., 1983; Winter, 1984) o algunos helechos acuáticos del género

Isaetes (Keeley, 1982). En estas plantas el intercambio gaseoso no ocurre a través de estomas (Winter, 1984).

CO₂ ELEVADO EN LA RIZOSFERA DE LAS PLANTAS CAM.

Las plantas CAM (Metabolismo Ácido de las Crasuláceas) son conocidas por su adaptación a condiciones áridas y secas, y su capacidad para realizar la fotosíntesis de manera eficiente bajo altas concentraciones de dióxido de carbono (CO₂). Sin embargo, hay una limitada cantidad de estudios específicos sobre la respuesta de las plantas CAM a niveles elevados de CO₂ en la rizosfera. En general, se ha observado que las plantas CAM pueden responder a un aumento en los niveles de CO₂ atmosférico de varias maneras, el incremento de CO₂ puede mejorar la eficiencia fotosintética de las plantas CAM, ya que tienen una mayor disponibilidad de CO₂ para fijar durante la fase nocturna del metabolismo CAM. Esto puede resultar en un aumento de la producción de carbohidratos y un crecimiento vegetal más vigoroso.

Además, se ha sugerido que el aumento de CO₂ puede afectar la fisiología y la morfología de las raíces de las plantas CAM, lo que a su vez puede tener implicaciones en la rizosfera. Por ejemplo, un aumento en los niveles de CO₂ puede influir en la absorción de nutrientes por parte de las raíces y en la interacción planta-microorganismo en la rizosfera. (Werth, 2007).

EFFECTO DEL CAMBIO DEL CO₂ ELEVADO SOBRE CICLO DEL FOSFORO.

El fósforo es un elemento esencial para la vida presente en la tierra, el agua y los organismos vivos. El Dr. Sylvie Quideau, profesor de la Universidad de Alberta, afirma que "el fósforo es un nutriente crítico para el crecimiento de las plantas y la producción de alimentos, y su disponibilidad es esencial para la seguridad alimentaria mundial" (Quideau, 2014). Su ciclo es el proceso natural por el cual el fósforo se mueve a través del medio ambiente, y es crucial para el crecimiento y desarrollo de las plantas y la supervivencia de los ecosistemas acuáticos. Sin

embargo, el aumento de los niveles de CO₂ puede alterar este ciclo y afectar negativamente la salud de los ecosistemas.

Uno de los principales efectos del cambio del CO₂ elevado sobre el ciclo del fósforo es su impacto en la disponibilidad de fósforo para las plantas. Las plantas absorben el fósforo del suelo a través de sus raíces, y es esencial para su crecimiento y desarrollo. Sin embargo, cuando los niveles de CO₂ son altos, las plantas tienden a cerrar sus estomas para evitar la pérdida excesiva de agua, lo que reduce la cantidad de dióxido de carbono que absorben. Este cambio en la tasa de fotosíntesis reduce la demanda de fósforo por las plantas, lo que puede llevar a la acumulación de fósforo en el suelo (Marschner, 2012).

Además, el aumento de los niveles de CO₂ puede aumentar la acidificación del suelo y del agua, lo que reduce la solubilidad del fósforo. Como resultado, el fósforo puede quedar atrapado en los sedimentos y no estar disponible para los organismos acuáticos que lo necesitan. Esto puede afectar negativamente la calidad del agua y la salud de los ecosistemas acuáticos (Zhu et al., 2016).

Otro efecto del cambio del CO₂ elevado sobre el ciclo del fósforo es su impacto en la actividad microbiana. Los microorganismos son importantes para la liberación de fósforo en el suelo y el agua. Sin embargo, el aumento de los niveles de CO₂ puede reducir la actividad microbiana en el suelo, lo que puede disminuir la tasa de liberación de fósforo en el suelo y reducir su disponibilidad para las plantas (Bardgett et al., 2013).

El cambio del CO₂ elevado puede tener un efecto significativo en la composición de las comunidades microbianas. Estudios han demostrado que el aumento de los niveles de CO₂ puede promover el crecimiento de algunas especies de microbios, mientras que inhibe el crecimiento de otras. Esto puede tener un impacto en la tasa de liberación de fósforo en el suelo y el agua (Dijkstra et al., 2013).

