



Los microbios y la ecología

Una de las razones por las cuales los microorganismos son tan importantes tiene que ver con la relación que éstos mantienen con la ecología. Los microbios fueron los primeros seres vivos responsables de incrementar la cantidad de oxígeno en la atmósfera, situación que generó un cambio drástico para la vida. Asimismo, ayudan a regular la cadena alimentaria y a eliminar los compuestos tóxicos de algunos ambientes y, cuando se encuentran en asociaciones con otros seres vivos, intervienen y regulan muchos procesos biológicos y geológicos esenciales.

Ecología microbiana

La ecología es la rama de la biología que estudia las relaciones entre los seres vivos y su ambiente; es decir, todas las condiciones físicas y biológicas del lugar donde habitan. Así, la ecología microbiana se refiere al estudio de los microbios en el ambiente y sus interacciones, y cómo todas estas condiciones influyen directamente sobre la vida de otros organismos.

Los microbios son los seres vivos más pequeños que habitan la Tierra; sin embargo, son de gran importancia debido al enorme impacto que tienen, pues intervienen y regulan muchos procesos esenciales para el funcionamiento del planeta. En este artículo revisaremos algunos ejemplos:

1. los microbios son modelos de evolución;
2. muchos de los alimentos que consumimos son producidos por microorganismos;
3. los microbios degradan y detoxifican los contaminantes;





4. los microorganismos median muchos procesos biogeoquímicos que afectan el clima, y
5. los microbios viven en asociación con otros organismos.

Se ha estimado que un gramo de tierra puede contener hasta 1 000 millones de microorganismos, lo que nos hace pensar que, en donde sea que nos encontremos, siempre estamos rodeados por ellos: en el aire, el agua o el suelo. ¿Y qué tan diversos son? Esa pregunta continúa sin respuesta, ya que se cree que menos de 1% de las especies microbianas han sido descritas.

Modelos de evolución

Imaginen vivir en la Tierra hace miles de millones de años, cuando las condiciones ambientales eran en extremo difíciles: había poco oxígeno, las temperaturas eran elevadas y la atmósfera estaba cargada de gases tóxicos, como amoníaco, metano y dióxido de carbono. Cuando el vapor de agua empezó a condensarse en la atmósfera y caer en forma de lluvia, el planeta comenzó a enfriarse y, poco a poco, la suma de los “ingredientes” disponibles en el caldo primigenio (carbono, hidrógeno, oxígeno y nitrógeno) dio lugar a las primeras formas de vida. Los microorganismos, específicamente las arqueas, fueron los primeros seres vivos en habitar la Tierra; se estima que aparecieron hace unos 3 700 millones de años, mucho antes que las plantas y los animales.

Las primeras formas de vida, entre ellas las cianobacterias, fueron las responsables de incrementar la cantidad de oxígeno en la atmósfera a través de la fotosíntesis. Las cianobacterias utilizaron el agua, el dióxido de carbono y la luz solar para generar sus alimentos, y con ello liberaron oxígeno y carbonato de calcio.

Asimismo, estos organismos dieron lugar a uno de los modelos fósiles más importantes de la historia de la vida en la Tierra: los estromatolitos, que a simple vista son grandes rocas con diversas morfologías y presencia de rayas horizontales. Estas “rayas horizontales” están compuestas de capas de carbonato de calcio, cianobacterias y sedimento mucilaginoso (de textura viscosa) que atrapan las partículas de

tierra; son grandes paredes verticales que utilizan la luz del Sol para llevar a cabo el proceso de fotosíntesis. La importancia de los estromatolitos radica en que: 1) son la evidencia de vida más antigua que se conoce, por lo que han ayudado a calcular la edad de la Tierra; 2) conforman una “enciclopedia” de las condiciones climáticas y biológicas que han gobernado en nuestro planeta, así como de los procesos atmosféricos y ciclos biogeoquímicos; y 3) ayudan a la formación de arrecifes, que conforman ecosistemas con una gran diversidad y abundancia de especies.

