

Aviso dos cientistas à humanidade: microrganismos e mudanças climáticas

Ricardo Cavicchioli¹*, William J. Ripple², Kenneth N. Timmis³, Farooq Azam⁴, Lars R. Bakken⁵, Matthew Baylis⁶, Michael J. Behrenfeld⁷, Antje Boetius^{8,9}, Philip W. Boyd¹⁰, Aimée T. Classen¹¹, Thomas W. Crowther¹², Roberto Danovaro^{13,14}, Christine M. Foreman¹⁵, Jef Huisman¹⁶, David A. Hutchins¹⁷, Janet K. Jansson¹⁸, David M. Karl¹⁹, Britt Koskella²⁰, David B. Mark Welch²¹, Jennifer B. H. Martiny²², Mary Ann Moran²³, Victoria J. Orphan²⁴, David S. Reay²⁵, Justin V. Remais²⁶, Virginia I. Rich²⁷, Brajesh K. Singh²⁸, Lisa Y. Stein²⁹, Frank J. Stewart³⁰, Matthew B. Sullivan³¹, Madeleine J. H. van Oppen^{32,33}, Scott C. Weaver³⁴, Eric A. Webb¹⁷ and Nicole S. Webster^{33,35}

¹School of Biotechnology and Biomolecular Sciences, The University of New South Wales, Sydney, NSW, Australia.

²Department of Forest Ecosystems and Society, Oregon State University, Corvallis, OR, USA.

³Institute of Microbiology, Technical University Braunschweig, Braunschweig, Germany.

⁴Scripps Institution of Oceanography, University of California San Diego, La Jolla, CA, USA.

⁵Faculty of Chemistry, Biotechnology and Food Science, Norwegian University of Life Sciences, Ås, Norway.

⁶Institute of Infection and Global Health, University of Liverpool, Liverpool, UK.

⁷Department of Botany and Plant Pathology, Oregon State University, Corvallis, OR, USA.

⁸Alfred Wegener Institute, Helmholtz Center for Marine and Polar Research, Bremerhaven, Germany.

⁹Max Planck Institute for Marine Microbiology, Bremen, Germany.

¹⁰Institute for Marine and Antarctic Studies, University of Tasmania, Hobart, TAS, Australia.

¹¹Rubenstein School of Environment and Natural Resources, and The Gund Institute for Environment, University of Vermont, Burlington, VT, USA.

¹²Institute of Integrative Biology, ETH Zurich, Zurich, Switzerland.

¹³Department of Life and Environmental Sciences, Polytechnic University of Marche, Ancona, Italy.

¹⁴Stazione Zoologica Anton Dohrn, Naples, Italy.

¹⁵Center for Biofilm Engineering, and Chemical and Biological Engineering Department, Montana State University, Bozeman, MT, USA.

¹⁶Department of Freshwater and Marine Ecology, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, University of Amsterdam, Amsterdam, Netherlands.

¹⁷Department of Biological Sciences, Marine and Environmental Biology Section, University of Southern California, Los Angeles, CA, USA.

¹⁸Biological Sciences Division, Earth and Biological Sciences Directorate, Pacific Northwest National Laboratory, Richland, WA, USA.

¹⁹Daniel K. Inouye Center for Microbial Oceanography: Research and Education, School of Ocean and Earth Science & Technology, University of Hawaii at Manoa, Honolulu, HI, USA.

²⁰Department of Integrative Biology, University of California, Berkeley, Berkeley, CA, USA.

²¹Marine Biological Laboratory, Woods Hole, MA, USA.

²²Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of California, Irvine, Irvine, CA, USA.

²³Department of Marine Sciences, University of Georgia, Athens, GA, USA.

²⁴Division of Geological and Planetary Sciences, California Institute of Technology, Pasadena, CA, USA.

²⁵School of Geosciences, University of Edinburgh, Edinburgh, UK.

²⁶Division of Environmental Health Sciences, School of Public Health, University of California, Berkeley, Berkeley, CA, USA.

²⁷Microbiology Department, and the Byrd Polar and Climate Research Center, The Ohio State University, Columbus, OH, USA.

²⁸Hawkesbury Institute for the Environment, and Global Centre for Land-Based Innovation, Western Sydney University, Penrith, NSW, Australia.

²⁹Department of Biological Sciences, University of Alberta, Edmonton, AB, Canada.

³⁰School of Biological Sciences, Georgia Institute of Technology, Atlanta, GA, USA.

³¹Department of Microbiology, and Department of Civil, Environmental and Geodetic Engineering, and the Byrd Polar and Climate Research Center, The Ohio State University, Columbus, OH, USA.

³²School of BioSciences, The University of Melbourne, Parkville, VIC, Australia.

³³Australian Institute of Marine Science, Townsville, QLD, Australia.

³⁴Department of Microbiology and Immunology, and Institute for Human Infections and Immunity, University of Texas Medical Branch, Galveston, TX, USA.

³⁵Australian Centre for Ecogenomics, University of Queensland, Brisbane, QLD, Australia.

Aviso dos cientistas à humanidade: microrganismos e mudanças climáticas

Resumo | No Antropoceno, em que vivemos agora, as mudanças climáticas estão impactando a maioria dos seres vivos na Terra. Os microrganismos dão suporte a existência de todas as formas de vida tróficas superiores. Para entender como os seres humanos e outras formas de vida na Terra (incluindo aquelas que ainda estamos para descobrir) serão capazes de suportar as mudanças climáticas antropogênicas, é de suma importância entender sobre a vida microbiana, fundamentalmente invisível. Devemos não somente aprender como os microrganismos afetam as mudanças climáticas (incluindo produção e consumo dos gases causadores do efeito estufa), como também entender como eles serão afetados pelas mudanças climáticas e outras atividades humanas. Esta declaração de consenso documenta o papel central e a importância global dos microrganismos na biologia das mudanças climáticas. Também alerta a humanidade que o impacto das mudanças climáticas dependerá fortemente de como os microrganismos reagirão, o que será essencial para o futuro sustentável do ambiente.

As atividades humanas e seus efeitos no clima e no meio ambiente causam extinções sem precedentes de animais e plantas, perda de biodiversidade¹⁻⁴ e colocam em risco a vida animal e vegetal na Terra⁵. As perdas de espécies, comunidades e habitats têm sido bem analisadas, documentadas e divulgadas⁶. Por outro lado, os microrganismos geralmente não são discutidos no contexto das mudanças climáticas (particularmente o efeito das mudanças climáticas sobre os microrganismos). Embora invisível a olho nu e, portanto, um tanto intangível⁷, a abundância (~10³⁰ bactérias e archaea total)⁸ e a diversidade dos microrganismos estão diretamente associadas ao seu papel na manutenção de um ecossistema global saudável: em outras palavras, o mundo microbiano é constituído como sistema de suporte da vida na biosfera. Embora os efeitos humanos sobre os microrganismos sejam menos óbvios e certamente menos caracterizados, a principal preocupação é que tais mudanças na biodiversidade e nas atividades microbianas possam afetar a resiliência de outros organismos e, conseqüentemente, sua capacidade de responder às mudanças climáticas⁹.

Os microrganismos exercem um papel fundamental no ciclo de carbono e outros nutrientes, na saúde de plantas e animais, incluindo seres humanos, na agricultura e na cadeia alimentar global. Os microrganismos compartilham ambientes terrestres também ocupados por organismos macroscópicos, podendo também sobreviver em ambientes inóspitos. Dados demonstram que a origem dos microrganismos ocorreu há 3,8 bilhões de anos e, provavelmente, sobreviverão muito além de quaisquer eventos futuros de extinção. Apesar dos microrganismos serem cruciais na regulação das mudanças climáticas, raramente são focos de estudos, sendo excluídos das políticas de desenvolvimento. Sua imensa diversidade e respostas variadas às mudanças ambientais faz do seu papel desafiador e determinante para o ecossistema. Nesta Declaração de Consenso, ilustramos os vínculos existentes entre os microrganismos, os organismos macroscópicos e as mudanças climáticas, mostrando para humanidade que os organismos microscópicos não podem mais serem mantidos como um elefante invisível na sala. A menos que apreciemos a importância dos processos microbianos, nós fundamentalmente limitaremos nosso entendimento da biosfera da Terra e das respostas às mudanças climáticas, comprometendo assim os esforços para criar um futuro ambientalmente sustentável⁶ (Quadro 1).

Escopo da declaração de consenso

Nesta Declaração de Consenso, abordamos sobre os efeitos associados aos microrganismos na mudança climática, incluindo os processos microbianos ativos no clima e seus direcionadores. Também abordamos o impacto dos efeitos da mudança climática sobre os microrganismos, focando a influência dessas alterações na composição e função da comunidade microbiana, respostas fisiológicas e adaptação evolutiva. Embora nos concentremos nas conexões microrganismo-clima, as atividades humanas, como a poluição local ou a eutrofização, mesmo que menos diretas, mas possivelmente sinérgicas, também foram abordadas.

Para os fins desta Declaração de Consenso, definimos 'microrganismo' como qualquer organismo microscópico ou vírus não visível a olho nu (menor que 50 μ m), unicelular ou multicelular (por exemplo, diferenciando espécies), agregados (biofilme) ou forma viral. Além de bactérias microscópicas, arqueias, eucariotos e vírus, discutimos alguns eucariotos unicelulares macroscópicos, como por exemplo fitoplâncton marinho maior e fungos que participam da decomposição da madeira. Nossa intenção não é cobrir exaustivamente todos os ambientes, nem todas as influências antrópicas, mas fornecer exemplos dos principais biomas globais (marinhos e terrestres) que destacam os efeitos das mudanças climáticas nos processos microbianos e suas consequências. Também ressaltamos a agricultura e as doenças infecciosas, além do papel dos microrganismos na mitigação das mudanças climáticas. Nossa Declaração de Consenso alerta microbiologistas e não microbiologistas sobre a importância de se discutir a função dos microrganismos na aceleração ou diminuição dos impactos causados pelas mudanças climáticas antropogênicas (Quadro 1).

Bioma Marinho

Os biomas marinhos cobrem cerca de 70% da superfície da Terra e vão desde estuários costeiros, mangues e recifes de corais até oceanos abertos (Fig. 1). Os microrganismos fototróficos utilizam energia solar a 200m superiores da coluna de água, enquanto a vida marinha em zonas mais profundas utiliza produtos químicos orgânicos e inorgânicos para obtenção de energia¹⁰. Além da luz solar, a disponibilidade de outras formas de energia e a temperatura da água (que pode variar de -2°C, em mares cobertos por gelo, até mais de 100°C, em fontes hidrotermais) influenciam na composição das comunidades marinhas¹¹. O aumento das temperaturas não prejudica somente os processos biológicos, mas também reduz a densidade da água, afetando a estratificação e a circulação que, por sua vez, influenciam na dispersão dos organismos e no transporte de nutrientes. Além disso, precipitação, salinidade e ventos também podem impactar a estratificação, mistura e circulação.

A composição e a função da comunidade microbiana também podem ser afetadas por insumos de nutrientes dos fluxos aéreos, fluviais e estuários, e, a mudança climática, por sua vez, impacta sobre todos esses fatores físicos. A relevância global dos microrganismos para os ecossistemas oceânicos pode ser avaliada a partir do número e biomassa na coluna de água e subsuperfície: o número total de células é superior a 10²⁹ (8,12–16) e o Censo da Vida Marinha estima que 90% de toda biomassa marinha é microbiana. Além de seu grande número, os microrganismos marinhos cumprem as principais funções do ecossistema. Ao fixar carbono e nitrogênio e remineralizar a matéria orgânica, os microrganismos marinhos formam a base das redes alimentares oceânicas e, por consequência, os ciclos globais de carbono e nutrientes¹³. A decantação, deposição e o soterramento do carbono fixo em matéria orgânica particulada de sedimentos marinhos são mecanismos fundamentais a longo prazo para

sequestrar CO₂ da atmosfera. Portanto, o equilíbrio entre a regeneração de CO₂ e nutrientes via remineralização versus deposição no fundo do mar acaba determinando os efeitos sobre as mudanças climáticas.

Além de ficar mais quente (devido ao aumento das concentrações atmosféricas de CO₂ que aumentam o efeito estufa), os oceanos acidificaram em ~0,1 unidades de pH desde os tempos pré-industriais, com novas reduções de 0,3 a 0,4 unidades previstas para o final do século¹⁷⁻¹⁹. Dada a taxa sem precedentes de mudança de pH¹⁹⁻²¹, há necessidade de aprender rapidamente como a vida marinha responderá a esses efeitos²². O impacto de concentrações elevadas de gases de efeito estufa sobre a temperatura oceânica, acidificação, estratificação, mistura, circulação de termoalina, fornecimento de nutrientes, irradiação e eventos climáticos extremos afetam a microbiota marinha que acarretando consequências ambientais substanciais, incluindo grandes mudanças na produtividade, nas teias alimentares marinhas, na exportação e deposição de carbono no fundo do mar^{19,23-29}.

Os microrganismos afetam as mudanças climáticas.

O fitoplâncton marinho realiza metade da fixação fotossintética global de CO₂ (produção primária global líquida de ~50PgC por ano) e metade da produção de oxigênio, apesar de representar apenas ~1% da biomassa global de plantas³⁰. Em comparação com as plantas terrestres, o fitoplâncton marinho possui distribuição maior por área de superfície, está menos exposto a variação sazonal e apresenta taxas de rotatividade significativamente mais rápidas que as árvores (dias versus décadas)³⁰. Dessa forma, as respostas obtidas frente às variações climáticas por parte do fitoplâncton marinho podem ser percebidas rapidamente e em escala global. Essas características são extremamente importantes na avaliação das contribuições do fitoplâncton para fixação do carbono, sendo possível prever como essa produção pode mudar em resposta as perturbações. Predizer os efeitos que as alterações climáticas podem exercer sobre a produtividade primária é complicado, uma vez que o ciclo do fitoplâncton (bloom cycles) pode ser afetado tanto pelo controle *bottom-up* (disponibilidade de nutrientes essenciais e mistura vertical da água) quanto pelo controle *topdown* (predadores)^{27,30-34}. Aumentos na radiação solar, temperatura e insumos de água doce nas águas superficiais fortalecem a estratificação do oceano e conseqüentemente reduzem o transporte de nutrientes das águas profundas para as águas superficiais, o que diminui a produtividade primária^{30,34,35}. Por outro lado, o aumento dos níveis de CO₂ pode aumentar a produção primária da comunidade fitoplânctônica, mas somente quando os nutrientes não são limitantes³⁶⁻³⁸.

Alguns estudos indicam que a densidade global de fitoplâncton oceânico diminuiu no século passado³⁹, mas essas conclusões têm sido questionadas devido à disponibilidade limitada de dados a longo prazo, diferenças metodológicas na geração desses os dados e por consequência da variabilidade anual e decadal na produção de fitoplâncton⁴⁰⁻⁴³. Além disso, outros estudos sugerem um aumento global na produção de fitoplâncton oceânico⁴⁴ e que há mudanças em regiões específicas ou em grupos específicos de fitoplâncton^{45,46}. O índice de gelo marinho global (*Sea Ice Index*) está em declínio, levando a uma maior penetração de luz e potencialmente aumento na produção primária⁴⁷; no entanto, existem previsões conflitantes para os efeitos nos padrões variáveis de mistura, mudanças no suprimento de nutrientes e para tendências de produtividade nas zonas polares³⁴. Desse modo, se destaca a necessidade de se coletar dados a longo prazo sobre a produção e a composição da comunidade

microbiana. Assim, será possível prever com segurança como as funções microbianas e os mecanismos de *feedback* responderão às mudanças climáticas, uma vez que há poucos conjuntos de dados (por exemplo, *Hawaii Ocean Time-series* e o *Bermuda Atlantic Time-series Study*)⁴⁸⁻⁵⁰. Nesse contexto, a *Global Ocean Sampling Expedition*⁵¹, transecto do Oceano Austral^{52,53} e a *Tara Oceans Consortium*^{11,54-59} fornecem dados de metagenoma que são uma base valiosa de microrganismos marinhos.

Devido a sua prevalência em regiões de oceano aberto, quando a biomassa total do fitoplâncton é máxima⁶³, as diatomáceas são responsáveis por 25 a 45% da produção primária total nos oceanos⁶⁰⁻⁶². As diatomáceas apresentam velocidade de submersão relativamente alta quando comparado com outros grupos fitoplanctônicos, representando ~40% da exportação de carbono particulado para profundidade^{62,64}. Os enriquecimentos sazonais conduzidos fisicamente em nutrientes superficiais favorecem a floração das diatomáceas. A mudança climática antropogênica afetará diretamente esses ciclos sazonais, alterando o tempo de florescimento e diminuindo sua biomassa, o que reduzirá a produção primária e a absorção de CO₂⁶⁵. Dados de sensoriamento remoto sugerem um declínio global das diatomáceas entre 1998 e 2012, particularmente no Pacífico Norte, que está associado à falta de profundidade da camada mista da superfície e à menores concentrações de nutrientes⁴⁶.

Além da contribuição do fitoplâncton marinho para o sequestro de CO₂^{30,66-68}, as arqueias e bactérias quimiolitotróficas fixam CO₂ sob condições escuras, em águas oceânicas profundas⁶⁹, e na superfície durante o inverno polar⁷⁰. Bactérias marinhas e arqueias contribuem substancialmente para a respiração oceânica superficial e ciclagem de muitos elementos¹⁸. Os microrganismos metanogênicos e os metanotróficos do fundo do mar são importantes produtores e consumidores de CH₄, mas sua influência no fluxo atmosférico desse gás de efeito estufa é incerta⁷¹. Vírus marinhos, bactérias bacterívoras e herbívoros eucarióticos também são importantes componentes nas cadeias alimentares microbianas; por exemplo, os vírus marinhos influenciam na eficiência com que o carbono é sequestrado e depositado nas profundezas do oceano⁵⁷. A mudança climática afeta as interações predador-presa, incluindo as interações vírus-hospedeiro e, portanto, nos ciclos biogeoquímicos globais⁷². As zonas mínimas de oxigênio (ZMOs) expandiram-se nos últimos 50 anos como resultado do aquecimento dos oceanos, o que reduz a solubilidade do oxigênio⁷³⁻⁷⁵. ZMOs são zonas globais de perda de nitrogênio reativo, e a produção microbiana de N₂ e N₂O representa ~25-50% da perda de nitrogênio do oceano para a atmosfera. Além disso, as ZMOs são os maiores reservatórios de metano pelágico no oceano e contribuem substancialmente para a ciclagem de metano em mar aberto. O aumento observado e já previsto das ZMOs pode afetar consideravelmente a disposição de nutrientes oceânicos e gases que causam o efeito estufa, além da distribuição de organismos dependentes de oxigênio⁷³⁻⁷⁵.