Por ejemplo, se ha encontrado que la acidificación del suelo y del agua debido al aumento de los niveles de CO₂ puede promover el crecimiento de bacterias que producen ácidos orgánicos, lo que puede disminuir el pH del suelo y reducir la solubilidad del fósforo. Además, el aumento de los niveles de CO₂ puede promover el crecimiento de ciertos tipos de hongos que son capaces de solubilizar el fósforo. Estos hongos pueden aumentar la disponibilidad de fósforo para las plantas, pero también pueden promover la liberación de fósforo en el agua, lo que puede afectar negativamente la calidad del agua.

En general, el cambio del CO₂ elevado puede tener un efecto complejo y variado sobre el ciclo del fósforo. Si bien algunos efectos pueden aumentar la disponibilidad de fósforo para las plantas, otros pueden reducir la solubilidad del fósforo y disminuir su disponibilidad. Además, los efectos indirectos del cambio del CO₂ elevado sobre la composición de las comunidades microbianas pueden tener un impacto significativo en la tasa de liberación de fósforo en el suelo y el agua.

Es importante seguir investigando los efectos del cambio del CO₂ elevado sobre el ciclo del fósforo y tomar medidas para reducir los niveles de CO₂ en la atmósfera. Esto puede incluir acciones a nivel individual, como reducir el uso de energía y transporte, así como acciones a nivel gubernamental, como la implementación de políticas de energía limpia y la promoción de tecnologías y prácticas sostenibles. Al reducir los niveles de CO₂ en la atmósfera, podemos proteger el ciclo del fósforo y asegurarnos de que los ecosistemas sean saludables y sostenibles para las generaciones futuras.

EFFECTO DEL CAMBIO DEL CO₂ ELEVADO SOBRE CICLO DEL AZUFRE.

El ciclo del azufre es un proceso biogeoquímico fundamental en la Tierra, y su influencia en la vida es esencial. El ciclo implica diversas transformaciones químicas y biológicas, que son

influenciadas por múltiples factores, incluyendo la actividad humana (Janssens-Maenhout et al., 2015). El azufre se encuentra en la atmósfera como gases como dióxido de azufre (SO_2) y sulfuro de hidrógeno (H_2S), así como en forma de compuestos minerales en la corteza terrestre (Haeberli et al., 2017)

El aumento de la concentración de dióxido de carbono (CO_2) en la atmósfera es uno de los principales factores que ha afectado significativamente el ciclo del azufre en las últimas décadas (Haeberli et al., 2017). El aumento del CO_2 en la atmósfera también tiene un impacto indirecto en el ciclo del azufre a través de la formación de aerosoles de sulfato atmosférico, que pueden afectar el clima y el medio ambiente de diversas maneras, llegando a afectar a su vez, principalmente a Microorganismos como las bacterias del género *Thiobacillus*, *Desulfovibrio*, *Rhodobacter* y *Rhodopseudomonas*, además de hongos micorrícicos como los del género *Rhizophagus* (Haeberli et al., 2017).

El dióxido de azufre (CO_2) es uno de los gases emitidos a la atmósfera debido a actividades humanas, como la quema de combustibles fósiles y la producción de energía eléctrica. El SO_2 se oxida en la atmósfera para formar ácido sulfúrico, que luego se combina con otros compuestos para formar aerosoles de sulfato atmosférico (Janssens-Maenhout et al., 2015).

Además, el aumento del CO_2 en la atmósfera puede tener un impacto en el ciclo del azufre a través de la fotosíntesis. Las plantas utilizan el CO_2 como fuente de carbono para la fotosíntesis, y se ha demostrado que el aumento del CO_2 puede aumentar la tasa de fotosíntesis en algunas especies de plantas (Haeberli et al., 2017). Sin embargo, este aumento en la tasa de fotosíntesis también puede tener un efecto indirecto en el ciclo del azufre, ya que la fotosíntesis consume oxígeno, lo que puede reducir la cantidad de oxígeno disponible para los microorganismos que

desempeñan un papel importante en la transformación del azufre en el suelo (Janssens-Maenhout et al., 2015).