Entre los pocos lugares en el mundo donde aún se forman estromatolitos están Cuatro Ciénegas, en Coahuila, y las lagunas de Bacalar y de Chichankanab, en Quintana Roo (véase la Figura 1). Estas tres localidades se encuentran en México, lo cual nos habla de la maravilla geológica que desde hace muchos años es nuestro país. Una de las personalidades científicas que más ha estudiado estos ecosistemas es la investigadora Valeria Souza, del Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), quien ha dedicado larga parte de su trayectoria académica al entendimiento de los estromatolitos, principalmente en Cuatro Ciénegas.

Los microorganismos y la cadena alimentaria

Además de los clásicos ejemplos de microbios que se utilizan en diversos procesos de la industria alimentaria (como saborizantes o aditivos y para la fermentación del pan, los lácteos y las bebidas alcohólicas), los microorganismos resultan fundamentales para mantener la cadena alimentaria y regularla a nivel global.

Todos los organismos se encuentran agrupados en los llamados niveles tróficos (referente a la nutrición); es una interacción que se relaciona con el flujo de la energía, los nutrientes y el papel que desempeña cada uno de los organismos. Básicamente la cadena trófica se encuentra dividida en tres niveles: *los productores* o esclavos verdes (entre los que encontramos a todos los organismos autótrofos); *los consumidores* (que se alimentan de los productores y de ellos mismos), agrupados en consumidores primarios y secundarios; y *los detritívoros* o descompo-



Figura 1. Fotografías que muestran la composición por estratos de los estromatolitos, así como su macromorfología en las pozas de Cuatro Ciénegas. Cortesía de Gabriel Yaxal Ponce Soto.

nedores (que se encargan de “sacar la basura”). Los últimos dos niveles corresponden a los organismos heterótrofos.

En términos generales, *autótrofo* se refiere a los organismos que se alimentan por sí mismos; en otras palabras, que fabrican su propia comida. En este nivel trófico se encuentran los máximos productores de alimentos: las bacterias y las plantas. A su vez, los productores autótrofos pueden dividirse en dos categorías, según la fuente de energía que utilizan: fotosintéticos y quimiosintéticos.

- **Fotosintéticos.** Dependientes de la luz. Este grupo incluye a las plantas, algas y bacterias capaces de

utilizar la energía de la luz solar para generar materia orgánica a partir de fuentes inorgánicas. A diferencia de las plantas y las cianobacterias que contienen clorofila como pigmento fotosintético, la mayoría de las bacterias fotosintéticas no libera oxígeno como producto final. Estas bacterias se consideran anoxigénicas y se conocen como bacterias púrpura o bacterias verdes del azufre. En este caso, el agente que se oxida (necesario para las reacciones metabólicas) puede ser el azufre, el sulfuro o, comúnmente, el hidrógeno.

- **Quimiosintéticos.** Independientes de la luz. Las bacterias que utilizan moléculas inorgánicas como fuente de energía son microbios quimiolitótrofos.



Algunos ejemplos de las moléculas inorgánicas que utilizan son: amonio, metano, hidrógeno, hierro y sulfuro. Por otro lado, los organismos quimiorganótrofos utilizan el carbono (compuesto orgánico). La mayoría de estas bacterias habita en lugares donde la luz del Sol no se encuentra disponible, como cuevas, volcanes y aguas termales, entre otros.

Un ejemplo muy interesante de la función de estas bacterias se da con los gusanos de tubo gigantes, unos de los pocos invertebrados que se han encontrado en el Océano Pacífico entre 2 000 y 4 000 m de profundidad, donde las condiciones de vida son consideradas extremas por las altas temperaturas y las enormes concentraciones de sulfuro. Para cualquier otro organismo, sobrevivir en este ambiente sería imposible; sin embargo, estos anélidos han logrado subsistir gracias a la simbiosis que tienen con ciertas bacterias que son capaces de utilizar el sulfuro para convertirlo en la materia orgánica que el gusano necesita para vivir.