Os 50cm superiores de sedimentos do fundo do mar contêm ~1×10²⁹ microrganismos^{8,16}, e a abundância de arqueias e bactérias nestes sedimentos aumentam com a latitude (de 34°N para 79°N) com táxon específico (como Grupo Marinho I *Thaumarchaeota*), contribuindo desproporcionalmente para o aumento⁷⁶. Os microrganismos bentônicos apresentam padrões biogeográficos e respondem às variações impactando na quantidade e qualidade do material particulado a sedimentar no fundo do mar⁷⁷. Como resultado, espera-se que a mudança climática afete,

particularmente, os processos funcionais que as arqueias bentônicas desempenham (como a oxidação da amônia) e os ciclos biogeoquímicos associados⁷⁶.

Os aerossóis afetam a formação de nuvens, influenciando assim a irradiação e a precipitação da luz solar, mas a extensão e a maneira como influenciam o clima permanecem incertas⁷⁸. Os aerossóis marinhos consistem de uma mistura complexa de sal marinho, sulfato não salino e moléculas orgânicas, podendo funcionar como núcleos de condensação de nuvens, influenciando no balanço da radiação e, conseqüentemente, no clima^{79,80}. Por exemplo, aerossóis biogênicos em ambientes marinhos remotos (por exemplo, o Oceano Antártico) podem aumentar o número e o tamanho de gotículas de nuvens, tendo efeitos similares no clima como os aerossóis em regiões altamente poluídas⁸⁰⁻⁸³. Especificamente, o fitoplâncton emite sulfeto de dimetila e seu sulfato derivado promove a condensação de nuvens^{79,84}. Compreender as maneiras pelas quais o fitoplâncton marinho contribui para os aerossóis permitirá melhores previsões de como as mudanças nas condições oceânicas afetarão as nuvens e retroalimentarão o clima⁸⁴. Além disso, a própria atmosfera contém $\sim 10^{22}$ células microbianas, e determinar a capacidade dos microrganismos atmosféricos de crescer e formar agregados será valioso para avaliar sua influência no clima⁸.

Os habitats costeiros vegetais são importantes para o sequestro de carbono, determinado pelo espectro trófico completo, de predadores a herbívoros, plantas e comunidades microbianas associadas.⁸⁵ A atividade humana, incluindo as mudanças climáticas antropogênicas, reduziu esses habitats nos últimos 50 anos em 25 a 50%, e a abundância de predadores marinhos diminuiu em até 90%⁸⁵⁻⁸⁷. Dada uma perturbação tão extensa, os efeitos nas comunidades microbianas precisam ser avaliados porque a atividade microbiana determina quanto carbono é remineralizado e liberado como CO₂ e CH₄.

As mudanças climáticas afetam os microrganismos.

As mudanças climáticas perturbam as interações entre espécies e as obrigam a se adaptarem, migrarem ou serem substituídas por outras, podendo até mesmo serem extintas^{28,88}. O aquecimento dos oceanos, a acidificação, a eutrofização e a exploração excessiva, como pesca e turismo, juntos causam o declínio dos recifes de corais, podendo alterar os ecossistemas e afetar diretamente as macroalgas⁸⁹⁻⁹³ e os tapetes de cianobactérias bentônicas^{94,95}. A capacidade dos corais de se adaptarem às mudanças climáticas é fortemente influenciada pelas respostas dos microrganismos associados ao seu habitat, incluindo microalgas simbiotes e bactérias⁹⁶⁻⁹⁸. As centenas de milhares de espécies microbianas que vivem em corais são cruciais para a saúde do hospedeiro, pois reciclam os resíduos, fornecem nutrientes e vitaminas essenciais e ajudam o sistema imunológico a combater patógenos⁹⁹. Contudo, perturbações ambientais podem levar ao branqueamento dos corais e alterar rapidamente o microbioma dos recifes. Tais mudanças, sem dúvida, impactam as funções ecológicas e a estabilidade do sistema de microrganismos nos corais, afetando potencialmente a capacidade e o ritmo em que os mesmos se adaptam às mudanças climáticas e influenciando as relações entre os corais e outros componentes do ecossistema dos recifes^{99,100}.

Geralmente, os microrganismos podem se dispersar mais facilmente do que os organismos macroscópicos. No entanto, distinções biogeográficas ocorrem para muitas espécies microbianas, com fatores de dispersão, estilo de vida (por exemplo, associação de hospedeiros) e fatores ambientais que influenciam fortemente a composição e a

função da comunidade^{54,101-103}. As correntes oceânicas e os gradientes térmicos e latitudinais são particularmente importantes para as comunidades marinhas^{104,105}. Se a movimentação para ambientes mais favoráveis for impossível, a mudança evolutiva pode ser o único mecanismo de sobrevivência⁸⁸. Microrganismos, como bactérias, arqueias e microalgas, com grandes tamanhos populacionais e tempos de geração assexuados rápidos, apresentam alto potencial adaptativo²². Relativamente, poucos estudos analisaram a adaptação evolutiva em relação a acidificação dos oceanos ou outras variáveis ambientais devido a mudança climática^{22,28}. Dessa forma, existe um entendimento limitado dos mecanismos moleculares das respostas fisiológicas e das implicações dessas respostas nos ciclos biogeoquímicos¹⁸.

No entanto, vários estudos demonstraram os efeitos dos níveis elevados de CO₂ em espécies individuais de fitoplâncton, o que pode interromper processos mais amplos no ecossistema. Um experimento de campo demonstrou que o aumento dos níveis de CO₂ fornece uma vantagem seletiva a uma microalga tóxica, *Vicicitus globosus*, acarretando interrupção da transferência de matéria orgânica nos níveis tróficos¹⁰⁶. Quando exposto a níveis elevados de CO₂ por longos períodos (4 a 5 anos), o gênero de cianobactérias marinhas *Trichodesmium* apresenta alterações genéticas irreversíveis que aumentam a fixação de nitrogênio e crescimento¹⁰⁷. Para a alga verde fotossintética *Ostreococcus tauri*, níveis elevados de CO₂ aumentam o crescimento, o tamanho das células e a proporção carbono/nitrogênio¹⁰⁸. Níveis mais altos de CO₂ também afetam a estrutura populacional de *O. tauri* com alterações nos ecótipos e na ocupação de nichos, afetando assim as redes alimentares mais amplas e os ciclos biogeoquímicos¹⁰⁸. Em resposta aos efeitos gerados pela combinação de altas temperaturas e níveis elevados de CO₂ (e acidificação associada), a espécie de fitoplâncton calcificante *Emiliania huxleyi* produz células menores contendo menos carbono¹⁰⁹. No entanto, as taxas gerais de produção para esta espécie, não se alteram como resultado da adaptação evolutiva a níveis mais altos de CO₂¹⁰⁹. As respostas aos níveis de CO₂ diferem entre as comunidades (por exemplo, entre o fitoplâncton no Ártico e o fitoplâncton Antártico¹¹⁰). Além de observar a necessidade de determinar se os níveis elevados de CO₂ afetam diretamente os vírus, hospedeiros ou as interações entre eles, um estudo do mesocosmo identificou mudanças variáveis na diversidade dos vírus que infectam *E. huxleyi* quando este cresce sob níveis elevados de CO₂¹¹¹. Esses exemplos ilustram a necessidade de melhorar nossa compreensão dos processos evolutivos e incorporar esse conhecimento nas previsões dos efeitos das mudanças climáticas.

Com acidificação oceânica os microrganismos marinhos apresentam condições de pH bem fora do intervalo histórico recente, o que afeta sua homeostase intracelular de pH^{18,112}. As espécies menos aptas a regular o pH interno serão mais afetadas e fatores como tamanho do organismo, taxa de agregação, atividade metabólica e taxa de crescimento influenciam na capacidade de regulação¹¹².

Um pH mais baixo faz com que bactérias e arqueias alterem a expressão gênica de modo que apoiam a manutenção celular e não o crescimento¹⁸. Nos mesocosmos com baixa biomassa fitoplanctônica, as bactérias comprometem mais recursos à homeostase do pH do que as bactérias nos mesocosmos enriquecidos com nutrientes com alta biomassa fitoplanctônica. Consequentemente, é possível prever que a acidificação do oceano cause mudanças na cadeia alimentar microbiana por meio de alterações na eficiência do crescimento celular, no ciclo do carbono e nos fluxos de energia, com os maiores efeitos esperados nas regiões oligotróficas, que incluem a maior parte do

oceano¹⁸. Dados experimentais mostram que comparações no crescimento de *Synechococcus* sp. sob concentrações atuais e previstas de pH demonstram que os efeitos afetam não apenas as cianobactérias, mas também os vírus cianófagos que as infectam¹¹³.

A temperatura e a latitude do ambiente se correlacionam com a diversidade, distribuição e/ou temperatura ótima (T_{opt}) para determinados táxons marinhos, com modelos prevendo que o aumento da temperatura causará uma mudança em direção às comunidades adaptadas ao frio^{52,114–118}. No entanto, a T_{opt} do fitoplâncton das águas polares e temperadas mostrou-se substancialmente mais alta que as temperaturas ambientais, e um modelo ecoevolutivo conseguiu prever que a t_{opt} do fitoplâncton tropical seria substancialmente mais alta que os valores experimentais observados¹¹⁶. Compreender o quão bem os microrganismos são adaptados à temperatura ambiente e prever como eles reagirão ao aquecimento requer avaliações além de T_{opt} , que geralmente é um fraco indicador de adaptação fisiológica e ecológica de microrganismos de ambientes frios¹¹⁹.

Muitos fatores ambientais e fisiológicos influenciam as respostas e a competitividade geral dos microrganismos em seu ambiente nativo. Por exemplo, temperaturas elevadas aumentam a síntese de proteínas no fitoplâncton eucariótico, enquanto reduzem a concentração de ribossomos celulares¹²⁰. Como a biomassa do fitoplâncton eucariótico é de $\sim 1 \text{ GtC}$ ⁽¹³⁾ e os ribossomos são ricos em fosfato, a alteração da razão nitrogênio/fosfato causada pela mudança climática afetará a alocação de recursos no oceano global¹²⁰. Acredita-se que o aquecimento oceânico favoreça os tipos menores de plâncton em detrimento dos maiores, alterando os fluxos biogeoquímicos, como a exportação de partículas¹²¹. É possível prever que o aumento da temperatura oceânica, a acidificação e a diminuição de nutrientes aumentem a liberação extracelular de matéria orgânica dissolvida do fitoplâncton, com alterações no ciclo microbiano causando aumento da produção microbiana às custas de níveis tróficos mais altos¹²². O aquecimento também pode mitigar a limitação de ferro das cianobactérias fixadoras de nitrogênio, com implicações potencialmente profundas no fornecimento de nitrogênio novo às redes alimentares dos futuros oceanos em aquecimento¹²³. É necessário ter atenção e cuidado na quantificação e interpretação das respostas geradas pelos microrganismos ambientais em relação as alterações e tensões sofridas pelo ecossistema associadas às mudanças climáticas^{124,125}. Portanto, várias questões importantes permanecem sobre as consequências funcionais das mudanças causadas na comunidade como impactos na remineralização versus sequestro de carbono e ciclagem de nutrientes.

Bioma terrestre

Há cerca de ~ 100 vezes mais biomassa terrestre do que a biomassa marinha, e as plantas terrestres representam grande proporção da biomassa total da Terra¹⁵. As plantas terrestres realizam aproximadamente metade da produção primária líquida global^{30,67}. Os solos armazenam ~ 2.000 bilhões de toneladas de carbono orgânico, que é mais do que o conjunto combinado de carbono na atmosfera e na vegetação¹²⁶. O número total de microrganismos em ambientes terrestres é de $\sim 10^{29}$, semelhante ao número total em ambientes marinhos⁸. Os microrganismos do solo regulam a quantidade de carbono orgânico armazenado no solo e liberado de volta para a atmosfera, influenciando indiretamente o armazenamento de carbono em plantas e solos através do fornecimento de macronutrientes que regulam a produtividade (nitrogênio e fósforo)^{126,127}. As plantas

forneem uma quantidade substancial de carbono aos seus simbioses fúngicos micorrízicos e, em muitos ecossistemas, os fungos micorrízicos são responsáveis por quantidades substanciais da aquisição de nitrogênio e fósforo pelas plantas¹²⁸.

As plantas removem CO₂ da atmosfera através da fotossíntese e produzem matéria orgânica que alimenta os ecossistemas terrestres. Por outro lado, a respiração autotrófica pelas plantas (60PgC por ano) e a respiração heterotrófica pelos microrganismos (60PgC por ano) liberam CO₂ de volta à atmosfera^{126,129}. A temperatura influencia o equilíbrio entre esses processos opostos e, conseqüentemente, a capacidade da biosfera terrestre de capturar e armazenar emissões antrópicas de carbono (aproximadamente um quarto das emissões) (Fig. 1). É esperado que o aquecimento acelere a liberação de carbono na atmosfera¹²⁹.

As florestas cobrem ~30% da superfície da terra, contendo ~45% do carbono terrestre e são responsáveis por ~50% da produção primária, além de sequestrarem até 25% de CO₂ antropogênico^(130,131). As pastagens cobrem ~29% da superfície terrestre¹³². As regiões não florestadas, áridas e semiáridas (47%) são importantes para o provisionamento de carbono e reagem diferentemente às mudanças climáticas antropogênicas quando comparado com regiões florestadas^{132,133}. Os lagos representam aproximadamente 4% da área terrestre não glaciada¹³⁴, e os lagos rasos emitem quantidades substanciais de CH₄^(135,136). A turfa (serapilheira decomposta) cobre ~3% da superfície da terra e, devido a produtividade da planta exceder a decomposição, as turfeiras intactas funcionam como sumidouro de carbono, contendo ~30% do carbono global do solo^{137,138}. No pergelissolo (solo permanentemente congelado - *permafrost*), o acúmulo de carbono na matéria orgânica (restos de plantas, animais e microrganismos) excede, em muito, as perdas respiratórias, criando o maior sumidouro de carbono terrestre¹³⁹⁻¹⁴¹. Prevê-se que o aquecimento climático de 1,5–2°C (em relação à temperatura média da superfície global em 1850–1900) reduza o pergelissolo em 28–53% (em comparação com os níveis de 1960–1990)¹⁴², disponibilizando grandes reservatórios de carbono para respiração microbiana e emissão de gases que causam o efeito estufa.

Avaliações dos 10cm superiores dos perfis do solo¹⁴³ e do solo total a 100cm de profundidade, que contêm estoques mais antigos de carbono¹⁴⁴, demonstram que o aquecimento aumenta a perda de carbono na atmosfera. Explicar as diferenças na perda de carbono entre distintos locais do solo exige uma avaliação com maior conteúdo de variáveis preditivas (além do conteúdo de matéria orgânica do solo, temperatura, precipitação, pH e teor de argila)^{145,146}. No entanto, previsões globais em relação as respostas causadas pelo aquecimento indicam que a perda do carbono terrestre está levando a um *feedback* positivo que acelerará a taxa de mudanças climáticas¹⁴³, particularmente em solos frios e temperados, que armazenam grande parte do carbono global do solo¹⁴⁷.

Os microrganismos afetam as mudanças climáticas.

Níveis mais altos de CO₂ na atmosfera aumentam a produtividade primária, e assim, influencia na serapilheira de folhas e raízes da floresta¹⁴⁸⁻¹⁵⁰, acarretando maiores emissões de carbono devido à degradação microbiana¹⁵¹. Temperaturas mais elevadas promovem taxas mais altas de decomposição da matéria orgânica terrestre¹⁵². O efeito da temperatura sobre as taxas de reação microbiana não é apenas um efeito cinético,

mas resultante também dos insumos de plantas que estimulam o crescimento microbiano¹⁵²⁻¹⁵⁴.

Vários fatores ambientais locais, como composição da comunidade microbiana, densidade de madeira morta, disponibilidade de nitrogênio e umidade, influenciam na atividade microbiana (por exemplo, colonização fúngica na madeira). Dessa forma, se torna necessário previsões de perda de carbono no solo por meio do aquecimento climático para incorporar locais de controle sobre os processos ecossistêmicos¹⁵⁵. Nesse sentido, a disponibilidade de nutrientes afeta o balanço líquido de carbono nas florestas, com florestas pobres em nutrientes liberando mais carbono do que florestas ricas em nutrientes¹⁵⁶. A respiração microbiana pode ser menor em florestas ricas em nutrientes, pois as plantas fornecem menos carbono (por exemplo, exsudato radicular) aos microrganismos da rizosfera¹⁵⁷.

As plantas liberam ~50% do carbono fixo no solo, o qual fica disponível para crescimento microbiano¹⁵⁸⁻¹⁶⁰. Além dos exsudatos serem usados como fonte de energia pelos microrganismos, os exsudatos podem interromper as associações minerais-orgânicas, liberando compostos orgânicos usados na respiração microbiana, aumentando assim a liberação de carbono¹⁵⁹. Quando se avalia a influência das mudanças climáticas é de extrema relevância ilustrar a importância das interações planta-mineral (biótico-abióticas), além das interações bióticas (planta-microrganismo)¹⁵⁹. Modelos termodinâmicos que incorporam as interações de microrganismos e enzimas secretadas versus matéria orgânica e minerais, têm sido utilizados para prever os *feedbacks* obtidos em resposta ao aumento da temperatura sobre a interação carbono-clima do solo. Utilizando esses modelos, um estudo foi realizado e como resultado foi possível observar que os *feedbacks* da relação entre carbono-clima do solo podem ser mais variáveis, porém mais fracos, quando comparado a modelos estáticos¹⁶⁰.

A disponibilidade de matéria orgânica no solo para degradação microbiana versus armazenamento a longo prazo depende de muitos fatores ambientais, incluindo as características minerais do solo, acidez e estado redox, além da disponibilidade de água, clima e os tipos de microrganismos presentes no solo¹⁶¹. A natureza da matéria orgânica, em particular a complexidade do substrato, afeta a decomposição microbiana. Além disso, a capacidade microbiana de acessar matéria orgânica difere entre os tipos de solo (por exemplo, com diferentes teores de argila)¹⁶². Se o acesso a matéria orgânica for levado em consideração, é possível prever o aumento dos níveis atmosféricos de CO₂ para permitir maior decomposição microbiana e menor retenção de carbono orgânico no solo¹⁶².