EFFECTO DEL CAMBIO DEL CO₂ ELEVADO SOBRE CICLO DEL OXIGENO.

El dióxido de carbono (CO₂) es uno de los principales gases de efecto invernadero responsables del cambio climático y está aumentando en la atmósfera. Este aumento puede afectar no solo a los ciclos biogeoquímicos, sino también a la microbiología del suelo, en particular, la microbiología de la rizosfera. (IPCC, 2014).

La rizosfera es un ambiente dinámico y complejo que rodea las raíces de las plantas. La microbiología de la rizosfera es importante para la salud de las plantas, ya que los microorganismos pueden descomponer la materia orgánica, fijar nutrientes y producir hormonas de crecimiento. Además, los microorganismos de la rizosfera del suelo, como *Rhizobium* y *Azotobacter*, *Pseudomonas fluorescens*, *Bacillus subtilis*, *Rhizophagus irregularis* y *Streptomyces antibioticus*, pueden afectar la calidad del suelo y la capacidad de las plantas para resistir enfermedades y estrés abiótico. (Huang et al., 2021).

El oxígeno (O₂) es un gas esencial para la vida en la tierra, y el ciclo del oxígeno en la rizosfera es complejo e influido por varios factores, incluido el aumento del CO₂. La respiración de los microorganismos del suelo consume oxígeno y produce dióxido de carbono, mientras que las plantas producen oxígeno a través de la fotosíntesis. El aumento del CO₂ puede afectar la relación entre la respiración y la fotosíntesis, lo que a su vez puede alterar la disponibilidad de oxígeno en la rizosfera. (Kuske et al., 1997).

En particular, el aumento del CO₂ puede reducir la disponibilidad de oxígeno en la rizosfera al aumentar la tasa de respiración microbiana. Varios estudios han demostrado que el aumento del CO₂ puede aumentar la tasa de respiración microbiana en la rizosfera y reducir la disponibilidad

de oxígeno en el suelo (Zak et al., 2003). Además, el aumento del CO₂ puede alterar la composición de la comunidad microbiana en la rizosfera, lo que puede afectar la capacidad del suelo para fijar nitrógeno y descomponer la materia orgánica. (Liang et al., 2016)

El efecto del aumento del CO₂ en la disponibilidad de oxígeno en la rizosfera puede tener implicaciones significativas para la productividad agrícola. La disponibilidad de oxígeno en la rizosfera es esencial para la respiración de las raíces de las plantas y la absorción de nutrientes. El aumento del CO₂ puede reducir la disponibilidad de oxígeno en la rizosfera y reducir la productividad de las plantas. Además, el aumento del CO₂ puede afectar la calidad del suelo y la capacidad de las plantas para resistir enfermedades y estrés abiótico. Por lo tanto, es importante estudiar los efectos del aumento del CO₂ en la rizosfera y tomar medidas para mitigar su impacto en la productividad agrícola y la salud del ecosistema.

EFEECTO DE CO₂ ELEVADO SOBRE EL CICLO DEL CARBONO

El entorno microbiano activo y diverso, conocida como rizosfera, donde las raíces liberan compuestos orgánicos a través de la exudación radicular. Estos compuestos pueden servir como fuente de carbono para los microorganismos del suelo. Con altos niveles de CO₂, las plantas pueden aumentar la exudación de carbono a la rizosfera, lo que puede influir en la actividad microbiana y el ciclado del carbono en el suelo.

Los altos niveles de CO₂ pueden afectar la estructura física del suelo, especialmente en regiones con altos contenidos de materia orgánica. El aumento de la disponibilidad de carbono en el suelo puede promover la formación de agregados y mejorar la estabilidad del suelo. El aumento de los niveles de CO₂ en la atmósfera tiene varios efectos sobre el ciclo del carbono y la rizosfera, que es la zona del suelo que rodea las raíces de las plantas y está influenciada por ellas. Sin embargo, también puede haber cambios en la composición de las comunidades microbianas y en