Por otra parte, el grupo de los heterótrofos incluye a los organismos que se nutren y obtienen energía a expensas de los organismos autótrofos; ejemplos de microorganismos heterótrofos son los hongos y las levaduras. Aunque parezcan los “malos del cuento”, en realidad no lo son tanto, ya que los mismos heterótrofos son sustento o alimento para otros heterótrofos: los detritívoros. Estos últimos constituyen el final de la cadena trófica y son considerados los “basureros”, ya que se encargan de utilizar toda la materia orgánica generada en el resto de los niveles de la cadena y restituir los nutrientes al suelo o al océano, donde serán empleados nuevamente por los autótrofos; así, dan inicio a otro ciclo de la cadena alimentaria.

Los microbios y la biorremediación

El término *biorremediación* hace referencia al uso de sistemas biológicos vivos para restaurar un medio ambiente, hábitat o sustrato a su condición original; en otras palabras, eliminar o neutralizar los conta-

minantes del suelo o el agua, ya que representan un factor de riesgo constante para la salud de los ecosistemas y los organismos que habitan en éstos. En la mayoría de los casos la biorremediación es la única alternativa por las características del sistema donde el uso de maquinaria o de químicos implicaría una mayor perturbación ambiental y costos más elevados. Además de ser un remedio natural, la biorremediación es económicamente rentable.

Como regla general, cualquier microorganismo que vaya a ser empleado para un proceso de biorremediación debe ser genéticamente resistente al contaminante al que será expuesto. Otros factores que deben tomarse en cuenta para la limpieza son: magnitud de la toxicidad, movimiento de los contaminantes, proximidad de poblaciones o sistemas de importancia ambiental, velocidad de degradación de los contaminantes y planes a futuro para el lugar que se quiere remediar. En este apartado revisaremos ejemplos de microorganismos que son utilizados para eliminar los compuestos tóxicos de algunos ambientes.

Transformación de metales pesados

Aunque algunos metales están presentes de manera natural en el ambiente y son necesarios para el óptimo funcionamiento de las células, en concentraciones elevadas pueden ser tóxicos. De hecho, la contaminación por metales (mercurio, cobalto, zinc, cobre, níquel, cadmio, selenio, arsénico y plomo) es la más frecuentemente reportada.

Algunas especies bacterianas, como *Pseudomonas aeruginosa*, *Bacillus* sp. y *Alcaligenes faecalis*, han sido identificadas en lechos marinos contaminados por metales. Los análisis han demostrado que estas bacterias pueden detoxificar no sólo el mercurio, sino también el cadmio y el plomo. Se estima que esto ocurre a través de su volatilización (transformación de una sustancia en gas); en un periodo de 72 a 96 horas son capaces de eliminar hasta 70% de cadmio y 98% de plomo.

¿De dónde proviene la resistencia de estas bacterias a los contaminantes? En términos generales, la resistencia natural está dada por la información genética de estos microorganismos, que contienen grupos de genes que los ayudan a eliminar estos metales

como mecanismo de defensa a través de procesos de precipitación, volatilización, modificación (etilación o metilación) y captura de los metales mediante el uso de proteínas especializadas.

Degradación de hidrocarburos

Los hidrocarburos son de suma importancia para la economía; sin embargo, debido a su naturaleza química, el petróleo y sus derivados son también altamente carcinogénicos, mutagénicos y tóxicos.

En los ambientes marinos y el suelo predominan las bacterias entre los microbios disponibles para degradar hidrocarburos. Los géneros más comunes en este tipo de suelos contaminados son: *Achromobacter*, *Acinetobacter*, *Nocardia*, *Pseudomonas* spp. y *Alcaligenes*, entre otros. A pesar de la dominancia bacteriana, también se han caracterizado algunos hongos de los géneros *Aspergillus* y *Penicillium* spp. como degradadores de hidrocarburos.

Para que estos microbios realicen la degradación de manera efectiva, se necesita un adecuado suministro de nutrientes (nitrógeno y fósforo), de oxígeno y mantener el pH en un rango de 6-9. La tasa de degradación de hidrocarburos está influenciada por la complejidad de los mismos; los compuestos aromáticos pequeños (naftaleno, tolueno, xileno) y los alcanos cíclicos (ciclobutano, ciclohexano) son los más susceptibles.

Existen diversos mecanismos a través de los cuales se degradan los hidrocarburos derivados del petróleo.