Concentrações elevadas de CO₂ aumentam a competição por nitrogênio entre as plantas e os microrganismos¹⁶³. Os herbívoros (invertebrados e mamíferos) impactam na quantidade de matéria orgânica que é devolvida ao solo, assim afetando a biomassa e a atividade microbiana¹⁶⁴. Por exemplo, os gafanhotos diminuem a biomassa e a demanda de nitrogênio, aumentando a atividade microbiana¹⁶³. As mudanças climáticas podem diminuir a ação dos herbívoros, resultando em alterações nos ciclos globais de nitrogênio e carbono, reduzindo o sequestro do carbono terrestre¹⁶³. Detritívoros (por exemplo, minhocas) influenciam nas emissões de gases que causam o efeito estufa, pois afetam indiretamente as plantas (por exemplo, aumentando a fertilidade do solo) e os microrganismos do solo¹⁶⁵. As minhocas modificam os solos através da alimentação, escavação e deposição de resíduos. O ambiente anaeróbico do intestino das minhocas

abriga microrganismos que realizam desnitrificação e produzem N_2O . As minhocas aumentam a fertilidade do solo, e sua presença pode resultar em emissões líquidas de gases que causam o efeito estufa¹⁶⁵, embora os efeitos combinados do aumento da temperatura e da diminuição das chuvas na alimentação detritívora e na respiração microbiana possam reduzir as emissões¹⁶⁶.

Nas turfeiras, o lixo resistente à decomposição (por exemplo, fenólicos antimicrobianos e polissacarídeos dos musgos de *Sphagnum*) inibe a decomposição microbiana, e a saturação da água restringe a troca de oxigênio e promove o crescimento de anaeróbios e a liberação de CO_2 e CH_4 ^(137,167). O aumento da temperatura e o teor reduzido de água no solo causados pelas mudanças climáticas promovem o crescimento de plantas vasculares (arbustos ericáceos), mas reduzem a produtividade do musgo da turfa. Alterações na composição da serapilheira e processos microbianos associados (por exemplo, imobilização reduzida de nitrogênio e respiração heterotrófica aprimorada) estão mudando as turfeiras de sumidouros de carbono para fontes de carbono¹³⁷.

O derretimento e a degradação do pergelissolo permitem a decomposição microbiana de carbono previamente congelado, liberando CO_2 e CH_4 ^(139-141,168,169). A erosão costeira do pergelissolo mobilizará altas quantidades de carbono para o oceano, com emissões potencialmente grandes de CO_2 , ocorrendo através do aumento da remineralização microbiana¹⁷⁰. Esse processo pode causar um ciclo de *feedback* positivo e acelerar mudanças climáticas^{139-141,168-171}. O derretimento do pergelissolo aumenta o volume de água nos solos, causando saturação do mesmo¹⁷², promovendo a produção anaeróbica de CH_4 por metanogênios e a produção de CO_2 por uma variedade de microrganismos. A produção é lenta em comparação com o metabolismo em solos aeróbicos drenados, que liberam CO_2 ao invés de CH_4 . No entanto, em um estudo de laboratório, que avaliou a produção de CO_2 e CH_4 durante sete anos, constatou que, uma vez que as comunidades de metanogênio se tornaram ativas no degelo do pergelissolo, quantidades iguais de CO_2 e CH_4 foram formadas em condições anóxicas. Além disso, foi possível prever que até o final do século as emissões de carbono de ambientes anóxicos conduzirão as mudanças climáticas em maior extensão do que as emissões de ambientes oxícticos¹⁷².

Um estudo do mesocosmo durante 15 anos, simulou lagos de água doce e determinou que os efeitos combinados da eutrofização e aquecimento podem levar a grandes aumentos na ebulição do CH_4 (bolhas de gás acumulado)¹³⁵. Como os pequenos lagos são suscetíveis à eutrofização e tendem a estar localizados em regiões sensíveis ao clima, o papel da contribuição dos microrganismos nos lagos sobre as emissões globais de gases que causam o efeito estufa deve ser melhor avaliado^{135,136}.

As mudanças climáticas afetam os microrganismos.

As mudanças no clima podem influenciar na estrutura e na diversidade das comunidades microbianas, diretamente (por exemplo, sazonalidade e temperatura) ou indiretamente (por exemplo, composição das plantas, serapilheira e exsudatos radiculares). A diversidade microbiana do solo influencia na variedade das plantas, sendo importante para as funções do ecossistema, incluindo a ciclagem de carbono^{173,174}.

Inicialmente, tanto o aquecimento laboratorial a curto prazo quanto o aquecimento geotérmico natural a longo prazo (mais de 50 anos) aumentaram o crescimento e a

respiração dos microrganismos do solo, levando à liberação líquida de CO₂ e, subsequentemente o esgotamento dos substratos, causando uma diminuição da biomassa e redução da atividade microbiana na microbiota do solo¹⁷⁵. Isso implica que as comunidades microbianas não se adaptem prontamente a temperaturas mais altas e aos efeitos resultantes das taxas de reação e da depleção de substratos, reduzindo a perda geral de carbono¹⁷⁵. Por outro lado, um estudo realizado durante 10 anos constatou que as comunidades do solo se adaptaram ao aumento da temperatura, alterando a composição e os padrões de uso do substrato, levando a menos perda de carbono do que teria ocorrido sem a adaptação das comunidades¹⁷⁶. Mudanças substanciais nas comunidades bacterianas e fúngicas também foram encontradas em solos florestais a uma temperatura média anual de mais de 20°C¹⁷⁷ e em resposta ao aquecimento, de acordo com um estudo realizado durante 9 anos dos solos de pradarias de capim alto¹⁷⁸.

Dois estudos avaliaram os efeitos sobre as taxas de respiração, os mecanismos microbianos e o impacto na adaptação em relação as temperaturas elevadas^{179,180}. Os estudos analisaram como as comunidades responderam a três temperaturas diferentes (~10–30°C), avaliando solos de terra firme (110 amostras), solos boreais, temperados e tropicais (22 amostras). A adaptação térmica estava diretamente associada às características biofísicas das membranas celulares e enzimas (refletindo os balanços entre atividade-estabilidade¹⁸⁰) e ao potencial genômico dos microrganismos (em ambientes mais quentes, com comunidades microbianas com estilos de vida mais diversos¹⁷⁹). As taxas de respiração por unidade de biomassa foram menores nos solos de ambientes com temperaturas mais altas, indicando que a adaptação térmica das comunidades microbianas pode diminuir os *feedbacks* positivos do clima. No entanto, como a respiração depende de múltiplos fatores inter-relacionados (não apenas de uma variável, como a temperatura), essas percepções mecanicistas da fisiologia microbiana precisam ser representadas em modelos biogeoquímicos e possíveis *feedbacks* positivos do clima.

As respostas do crescimento microbiano à mudança de temperatura são complexas e variadas¹⁸¹. O crescimento microbiano está associado a eficiência com que os microrganismos convertem a matéria orgânica em biomassa. Baixa eficiência significa mais carbono liberado na atmosfera^{182,183}.

Um estudo de laboratório, de uma semana, constatou que a elevação da temperatura resultou no aumento da rotatividade microbiana, mas sem alterações na eficiência do seu crescimento. Além disso, o estudo conseguiu prever que o aquecimento promoveria o acúmulo de carbono no solo¹⁸³. Um estudo de campo realizado por 18 anos constatou que a eficiência microbiana foi reduzida sob temperaturas altas do solo, com decomposição de substratos recalcitrantes e complexos, aumentando até o final do período, juntamente com uma perda líquida de carbono do solo¹⁸².

Da mesma forma, em um estudo sobre aquecimento de solo e floresta de 26 anos, foi constatado uma variação temporal na decomposição da matéria orgânica e na liberação de CO₂¹⁸⁴, resultando em mudanças na composição da comunidade microbiana e na eficiência do uso de carbono, além da redução da biomassa microbiana e do carbono acessível microbiologicamente¹⁸⁴. No geral, o estudo previu que as mudanças climáticas antropogênicas causam liberação de carbono a longo prazo, crescente e sustentada¹⁸⁴. Previsões semelhantes surgem através de modelos do sistema terrestre

que simulam respostas fisiológicas microbianas¹⁸⁵ ou incorporam os efeitos do congelamento e descongelamento de solos de clima frio¹⁸⁶.

As mudanças climáticas influenciam, direta e indiretamente, as comunidades microbianas e suas funções por meio de vários fatores inter-relacionados, como temperatura, precipitação, propriedades do solo e insumo das plantas. Como os microrganismos do solo nos desertos são limitados em carbono, o aumento da entrada de carbono das plantas promove a transformação de compostos nitrogenados, biomassa microbiana, diversidade (por exemplo, fungos), atividade enzimática e uso de matéria orgânica recalcitrante¹³³. Embora essas mudanças possam melhorar a respiração e a perda líquida de carbono do solo, as características específicas das regiões áridas e semiáridas podem significar que elas poderiam funcionar como sumidouros de carbono¹³³. No entanto, um estudo de 19 áreas temperadas de pastagens constatou que diferenças sazonais restringem o acúmulo de biomassa¹³². Para entender melhor as respostas da biomassa vegetal em relação aos níveis de CO² e precipitação sazonal, é necessário melhor conhecimento das respostas e funções da comunidade microbiana.

Dados incluindo genomas montados em metagenoma fornecem informações dos principais grupos microbianos que metabolizam a matéria orgânica e liberam CO₂ e CH₄, os vinculando à biogeoquímica que ocorre no degelo do pergelissolo¹⁸⁷⁻¹⁹¹. As comunidades microbianas da tundra mudam na camada do solo do pergelissolo após o aquecimento¹⁹². Após 1,5 anos de aquecimento, o potencial funcional das comunidades microbianas mudou acentuadamente, com uma abundância crescente de genes envolvidos na decomposição aeróbica e anaeróbica de carbono e na ciclagem de nutrientes. Embora o metabolismo microbiano estimule a produtividade primária das plantas, o equilíbrio entre a respiração microbiana e a produtividade primária resulta em uma liberação líquida de carbono para atmosfera¹⁹². Quando as florestas se expandem para regiões mais quentes da tundra, o crescimento das plantas pode produzir uma perda líquida de carbono, possivelmente, devido aos exsudatos radiculares que estimulam a decomposição microbiana do carbono do solo nativo^{153,193}. Embora haja relatos de acúmulo de carbono devido ao aquecimento (por exemplo, REF.¹⁸³), a maioria dos estudos relata respostas que resultam em perda de carbono.

O rápido aquecimento da Península Antártica e ilhas associadas resultou na expansão do capim antártico (*Deschampsia antarctica*), superando outras espécies indígenas (por exemplo, o musgo *Sanionia uncinata*) através da capacidade de suas raízes em adquirir peptídeos e, conseqüentemente, nitrogênio¹⁹⁴. A capacidade de diagrama ser competitiva depende da digestão microbiana de proteínas extracelulares e da geração de aminoácidos, nitrato e amônio¹⁹⁴. Como solos mais quentes nesta região abrigam maior diversidade de fungos, acredita-se que as mudanças climáticas causem alterações nas comunidades de fungos, afetando o ciclo de nutrientes e a produtividade primária¹⁹⁵. A diversidade de cianobactérias e a produção de toxinas em tapetes bentônicos da Península Antártica e do Ártico aumentaram durante 6 meses de exposição a altas temperaturas de crescimento¹⁹⁶. Mudança nas espécies produtoras de toxinas ou aumento na produção de toxinas podem afetar os lagos polares de água doce, onde as cianobactérias são, normalmente, os principais produtores bentônicos dominantes¹⁹⁶.

É provável que a mudança climática aumente a frequência, intensidade e duração das explosões de cianobactérias em muitos lagos, reservatórios e estuários eutróficos^{197,198}. As cianobactérias formadoras de flores produzem uma variedade de neurotoxinas,

hepatotoxinas e dermatotoxinas, que podem ser fatais para aves e mamíferos (incluindo aves aquáticas, gado e cães), ameaçando o uso das águas para recreação, potabilidade, irrigação agrícola e pesca¹⁹⁸. Como exemplo, há relatos que cianobactérias tóxicas causaram grandes problemas nos lagos Taihu (China), Erie (EUA), Okeechobee (EUA), Victoria (África) e no Mar Báltico, prejudicando a qualidade da água¹⁹⁸⁻²⁰⁰.

As mudanças climáticas favorecem a proliferação de cianobactérias direta e indiretamente¹⁹⁸. Muitas cianobactérias com floração podem crescer a temperaturas relativamente altas²⁰¹. O aumento da estratificação térmica de lagos e reservatórios permite que as cianobactérias flutuantes subam até a superfície e formem densas florações, o que lhes proporciona melhor acesso à luz e, portanto, uma vantagem seletiva sobre organismos fitoplanctônicos não flutuantes^{202,203}. Secas prolongadas durante o verão aumentam o tempo de permanência de água estagnada em reservatórios, rios e estuários, sendo as águas quentes nessas condições propícias ao desenvolvimento da floração de cianobactérias²⁰⁴.

A capacidade de adaptação de cianobactérias nocivas do gênero *Microcystis* a níveis elevados de CO₂ foi demonstrada tanto em experimentos de laboratório como em experimentos de campo²⁰⁵. *Microcystis* spp. absorvem CO₂ e HCO₃⁻, acumulando carbono inorgânico em carboxissomos. A competitividade da estirpe depende da concentração de carbono inorgânico. Espera-se, então, que as mudanças climáticas e o aumento dos níveis de CO₂ afetem a composição de cianobactérias pertencentes à estirpe com capacidade de floração²⁰⁵.

Agricultura.

Segundo o Banco Mundial (dados do Banco Mundial sobre terras agrícolas), quase 40% do ambiente terrestre é dedicado à agricultura. Prevê-se que essa proporção aumente, levando a mudanças substanciais na ciclagem do solo de nutrientes como carbono, nitrogênio, e fósforo, dentre outros. Além disso, essas mudanças estão associadas à uma acentuada perda de biodiversidade²⁰⁶, inclusive de microorganismos²⁰⁷. Existe um crescente interesse no uso de microrganismos associados a plantas e animais à fim de aumentar a sustentabilidade agrícola e de atenuar os efeitos das mudanças climáticas na produção de alimentos, no entanto, isso exige uma melhor compreensão de como as mudanças climáticas afetarão os microrganismos.

Os microrganismos afetam as mudanças climáticas.

Os metanógenos produzem metano em ambientes anaeróbicos naturais e artificiais (sedimentos, solos saturados com água -como arrozais-, trato gastrointestinal de animais -particularmente ruminantes-, instalações de águas residuais e instalações de biogás), além da produção antropogênica de metano associada aos combustíveis fósseis²⁰⁸ (Fig. 2). Os principais sumidouros naturais de CH₄ são as oxidações atmosféricas e as oxidações microbianas em solos, sedimentos e água²⁰⁸. Os níveis atmosféricos de CH₄ aumentaram acentuadamente nos últimos anos (2014–2017). As razões não são totalmente claras até o momento, mas envolvem o aumento nas emissões de metanógenos e/ou de combustíveis fósseis industriais, e/ou a redução da oxidação atmosférica de CH₄, representando uma grande ameaça ao controle do aquecimento climático²⁰⁹.

O arroz alimenta metade da população global²¹⁰ e os arrozais contribuem com ~ 20% das emissões agrícolas de CH₄, mesmo cobrindo apenas ~10% das terras aráveis.

Estima-se que as mudanças climáticas antropogênicas sejam responsáveis pelo dobro das emissões de CH₄ da produção de arroz até o final do século²¹⁰. Em se tratando de fontes isoladas, os animais ruminantes são os maiores emissores antropogênicos de CH₄, visto que a produção de carne proveniente de ruminantes possui um impacto de carbono 19 a 48 vezes maior que a produção dos alimentos ricos em proteínas vegetais²¹¹. Mesmo a produção de carne a partir de animais não ruminantes, como porcos, aves, e peixes, produz de 3 a 10 vezes mais CH₄ do que a produção de alimentos vegetais ricos em proteínas²¹¹.

A combustão de combustíveis fósseis e o uso de fertilizantes aumentou muito a disponibilidade ambiental de nitrogênio, causando distúrbios nos processos biogeoquímicos globais e ameaçando a sustentabilidade do ecossistema^{212,213}. A agricultura é o maior emissor de um potente gás causador de efeito estufa, o N₂O, o qual é liberado pela oxidação e redução do nitrogênio por microorganismos²¹⁴. A enzima N₂O redutase, presente em rizobactérias (nos nódulos radiculares), e outros microrganismos do solo, também pode converter N₂O em N₂ (ao contrário de um gás causador de efeito estufa). As mudanças climáticas causam alterações nas taxas de transformação de nitrogênio (decomposição, mineralização, nitrificação, desnitrificação e fixação) por microorganismos, promovendo a liberação de N₂O²¹³. Diante do exposto acima, verifica-se extrema urgência em aprender sobre o efeito das mudanças climáticas, e de outras atividades humanas, nas transformações microbianas dos compostos nitrogenados.

Doenças infecciosas.

As mudanças climáticas afetam a ocorrência e a propagação de doenças na biota marinha e terrestre²²¹ (Fig. 3), dependendo de diversos fatores como socioeconômicos, ambientais e patógeno-hospedeiro específicos²²². O entendimento da propagação da doença e o planejamento de estratégias de controle eficazes requerem o conhecimento da ecologia dos patógenos, dos seus vetores e hospedeiros, bem como da influência dos fatores ambientais e de dispersão²²³ (TABELA 1). Por exemplo, existe uma forte ligação entre o aumento da temperatura da superfície do mar e a doença de coral e, embora os mecanismos da doença não estejam absolutamente claros para todas as diferentes síndromes, sabe-se que existem associações com os patógenos microbianos²²⁴⁻²²⁶. Picos na prevalência de doenças coincidem com as periodicidades na Oscilação do Sul El Niño (ENSO)²²⁷. No caso de algumas espécies de coral o aquecimento do oceano pode alterar o seu microbioma, interrompendo o equilíbrio hospedeiro-simbionte, alterando os mecanismos defensivos e as vias dos ciclos de nutrientes, o que pode contribuir para o branqueamento dos corais e para a doença⁹⁹. A acidificação do oceano também pode, diretamente, causar danos aos tecidos de organismos como peixes, contribuindo potencialmente para um sistema imunológico enfraquecido e gerando oportunidades para invasões bacterianas²²⁸.