la disponibilidad de nutrientes, lo que podría afectar la productividad y la dinámica del carbono en el suelo. Es importante tener en cuenta que los efectos del CO₂ elevado en el ciclo del carbono y la rizosfera son complejos y pueden variar dependiendo de factores como la composición del suelo, las especies vegetales presentes y las interacciones ecológicas. Las investigaciones aún continúan siendo necesarias para comprender mejor estos efectos y sus implicaciones en los ecosistemas terrestres y teniendo en cuenta que el CO₂ es un compuesto de suma importancia dentro del ciclo del carbono. Este ciclo aporta a diferentes procesos naturales para el equilibrio en la tierra, tales como la fotosíntesis, la reparación de los seres vivos y la incorporación de combustibles fósiles en el suelo, y también en el clima. El ciclo del carbono tiene inicio en la liberación del CO₂ en la atmosfera, gracias a la actividad volcánica, respiración de los seres vivos e incendios forestales; este es absorbido por las plantas para su proceso de fotosíntesis, este CO₂ es liberado a los seres vivos cuando las plantas lo transforman de carbono inorgánico a carbono orgánico. Ahora bien, la complejidad química que constituye esta reacción consistente principalmente en la fijación del carbono “En la fijación del CO₂ hay una enzima conocida como la rubisco (ribulosa-1,5 bifosfato carboxilaza/oxigenasa). Es la enzima más abundante en la Tierra “ (Gómez Fernández, 2018); cuando los seres vivos mueren, los encargados de volver a liberar el CO₂ son los microorganismos presentes en el suelo para nuevamente iniciar el ciclo.

Por otra parte, la liberación elevada del CO₂ que es principalmente consecuencia de procesos industriales de los seres humanos, sobrecarga la capacidad biológica de los principales mediadores de este ciclo, las plantas, quienes no logran reconocer el exceso de CO₂ presente lo que induce a las actuales problemáticas atmosféricas.

Juan F. Gallardo y Agustín Merino consideran que los seres humanos aportamos biológicamente una escasa cantidad de CO₂ a este ciclo, incluso menos que la aportada por los

microorganismos presenten en la superficie terrestre quien es la responsable de la mineralización orgánica y producción de CO₂, pero es esta misma es afectada por los humanos en el mal manejo de los recursos naturales.

Estas actividades generan perturbaciones que han reducido preocupantemente el flujo del carbono hacia el suelo, además la aceleración de la mineralización de la materia orgánica produce emisiones de CO₂ elevado ya que la exposición del suelo a la radiación solar aumenta su temperatura en relación al volteo de los horizontes superficiales que fortalece la descomposición de los pocos residuos orgánicos que llegan al suelo, lo que somete perdidas del 30-50% de carbono quizás contenido en el suelo (Sanchez y Dios p.57, 1995, cita por Juan F. Gallardo y Agustin Merino).

Emisiones importantes de CO₂ también se producen en las cortas forestales. Las emisiones desde el suelo pueden ser importantes en ellos aprovechamiento con cortas matarratas, especialmente cuando se realiza laboreo intenso (Turner y Lamber p.57,2000, cita por Juan F. Gallardo y Agustin Merino).

Además, la erosión y degradación del terreno también potencia la liberación de CO₂. Las pérdidas de carbono pueden llegar a ser importantes en los terrenos de cultivo sometidos a erosión. (Bouwman p.57,1990; Martinez -Mena 2002, cita por Juan F. Gallardo y Agustin Merino).

El aprovechamiento forestal como el drenar zonas húmedas, decrecen considerablemente el contenido de materia orgánica en el suelo (MO) a causa del aumento de la mineralización. Todos estos efectos conllevan al incremento de la biomasa, al aumentar el eficiente uso del nitrógeno.

Con lo anterior es lógico mencionar que los nutrientes terrestres y el agua limitan las respuestas de las plantas ante la presencia de CO₂, pues la individualmente los arboles responden positivamente al incremento del CO₂, a pesar de esto se ven afectadas las composiciones químicas

de partes de esta misma, tales como las hojas en su descomposición debido al incremento de la relación Carbono-Nitrógeno. Esta respuesta de las plantas a una atmósfera enriquecida con CO₂ se puede observar en diferentes aspectos de la fisiología de las plantas (Lovelock, 1998), esto determina que existe una correlación de las plantas a una atmósfera enriquecida con gran cantidad de CO₂, consecuentemente aquellas ecoespecies que son pioneras en la asimilación de CO₂ y mayor producción de almidón, comparadas con otras especies. Al tener la atmósfera mayor presencia de CO₂ aumenta la actividad fotosintética y la eficiencia del uso del agua en relación entre la cantidad de CO₂ asimilada por agua transpirada y de carbono/nitrógeno. Lo que provoca la reducción de procesos como la conductancia estomática y fotorrespiración.