La mayoría depende de la actividad de las enzimas especializadas para ello, tales como las oxigenasas y peroxidasas, que convierten al contaminante en un intermediario del metabolismo central, donde será empleado para las funciones habituales de la célula. Por ejemplo, las enzimas conocidas como citocromos P450 son grandes detoxificantes por naturaleza; en este caso, utilizan los hidrocarburos alifáticos como fuente de carbono y energía. Asimismo, los biosurfactantes producidos principalmente por bacterias como *Pseudomonas aeruginosa*, *Pseudomonas putida*, *Candida bombicola* y *Bacillus subtilis* son compuestos que forman una especie de capa **emulsionante**, la cual aumenta la disponibilidad de compuestos poco solubles, y así se favorece su degradación.

Emulsionante

Sustancia que ayuda a la mezcla de dos sustancias que en general son poco miscibles entre sí, como el agua y el aceite.

Los microorganismos y los ciclos biogeoquímicos

Pensemos en todos los seres vivos que nos rodean y en cómo un sistema tan complejo se mantiene funcionando y en equilibrio. Gran parte de este balance se debe a los ciclos biogeoquímicos, los cuales implican el flujo de energía, nutrientes y elementos que ayudan a regular los ecosistemas. Como definición, el concepto de *ciclo biogeoquímico* se refiere a las rutas a través de las cuales un elemento (como el carbono o el nitrógeno) circula y es reciclado por los factores bióticos y abióticos en un ecosistema.

Los microbios desempeñan un papel fundamental en la regulación de diversos ciclos biogeoquímicos. A continuación revisaremos cómo estos seres tan pequeños pueden llevar a cabo tan magna tarea.

Ciclo del nitrógeno

El nitrógeno es el elemento más abundante en la atmósfera y es un macronutriente, dada la concentración a la que se encuentra en los seres vivos. Utilizamos el nitrógeno para constituir los bloques mismos de la vida, como el ADN, el ARN y los aminoácidos. Pero aunque es el gas más abundante, se encuentra en la atmósfera como nitrógeno molecular (N_2) y así no puede ser utilizado por los seres vivos. Por lo tanto, es necesario convertir el nitrógeno gaseoso en compuestos nitrogenados que sean asimilables; este



proceso se completa en cuatro pasos: 1) fijación, 2) nitrificación, 3) Anammox/amonificación y 4) desnitrificación.

1) El nitrógeno atmosférico consiste en dos átomos de nitrógeno unidos por un triple enlace. Esto hace una molécula muy estable, tanto que para romperla se requiere una gran cantidad de energía. Por lo tanto, sólo un pequeño grupo de bacterias puede llevar a cabo este proceso. Entre éstas encontramos a las especies de los géneros *Nostoc* y *Anabaena* (cianobacterias fototróficas), *Alcaligenes* y *Methanosarcina* (quimiolitótrofas) y *Rhizobium*, *Pseudomonas*, *Azotobacter* y *Frankia* (quimiorganotróficas). El amonio (NH_3) es un mineral soluble en agua, mientras que el nitrógeno atmosférico (N_2) se encuentra en forma gaseosa, lo que lo hace inaccesible para la mayoría de los seres vivos; por lo tanto, estas bacterias tienen un papel ecológico fundamental al reducir el nitrógeno atmosférico a amonio, proceso que realizan empleando un grupo de enzimas conocidas como nitrogenasas.

2) Una vez que se ha producido amonio, éste es oxidado a nitrito (NO_2^-) y posteriormente a nitrato (NO_3^-). La primera parte del proceso es realizada por las bacterias pertenecientes a los géneros *Nitrosomonas*, *Nitrosospira* y *Nitrosococcus*. El segundo paso es conducido por especies de los géneros *Nitrospira*, *Nitrococcus* y *Nitrobacter*. Dada la naturaleza química de ambas reacciones, se genera muy poca energía y estas bacterias tienen un crecimiento lento, por lo que necesitan oxidar muchas moléculas de amonio o de nitrato. Posteriormente, estos nitratos son fundamentales para el abono de las plantas, su desarrollo y crecimiento.