As espécies de estrelas do mar caíram em torno de 80% à 100% ao longo de uma seção de aproximadamente 3000 km da costa oeste da América do Norte, com picos de declínio ocorrendo durante aumentos anômalos nas temperaturas da superfície do mar²²⁹. Como as estrelas do mar são importantes predadores de ouriços do mar, a perda da predação pode causar uma cascata trófica capaz de afetar as florestas de algas e a biodiversidade marinha associada^{229,230}. Dados os efeitos do aquecimento do oceano sobre os impactos causados por patógenos, sistemas de monitoramento de temperatura têm sido desenvolvidos para uma ampla gama de organismos marinhos, incluindo

corais, esponjas, ostras, lagostas e outros crustáceos, estrelas do mar, peixes e gramíneas marinhas²³¹.

Extinção de florestas causada pela seca e pelo estresse térmico pode ser exacerbada por patógenos²³². Para agricultura, uma variedade de fatores de interação é importante quando se considera a resposta a patógenos, incluindo níveis de CO₂, mudanças climáticas, sanidade vegetal e interações espécie-específicas entre plantas e patógenos²³³. Uma gama de microrganismos causa doenças em plantas (fungos, bactérias, vírus, viróides e oomicetos) podendo, portanto, afetar a produção agrícola, levar à privação (o oomicota *Phytophthora infestans* causou a escassez da batata irlandesa) e ameaçar a segurança alimentar²³³. Uma avaliação de mais de 600 pragas agrícolas (nematóides e insetos) e patógenos, desde 1960, mostrou uma expansão em direção aos pólos atribuída às mudanças climáticas²³³. A propagação de patógenos e a emergência de doenças são facilitadas pelo transporte e consequente introdução de espécies, e influenciadas pelos efeitos do clima na dispersão e nas condições ambientais de crescimento²³³.

As mudanças climáticas podem aumentar o risco de doença devido a alterações que levam à necessidade de adaptação do hospedeiro e do parasita²³⁴. Para ectotérmicos (como anfíbios), a temperatura pode aumentar a suscetibilidade à infecção, possivelmente por perturbação das respostas imunes^{234,235}. As flutuações imprevisíveis, diárias e mensais, da temperatura ambiental, aumentam a suscetibilidade do Sapo Cubano de Árvore ao fungo patogênico *Batrachochytrium dendrobatidis*. O efeito do aumento da temperatura na infecção contrasta com a diminuição da capacidade de crescimento do fungo em uma cultura pura, demonstrando a importância de se avaliar as respostas patógeno-hospedeiro (em vez de extrapolar resultados a partir de estudos de taxa de crescimento de microrganismos isolados) no estudo da relevância das mudanças climáticas²³⁴.

Estima-se que as mudanças climáticas aumentem a taxa de resistência a antibióticos de alguns patógenos humanos²³⁶. Dados de 2013 à 2015 sugerem que a elevação da temperatura mínima diária em 10°C (taxa concebível para algumas partes dos EUA até o final do século) levará a um aumento nas taxas de resistência a antibióticos de *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae* e *Staphylococcus aureus* em 2–4% (até 10% para certos antibióticos)²³⁶. Mecanismos fundamentais e potenciais incluem temperaturas elevadas, facilitando a transferência horizontal de genes de elementos genéticos móveis de resistência, e o aumento das taxas de crescimento de patógenos, promovendo persistência, transporte e transmissão ambientais²³⁶. O crescimento populacional, que amplia as mudanças climáticas, é também um importante fator contribuinte para o desenvolvimento da resistência²³⁶.

Patógenos transmitidos por vetores, por alimentos, pelo ar, pela água e outros patógenos ambientais, podem ser particularmente suscetíveis aos efeitos das mudanças climáticas²³⁷⁻²⁴⁰ (TABELA 1). No primeiro caso, as mudanças climáticas afetarão a distribuição de vetores e, portanto, a extensão na qual as doenças são transmitidas, bem como a eficiência com que os vetores transmitem patógenos. A eficiência depende do tempo que decorre entre o vetor se alimentar de um hospedeiro infectado e o mesmo se tornar infeccioso. Em temperaturas mais quentes, esse tempo pode ser reduzido substancialmente, proporcionando mais oportunidades de transmissão durante a vida útil do vetor. Certas doenças transmitidas por vetores, como a Febre Catarral Maligna, uma doença viral economicamente importante para a pecuária, doença que ocorreu

antes na Europa em resposta às mudanças climáticas, havendo previsão de surtos maiores e mais frequentes no futuro²⁴¹. Em determinadas infecções transmitidas pela água por espécies patogênicas de *Vibrio* spp., a propagação em direção aos pólos se correlaciona com o aumento da temperatura global e a menor salinidade dos ambientes aquáticos nas regiões costeiras (como estuários) causados pelo aumento da precipitação²⁴². Essas condições alteradas podem promover o aumento de *Vibrio* spp. no ambiente²⁴². O aumento da temperatura da superfície do mar também se correlaciona com o aumento de infecções por *Vibrio cholerae* em Bangladesh²⁴³, com o aumento de infecções por vários *Vibrio* spp humanos patogênicos na região do Mar Báltico²⁴² e da abundância de *Vibrio* spp. (incluindo patógenos humanos) no Atlântico Norte e no Mar Nórdico²⁴⁴.

A malária e a dengue são doenças transmitidas por vetores altamente sensíveis às condições atmosféricas, portanto, espera-se que suas distribuições espaciais mudem em resposta às mudanças climáticas^{4,141,245}. As mudanças climáticas podem facilitar a propagação de patógenos transmitidos por vetores, prolongando a temporada de transmissão, aumentando a taxa de replicação no vetor e o número de mosquitos, assim como sua faixa geográfica. Esse é especialmente o caso do *Aedes aegypti*, o principal vetor dos vírus da dengue, zika, chikungunya e febre amarela, atualmente limitado a regiões tropicais e subtropicais porque não pode sobreviver a invernos muito fortes. Em combinação com outras doenças transmitidas por mosquitos (como a febre do Nilo Ocidental e encefalite japonesa) e doenças transmitidas por carrapatos (como a doença de Lyme), estima-se que milhões de pessoas estejam em um novo risco sob as mudanças climáticas^{4,238,246-249}.

Muitas doenças infecciosas, incluindo várias doenças transmitidas por vetores e pela água, são fortemente influenciadas pela variabilidade causada por fenômenos climáticos de larga escala, como o ENSO, que interrompe os padrões normais de precipitação e altera a temperatura em cerca de dois terços do globo em poucos anos. O fenômeno ENSO foi associado com malária, dengue, zika vírus, cólera, peste, peste equina e muitas outras doenças humanas e animais importantes²⁵⁰⁻²⁵⁴.

A adaptação de espécies ao seu habitat tem sido estudada menos em microrganismos do que em animais (incluindo humanos) e plantas, embora os mecanismos e consequências da adaptação tenham sido estudados em populações microbianas naturais e experimentais²⁵⁵. Patógenos virais, bacterianos e fúngicos de plantas e animais (como plantas, seres humanos e gado) se adaptam a fatores abióticos e bióticos (como temperatura, pesticidas, interações entre microrganismos e resistência do hospedeiro) de maneiras que afetam a função do ecossistema, a saúde humana e a segurança alimentar²⁵⁵. O resultado cíclico entre resposta microbiana e atividade humana é bem demonstrado pelos padrões de adaptação de fungos agrícolas patogênicos²⁵⁶. Como os ecossistemas agrícolas têm características globais comuns (por exemplo, irrigação, uso de fertilizantes e cultivares de plantas), as viagens humanas, e o transporte de material vegetal, dispersam prontamente os patógenos agrícolas. Os patógenos 'adaptados' têm maior potencial de causar epidemias e representam uma ameaça maior à produção agrícola do que estirpes naturais²⁵⁶. A capacidade dos patógenos fúngicos em expandir seu alcance e invadir novos habitats, evoluindo para tolerar temperaturas mais altas, compõe a ameaça que os patógenos fúngicos representam para os ecossistemas naturais e agrícolas²⁵⁷.

Mitigação microbiana das mudanças climáticas.

Uma melhor compreensão das interações microbianas ajudaria a dar suporte para a concepção de medidas que atenuem e controlem as mudanças climáticas e seus efeitos (ver também REF.⁷). Por exemplo, entender como os mosquitos respondem à bactéria *Wolbachia* (um simbiote comum dos artrópodes) resultou em uma redução da transmissão dos vírus Zika, dengue e chikungunya; populações de mosquitos *A. aegypti* foram infectadas com *Wolbachia* e liberados para o meio ambiente²⁵⁸. Na agricultura, o progresso na compreensão da ecofisiologia de microrganismos que reduzem o N₂O a N₂ (gás inofensivo), oferece opções para atenuar as emissões de N₂O^{214,259}. O uso de estirpes bacterianas com maior atividade de N₂O redutase diminuiu as emissões de N₂O pela soja; ambas as estirpes, naturais e geneticamente modificadas, com maior atividade de N₂O redutase fornecem caminhos para atenuar as emissões de N₂O²¹⁴. Manipular a microbiota de ruminantes²⁶⁰ e possuir programas de criação, que visem fatores genéticos do hospedeiro capazes de alterar as respostas da comunidade microbiana²⁶¹, são alternativas para reduzir a emissão de metano a partir do gado. Neste último caso, o objetivo seria produzir linhagens de gado que sustentem comunidades microbianas que produzam menos metano, sem afetar a saúde e a produtividade dos animais²⁶¹. As proteínas fúngicas podem substituir a carne, diminuindo as impressões de carbono na dieta²⁶².

Biocarvão é um exemplo de solução agrícola para amenizar, ampla e indiretamente, os efeitos microbianos nas mudanças climáticas. O biocarvão é produzido a partir da conversão termoquímica da biomassa sob condições limitadas de oxigênio, e pode melhorar a estabilização e acúmulo de matéria orgânica em solos ricos em ferro²⁶³. O Biocarvão melhora a retenção de matéria orgânica através da redução da mineralização microbiana e dos efeitos dos exsudatos radiculares na liberação de material orgânico de minerais, promovendo o crescimento de gramíneas e reduzindo a liberação de carbono²⁶³.

Uma abordagem largamente utilizada, e com potencial para a mitigação, é o uso de áreas úmidas construídas para gerar biocombustível celulósico usando nitrogênio residual do tratamento de água poluída; se todo o lixo na China fosse usado, poderia fornecer o equivalente a 7% do consumo de gasolina no país²⁶⁴. Esse importante desenvolvimento de áreas úmidas construídas exigiria a caracterização e a otimização de seus principais “consórcios microbianos”, grupo de microrganismos que vivem em simbiose, para gerenciar suas emissões de gases do efeito estufa e otimizar os benefícios ambientais²⁶⁵.

A biotecnologia microbiana pode fornecer soluções para o desenvolvimento sustentável²⁶⁶, inclusive no fornecimento (por exemplo, de alimentos) e regulação (por exemplo, de doenças ou de emissões e captura de gases de efeito estufa) de serviços ecossistêmicos para humanos, animais e plantas. As tecnologias microbianas fornecem soluções práticas (produtos químicos, materiais, energia e remediação) para alcançar muitos dos 17 Objetivos de Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas, abordando pobreza, fome, saúde, água potável, energia limpa, crescimento econômico, inovação industrial, cidades sustentáveis, consumo responsável, ação climática, vida abaixo da água e vida na terra⁶ (Quadro 1). Sem dúvida, o suporte galvanizador a essas ações será facilitado, melhorando a compreensão do público sobre os principais papéis dos microrganismos no aquecimento global, isto é, através da obtenção de conhecimento em microbiologia na sociedade⁷.

Conclusão.

Os microrganismos dão uma grande contribuição ao sequestro de carbono, principalmente o fitoplâncton marinho, que é capaz de fixar tanto CO₂ quanto as plantas terrestres. Por esse motivo, as mudanças ambientais que afetam a fotossíntese microbiana marinha e, subsequentemente, o armazenamento de carbono fixado em águas profundas, são de grande importância para o ciclo global do carbono. Os microrganismos também contribuem substancialmente para as emissões de gases de efeito estufa via respiração heterotrófica (CO₂), metanogênese (CH₄) e desnitrificação (N₂O).

Muitos fatores influenciam o equilíbrio entre captura e emissão microbiana de gases de efeito estufa versus emissão, incluindo o bioma, o ambiente local, as interações e respostas da rede alimentar e, principalmente, as mudanças climáticas antropogênicas e outras atividades humanas (Fig. 1-3).

As atividades humanas que afetam diretamente os microrganismos incluem emissões de gases do efeito estufa (particularmente CO₂, CH₄ e N₂O), poluição (principalmente eutroficação), agricultura (principalmente o uso da terra) e crescimento populacional. Os microrganismos respondem positivamente às mudanças climáticas, à poluição, às práticas agrícolas e à disseminação da doença. Atividades humanas que alterem a proporção de captação de carbono em relação à sua liberação impulsionarão retornos positivos e acelerarão a taxa de mudanças climáticas. Por outro lado, os microrganismos também oferecem oportunidades importantes para remediar problemas causados pelo homem por meio de melhores resultados agrícolas, produção de biocombustíveis e atenuação da poluição.

Abordar questões específicas envolvendo microrganismos exigirá estudos laboratoriais direcionados de microrganismos modelo (Caixa 2). A sondagem laboratorial das respostas microbianas deve avaliar condições ambientalmente relevantes e adotar uma visão "microbocêntrica" dos estressores ambientais, sabendo-se que testes de campo devem vir em seguida. O mesocosmo e os experimentos de campo *in situ* são particularmente importantes para obter informações sobre as respostas, no nível da comunidade, às condições ambientais reais. Um design experimental eficaz requer uma tomada de decisão informada, envolvendo conhecimento de várias disciplinas específicas para biomas marinho (por exemplo, oceanografia física) e terrestre (por exemplo, geoquímica).

Para entender como a diversidade e a atividade microbianas, que governam as interações em pequena escala, se traduzem em grandes fluxos do sistema, será importante dimensionar as descobertas de indivíduos para comunidades e ecossistemas inteiros. Os modeladores do sistema terrestre precisam incluir contribuições microbianas que resultam de respostas fisiológicas e adaptativas (evolutivas) a sistemas bióticos (incluindo outros microrganismos, plantas e matéria orgânica) e forçamentos abióticos (incluindo superfícies minerais, física e química dos oceanos).

Precisamos melhorar nossa compreensão quantitativa do microbioma global marinho e do solo. Para entender o ciclo biogeoquímico e as respostas às mudanças climáticas em qualquer local ao redor do mundo precisamos de informações quantitativas sobre os organismos que conduzem o ciclo elementar (incluindo seres humanos, plantas e

microrganismos), e sobre as condições ambientais (incluindo clima, características físico-químicas do solo, topografia, temperatura dos oceanos, luz e mistura) que regulam a atividade desses organismos. A estrutura para modelos quantitativos existe, mas, em grande parte, esses modelos carecem de detalhes mecanicistas de microrganismos marinhos e terrestres. A razão para esta omissão, tem menos a ver com a forma de construir esses modelos matematicamente, em vez disso, decorre da escassez de dados fisiológicos e evolutivos, permitindo previsões robustas de respostas microbianas às mudanças ambientais. Um investimento focado na expansão desse conhecimento mecanicista representa um caminho crítico para gerar os modelos globais essenciais para o *benchmarking*, dimensionando e parametrizando as previsões de um modelo do sistema terrestre do clima atual e futuro.

A vida existente evoluiu ao longo de bilhões de anos para gerar grande biodiversidade, e a biodiversidade microbiana é praticamente ilimitada quando comparada à vida macroscópica. A biodiversidade de organismos macroscópicos está diminuindo rapidamente devido à atividade humana, sugerindo que a biodiversidade de microrganismos específicos para hospedeiros de espécies animais e vegetais também diminuirá. No entanto, em comparação com organismos macroscópicos, sabemos muito menos sobre as conexões entre microrganismos e mudanças climáticas antropogênicas. Podemos reconhecer os efeitos dos microrganismos nas mudanças climáticas e os efeitos das mudanças climáticas nos microrganismos, mas o que nós aprendemos é incompleto, complexo e desafiador de se interpretar. Portanto, não é de se surpreender que existam desafios para definir as causas e os efeitos das mudanças climáticas antropogênicas nos sistemas biológicos. No entanto, não há dúvida de que a atividade humana está causando mudanças climáticas, e isso está perturbando a função normal do ecossistema em todo o mundo (Quadro 1). As emissões microbianas de gases de efeito estufa estão aumentando entre os biomas marinho e terrestre, e respondendo positivamente às mudanças climáticas. Independente dos detalhes, a bússola microbiana aponta para a necessidade de agir (Quadro 2). A ignorância à respeito do papel, dos efeitos, e da resposta das comunidades microbianas às mudanças climáticas, pode nos trazer riscos. É necessário um esforço imediato, sustentado e, em comum acordo, para incluir abertamente os microrganismos em pesquisas, no desenvolvimento de tecnologia e nas decisões de política e gerenciamento. Os microrganismos não apenas contribuem para a taxa de mudanças climáticas, como para sua eficaz atenuação e para nossas ferramentas de adaptação.

Caixa 1: Aviso dos cientistas

A aliança de cientistas do mundo e o movimento de alerta dos cientistas foram estabelecidos para avisar a humanidade sobre os impactos das atividades humanas no clima global e no meio ambiente. Em 1992, 1.700 cientistas assinaram a primeira carta de alerta, conscientizando de que o impacto humano coloca o futuro do mundo em sério risco²⁶⁷. Em 2017, 25 anos depois, o segundo alerta foi emitido em uma publicação assinada por mais de 15.000 cientistas⁵. O movimento continuou a crescer, com mais de 21.000 cientistas endossando o aviso. No centro do alerta está um apelo a governos e instituições para mudar as políticas de crescimento econômico e para uma economia de conservação que interrompa a destruição ambiental e permita que as atividades humanas alcancem um futuro sustentável²⁶⁸. Ligada ao segundo aviso, há uma série de artigos que se concentram em tópicos específicos, o primeiro dos quais descreve a importância da conservação de áreas úmidas²⁶⁹. Um filme, “O segundo aviso”, também tem como objetivo documentar a defesa dos cientistas para que a humanidade substitua

'negócios como algo usual' e tome medidas para alcançar a sobrevivência de todas as espécies, evitando a contínua crise ambiental e de mudanças climáticas.