El carbono que se encuentra retenido en la litosfera y ahora se acumula en la atmósfera, incrementando el efecto invernadero con el uso de carbón, gas natural y petróleo para generar energía, este efecto aumenta la temperatura que produce consecuencias en la superficie de la atmósfera fortaleciendo el calentamiento radioactivo que genera así la evaporación del agua, lo que altera la sensación térmica en los seres vivos, por otro lado, también se ve afectado el ciclo hidrológico y la cantidad, frecuencia, intensidad, duración y tipo de las precipitaciones en la tierra, provocando que la cantidad total de precipitación haya disminuido, de la mano con el aumento de vapor de agua proveniente de los océanos cálidos, lo que sube las posibilidades de ocurrencias de sequía e inundaciones en las zonas.

CONCLUSIONES.

En esta investigación, se ha examinado el impacto del cambio climático, particularmente el aumento de CO₂ en la rizosfera del suelo y su efecto en el microbioma. Se ha observado que el aumento de CO₂ puede tener efectos significativos en la composición y actividad de los

microorganismos rizosférico, lo que a su vez puede influir en los ciclos biogeoquímicos y el funcionamiento de los ecosistemas terrestres.

En general, se ha observado que las plantas C3, C4 y CAM responden de manera diferente a las concentraciones elevadas de CO₂, afectando su metabolismo y la apertura de los estomas. Además, se ha demostrado que el aumento de CO₂ puede alterar los ciclos biogeoquímicos del fósforo, azufre y oxígeno en la rizosfera, así como el ciclo del carbono, que es crucial para el almacenamiento y liberación de carbono en el suelo.

Sin embargo, se requiere una mayor investigación para comprender completamente los mecanismos subyacentes y las interacciones en juego. Es importante considerar la calidad de la materia orgánica, el suministro de carbono fresco a través de los exudados de las raíces y la influencia de otros factores ambientales en la respuesta del microbioma rizosférico al CO₂ elevado, Esta comprensión más profunda puede ayudar a informar estrategias de mitigación y adaptación para enfrentar los desafíos del cambio climático en un futuro.

REFERENCIAS.

Adriana Yepes & Marcos Silveira Buckeridge, (2010, Febrero 12), RESPUESTAS DE LAS PLANTAS ANTE LOS FACTORES AMBIENTALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL, Universidad de San Paulo, San Paulo, Brasil,

http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0120-07392011000200006

Adriana Yepes & Marcos Silveira Buckeridge. (7 de Julio - Diciembre de 2011). RESPUESTAS DE LAS PLANTAS ANTE LOS FACTORES AMBIENTALES DEL CAMBIO CLIMÁTICO GLOBAL. 14, 1-20.

Akter, S., Bhuiyan, M. A. H., Alharbi, B., Rahman, M. S., & Chakraborty, S. (2019). Carbon dioxide induced environmental changes and their potential impact on water quality: A

review. *Environmental Science and Pollution Research*, 26(5), 4165-4177.

<https://doi.org/10.1007/s11356-018-3982-2>

Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H., et al. (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259, 660-684. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.09.001>

Allen, R. G., L. S. Pereira, D. Raes y M. Smith. 2006. *Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos*. 1a ed. Editorial organización de las naciones unidas para la agricultura y la alimentación. Roma. Italia. https://www.academia.edu/download/56775147/Tabla_del_Coeficiente_del_cultivo_Kc.pdf

AZUL (*Bouteloua gracilis*) EN AMBIENTES CON

Bardgett, R. D., Mommer, L., & De Vries, F. T. (2013). Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in ecology & evolution*, 28(12), 692-699.