3) El término *Anammox* proviene de *anaerobic ammonium oxidation* (oxidación anaerobia del amo-



nio). Este proceso fue descrito recientemente e implica las condiciones anoxigénicas de oxidación del amonio. El filo *Planctomycetes* es un grupo de bacterias acuáticas que despliegan características únicas dada su morfología celular. La oxidación del amonio se da mediante el uso de nitrito como una molécula que puede acarrear electrones y de esta manera producir nitrógeno gaseoso. En este proceso, se da una pérdida del nitrógeno que a su vez es devuelto al sistema en forma de gas. Por otra parte, la amonificación consiste en generar compuestos de desecho, tales como amoníaco, urea o ácido úrico, por parte de organismos eucariontes como los animales.

4) El último paso en este ciclo consiste en regresar el nitrato al sistema en forma de nitrógeno atmosférico. Los nitratos son altamente solubles y suelen filtrarse a los suelos con gran facilidad. Cuando estos suelos se saturan con nitrato y la concentración de oxígeno empieza a descender (debido a la oxidación aerobia del amonio), las comunidades microbianas desnitrificantes rompen el nitrato para obtener oxígeno, lo que genera nitrógeno atmosférico. Algunos grupos de bacterias involucradas en este proceso son *Pseudomonas*, *Bacillus* y *Paracoccus*.

Ciclo del carbono

Una condición inherente a la vida en el planeta es que está basada en el carbono. Hasta la fecha, no se ha encontrado vida dentro o fuera de la Tierra que pueda sostenerse en otro elemento. Esto nos indica cuán importantes son el carbono y sus propiedades bioquímicas. Moléculas como el ADN, las proteínas, los azúcares y las vitaminas no podrían formarse sin este preciado elemento.

Cerca de 8% del total del carbono atmosférico es intercambiado anualmente entre los ecosistemas terrestres heterotróficos (principalmente microbios) y la atmósfera. Esencialmente, el carbono entra al sistema de los seres vivos mediante la fotosíntesis, en la cual el dióxido de carbono (CO_2) se convierte en materia orgánica. Este proceso puede ser dependiente o independiente del oxígeno.

La principal fuente de carbono en el suelo es la materia orgánica. De manera directa, el flujo de carbono en esta reserva está regulado por el consumo y

degradación que llevan a cabo los microorganismos. El papel de los microbios detritívoros es, básicamente, tomar todos los desechos de plantas o animales muertos y descomponerlos hasta liberar dióxido de carbono como parte de la respiración celular o de la fermentación; así, el carbono regresa a la atmósfera, donde será fijado nuevamente a través de la fotosíntesis (véase la Figura 2).

El proceso opuesto de este ciclo se da cuando los organismos heterótrofos, como algunos hongos y bacterias, utilizan el carbono obtenido de la materia orgánica muerta como sustrato para su metabolismo. Éstos retienen parte del carbono en su biomasa y liberan el exceso a la atmósfera como dióxido de carbono u otros metabolitos.

Recientemente en diversos estudios se ha relacionado la composición y diversidad de los microorganismos en el suelo con la cantidad de carbono que se libera o se absorbe. Estos trabajos indican que los suelos que presentan una abundancia relativa de hongos contienen mayor cantidad de carbono; esto se debe a que los hongos son más eficientes en utili-

zar el carbono que las bacterias, lo cual implica que producen mayor cantidad de biomasa por unidad de carbono utilizada.

Las interacciones ecológicas de los microbios

Aunque en muchas ocasiones los términos *nicho* y *hábitat* se utilizan indistintamente para hacer referencia al medio donde habitan los microbios, es importante distinguir que no implican lo mismo. *Nicho ecológico* se refiere a todas las interacciones relacionadas con la conducta y las respuestas de un organismo o población hacia factores como el pH y la temperatura, la disponibilidad de nutrientes, las interacciones ecológicas (competencia, depredación, simbiosis, etc.) y la contribución específica en desechos u otros productos hacia el hábitat. En otras palabras, podríamos imaginar que el hábitat es como la colonia en la que vivimos, y el nicho corresponde a la calle, edificio o vecindad donde está nuestra casa. Cada comunidad de vecinos tiene