Complementando os objetivos da aliança de cientistas do mundo, estão os Objetivos de Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas, formulados para obter dignidade, paz e prosperidade para as pessoas e o planeta, agora e no futuro⁶. Os objetivos são enquadrados em torno das necessidades ambientais, econômicas e sociais e abordam a sustentabilidade por meio da eliminação da pobreza, desenvolvimento de cidades seguras e populações educadas, implementação de fontes renováveis (geração e consumo de energia) e ações urgentes sobre as mudanças climáticas, envolvendo o uso equitativo de sistemas terrestres para alcançar uma biosfera saudável e menos poluída. Os objetivos reconhecem que o gerenciamento responsável de recursos naturais finitos é necessário para o desenvolvimento de sociedades resilientes e sustentáveis.

Nossa declaração de consenso representa um alerta para a humanidade sob a perspectiva da microbiologia. Como uma advertência dos microbiologistas, a intenção é aumentar a conscientização sobre o mundo microbiano e fazer um apelo para que os microbiologistas se envolvam cada vez mais e para que a pesquisa microbiana se integre ainda mais às estruturas para lidar com as mudanças climáticas e alcançar as Nações Unidas Objetivos de Desenvolvimento (Caixa 2). Ela se baseia em esforços científicos e políticos anteriores para chamar a atenção para o papel dos microrganismos nas mudanças climáticas^{7,126,270-272} e sua ampla relevância para a sociedade⁷. Os microbiologistas podem endossar o Alerta dos Microbiologistas ao se tornar um signatário.

Caixa 2: Um apelo à ação

O Alerta dos Microbiologistas exige:

- Maior reconhecimento de que todos os organismos multicelulares, incluindo humanos, dependem de microrganismos para sua saúde e funcionamento; a vida microbiana é o sistema de apoio da biosfera.
- A inclusão de microrganismos nas principais pesquisas sobre mudanças climáticas, particularmente as que tratam dos fluxos de carbono e nitrogênio.
- Projeto experimental que leva em consideração variáveis ambientais e estresses (bióticos e abióticos) relevantes para o ecossistema microbiano e para as respostas às mudanças climáticas.
- Investigação das respostas microbiológicas fisiológicas, comunitárias e evolutivas, e respostas às mudanças climáticas.
- Foco nos mecanismos de resposta microbiana no monitoramento dos fluxos de gases do efeito estufa, dos biomas marinho e terrestre, e também nos setores agrícola, industrial, de resíduos, saúde e no investimento em monitoramento de longo prazo.
- Incorporação de processos microbianos nos modelos de ecossistemas e sistemas terrestres para melhorar as previsões em cenários de mudanças climáticas.
- O desenvolvimento de tecnologias microbianas inovadoras para minimizar e atenuar os impactos das mudanças climáticas, reduzir a poluição e eliminar a dependência de combustíveis fósseis.
- A introdução do ensino de aspectos pessoais, sociais, ambientais e de sustentabilidade da microbiologia nos currículos escolares, com subsequente aumento da educação em

microbiologia nos níveis terciários, para alcançar um público mais educado, cientistas, e força de trabalho, adequadamente treinados.

- Microrganismos sendo considerados para o desenvolvimento de políticas e decisões de gerenciamento.
- Reconhecimento de que todos os processos-chave da biosfera dependem de microrganismos e são muito afetados pelo comportamento humano, necessitando da integração da microbiologia na gestão e no avanço dos Objetivos de Desenvolvimento Sustentável das Nações Unidas.

Habitats

Ambientes em que um organismo normalmente vive. Lagos, florestas, sedimentos e ambientes polares representam tipos distintos de habitats.

Ecosistema

Comunidade formada por organismos e componentes não vivos (como minerais, nutrientes, água, clima e características topográficas), que interagem entre si, presentes em um ambiente específico.

Teia alimentar

Componentes interconectados que descrevem as interações tróficas (de alimentação) em um ecossistema, geralmente consistindo em várias cadeias alimentares; como por exemplo aquelas constituídas desde microbianos marinhos e remineralizadores heterotróficos, ou os mais altos predadores tróficos e árvores, como produtores primários, até herbívoros e fixadores, e remineralizadores de nitrogênio microbiano.

Subterrâneo

A área abaixo da superfície terrestre, com ecossistemas subterrâneos que se estendem por vários quilômetros e incluem aquífero profundo, sistemas de hidrocarbonetos e minas, sedimentos marinhos e a crosta oceânica.

Eutroficação

Aumento da entrada de minerais e nutrientes em um sistema aquático; tipicamente a entrada de nitrogênio e fósforo provenientes de fertilizantes, esgotos e detergentes.

Fitoplâncton

Microrganismos unicelulares contendo clorofila (eucariotos e bactérias) que crescem fotossinteticamente e flutuam, de forma relativamente passiva, com a corrente nos oceanos ou lagos.

Biomassas

Sistemas contendo vários ecossistemas que possuem propriedades físicas comuns (como clima e geologia); aqui "bioma" é usado para se referir a todos os ambientes terrestres (continentes) e todos os ambientes marinhos (mares e oceanos).

Fototrófico

Utiliza a luz solar para gerar energia para o crescimento.

Coluna de água

Camada de água em um lago ou oceano.

Estratificação

Formação de camadas de água devido a uma diferença de densidade entre a superfície e as águas mais profundas; a estratificação está aumentando devido ao aquecimento das águas superficiais e da entrada de água doce proveniente da precipitação e do derretimento do gelo.

Remineralização

Conversão da matéria orgânica em seus componentes inorgânicos constituintes. A remineralização por heterótrofos marinhos e terrestres envolve o processo de respiração, que libera CO₂ para a atmosfera.

Sedimentos

Material que precipitou através da coluna de água e se estabeleceu no fundo de um lago ou oceano.

Produção primária

Produção de biomassa por organismos fototróficos, como fitoplâncton ou plantas.

Floração

Aumento da concentração de certos tipos de microrganismos, como o fitoplâncton. tipicamente sob um ciclo de expansão e ruptura, o qual consiste na rápida divisão celular do fitoplâncton seguida pelo crescimento de, por exemplo, um vírus que lise essas células e provoque o colapso da floração.

Diatomáceas

Classe (Bacillariophyceae) de algas unicelulares que possuem carapaça silicosa.

Respiração

A respiração heterotrófica por microrganismos e a respiração autotrófica por plantas geram CO₂. A respiração fotossintética por plantas, microalgas e cianobactérias fixam o CO₂ e geram O₂.

Metanógenos

Membros anaeróbicos da Archaea que geram metano por metanogênese. Eles reduzem o dióxido de carbono, o ácido acético ou outros compostos de carbono (como metilaminas ou metanol), para gerar energia para o crescimento.

Eficiência de crescimento

Uma medida de quão efetiva é a conversão da matéria orgânica em biomassa pelos microorganismos. Uma menor eficiência significa que mais carbono é liberado na atmosfera.

Oligotrófico

Condições com baixo teor de nutrientes ou baixo fluxo de nutrientes, particularmente de carbono, nitrogênio ou fósforo, limitando assim a concentração de células que o sistema suporta; a maior parte do oceano é oligotrófica, além da costa e dos locais de ressurgência.

Cianobactéria

Bactérias fotossintéticas produtoras de oxigênio que usam a luz solar como fonte de energia.

Ciclo microbiano

Componente microbiano de uma cadeia alimentar (Via trófica). A matéria orgânica dos microrganismos marinhos é liberada devido à morte celular e usada como nutriente para o crescimento das células de herbívoros e vírus predadores, que, por sua vez, alimentam organismos de nível trófico mais alto.

Fotossíntese

Conversão da luz solar em energia usada para produzir ATP e a subsequente fixação (conversão) de CO₂ em matéria orgânica; o processo é fotoautotrófico.

Autotrófico

Capaz de crescer usando dióxido de carbono como única fonte de carbono.

Heterotrófico

Compostos orgânicos são usados como nutrientes para produzir energia para o crescimento.

Modelo do sistema terrestre

Simulação dos processos biológicos, químicos e físicos (incluindo clima) da Terra que integram interações da biosfera com a atmosfera, oceano, terra e gelo.

Rizosfera

Zona do solo que circunda as raízes das plantas e é influenciada por elas.

Detritívoros

Organismos que crescem decompondo detritos (matéria orgânica animal e vegetal).

Desnitrificação

O processo de redução de formas oxidadas de nitrogênio, como nitrato (NO₃) ou nitrito (NO₂), em moléculas como óxido nitroso (N₂O) e gás nitrogênio (N₂).

Forçamento

Forçamento climático, ou radiativo, são fatores (gases de efeito estufa antropogênicos, refletividade da superfície (albedo), aerossóis), que não o próprio sistema climático (oceanos, superfície terrestre, criosfera, biosfera e atmosfera), capazes de causar mudanças climáticas. Forçamento positivo ocorre quando mais energia da luz solar é absorvida pela Terra do que irradiada de volta ao espaço.

TABELA 1

Exemplos de patógenos e doenças	Fatores climáticos e ambientais	Parâmetros de transmissão
<i>Vetor-carreador</i>		
Vírus do Nilo Oriental	Precipitação, umidade relativa, temperatura, Oscilação Sul do El Niño	Abundância de vetores, longevidade e taxa de mordida, taxa de replicação de patógenos no vetor ^{273–276}
Malária		
Dengue		
Doença		
<i>Transporte Pela água</i>		
Cólera	Temperatura, variabilidade da precipitação, salinidade, Oscilação Sul do El Niño	Sobrevivência de patógenos, replicação de patógenos no ambiente, transporte de patógenos ^{244,277–279}
<i>Vibrio</i> spp. não cólera		
<i>Cryptosporidium</i> spp.		
Rotavírus		
<i>Transportado pelo Ar</i>		
Gripe	Humidade relativa, temperatura, vento	Sobrevivência de patógenos, dispersão de patógenos e/ou hospedeiros ^{280–284}
Hantavírus		
Coccidioidomycosis		
<i>Transportado pela comida</i>		
<i>Salmonella</i> spp.	Temperatura, precipitação	Replicação de patógenos, comportamento humano ^{239,240}
<i>Campylobacter</i> spp.		

1. Barosky, A. D. et al. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature* **471**, 51–57 (2011).
2. Crist, E., Mora, C. & Engelman, R. The interaction of human population, food production, and biodiversity protection. *Science* **356**, 260–264 (2017).
3. Johnson, C. N. et al. Biodiversity losses and conservation responses in the Anthropocene. *Science* **356**, 270–275 (2017).
4. Pecl, G. T. et al. Biodiversity redistribution under climate change: Impacts on ecosystems and human well-being. *Science* **355**, eaai9214 (2017).
5. Ripple, W. J. et al. World scientists' warning to humanity: a second notice. *BioScience* **67**, 1026–1028 (2017).
6. United Nations Department of Economic and Social Affairs. *The Sustainable Development Goals Report 2018* (United Nations, 2018).
7. Timmis, K. et al. The urgent need for microbiology literacy in society. *Environ. Microbiol.* **21**, 1513–1528 (2019).
8. Flemming, H. C. & Wuertz, S. Bacteria and archaea on Earth and their abundance in biofilms. *Nat. Rev. Microbiol.* **17**, 247–260 (2019).
9. Maloy, S., Moran, M. A., Mulholland, M. R., Sosik, H. M. & Spear, J. R. *Microbes and Climate Change: Report on an American Academy of Microbiology and American Geophysical Union Colloquium held in Washington, DC, in March 2016* (American Society for Microbiology, 2017).
10. Jørgensen, B. B. & Boetius, A. Feast and famine—microbial life in the deep-seabed. *Nat. Microbiol. Rev.* **5**, 770–781 (2007).
11. Sunagawa, S. et al. Structure and function of the global ocean microbiome. *Science* **348**, 1261359 (2015).
12. Kamer, M. B., DeLong, E. F. & Karl, D. M. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean. *Nature* **409**, 507–510 (2001).
13. Azam, F. & Malfatti, F. Microbial structuring of marine ecosystems. *Nat. Rev. Microbiol.* **5**, 782–791 (2007).
14. Kallmeyer, J., Pockalny, R., Adhikari, R. R., Smith, D. C. & D'Hondt, S. Global distribution of microbial abundance and biomass in subseafloor sediment. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **109**, 16213–16216 (2012).
15. Bar-On, Y. M., Phillips, R. & Milo, R. The biomass distribution on Earth. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **115**, 6506–6511 (2018).
16. Danovaro, R., Corinaldesi, C., Rastelli, E. & Dell'Anno, A. Towards a better quantitative assessment of the relevance of deep-sea viruses, Bacteria and Archaea in the functioning of the ocean seafloor. *Aquat. Microb. Ecol.* **75**, 81–90 (2015).
17. Caldeira, K. & Wickett, M. E. Oceanography: anthropogenic carbon and ocean pH. *Nature* **425**, 365 (2003).
18. Bunsen, C. et al. Response of marine bacterioplankton pH homeostasis gene expression to elevated CO₂. *Nat. Clim. Change* **5**, 483–491 (2016).
19. Hurd, C. L., Lenton, A., Tibbork, B. & Boyd, P. W. Current understanding and challenges for oceans in a higher-CO₂ world. *Nat. Clim. Change* **8**, 686–694 (2018).
20. Hönisch, B. et al. The geological record of ocean acidification. *Science* **335**, 1058–1063 (2012).
21. Sosdian, S. M. et al. Constraining the evolution of Neogene ocean carbonate chemistry using the boron isotope pH proxy. *Earth Planet. Sci. Lett.* **248**, 362–376 (2018).
22. Riebesell, U. & Gattuso, J.-P. Lessons learned from ocean acidification research. *Nat. Clim. Change* **5**, 12–14 (2015).
23. Gao, K. et al. Rising CO₂ and increased light exposure synergistically reduce marine primary productivity. *Nat. Clim. Change* **2**, 519–523 (2012).
24. Boyd, P. W. Framing biological responses to a changing ocean. *Nat. Clim. Change* **3**, 530–533 (2013).
25. Pörtner, H.-O. et al. in *Climate Change 2014 — Impacts, Adaptation and Vulnerability: Part A: Global and Sectoral Aspects: Working Group II Contribution to the IPCC Fifth Assessment Report* (eds Field, C. B. et al.) 411–484 (Cambridge University Press, 2014).
26. Brennan, G. & Collins, S. Growth responses of a green algal to multiple environmental drivers. *Nat. Clim. Change* **5**, 892–897 (2015).
27. Hutchins, D. A. & Boyd, P. W. Marine phytoplankton and the changing ocean iron cycle. *Nat. Clim. Change* **6**, 1072–1079 (2016).
28. Hutchins, D. A. & Fu, F. X. Microorganisms and ocean global change. *Nat. Microbiol.* **2**, 17508 (2017).
29. Rintoul, S. R. et al. Choosing the future of Antarctica. *Nature* **558**, 233–241 (2018).
30. Behrenfeld, M. J. Climate-mediated dance of the plankton. *Nat. Clim. Change* **4**, 880–887 (2014).
31. DeBaar, H. J. W. et al. Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide drawdown in the Southern Ocean. *Nature* **373**, 412–415 (1995).
32. Boyd, P. W. et al. Mesoscale iron enrichment experiments 1993–2005: synthesis and future directions. *Science* **315**, 612–617 (2007).
33. Behrenfeld, M. J. et al. Reevaluating ocean warming impacts on global phytoplankton. *Nat. Clim. Change* **6**, 323–330 (2016).
34. Behrenfeld, M. J. et al. Annual boom-bust cycles of polar phytoplankton biomass revealed by space-based lidar. *Nat. Geosci.* **10**, 118–122 (2017).
35. Behrenfeld, M. J. et al. Climate-driven trends in contemporary ocean productivity. *Nature* **444**, 752–755 (2006).
36. Levitan, O. et al. Elevated CO₂ enhances nitrogen fixation and growth in the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Glob. Change Biol.* **13**, 531–538 (2007).
37. Verspagen, J. M., Van de Waal, D. B., Finke, J. F., Visser, P. M. & Huisman, J. Contrasting effects of rising CO₂ on primary production and ecological stoichiometry at different nutrient levels. *Ecol. Lett.* **17**, 951–960 (2014).
38. Holding, J. M. et al. Temperature dependence of CO₂-enhanced primary production in the European Arctic Ocean. *Nat. Clim. Change* **5**, 1079–1082 (2015).
39. Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. Global phytoplankton decline over the past century. *Nature* **466**, 591–596 (2010).
40. Mackas, D. L. Does blending of chlorophyll data bias temporal trend? *Nature* **472**, E4–E5 (2011).
41. Rykaczewski, R. R. & Dunne, J. P. A measured look at ocean chlorophyll trends. *Nature* **472**, E5–E6 (2011).
42. McQuatters-Gollop, A. et al. Is there a decline in marine phytoplankton? *Nature* **472**, E6–E7 (2011).
43. Boyce, D. G., Lewis, M. R. & Worm, B. Boyce et al. reply. *Nature* **472**, E8–E9 (2011).