Benavides, A. (2003). *Fotosíntesis: Diferencias en las vías metabólicas C3, C4 y CAM*, <https://www.exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/Fotosintesis%20C3,C4%20y%20CAM.pdf>

Cao, L., Bala, G., Caldeira, K., Nemani, R. (2021). Climate response to CO₂ and solar radiation geoengineering. *Geophysical Research Letters* 48, e2021GL093127.

<https://doi.org/10.1029/2021GL093127>

Carlos A. Llerena. (1991). CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA, EFECTOS INVERNADERO Y CAMBIOS CLIMÁTICOS: SUS IMPACTOS FORESTALES. *REVISTA FORESTAL DEL PERÚ*, 1(1), 10-12. https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/31856477/RFP_18-

2__1991_Art._esp.-libre.pdf?1391510774=&response-content-
disposition=inline%3B+filename%3DArticulo_especial_CONTAMINACION_ATMOSFER.pdf
&Expires=1683770993&Signature=XndHejjOkaFSvAe7-TXqjgKJfHg9CeKMnPVQ3X

Carslaw, K. S., Lee, L. A., Reddington, C. L., Pringle, K. J., Rap, A., Forster, P. M., ... &
Spracklen, D. V. (2013). Large contribution of natural aerosols to uncertainty in indirect forcing.
Nature, 503(7474), 67-71.

CONCENTRACIONES ELEVADAS DE CO₂, <http://repositorio.uach.mx/id/eprint/250>
de la rosa, D. (2008). IMPACTOS DEL CAMBIO CLIMÁTICO SOBRE LOS SUELOS.
mesa 5, 1(1), 114-124.

https://digibug.ugr.es/bitstream/handle/10481/62068/DelaRosa_2008_Ambientalia.pdf?sequence=1

Dijkstra, F. A., Carrillo, Y., Pendall, E., & Morgan, J. A. (2013). Rhizosphere priming: a
nutrient perspective. *Frontiers in microbiology*, 4, 216.

Efectos negativos del cambio climático para la humanidad. (2019, abril). *Revista
Contribuciones a las Ciencias Sociales*, 1(1), 21.

<https://www.eumed.net/rev/cccss/2019/04/cambio-climatico-humanidad.html>

Eilers, J. M., & Sullivan, T. J. (2018). The Sulfur Cycle. En *Reference Module in Earth
Systems and Environmental Sciences* (pp. 1-10). Elsevier.

Equipo Editorial INTAGRI. (2018). Metabolismo C3 y C4 en las plantas. *INTAGRI
Revista*, 15(1), 48-51.

Equipo Editorial INTAGRI. (2018, octubre). plantas C3, C4 y CAM. 125, 5.
https://www.intagri.com/public_files/125.-Plantas-C3-C4-y-CAM.pdf

Ernesto Medina, Grisela Velásquez, & Ismael Hernández Valencia. (2016). Interacción planta-microorganismo en la rizosfera y su influencia en la nutrición vegetal. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 7(3), 617-630.

ERNESTO MEDINA, TATIANA DE BIFANO Y MILENA DELGADO. (1976). DIFERENCIACION FOTOSINTETICA EN PLANTAS SUPERIORES. 1(2), 96-104.
https://d1wqtxts1xzle7.cloudfront.net/48842195/1976_Diferenciacion_Fotosintetica_copy-libre.pdf?1473890986=&response-content-disposition=inline%3B+filename%3DDiferenciacion_fotosintetica_en_plantas.pdf&Expires=1683776745&Signature=cKsfKwnXnwIqth0zitwfn1qm3

Ernesto Medina, Tatiana de Bifano, & Milena Delgado. (1976). Caracterización de la fotorespiración en plantas C3: evidencia isotópica y cinética. *Bioquímica y Biología Molecular*, 11(1), 21-28.

Ernesto Medina^{1*}, Grisela Velásquez¹ e Ismael Hernández Valencia. (2016, junio 17, 2015). Impacto del calentamiento global y enriquecimiento atmosférico de CO₂ sobre cultivos tropicales: la perspectiva para Venezuela. 25-37, 13.
https://data.fs.usda.gov/research/pubs/iitf/ja_iitf_2016_molina001.pdf

Gaona, C. V. (22 de Junio de 2011). Genómica y Modelación en los Nuevos Escenarios de la Ganadería Bovina Tropical. 183.

