

Formació d'estructures en colònies de bacteris

Ismael Ràfols*

Department of Physics, Chuo University

Introducció: per què els físics estudiem bacteris

Per quins set sous –em pregunten amics i estranys– *us heu de dedicar els físics a l'estudi dels bacteris? No havíem quedat que això era biologia?* La pregunta pot semblar ingènua, però respon a una certa visió de la ciència de la qual tots plegats participem amb més o menys inconsciència i que, tanmateix, comença a trontollar. I és que, malgrat aquest estès prejudici del científic com a mestre especialista, s'assisteix darrerament a una certa onada d'interdisciplinarietat. Algú pot argumentar que el gust per la interdisciplinarietat és una opció ideològica –i no seré pas jo qui digui que va errat. Però com a científics (o aprenents de l'ofici) hem de buscar explicacions (també) pels camins de la lògica per respondre a amics i estranys en la seva –o en la nostra– ingenuïtat.

En aquesta introducció argumentaré que la participació de físics en l'estudi dels bacteris pot ser profitosa perquè les colònies que formen són com un organisme pluricel·lular i, per tant, un fenomen col·lectiu; perquè com a sistema col·lectiu, les colònies no només depenen de factors genètics, sinó també de mecanismes físics; perquè amb eines de física estadística també es poden estudiar amb rigor sistemes complexos; perquè hi ha estructures de colònies de bacteris molt similars a estructures de creixement de sistemes no vius. I també perquè, al cap i a la fi, als bacteris no crec que els preocupi gaire a quin departament o facultat són estudiats.

Les colònies de bacteris no són simples acumulacions de bacteris; tenen propietats d'organisme pluricel·lular

Martin Dworkin, un científic de la Facultat de Medicina de la Universitat de Minnesota, ho diu en grans paraules: “La microbiologia és al caire d'un canvi de paradigma. L'estratègia austerament cartesiana, reduccionista, que ha caracteritzat la major part de la ciència i en particular la microbiologia durant el segle XX, ha tingut un èxit rotund en la descripció detallada del funcionament de la cèl·lula. Ha fallat, en canvi, quan s'ha hagut d'enfrontar amb el problema de crear una explicació integrada

del funcionament de l'organisme pluricel·lular o de les interaccions dins d'una població amb molts membres. Sabem de fa temps que el microbi és un organisme unicel·lular, però encara no hem entès prou fins a quin punt el microbi també és –gairebé sempre– un individu d'una comunitat de micro i macroorganismes en interacció” (Shapiro i Dworkin, 1997). Repetim-ho en altres paraules: si volem entendre de debò el món dels bacteris no n'hi ha prou entenent a la perfecció el funcionament de la cèl·lula bacteriana, del bacteri isolat. Cal entendre què succeeix quan els bacteris interaccionen entre ells i amb el seu medi, observar la colònia (l'agrupament) de bacteris com un organisme pluricel·lular.

La formació d'estructures pluricel·lulars no només és regida pel codi genètic. Propietats estrictament físiques hi tenen un paper rellevant

Es podria pensar –i molts pensen– que la millor manera d'abordar el problema de la formació d'organismes pluricel·lulars (i per defecte, doncs, també de les colònies de bacteris) és a partir de l'estudi del material genètic. El cas és que això seria una quimera tan inefectiva com pretendre entendre l'economia del Japó a través de l'estudi de les peculiaritats genètiques del japonès. Després de dues dècades d'èxits *sonats* de l'enginyeria genètica i gràcies també a la seva repercussió econòmica, mediàtica i moral (clonació, productes agraris de *disseny genètic*, etc.), hi ha una certa preconcepció –un prejudici, a la fi– segons la qual gairebé tot en biologia és regit pels gens. En particular, hom s'imaginaria que la forma d'un organisme pluricel·lular està codificada al seu DNA i que l'organisme, quan creix, no fa altra cosa que seguir les “instruccions” d'aquest DNA amo i senyor. Brian Goodwin (Goodwin, 1994), un biòleg de l'Open University britànica que es dedica a l'estudi de la morfogènesi (del desenvolupament de la forma complexa de l'organisme adult a partir de començaments simples com ara un ou o un brot d'una planta), argumenta que no és ben bé així: “Durant la morfogènesi, l'ordre emergent és generat per diferents tipus de processos dinàmics en els quals el material genètic té un paper significatiu però limitat.” Segons Goodwin, les propietats fisicoquímiques del medi en el qual l'organisme es desenvolupa i creix també tenen una funció fonamental, amb capacitat decisòria, a l'hora de determinar la forma. Ara bé, una cosa és saber que simples processos físics són fonamen-

* Ismael Ràfols (Esparreguera, 1970) és llicenciat en Física de la UB (1993) i actualment és doctorand de la Chuo University de Tokyo i del Dept. d'Estructura i Constituents de la Matèria, de la Universitat de Barcelona. E-mail: rafols@phys.chuo-u.ac.jp.

tals en la morfogènesi i una altra cosa és ser capaços de comprendre aquests processos. La dificultat rau en el fet que les interaccions de les cèl·lules entre elles i amb el medi són múltiples i d'efectes multiplicatius, de manera que semblen impossibles de tractar amb les eines de la ciència rigorosa: ens trobem davant del que s'anomena un *sistema complex* (Gell-Mann, 1995).