44. Antoine, D., Morel, A., Gordon, H. R., Banzon, V. F. & Evans, R. H. Bridging ocean color observations of the 1980s and 2000s in search of long-term trends. *J. Geophys. Res. Oceans* **110**, C06009 (2005).
45. Wernand, M. R., van der Woerd, H. J. & Gieskes, W. W. Trends in ocean colour and chlorophyll concentration from 1889 to 2000, worldwide. *PLOS ONE* **8**, e63766 (2013).
46. Rousseaux, C. S. & Gregg, W. W. Recent decadal trends in global phytoplankton composition. *Global Biogeochem. Cycles* **29**, 1674–1688 (2015).
47. Kirchman, D. L., Morán, X. A. & Ducklow, H. Microbial growth in the polar oceans—role of temperature and potential impact of climate change. *Nat. Rev. Microbiol.* **7**, 451–459 (2009).
48. Dore, J. E., Lukas, R., Sadler, D. W., Church, M. J. & Karl, D. M. Physical and biogeochemical modulation of ocean acidification in the central North Pacific. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **106**, 12235–12240 (2009).
49. Saba, V. S. et al. Challenges of modeling depth-integrated marine primary productivity over multiple decades: a case study at BATS and HOT. *Global Biogeochem. Cycles* **24**, GB3020 (2010).
50. Buttigieg, P. L., Fadeev, E., Bienhold, C., Hehemann, L., Offre, P. & Boetius, A. Marine microbes in 4D—using time series observation to assess the dynamics of the ocean microbiome and its links to ocean health. *Curr. Opin. Microbiol.* **43**, 169–185 (2018).
51. Rusch, D. B. et al. The Sorcerer II Global Ocean Sampling expedition: northwest Atlantic through eastern tropical Pacific. *PLOS Biol.* **5**, e77 (2007).
52. Brown, M. V. et al. Global biogeography of SAR11 marine bacteria. *Mol. Syst. Biol.* **8**, 595 (2012).
53. Wilkins, D. et al. Biogeographic partitioning of Southern Ocean microorganisms revealed by metagenomics. *Environ. Microbiol.* **15**, 1318–1333 (2013).
54. Brum, J. R. et al. Patterns and ecological drivers of ocean viral communities. *Science* **348**, 1261498 (2015).
55. de Vargas, C. et al. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Science* **348**, 1261605 (2015).
56. Lima-Mendez, G. et al. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science* **348**, 1262073 (2015).
57. Guidi, L. et al. Plankton networks driving carbon export in the oligotrophic ocean. *Nature* **532**, 465–470 (2016).
58. Roux, S. et al. Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses. *Nature* **537**, 689–693 (2016).
59. Gregory, A. et al. Marine DNA viral macro and micro diversity from pole to pole. *Cell* **177**, 1109–1123.e14 (2019).
60. Nelson, D. M., Tréguer, P., Brzezinski, M. A., Leynaert, A. & Quéguiner, B. Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation. *Global Biogeochem. Cycle* **9**, 359–372 (1995).
61. Malviya, S. et al. Insights into global diatom distribution and diversity in the world's ocean. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, E1516–E1525 (2016).
62. Tréguer, P. et al. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nat. Geosci.* **11**, 27–37 (2018).
63. Mahadevan, A., D'Asaro, E., Lee, C. & Perry, M. J. Eddy-driven stratification initiates North Atlantic spring phytoplankton blooms. *Science* **337**, 54–58 (2012).
64. Boyd, P. W., Claustre, H., Levy, M., Siegel, D. A. & Weber, T. Multi-faceted particle pumps drive carbon sequestration in the ocean. *Nature* **568**, 327–335 (2019).
65. Behrenfeld, M. J., Doney, S. C., Lima, I., Boss, E. S. & Siegel, D. A. Annual cycles of ecological disturbance and recovery underlying the subarctic Atlantic spring plankton bloom. *Global Biogeochem. Cycles* **27**, 526–540 (2013).
66. Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T. & Falkowski, P. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* **281**, 237–240 (1998).
67. Behrenfeld, M. J. et al. Biospheric primary production during an ENSO transition. *Science* **291**, 2594–2597 (2001).
68. Boetius, A. et al. Massive export of algal biomass from the melting Arctic sea ice. *Science* **339**, 1430 (2013).
69. Pachiadaki, M. G. et al. Major role of nitrite-oxidizing bacteria in dark ocean carbon fixation. *Science* **358**, 1046–1051 (2017).
70. Grzymiski, J. J. et al. A metagenomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctic Peninsula coastal surface waters. *ISME J.* **6**, 1901–1915 (2012).
71. Boetius, A. & Wenzhöfer, F. Seafloor oxygen consumption fuelled by methane from cold seeps. *Nat. Geosci.* **6**, 725–734 (2013).
72. Danovaro, R. et al. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiol. Rev.* **35**, 993–1034 (2011).
73. Schmidtke, S., Stramma, L. & Visbeck, M. Decline in global oceanic oxygen content during the past five decades. *Nature* **542**, 335–339 (2017).
74. Breitburg, D. et al. Declining oxygen in the global ocean and coastal waters. *Science* **359**, eaam7240 (2018).
75. Bertagnoli, A. D. & Stewart, F. J. Microbial niches in marine oxygen minimum zones. *Nat. Rev. Microbiol.* **16**, 723–729 (2018).
76. Danovaro, R., Molari, M., Corinaldesi, C. & Dell'Anno, A. Macroecological drivers of archaea and bacteria in benthic deep-sea ecosystems. *Sci. Adv.* **2**, e1500961 (2016).
77. Bienhold, C., Zinger, L., Boetius, A. & Ramette, A. Diversity and biogeography of bathyal and abyssal seafloor bacteria. *PLOS ONE* **11**, e0148016 (2016).
78. Rosenfeld, D. et al. Aerosol-driven droplet concentrations dominate coverage and water of oceanic low-level clouds. *Science* **363**, eaav0566 (2019).
79. Charlson, R. J., Lovelock, J. E., Andreae, M. O. & Warren, S. G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* **326**, 655–661 (1987).
80. Gantt, B. & Meskhidze, N. The physical and chemical characteristics of marine primary organic aerosol: a review. *Atmos. Chem. Phys.* **13**, 3979–3996 (2013).
81. Meskhidze, N. & Nenes, A. Phytoplankton and cloudiness in the Southern Ocean. *Science* **314**, 1419–1423 (2006).
82. Andreae, M. O. & Rosenfeld, D. Aerosol–cloud–precipitation interactions. Part 1. The nature and sources of cloud-active aerosols. *Earth Sci. Rev.* **89**, 13–41 (2008).
83. Moore, R. H. et al. Droplet number uncertainties associated with CCN: an assessment using observations and a global model adjoint. *Atmos. Chem. Phys.* **13**, 4235–4251 (2013).
84. Sanchez, K. J. et al. Substantial seasonal contribution of observed biogenic sulfate particles to cloud condensation nuclei. *Sci. Rep.* **8**, 3235 (2018).
85. Atwood, T. B. et al. Predators help protect carbon stocks in blue carbon ecosystems. *Nat. Clim. Change* **5**, 1038–1045 (2015).
86. Myers, R. A. & Worm, B. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* **423**, 280–283 (2003).
87. Duarte, C. M., Losada, I. J., Hendriks, I. E., Mazarrasa, I. & Marbà, N. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. *Nat. Clim. Change* **3**, 961–968 (2013).
88. Hoffmann, A. A. & Sgrò, C. M. Climate change and evolutionary adaptation. *Nature* **470**, 479–485 (2011).
89. Hughes, T. P. Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* **265**, 1547–1551 (1994).
90. Bellwood, D. R., Hoey, A. S., Ackerman, J. L. & Depczynski, M. Coral bleaching, reef fish community phase shifts and the resilience of coral reefs. *Glob. Change Biol.* **12**, 1587–1594 (2006).
91. Hoegh-Guldberg, O. et al. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* **318**, 1737–1742 (2007).
92. Mumby, P. J., Hastings, A. & Edwards, H. J. Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature* **450**, 98–101 (2007).
93. Enochs, I. C. et al. Shift from coral to macroalgae dominance on a volcanically acidified reef. *Nat. Clim. Change* **5**, 1083–1088 (2015).
94. De Bakker, D. M. et al. 40 years of benthic community change on the Caribbean reefs of Curaçao and Bonaire: the rise of slimy cyanobacterial mats. *Coral Reefs* **36**, 355–367 (2017).
95. Ford, A. K. et al. Reefs under siege: the rise, putative drivers, and consequences of benthic cyanobacterial mats. *Front. Mar. Sci.* **5**, 18 (2018).
96. Ziegler, M., Seneca, F. O., Yum, L. K., Palumbi, S. R. & Voolstra, C. R. Bacterial community dynamics are linked to patterns of coral heat tolerance. *Nat. Commun.* **8**, 14213 (2017).
97. Torda, G. et al. Rapid adaptive responses to climate change in corals. *Nat. Clim. Change* **7**, 627–636 (2017).
98. Quigley, K. M., Baker, A. C., Crofford, M. A., Willis, B. L. & van Oppen, M. J. H. in *Coral Bleaching: Patterns, Processes, Causes and Consequences* Ch. 6 (eds van Oppen, M. J. H. & Lough, J. M.) (Springer, 2018).
99. Bourne, D. G., Morrow, K. M. & Webster, N. S. Insights into the coral microbiome: Underpinning the health and resilience of reef ecosystems. *Annu. Rev. Microbiol.* **70**, 317–340 (2016).
100. Webster, N. S. & Reusch, T. B. H. Microbial contributions to the persistence of coral reefs. *ISME J.* **11**, 2167–2174 (2017).
101. Hanson, C. A., Fuhrman, J. A., Horner-Devine, M. C. & Martiny, J. B. H. Beyond biogeographic patterns: processes shaping the microbial landscape. *Nat. Rev. Microbiol.* **10**, 497–506 (2012).
102. Zinger, L., Boetius, A. & Ramette, A. Bacterial taxa-area and distance-decay relationships in marine environments. *Mol. Ecol.* **23**, 954–964 (2014).
103. Archer, S. D. J. et al. Airborne microbial transport limitation to isolated Antarctic soil habitats. *Nat. Microbiol.* **4**, 925–932 (2019).
104. Wilkins, D., van Sebille, E., Rintoul, S. R., Lauro, F. M. & Cavicchioli, R. Advection shapes Southern Ocean microbial assemblages independent of distance and environment effects. *Nat. Commun.* **4**, 2457 (2013).
105. Cavicchioli, R. Microbial ecology of Antarctica aquatic systems. *Nat. Rev. Microbiol.* **13**, 691–706 (2015).
106. Riebesell, U. et al. Toxic algal bloom induced by ocean acidification disrupts the pelagic food web. *Nat. Clim. Change* **8**, 1082 (2018).
107. Hutchins, D. A. et al. Irreversibly increased nitrogen fixation in *Trichodesmium* experimentally adapted to elevated carbon dioxide. *Nat. Commun.* **6**, 8155 (2015).
108. Schaum, E., Rost, B., Millar, A. J. & Sinéad, C. Variation in plastic responses to ocean acidification in globally distributed picoplankton species. *Nat. Clim. Change* **3**, 298–302 (2012).
109. Schlüter, L. et al. Adaptation of a globally important coccolithophore to ocean warming and acidification. *Nat. Clim. Change* **4**, 1024–1030 (2014).
110. Hoppe, C. J. M., Wolf, K., Schuback, N., Tortell, P. D. & Rost, B. Compensation of ocean acidification effects in Arctic phytoplankton assemblages. *Nat. Clim. Change* **8**, 529–533 (2018).
111. Highfield, A., Joint, I., Gilbert, J. A., Crawford, K. J. & Schroeder, D. C. Change in Emiliana huxleyi virus assemblage diversity but not in host genetic composition during an ocean acidification mesocosm experiment. *Viruses* **9**, E41 (2017).
112. Flynn, K. J. et al. Changes in pH at the exterior surface of plankton with ocean acidification. *Nat. Clim. Change* **2**, 510–513 (2012).
113. Traving, S. J., Clokier, M. R. & Middelboe, M. Increased acidification has a profound effect on the interactions between the cyanobacterium *Synechococcus* sp.

- WH7803 and its viruses. *FEMS Microbiol. Ecol.* **87**, 133–141 (2014).
114. Follows, M. J., Dutkiewicz, S., Grant, S. & Chisholm, S. W. Emergent biogeography of microbial communities in a model ocean. *Science* **315**, 1843–1846 (2007).
 115. Barton, A. D., Dutkiewicz, S., Flierl, G., Bragg, J. & Follows, M. J. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *Science* **327**, 1509–1511 (2010).
 116. Thomas, M. K., Kremer, C. T., Klausmeier, C. A. & Litchman, E. A. Global pattern of thermal adaptation in marine phytoplankton. *Science* **338**, 1085–1088 (2012).
 117. Swan, B. K. et al. Prevalent genome streamlining and latitudinal divergence of surface ocean bacterioplankton. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 11463–11468 (2013).
 118. Barton, A. D., Irwin, A. J., Finkel, Z. V. & Stock, C. A. Anthropogenic climate change drives shift and shuffle in North Atlantic phytoplankton communities. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **113**, 2964–2969 (2016).
 119. Cavicchioli, R. On the concept of psychrophile. *ISME J.* **10**, 793–795 (2016).
 120. Toseland, A. et al. The impact of temperature on marine phytoplankton resource allocation and metabolism. *Nat. Clim. Change* **3**, 979–984 (2013).
 121. Moran, X. A. G., Lopez-Urrutia, A., Calvo-Diaz, A. & Li, W. K. L. Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* **16**, 1137–1144 (2010).
 122. Thornton, D. C. O. Dissolved organic matter (DOM) release by phytoplankton in the contemporary and future ocean. *Eur. J. Phycol.* **49**, 20–46 (2014).
 123. Jiang, H.-B. et al. Ocean warming alleviates iron limitation of marine nitrogen fixation. *Nat. Clim. Change* **8**, 709–712 (2018).
 124. Webster, N. S., Wagner, M. & Negri, A. P. Microbial conservation in the Anthropocene. *Environ. Microbiol.* **20**, 1925–1928 (2018).
 125. Cavicchioli, R. A vision for a 'microbocentric' future. *Microb. Biotechnol.* **12**, 26–29 (2019).
 126. Singh, B. K., Bardgett, R. D., Smith, P. & Reay, D. S. Microorganisms and climate change: terrestrial feedbacks and mitigation options. *Nat. Rev. Microbiol.* **8**, 779–790 (2010).
 127. Bardgett, R. D. & van der Putten, W. H. Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature* **515**, 505–511 (2014).
 128. Fellbaum, C. R., Mensah, J. A., Pfeffer, P. E., Kiers, E. T. & Bücking, H. The role of carbon in fungal nutrient uptake and transport: Implications for resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Plant Signal. Behav.* **7**, 1509–1512 (2012).
 129. Ballantyne, A. et al. Accelerating net terrestrial carbon uptake during the warming hiatus due to reduced respiration. *Nat. Clim. Change* **7**, 148–152 (2017).
 130. Bonan, G. B. Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science* **320**, 1444–1449 (2008).
 131. Pan, Y. et al. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* **333**, 988–993 (2011).
 132. Hovenden, M. J. et al. Globally consistent influences of seasonal precipitation limit grassland biomass response to elevated CO₂. *Nat. Plants* **5**, 167–173 (2019).
 133. Evans, R. D. et al. Greater ecosystem carbon in the Mojave Desert after ten years exposure to elevated CO₂. *Nat. Clim. Change* **4**, 394–397 (2014).
 134. Verpoorter, C., Kutser, T., Seekell, D. A. & Tranvik, L. J. A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophys. Res. Lett.* **41**, 6396–6402 (2014).
 135. Davidson, T. A. et al. Synergy between nutrients and warming increases methane ebullition from experimental lakes. *Nat. Clim. Change* **8**, 156–160 (2018).
 136. van Bergen, T. J. H. M. et al. Seasonal and diel variation in greenhouse gas emissions from an urban pond and its major drivers. *Limnol. Oceanogr.* <https://doi.org/10.1002/lno.11173> (2019).
 137. Bragazza, L., Parisod, J., Buttler, A. & Bardgett, R. D. Biogeochemical plant-soil microbe feedback in response to climate warming in peatlands. *Nat. Clim. Change* **3**, 273–277 (2013).
 138. Gallego-Sala, A. V. & Prentice, I. C. Blanket peat biome endangered by climate change. *Nat. Clim. Change* **3**, 152–155 (2013).
 139. Lupascu, M. et al. High Arctic wetting reduces permafrost carbon feedback to climate warming. *Nat. Clim. Change* **4**, 51–55 (2014).
 140. Hultman, J. et al. Multi-omics of permafrost, active layer and thermokarst bog soil microbiomes. *Nature* **521**, 208–212 (2015).
 141. Schuur, E. A. G. et al. Climate change and the permafrost carbon feedback. *Nature* **520**, 171–179 (2015).
 142. Hoegh-Guldberg, O. et al. in *Special Report: Global Warming of 1.5°C* (eds Masson-Delmotte, V. et al.) Ch. 3 (IPCC, 2018).
 143. Crowther, T. W. et al. Quantifying global soil carbon losses in response to warming. *Nature* **540**, 104–108 (2016).
 144. Hicks Pries, C. E., Castanha, C., Porras, R. C. & Tom, M. S. The whole-soil carbon flux in response to warming. *Science* **355**, 1420–1423 (2017).
 145. van Gestel, N. et al. Predicting soil carbon loss with warming. *Nature* **554**, E4–E5 (2018).
 146. Crowther, T. W. et al. Crowther et al. reply. *Nature* **554**, E7–E8 (2018).
 147. Karhu, K. et al. Temperature sensitivity of soil respiration rates enhanced by microbial community response. *Nature* **513**, 81–84 (2014).
 148. Norby, R. J., Ledford, J., Reilly, C. D., Miller, N. E. & O'Neill, E. G. Fine-root production dominates response of a deciduous forest to atmospheric CO₂ enrichment. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **101**, 9689–9693 (2004).
 149. Lewis, S. L. et al. Increasing carbon storage in intact African tropical forests. *Nature* **457**, 1003–1006 (2009).
 150. Schlesinger, W. H. & Lichter, J. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature* **411**, 466–469 (2001).
 151. Sayer, E. J., Heard, M. S., Grant, H. K., Matthews, T. R. & Tanner, E. V. J. Soil carbon release enhanced by increased tropical forest litterfall. *Nat. Clim. Change* **1**, 304–307 (2011).
 152. Bradford, M. A. et al. Managing uncertainty in soil carbon feedbacks to climate change. *Nat. Clim. Change* **6**, 751–758 (2016).
 153. Hartley, I. P. et al. Potential loss of carbon associated with greater plant growth in the European Arctic. *Nat. Clim. Change* **2**, 875–879 (2012).
 154. Giardina, C. P., Litton, C. M., Crow, S. E. & Asner, G. P. Warming-related increases in soil CO₂ efflux are explained by increased below-ground carbon flux. *Nat. Clim. Change* **4**, 822–827 (2014).
 155. Bradford, M. A. et al. Climate fails to predict wood decomposition at regional scales. *Nat. Clim. Change* **4**, 625–630 (2014).
 156. Fernández-Martínez, M. Nutrient availability as the key regulator of global forest carbon balance. *Nat. Clim. Change* **4**, 471–476 (2014).
 157. Höglberg, P. et al. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* **411**, 789–792 (2001).
 158. Clemmensen, K. E. et al. Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science* **339**, 1615–1618 (2013).
 159. Keiluweit, M. et al. Mineral protection of soil carbon counteracted by root exudates. *Nat. Clim. Change* **5**, 588–595 (2015).
 160. Tang, J. & Riley, W. J. Weaker soil carbon-climate feedbacks resulting from microbial and abiotic interactions. *Nat. Clim. Change* **5**, 56–60 (2015).
 161. Schmidt, M. W. et al. Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature* **478**, 49–56 (2011).
 162. Sulman, B. N., Phillips, R. P., Oishi, A. C., Shevliakova, E. & Pacala, S. W. Microbe-driven turnover offsets mineral-mediated storage of soil carbon under elevated CO₂. *Nat. Clim. Change* **4**, 1099–1102 (2014).
 163. Stevnbak, K. et al. Interactions between above and belowground organisms modified in climate change experiments. *Nat. Clim. Change* **2**, 805–808 (2012).
 164. Bardgett, R. D. & Wardle, D. A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* **84**, 2258–2268 (2003).
 165. Lubbers, J. M. et al. Greenhouse-gas emissions from soils increased by earthworms. *Nat. Clim. Change* **3**, 187–194 (2013).
 166. Thakur, M. P. et al. Reduced feeding activity of soil detritivores under warmer and drier conditions. *Nat. Clim. Change* **8**, 75–78 (2018).
 167. Hodgkins, S. B. et al. Tropical peatland carbon storage linked to global latitudinal trends in peat recalcitrance. *Nat. Commun.* **9**, 3640 (2018).
 168. Jansson, J. K. & Tas, N. The microbial ecology of permafrost. *Nat. Rev. Microbiol.* **12**, 414–425 (2014).
 169. McCalley, C. K. et al. Methane dynamics regulated by microbial community response to permafrost thaw. *Nature* **514**, 478–481 (2014).
 170. Grosse, G., Goetz, S., McGuire, A. D., Romanovsky, V. E. & Schuur, E. A. G. Changing permafrost in a warming world and feedback to the Earth system. *Environ. Res. Lett.* **11**, 040201 (2016).
 171. Hicks Pries, C. E., Schuur, E. A. G., Natali, S. M. & Crummer, K. G. Old soil carbon losses increase with ecosystem respiration in experimentally thawed tundra. *Nat. Clim. Change* **6**, 214–218 (2016).
 172. Knoblauch, C., Beer, C., Liebner, S., Grigoriev, M. N. & Pfeiffer, E.-M. Methane production as key to the greenhouse gas budget of thawing permafrost. *Nat. Clim. Change* **8**, 309–312 (2018).
 173. Jing, X. et al. The links between ecosystem multifunctionality and above and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nat. Commun.* **6**, 8159 (2015).
 174. Delgado-Baquerizo, M. et al. Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nat. Commun.* **7**, 10541 (2016).
 175. Walker, T. W. N. et al. Microbial temperature sensitivity and biomass change explains soil carbon loss with warming. *Nat. Clim. Change* **8**, 885–889 (2018).
 176. Zhou, J. Z. et al. Microbial mediation of carbon-cycle feedback to climate warming. *Nat. Clim. Change* **2**, 106–110 (2012).
 177. Zhou, J. et al. Temperature mediates continental-scale diversity of microbes in forest soils. *Nat. Commun.* **7**, 12083 (2016).
 178. Guo, X. et al. Climate warming leads to divergent succession of grassland microbial communities. *Nat. Clim. Change* **8**, 813–818 (2018).
 179. Bradford, M. A. et al. Cross-biome patterns in soil microbial respiration predictable from evolutionary theory on thermal adaptation. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 223–231 (2019).
 180. Dacal, M., Bradford, M. A., Plaza, C., Maestre, F. T. & García-Palacios, P. Soil microbial respiration adapts to ambient temperature in global drylands. *Nat. Ecol. Evol.* **3**, 232–238 (2019).
 181. Lipson, D. A. The complex relationship between microbial growth rate and yield and its implications for ecosystem processes. *Front. Microbiol.* **6**, 615 (2015).
 182. Frey, S. D., Lee, J., Melillo, J. M. & Six, J. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nat. Clim. Change* **3**, 395–398 (2013).
 183. Hagerly, S. B. et al. Accelerated microbial turnover but constant growth efficiency with warming in soil. *Nat. Clim. Change* **4**, 903–906 (2014).
 184. Melillo, J. et al. Long-term pattern and magnitude of soil carbon feedback to the climate system in a warming world. *Science* **358**, 101–105 (2017).
 185. Wieder, W. R., Bonan, G. B. & Allison, S. D. Global soil carbon projections are improved by modelling microbial processes. *Nat. Clim. Change* **3**, 909–912 (2013).
 186. Koven, C. D., Hugelius, G., Lawrence, D. M. & Wieder, W. R. Higher climatological temperature sensitivity of soil carbon in cold than warm climates. *Nat. Clim.*