Haeberli, W., Hohmann, R., & Eisenhauer, A. (2017). Sulfur cycle. En *Encyclopedia of Astrobiology* (pp. 1-5). Springer Berlin Heidelberg.

Haro Lenin, Oscullo José. (Marzo de 2016). Factor Anual de Emisión de CO₂ Producido por el Parque Generador del Sistema Nacional Interconectado del Ecuador, Mediante la

Aplicación de la Metodología de la Convención Marco Sobre el Cambio Climático UNFCCC, para el Periodo

Hernández Ruíz, H. (2019). Uso de métodos estadísticos para investigar el efecto de niveles altos de CO₂ en la concentración mineral de cultivos (Master's thesis), <http://colposdigital.colpos.mx:8080/xmlui/handle/10521/3494>

Herrera, A., Fernández, M. D., Rengifo, E., & Tezara, W. (2001). Efecto de la concentración elevada de CO₂ sobre la fotosíntesis en especies tropicales. *Interciencia*, 26(10), 469-471.

Huang, X., Wu, S., Wang, L., & Shen, Q. (2021). *Microbiology of the Rhizosphere*. Springer Nature.

ING. Pavel Omar Everis Rodríguez, 10 de mayo de 2019 **COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO DEL PASTO NAVAJITA**

IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Retrieved from
Janssens-Maenhout, G., Crippa, M., Guizzardi, D., Muntean, M., Schaaf, E., Dentener, F., ... & Solazzo, E. (2015). EDGAR-HTAP: a harmonized gridded air pollution emission dataset based on national inventories. European Commission, Joint Research Centre, Institute for Environment and Sustainability.

José Antonio Hódar, Regino Zamora y Josep Peñuelas. (2004). El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal. 18.

Juan F. Gallardo y Agustin Merino (2011, 13 de marzo) **CAPITULO 2 EL CICLO DEL CARBONO Y LA DINAMICA DE LOS SISTEMAS FORESTALES**

<https://digital.csic.es/bitstream/10261/35792/1/Elpapel200743.pdf>

- Kuske, C. R., Ticknor, L. O., Miller, M. E., Dunbar, J. M., & Davis, J. A. (1997). Comparison of soil bacterial communities in rhizospheres of three plant species and the interspaces in an arid grassland. *Applied and Environmental Microbiology*, 63(11), 4345–4351.
- Liang, C., Schimel, J. P., & Jastrow, J. D. (2016). The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2(8), 1–6
- Marschner, P. (2012). *Marschner's mineral nutrition of higher plants*. Academic press.
- Martha González E., Enrique Jurado, Socorro González E., Óscar Aguirre C., Javier Jiménez P., José Navar. (3, de JULIO-SEPTIEMBRE de 2003). CAMBIO CLIMÁTICO MUNDIAL CONSECUENCIA Y ORIGEN. VI, 1-10.
- Martín Chivelet, Javier. (2010). Ciclo del carbono y clima: la perspectiva geológica. *Enseñanza de las ciencias de la tierra*, 18(1), 33-46. <https://eprints.ucm.es/id/eprint/33310/>
- Medina, 1987, E. Aspectos ecofisiologicos de plantas CAM en los trópicos Ernesto Medina, https://www.researchgate.net/profile/Ernesto-Medina/publication/286934239_Aspectos_ecofisiologicos_de_plantas_CAM_en_los_tropicos/links/56713fd008ae0d8b0cc2e5c7/Aspectos-ecofisiologicos-de-plantas-CAM-en-los-tropicos.pdf
- Medina, E., Velásquez, G., & Hernández, V. I. (2016). Impacto del calentamiento global y enriquecimiento atmosférico de CO₂ sobre cultivos tropicales: la perspectiva para Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía (UCV)*, 42, 25-37, https://data.fs.usda.gov/research/pubs/iitf/ja_iitf_2016_medina001.pdf
- Nicholls R., Wong V., Burkett J., Codgnotto J., Hay R., et al. (2007). *Coastal Systems and Low-Lying Areas*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 1(1), 361-409. https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/02/WGIIAR5-Chap5_FINAL.pdf