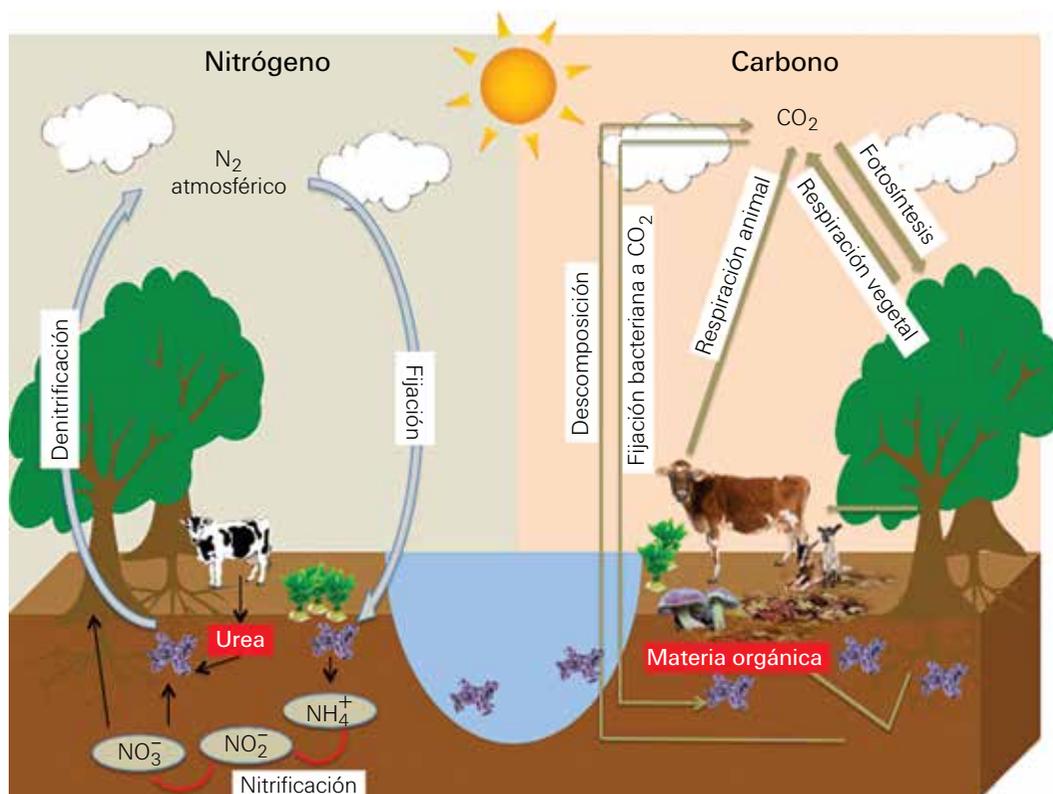


Figura 2. Esquema general de los ciclos biogeoquímicos del nitrógeno y el carbono. Se muestra cómo se da el flujo de moléculas y nutrientes en los mismos.



Hidrolizar ▶ Reacción química mediante la cual una molécula de agua puede formar ácidos o bases a partir de una sal.

requerimientos diferentes de agua, luz y alimentos, a pesar de que varias comunidades de vecinos habiten en la misma colonia.

Hablar de los nichos ecológicos de los microbios es aún más complejo, puesto que cualquier superficie –incluso invisible al ojo humano– es potencialmente el hogar de una amplia diversidad y abundancia de éstos. Por ejemplo, para una bacteria común, con forma de bacilo y un tamaño de 3 µm, una distancia de 3 mm es enorme. Una sola partícula de suelo podría estar compuesta de numerosos microambientes potenciales donde pueden habitar las bacterias.