- Change* **7**, 817–822 (2017).
187. Mackelprang, R., Saleska, S. R., Jacobsen, C. S., Jansson, J. K. & Tas, N. Permafrost meta-omics and climate change. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* **44**, 439–462 (2016).
 188. Tas, N. et al. Landscape topography structures the soil microbiome in arctic polygonal tundra. *Nat. Commun.* **9**, 777 (2018).
 189. Woodcroft, B. J. Genome-centric view of carbon processing in thawing permafrost. *Nature* **560**, 49–54 (2018).
 190. Emerson, J. B. et al. Host-linked soil virulence ecology along a permafrost thaw gradient. *Nat. Microbiol.* **3**, 870–880 (2018).
 191. Singleton, C. M. et al. Methanotrophic cross-anatural permafrost thaw environment. *ISME J.* **12**, 2544–2558 (2018).
 192. Xue, K. et al. Tundra soil carbon is vulnerable to rapid microbial decomposition under climate warming. *Nat. Clim. Change* **6**, 595–600 (2016).
 193. Kane, E. S. Squeezing the arctic carbon balloon. *Nat. Clim. Change* **2**, 841–842 (2012).
 194. Hill, P. W. et al. Vascular plants success in a warming Antarctic may be due to efficient nitrogen acquisition. *Nat. Clim. Change* **1**, 50–53 (2011).
 195. Newsham, K. K. et al. Relationship between soil fungal diversity and temperature in the maritime Antarctic. *Nat. Clim. Change* **6**, 182–186 (2016).
 196. Kleinteich, J. et al. Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production. *Nat. Clim. Change* **2**, 356–360 (2012).
 197. Paerl, H. W. & Huisman, J. Blooms like it hot. *Science* **320**, 57–58 (2008).
 198. Huisman, J. et al. Cyanobacterial blooms. *Nat. Rev. Microbiol.* **16**, 471–483 (2018).
 199. Sitoki, L., Kummayer, R. & Rott, E. Spatial variation of phytoplankton composition, biovolume, and resulting microcystin concentrations in the Nyanza Gulf (Lake Victoria, Kenya). *Hydrobiologia* **691**, 109–122 (2012).
 200. Metcalf, J. S. et al. Public health responses to toxic cyanobacterial blooms: perspectives from the 2016 Florida event. *Water Policy* **20**, 919–932 (2018).
 201. Visser, P. M. et al. How rising CO₂ and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful Algae* **54**, 145–159 (2016).
 202. Walsby, A. E., Hayes, P. K., Boje, R. & Stal, L. J. The selective advantage of buoyancy provided by gas vesicles for planktonic cyanobacteria in the Baltic Sea. *New Phytol.* **136**, 407–417 (1997).
 203. Jöhnk, K. D. et al. Summer heat waves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Glob. Chang. Biol.* **14**, 495–512 (2008).
 204. Lehman, P. W. et al. Impacts of the 2014 severe drought on the Microcystis bloom in San Francisco Estuary. *Harmful Algae* **63**, 94–108 (2017).
 205. Sandrini, G. et al. Rapid adaptation of harmful cyanobacteria to rising CO₂. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **113**, 9315–9320 (2016).
 206. Lanz, B., Dietz, S. & Swanson, T. The expansion of modern agriculture and global biodiversity decline: an integrated assessment. *Ecol. Econ.* **144**, 260–277 (2018).
 207. Dai, Z. et al. Long-term nitrogen fertilization decreases bacterial diversity and favors the growth of Actinobacteria and Proteobacteria in agro-ecosystems across the globe. *Glob. Change Biol.* **24**, 3452–3461 (2018).
 208. Gälfalk, M., Olofsson, G., Crill, P. & Bastviken, D. Making methane visible. *Nat. Clim. Change* **6**, 426–430 (2016).
 209. Nisbet, E. G. et al. Very strong atmospheric methane growth in the four years 2014–2017: implications for the Paris Agreement. *Global Biogeochem. Cycles* **33**, 318–342 (2019).
 210. van Groenigen, K. S., van Kessel, C., Hungate, B. A. & A. Increased greenhouse-gas intensity of rice production under future atmospheric conditions. *Nat. Clim. Change* **3**, 288–291 (2013).
 211. Ripple, W. J. et al. Ruminants, climate change and climate policy. *Nat. Clim. Change* **4**, 2–5 (2014).
 212. Steffen, W. et al. Sustainability. Planetary boundaries: guiding human development on a changing planet. *Science* **347**, 1259855 (2015).
 213. Greaver, T. L. et al. Key ecological responses to nitrogen are altered by climate change. *Nat. Clim. Change* **6**, 836–843 (2016).
 214. Itakura, M. et al. Mitigation of nitrous oxide emissions from soils by Bradyrhizobium japonicum inoculation. *Nat. Clim. Change* **3**, 208–212 (2013).
 215. Godfray, H. C. et al. Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science* **327**, 812–818 (2010).
 216. de Vries, F. T. et al. Land use alters the resistance and resilience of soil food webs to drought. *Nat. Clim. Change* **2**, 276–280 (2012).
 217. de Vries, F. T. et al. Soil bacterial networks are less stable under drought than fungal networks. *Nat. Commun.* **9**, 3033 (2018).
 218. Bahram, M. et al. Structure and function of the global topsoil microbiome. *Nature* **560**, 233–237 (2018).
 219. Maestre, F. T. et al. Increasing aridity reduces soil microbial diversity and abundance in global drylands. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **112**, 15684–15689 (2015).
 220. Posch, T., Köster, O., Salcher, M. M. & Pernthaler, J. Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nat. Clim. Change* **2**, 809–813 (2012).
 221. Harvell, C. D. et al. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science* **296**, 2158–2162 (2002).
 222. Altizer, S., Ostfeld, R. S., Johnson, P. T., Kutz, S. & Harvell, C. D. Climate change and infectious diseases: from evidence to a predictive framework. *Science* **341**, 514–519 (2013).
 223. Johnson, P. T. J., de Roode, J. C. & Fenton, A. Why infectious disease research needs community ecology. *Science* **349**, 1259504 (2015).
 224. Bruno, J. F. et al. Thermal stress and coral cover as drivers of coral disease outbreaks. *PLoS Biol.* **5**, e124 (2007).
 225. Randall, J. & van Woesik, R. Contemporary white band disease in Caribbean corals driven by climate change. *Nat. Clim. Change* **5**, 375–379 (2015).
 226. Maynard, J. et al. Projections of climate conditions that increase coral disease susceptibility and pathogen abundance and virulence. *Nat. Clim. Change* **5**, 688–694 (2015).
 227. Randall, C. J. & van Woesik, R. Some coral diseases track climate oscillations in the Caribbean. *Sci. Rep.* **7**, 5719 (2017).
 228. Frommel, A. Y. et al. Severe tissue damage in Atlantic cod larvae under increasing ocean acidification. *Nat. Clim. Change* **2**, 42–46 (2012).
 229. Harvell, C. D. et al. Disease epidemic and a marine heat wave are associated with the continental-scale collapse of a pivotal predator (Pycnopodia helianthoides). *Sci. Adv.* **5**, eaau7042 (2019).
 230. Ling, S. D. et al. Global regime shift dynamics of catastrophic sea urchin overgrazing. *Phil. Trans. R. Soc. B* **370**, 20130269 (2015).
 231. Maynard, J. et al. Improving marine disease surveillance through sea temperature monitoring, outlooks and projections. *Phil. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* **371**, 20150208 (2016).
 232. Anderegg, W. R. L., Kane, J. M. & Anderegg, L. D. L. Consequences of widespread tree mortality triggered by drought and temperature stress. *Nat. Clim. Change* **3**, 30–36 (2013).
 233. Bebb, D. P., Ramotowski, M. A. T. & Gurr, S. J. Crop pests and pathogens move polewards in a warming world. *Nat. Clim. Change* **3**, 985–988 (2013).
 234. Raffel, T. R. et al. Disease and thermal acclimation in a more variable and unpredictable climate. *Nat. Clim. Change* **3**, 146–151 (2013).
 235. Pounds, J. A. et al. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* **439**, 161–167 (2006).
 236. MacFadden, D. R., McGough, S. F., Fisman, D., Santillana, M. & Brownstein, J. S. Antibiotic resistance increases with local temperature. *Nat. Clim. Change* **8**, 510–514 (2018).
 237. Patz, J. A., Campbell-Lendrum, D., Holloway, T. & Foley, J. A. Impact of regional climate change on human health. *Nature* **438**, 310–317 (2005).
 238. Semenza, J. C. & Domanovic, D. Blood supply under threat. *Nat. Clim. Change* **3**, 432–435 (2013).
 239. Semenza, J. C. et al. Climate change impact assessment of food and waterborne diseases. *Crit. Rev. Environ. Sci. Technol.* **42**, 857–890 (2012).
 240. McIntyre, K. M. et al. Systematic assessment of the climate sensitivity of important human and domestic animal pathogens in Europe. *Sci. Rep.* **7**, 7134 (2017).
 241. Jones, A. E. et al. Blue tongue virus under future climates. *Nat. Clim. Change* **9**, 153–157 (2019).
 242. Baker-Austin, C. et al. Emerging Vibrio risk at high latitudes in response to ocean warming. *Nat. Clim. Change* **3**, 73–77 (2013).
 243. Pascual, M., Rodó, X., Ellner, S. P., Colwell, R. & Bouma, M. J. Cholera dynamics and El Niño–Southern Oscillation. *Science* **289**, 1766–1769 (2000).
 244. Vezzulli, L. et al. Climate influence on Vibrio and associated human diseases during the past half century in the coastal North Atlantic. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **113**, E5062–E5071 (2016).
 245. Bhatt, S. et al. The global distribution and burden of dengue. *Nature* **496**, 504–507 (2013).
 246. Powell, J. R. Mosquitoes on the move. *Science* **354**, 971–972 (2016).
 247. Lessler, J. et al. Assessing the global threat from Zika virus. *Science* **353**, aaf8160 (2016).
 248. Scheffers, B. R. et al. The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. *Science* **354**, aaf7671 (2016).
 249. Weaver, S. C. Prediction and prevention of urban arbovirus epidemics: a challenge for the global virology community. *Antiviral Res.* **156**, 80–84 (2018).
 250. Bouma, M. J. & Dye, C. Cycles of malaria associated with El Niño in Venezuela. *JAMA* **278**, 1772–1774 (1997).
 251. Baylis, M., Mellor, P. S. & Meiswinkel, R. Horse sickness and ENSO in South Africa. *Nature* **397**, 574 (1999).
 252. Rohani, P. The link between dengue incidence and El Niño Southern Oscillation. *PLoS Med.* **6**, e1000185 (2009).
 253. Kreppel, K. S. et al. A non-stationary relationship between global climate phenomena and human plague incidence in Madagascar. *PLoS Negl. Trop. Dis.* **8**, e3155 (2014).
 254. Caminade, C. et al. Global risk model for vector-borne transmission of Zika virus reveals the role of El Niño 2015. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **114**, 119–124 (2017).
 255. Giraud, T., Koskella, B. & Laine, A.-L. Introduction: microbial local adaptation: insights from natural populations, genomics and experimental evolution. *Mol. Ecol.* **26**, 1703–1710 (2017).
 256. Croll, D. & McDonald, B. A. The genetic basis of local adaptation for pathogenic fungi in agricultural ecosystems. *Mol. Ecol.* **26**, 2027–2040 (2017).
 257. Robin, C., Anderson, A., Saint-Jean, G., Fabreguettes, O. & Dutech, C. What was old is new again: thermal adaptation within clonal lineages during range expansion in a fungal pathogen. *Mol. Ecol.* **26**, 1952–1963 (2017).
 258. King, J. G., Souto-Maior, C., Sartori, L. M., Maciel-de-Freitas, R. & Gomes, M. G. M. Variation in Wolbachia effects on Aedes mosquitoes as a determinant of invasiveness and vectorial capacity. *Nat. Commun.* **9**, 1483 (2018).
 259. Bakken, L. R. & Frostegård, A. Sources and sinks for N₂O can microbiologist help to mitigate N₂O emissions? *Environ. Microbiol.* **19**, 4801–4805 (2017).
 260. Henderson, G. et al. Rumen microbial community composition varies with diet and host, but a core microbiome is found across a wide geographical range. *Sci. Rep.* **5**, 14567 (2015).