Orjuela, H. B. (2018). El carbono orgánico del suelo y su papel frente al cambio climático. *Revista de ciencias agrícolas*, 35(1), 82. <https://doi.org/10.22267/rcia.183501.85>

Pardo, G., & Marcela, I. (2008). Efecto del uso del suelo sobre la descomposición de hojarasca y grupos funcionales microbianos (cuena del Rio la Vieja, Quindío).
<https://repository.javeriana.edu.co/handle/10554/8344>

Paterson, E., Rattray, E. A., & Killham, K. (1996). Effect of elevated atmospheric CO₂ concentration on C-partitioning and rhizosphere C-flow for three plant species. *Soil Biology and Biochemistry*, 28(2), 195-201.

PCC), Grupo Intergubernamental sobre Cambio Climático. (2019). El Informe Especial del IPCC sobre cambio climático y la tierra. América Latina y el mundo.

Pinto, Alba Luz González. (2018). BIODIVERSIDAD Y CAMBIO CLIMÁTICO EN COLOMBIA. 1-153.

Quideau, S. (2010). Soil organic matter and soil function—Review of the literature and underlying data. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139(1-2), 1-17.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2010.05.014>

Quideau, S. A. (2014). Carbon and phosphorus interactions in terrestrial ecosystems. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 45, 165-190.

Rosado Porto, D. J. (2022). Effect of elevated atmospheric carbon dioxide concentrations on soil microbial processes and the soil microbiome <https://jilupub.uni-giessen.de/handle/jilupub/7009>

Salvador Cordero Rodríguez. (1985). PLANTAS DE METABOLISMO FOTOSINTÉTICO C-3, C-4 Y CAM. 8.
<https://exa.unne.edu.ar/biologia/fisiologia.vegetal/PlantasdemetabolismoC3yC4.pdf>

Silberman, J. E., De Garay, A. S. A., & Grasso, D. (2016). Manejo de bosques con ganadería integrada: impacto en las comunidades microbianas del suelo = forest management with integrated livestock: impact on soil microbial communities. Scielo.

<https://repositorio.inta.gov.ar/handle/20.500.12123/4032>

Smith, P., Wolińska, A., & Woliński, P. (2019). The Role of Rhizosphere Microbial Communities in Carbon Cycling and Plant Response to Elevated Atmospheric CO₂. *Environmental Microbiology*, 21(2), 398-407.

Tafur, M. A.-S. (2011). Cambio Climático: Causas y Posibles Impactos en los Ecosistemas Agrícolas. 27-183.

Tafur, Mabrouk A. El-Sharkawy y Sara Mejía de. (2011). Cambio Climático: Causas y Posibles Impactos en los Ecosistemas Agrícolas. 27-183.

United Nations. (2019). World Population Prospects 2019: Highlights (ST/ESA/SER.A/423). Department of Economic and Social Affairs, Population Division. https://population.un.org/wpp/Publications/Files/WPP2019_10KeyFindings.pdf

Vicente, R., Pérez, P., Martínez-Carrasco, R., Gutiérrez, E., & Morcuende, R. EFECTO DEL CO₂ ELEVADO Y LA DISPONIBILIDAD DE NITRÓGENO EN LA ABSORCIÓN DE NITRATO Y EL ESTADO NITROGENADO EN PLANTAS DE TRIGO DURO CULTIVADAS EN CONDICIONES HIDROPÓNICAS. Libro de Comunicaciones, 59.

Werth, M. (2007). Contributions of Roots, Rhizodeposits, and Soil Organic Matter to CO₂ Efflux from Maize Rhizosphere as Revealed by ¹³C and ¹⁴C Tracer methods (Doctoral dissertation, Univ. Hohenheim).

Zhu, Q., He, C., & Liu, J. (2017). Effects of atmospheric CO₂ increase on the global sulfur cycle. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 122(4), 723-736.



Zhu, Y. G., Gillings, M., Simonet, P., & Stekel, D. (2016). Banishing antibiotic resistance? The challenge of evidence-based policy making. *Environmental microbiology*, 18(3), 900-908.