Rumen

Obtener energía de la celulosa de las plantas es un proceso que no todos los mamíferos dominamos. Sin embargo, los rumiantes (bovinos, ovinos, caprinos y cérvidos), como animales vegetarianos, lo hacen gracias al rumen (microbiota compuesta por hongos, bacterias y protozoos especializados en degradar celulosa u otras fibras vegetales en condiciones principalmente anoxigénicas). Esta comunidad microbiana, además de metabolizar pectina, celulosa, almidón y otros polímeros y azúcares disponibles en los tejidos vegetales y convertirlos en ácidos grasos volátiles (acetato, propionato, lactato, butirato), puede

también **hidrolizar** la urea, oxidar el amonio y reducir el dióxido de carbono a metano, según el tipo de tejido del rumen en el que se encuentre. La microbiota rumiante es responsable de producir un 70% de la energía requerida por su hospedero y aportar la principal fuente de nitrógeno. Éste es un ejemplo de interacción simbiótica: tanto el huésped (el rumiante) como los inquilinos (la microbiota) obtienen beneficios de esta relación. Algunas bacterias encontradas en el rumen son *Clostridium lochheadii*, *Ruminococcus* sp., *Bacteroides muninicola*, *Selenomonas ruminantium*, *Streptococcus bovis* y *Lactobacillus ruminis*, entre muchas otras.

El pozol

El pozol es una bebida fermentada tradicional de origen maya; se consume en los estados del sur y el sureste de México. Además, es un ejemplo de hábitat constituido por diferentes nichos microbianos fermentadores. Esta bebida se prepara con bolas de masa de maíz nixtamalizado que se envuelven en hojas de plátano y se dejan fermentar durante días o hasta un mes, dependiendo del grado de fermentación deseado (véase la Figura 3).

El proceso de fermentación es mediado principalmente por una sucesión de bacterias ácido lácticas que van habitando diferentes estratos de la masa del pozol a diferentes tiempos de la fermentación. Dado que el grano de maíz principalmente se constituye de almidón, unas de las primeras en colonizar la masa son las bacterias ácido lácticas; algunos ejemplos son *Lactobacillus acidophilus* y *L. crispatus*. Entre éstas, las bacterias amilolíticas (capaces de consumir el almidón) tienen un papel fundamental al consumir este carbohidrato y liberar ácido láctico, lo que provoca la acidificación de la masa, la cual llega a tener un pH cercano a 4. Una vez que el pH ha descendido y el almidón ha sido hidrolizado a glúcidos de más fácil asimilación, otras bacterias pueden empezar a colonizar este hábitat. Así, se va generando un cambio en la microbiota del pozol asociada al tiempo de fermentación, el pH y la disponibilidad de nutrientes.

También esta masa tiene un elevado contenido de nitrógeno, lo cual se debe a la presencia de bac-