261. Roehre, R. et al. Bovine host genetic variation influences rumen microbial methane production with best selection criterion for low methane emitting and efficiently feed converting hosts based on metagenomic gene abundance. *PLoS Genet.* **12**, e1005846 (2016).
262. Ritchie, H., Reay, D. S. & Higgins, P. Potential of meat substitutes for climate change mitigation and improved human health in high-income markets. *Front. Sustain. Food Syst.* **2**, 16 (2018).
263. Weng, Z. H. et al. Biochar built soil carbon over a decade by stabilizing rhizodeposits. *Nat. Clim. Change* **7**, 371–376 (2017).
264. Liu, D. et al. Constructed wetlands as biofuel production systems. *Nat. Clim. Change* **2**, 190–194 (2012).
265. Sánchez, O. Constructed wetlands revisited: microbial diversity in the –omics era. *Microb. Ecol.* **73**, 722–733 (2017).
266. Timmis, K. et al. The contribution of microbial biotechnology to sustainable development goals. *Microb. Biotechnol.* **10**, 984–987 (2017).
267. Union of Concerned Scientists. World scientists' warning to humanity. UCSUSA <http://www.ucsusa.org/sites/default/files/attach/2017/11/World%20Scientists%27%20Warning%20to%20Humanity%201992.pdf> (1992).
268. Ripple, W. J. et al. The role of Scientists' Warning in shifting policy from growth to conservation economy. *BioScience* **68**, 239–240 (2018).
269. Finlayson, C. M. et al. The Second Warning to Humanity—providing a context for wetland management and policy. *Wetlands* **39**, 1 (2019).
270. Colwell, R. R. & Patz, J. A. *Climate, Infectious Disease and Health: An Interdisciplinary Perspective* (American Academy of Microbiology, 1998).
271. Reid, A. *Incorporating Microbial Processes into Climate Models* (American Academy of Microbiology, 2012).
272. Reid, A. & Greene, S. *How Microbes Can Help Feed The World* (American Academy of Microbiology, 2013).
273. Paull, S. H. et al. Drought and immunity determine the intensity of West Nile virus epidemics and climate change impacts. *Proc. R. Soc. B* **284**, 20162078 (2017).
274. Paaijmans, K. P. et al. Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **107**, 15135–15139 (2010).
275. Colón-González, F. J. et al. Limiting global-mean temperature increase to 1.5–2°C could reduce the incidence and spatial spread of dengue fever in Latin America. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **115**, 6243–6248 (2018).
276. Ostfeld, R. S. & Brunner, J. L. Climate change and *Ixodes* tick-borne diseases of humans. *Philos. Trans. R. Soc. B* **370**, 20140051 (2015).
277. Moore, S. M. et al. El Niño and the shifting geography of cholera in Africa. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 4436–4441 (2017).
278. Peng, X., Murphy, T. & Holden, N. M. Evaluation of the effect of temperature on the die-off rate for *Cryptosporidium parvum* oocysts in water, soils, and feces. *Appl. Environ. Microbiol.* **74**, 7101–7107 (2008).
279. Atchison, C. J. et al. Temperature-dependent transmission of rotavirus in Great Britain and The Netherlands. *Proc. R. Soc. Biol.* **B277**, 933–942 (2010).
280. Shaman, J. & Lipsitch, M. The El Niño–Southern Oscillation (ENSO)–pandemic influenza connection: coincident or causal? *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **110**, 3689–3691 (2013).
281. Shaman, J. & Karspeck, A. Forecasting seasonal outbreaks of influenza. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **109**, 20425–20430 (2012).
282. Nguyen, C. et al. Recent advances in our understanding of the environmental, epidemiological, immunological, and clinical dimensions of coccidioidomycosis. *Clin. Microbiol. Rev.* **26**, 505–525 (2013).
283. Tian, H. et al. Interannual cycles of Hantaan virus outbreaks at the human–animal interface in Central China are controlled by temperature and rainfall. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **114**, 8041–8046 (2017).
284. Glass, G. E. et al. Satellite imagery characterizes local animal reservoir populations of Sin Nombre virus in the southwestern United States. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* **99**, 16817–16822 (2002).

Agradecimentos

R.C. agradece a T. Kolesnikow, K. Cavicchioli e X. Kolesnikow pela assistência com figuras e comentários perspicazes sobre os rascunhos dos manuscritos. A contribuição de R.C. foi apoiada pelo Conselho Australiano de Pesquisa. A contribuição de M.J.B. foi apoiada pelo Estudo de Ecossistemas e Aerossóis do Atlântico Norte da NASA. A pesquisa de J.K.J. foi apoiada pelo Departamento de Energia dos EUA, Escritório de Pesquisa Biológica e Ambiental, Área Científica do Microbioma do Solo 'Resposta Fenotípica do Microbioma do Solo a Perturbações Ambientais' no Laboratório Nacional do Noroeste do Pacífico, sob o contrato DE-AC05-76RLO 1830. A contribuição da MBS foi apoiada por fundos da Fundação Gordon e Betty Moore (# 3790) e da National Science Foundation (OCE # 1829831). A contribuição da V.I.R. foi apoiada por fundos do Programa de Ciências Genômicas do Departamento de Energia (# DE-SC0016440) e do programa de Pesquisa Interdisciplinar em Ciências da Terra da Administração Nacional de Aeronáutica e Espaço (# NNX17AK10G).

Contribuições do autor

R.C., W.J.R. e K.N.T. conceberam o artigo, R.C. redigiu o artigo e todos os autores contribuíram para a discussão do conteúdo, com revisões e edições antes da submissão do manuscrito

Interesses competitivos

Os autores declaram não ter interesses concorrentes.

Acesso aberto Este artigo está licenciado sob uma Licença Internacional *Creative Commons Attribution* 4.0, que permite uso, compartilhamento, adaptação, distribuição e reprodução em qualquer meio ou formato, desde que você dê o crédito apropriado ao (s) autor (es) original (is) e à fonte, forneça um link para a licença *Creative Commons*

e indique se foram feitas alterações. As imagens ou outro material de terceiros neste artigo estão incluídos na licença *Creative Commons* do artigo, a menos que indicado de outra forma em uma linha de crédito para o material. Se o material não estiver incluído na licença *Creative Commons* do artigo e o uso pretendido não for permitido por regulamentação estatutária ou exceder o uso permitido, você precisará obter permissão diretamente do detentor dos direitos autorais. Para visualizar uma cópia desta licença, visite <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

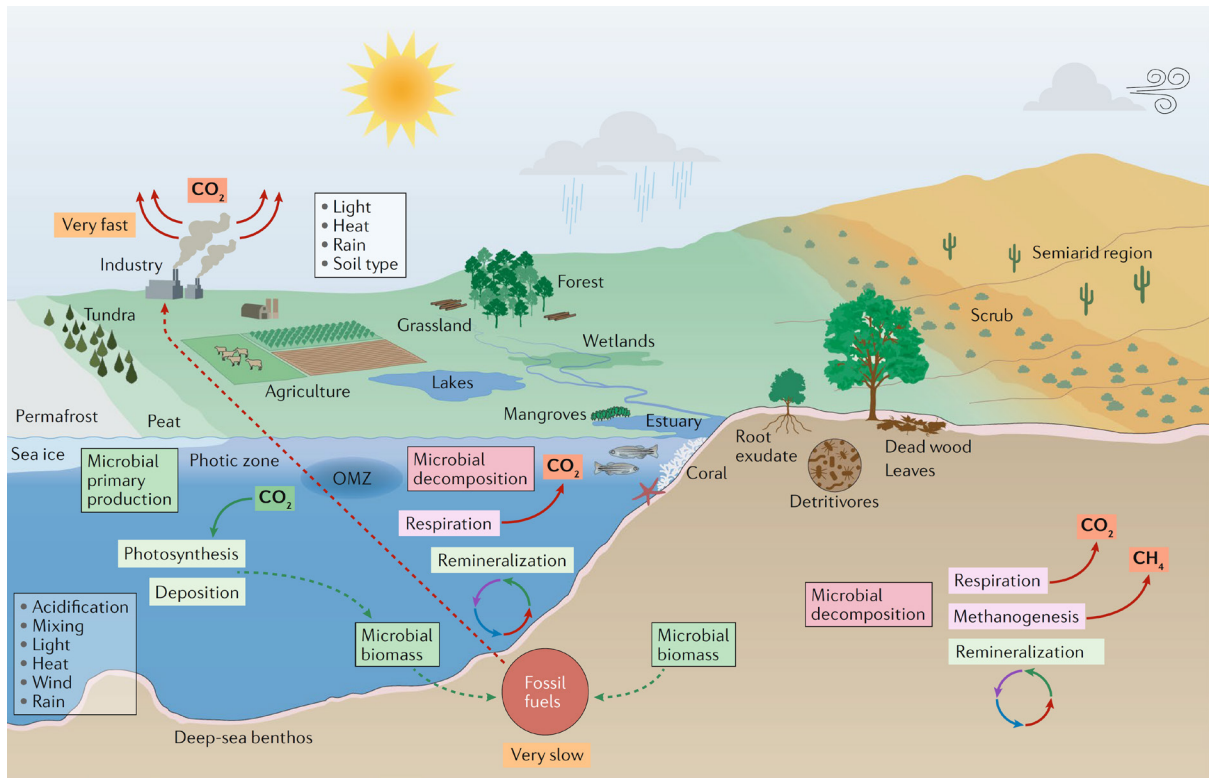


Fig. 1 | Microrganismos e mudanças climáticas em biomas marinhos e terrestres. Em ambientes marinhos, a produção primária microbiana contribui substancialmente para o sequestro de CO₂. Os microrganismos marinhos também reciclam nutrientes para uso na cadeia alimentar marinha e no processo de liberação de CO₂ para a atmosfera. Em uma ampla gama de ambientes terrestres, os microrganismos são os principais decompositores da matéria orgânica e liberam nutrientes no solo para o crescimento das plantas, além de liberarem CO₂ e CH₄ na atmosfera. A biomassa microbiana e outras matérias orgânicas (restos de plantas e animais) passam milhões de anos sendo convertidas em combustíveis fósseis. Por outro lado, a queima de combustíveis fósseis libera gases de efeito estufa em uma pequena fração desse tempo. Como resultado, o ciclo do carbono está extremamente desequilibrado e os níveis atmosféricos de CO₂ continuarão a subir enquanto os combustíveis fósseis continuarem sendo queimados. Os muitos efeitos das atividades humanas, incluindo agricultura, indústria, transporte, crescimento populacional e consumo humano, combinados com fatores ambientais locais, incluindo tipo de solo e luz, influenciam muito a complexa rede de interações microbianas que ocorrem com outros microrganismos, plantas e animais. Essas interações determinam como os microrganismos respondem e afetam as mudanças climáticas (por exemplo, através das emissões de gases de efeito estufa) e também como as mudanças climáticas (por exemplo, níveis mais altos de CO₂, aquecimento e mudanças de precipitação) afetam as respostas microbianas. OMZ, zona mínima de oxigênio.

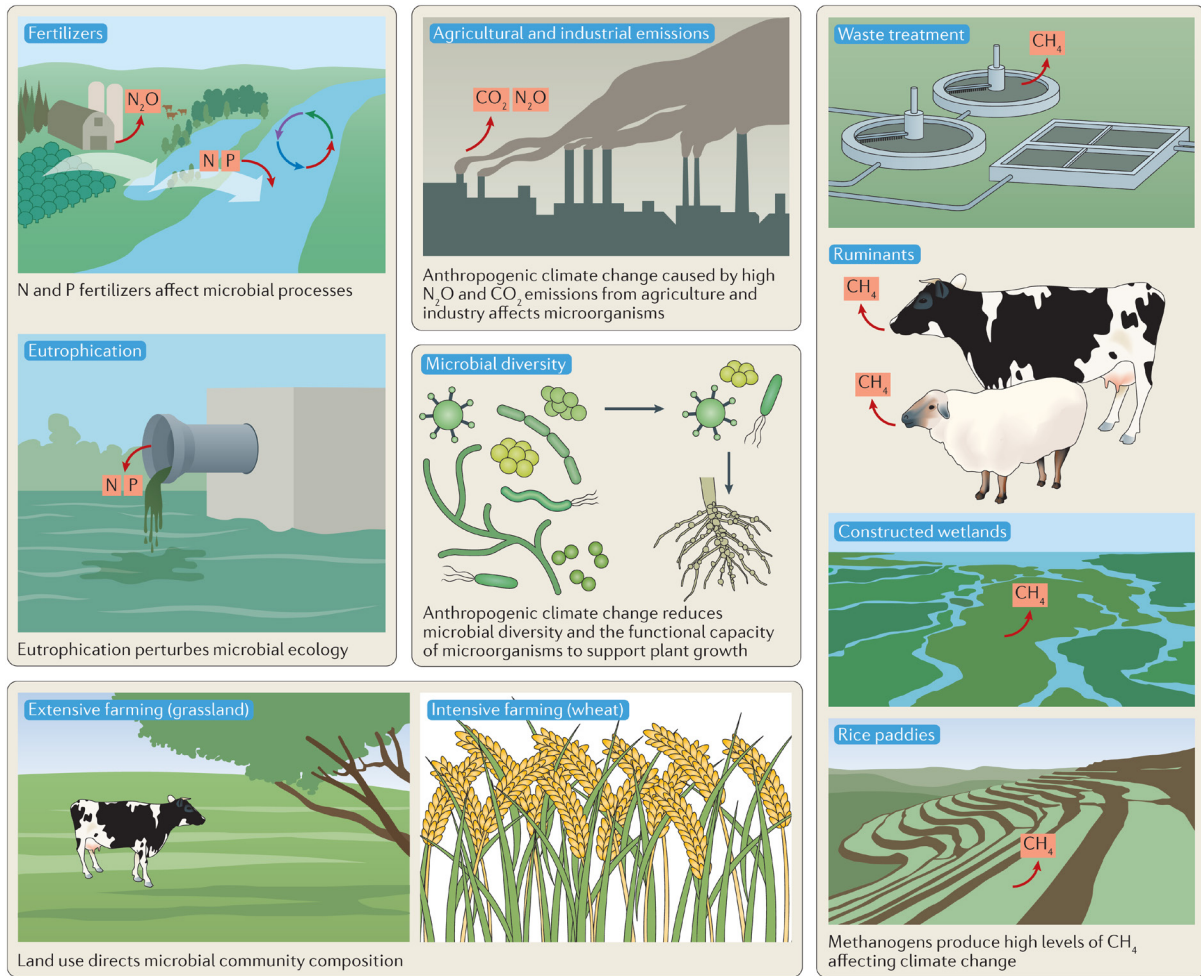


Fig. 2 | Agricultura e outras atividades humanas que afetam microrganismos. As práticas agrícolas influenciam as comunidades microbianas de maneiras específicas. O uso da terra (por exemplo, tipo de planta) e fontes de poluição (por exemplo, fertilizantes) alteram a composição e a função da comunidade microbiana, alterando assim os ciclos naturais das transformações de carbono, nitrogênio e fósforo. Os metanogênicos produzem quantidades substanciais de metano diretamente de animais ruminantes (por exemplo, bovinos, ovinos e caprinos) e solos saturados em condições anaeróbias (por exemplo, arrozais e pântanos construídos). As atividades humanas que causam uma redução na diversidade microbiana levam a uma menor capacidade dos microrganismos de auxiliar o crescimento das plantas.

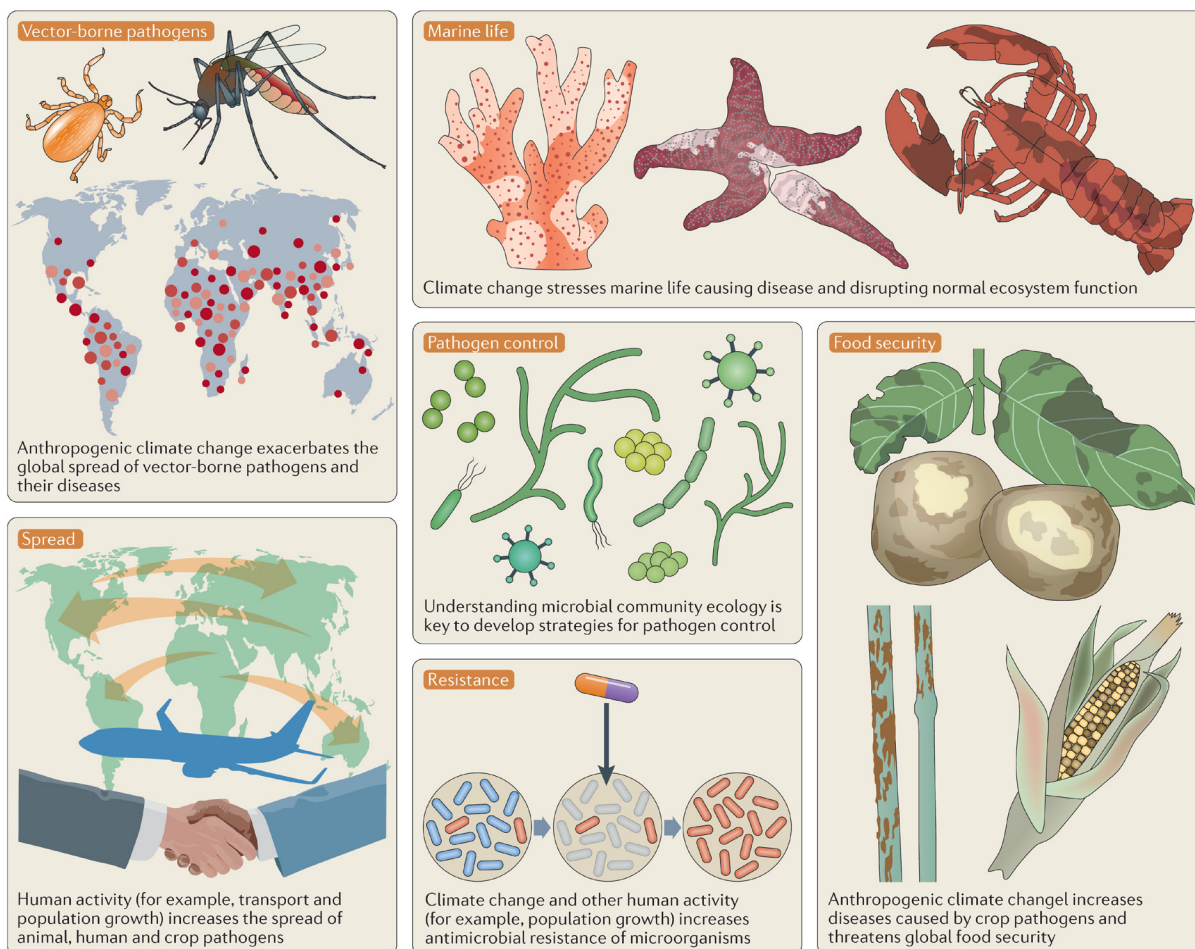


Fig. 3 | As mudanças climáticas agravam o impacto de patógenos. As mudanças climáticas antropogênicas colocam a vida nativa em evidência, permitindo que os patógenos causem cada vez mais doenças. O impacto na aquicultura e nos animais produtores de alimentos ameaça o suprimento global de alimentos. As atividades humanas, como o crescimento e o transporte populacionais, combinadas às mudanças climáticas, aumentam a resistência a antibióticos de patógenos e a disseminação de patógenos transmitidos pela água e transmitidos por vetores, aumentando assim doenças de seres humanos, outros animais e plantas.