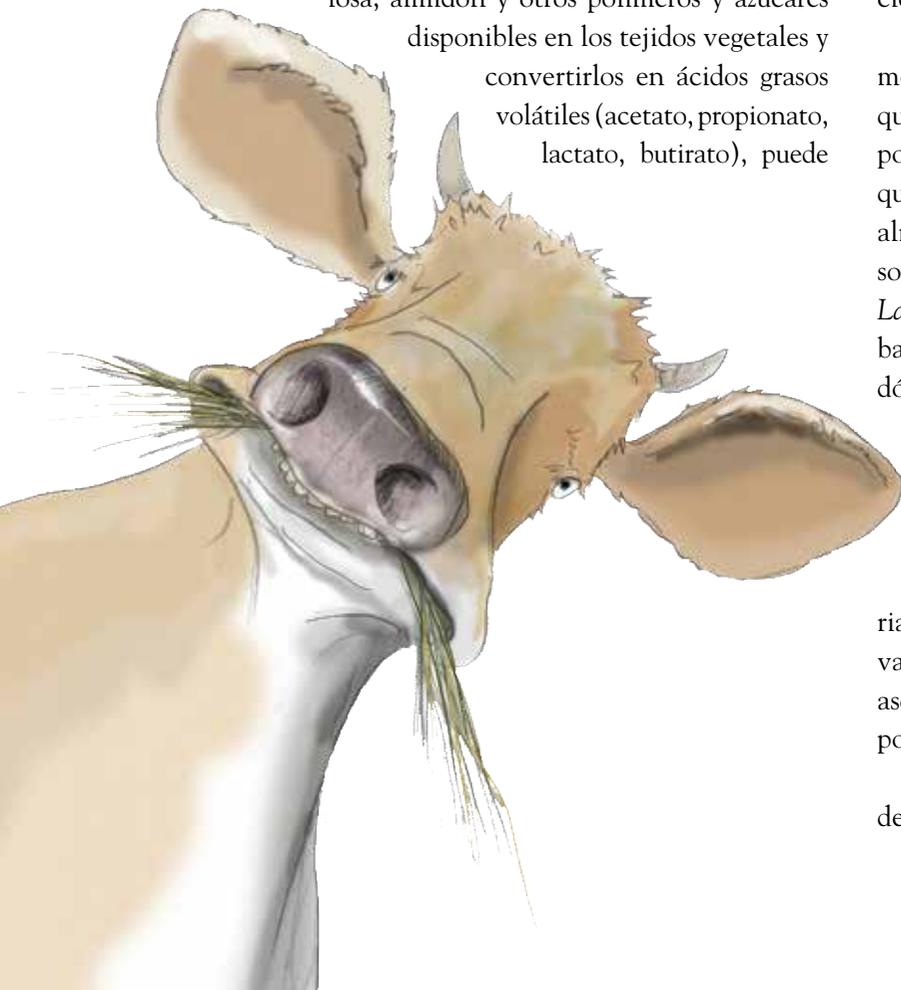




Figura 3. Izquierda: la bola de pozol nixtamalizado puede almacenarse en esta forma hasta la preparación. Derecha: bebida de pozol preparada tradicionalmente en jícaras; a veces contiene cacao. Cortesía de Romina Rodríguez-Sanoja.

terias como *Agrobacterium azotophilum* y *Aerobacter aerogenes*, que fijan nitrógeno atmosférico mediante los procesos que hemos revisado anteriormente. Además de fijar nitrógeno, *Agrobacterium azotophilum* produce moléculas que tienen actividad fungicida y bactericida, lo cual ayuda a mantener “a raya” a los microorganismos patógenos.

Con el ejemplo del pozol podemos apreciar cómo un solo sustrato puede dar lugar a interacciones ecológicas complejas en un hábitat. Al ser una bebida tradicional mexicana, todos sus procesos son mayormente estudiados por científicos también mexicanos, entre los que destacan las investigadoras Carmen Wacher y Romina Rodríguez Sanoja, ambas de la UNAM.

Conclusión

Abordar la ecología microbiana es extremadamente complejo debido a la diversidad de procesos, interacciones y hábitats en que se pueden encontrar los microbios. Sin embargo, hay que recordar que la vida de los humanos, las plantas y los animales está fuertemente relacionada con la de estos microorganismos y las maneras en que interactúan con el medio ambiente.

La autora agradece el apoyo de la beca doctoral de Conacyt 233670.

Silvia Guzmán Trampe

Instituto de Investigaciones Biomédicas, UNAM.
noencontre@gmail.com

Lecturas recomendadas

- Banchs, J., A. Biosca, J. Cuerdo *et al.* (2003), *El mundo de la ecología*, México, Océano, 376 pp.
- Bernhard, A. (2010), “The nitrogen cycle: processes, players and human impact”, *Nature Education Knowledge*, 3(10):25.
- Das, S. (2014), *Microbial biodegradation and bioremediation*, Londres, Elsevier, 612 pp.
- Demeyer, D. (1981), “Rumen microbes and digestion of plant cell walls”, *Agriculture and Environment*, 6(2-3):295-337.
- Gougoulias, C., J. M. Clark y L. J. Shaw (2014), “The role of soil microbes in the global carbon cycle: tracking the below-ground microbial processing of plant-derived carbon for manipulating carbon dynamics in agricultural systems”, *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 94:2362-2371.
- Madigan, M., J. M. Martinko, P. V. Dunlap y D. P. Clark (2009), *Brock. Biology of Microorganisms*, 12.^a ed., Ciudad de México, Pearson Benjamin Cummings, 1061 pp.
- Wacher, C., A. Cañas, P. E. Cook *et al.* (1993), “Sources of microorganisms in pozol, a traditional Mexican fermented maize dough”, *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 9(2):269-274.