Les colònies de bacteris són un sistema complex i, no obstant això, susceptible de ser tractat i entès per la física estadística

Fins fa relativament pocs anys, davant d'un sistema complex, els físics sovint ens arronsàvem, ens donàvem d'entrada per vençuts. Es buscaven respostes simples per a problemes simples –i els altres casos es deixaven perquè uns quants enginyers, biòlegs, químics, etc., s'hi cremessin les celles. D'un temps ençà, la tendència sembla que s'ha invertit: el nombre de científics –sobretot de físics– que s'ha incorporat a l'estudi de sistemes complexos no ha fet més que augmentar. Tant és així que la paraula *complexitat* comença a fer por (a fer *pudor*, si em permeteu) perquè ja no se sap ben bé com s'ha de prendre o quin significat té. En tot cas, la característica comuna de tots aquests estudis (tant si es diuen sistemes complexos com autoorganitzats) és el seu interès pels fenòmens col·lectius que apareixen espontàniament en sistemes amb molts graus de llibertat, lluny de l'equilibri. La idea de fons és que la ciència que s'ha vingut fent fins ara, cartesiana i reduccionista, centrada en l'explicació del funcionament de les peces menudes i en situacions d'equilibri, sense canvis, deixava sense explicar justament fenòmens meravellosos de la vida quotidiana: qui no queda fascinat per les danses turbulentes que fa la llet dins del cafè?; qui no s'emocionaria d'entendre com de l'òvul fecundat en pot sortir un infant?; qui no voldria saber què s'expliquen els ocells migrants els uns als altres a les trobades que fan a la posta quan s'acaba l'estiu? En tots aquests fenòmens el repte és entendre com es formen espontàniament estructures –de vegades bellíssimes i inesperades– a partir d'un medi on d'entrada només teníem essencialment molts elements desordenats.

En el cas que ens ocupa, crec que tenim fonaments per afirmar que una colònia de bacteris és un *sistema complex adaptatiu*. *Complex* perquè cadascun dels elements que formen el sistema –els bacteris individuals– tenen molts graus de llibertat, i de tots aquests graus de llibertat n'ergeix un comportament col·lectiu que no és ni simple com un cristall, ni una tirallonga de propietats particulars; en aquest darrer cas tindríem un sistema més complicat que no pas complex. *Adaptiu* perquè els bacteris tenen certa capacitat per adaptar-se al medi. De totes maneres, cal dir que el nom no fa la cosa; que fer recerca amb un sistema complex adaptatiu no ens ha d'impedir d'intentar descriure –potser ingènuament– les estructures de les colònies de bacteris amb simplicitat.

Les colònies de bacteris tenen formes sorprenentment similars a estructures de creixement de sistemes no vius

Una de les descobertes felices del nostre estudi (Matsushita, 1990) és que algunes de les estructures que formen els bacteris s'assemblen inesperadament a estructures que es troben en experiments de creixement d'estructures en sistemes no vius, com ara en creixement de cristalls o de metalls per electrodeposició o en les ramificacions dels corrents elèctrics de les guspises o els llamps (Mas *et al.*, 1992). La pregunta salta sola: és cadascuna d'aquestes estructures el resultat de causes i efectes particulars o hi ha al darrere de totes uns principis universals? Si hi ha efectivament uns principis aplicables a diversos sistemes (i veurem que hi són), la recerca esdevé singularment profitosa. Des del punt de vista del biòleg, perquè es demostra que simples mecanismes físics poden ser decisius en la formació d'estructures pluricel·lulars (i això implica un canvi en la concepció de l'evolució de les espècies: no tot és herència i adaptació). Des del punt de vista de l'estudi de la formació d'estructures, perquè les colònies de bacteris són un terreny amb encara més graus de llibertat que molts sistemes no vius i s'hi poden trobar nous fenòmens no lineals. Des del punt de vista de l'estudi de sistemes complexos (que ha estat molt –massa– centrat en simulacions amb ordinador), perquè és un exemple de sistema experimental reproduïble on, a partir d'una multiplicitat d'interaccions locals (microscòpiques), n'ergeix una estructura col·lectiva (macroscòpica) amb un cert ordre i concert.

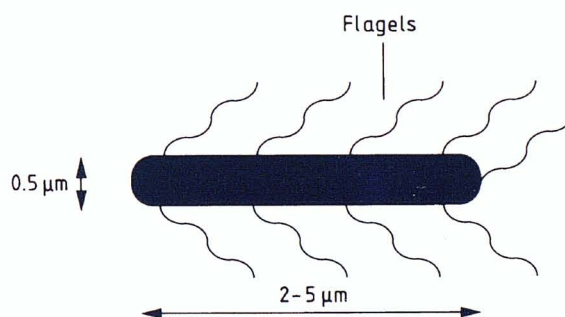


Figura 1: Dibuix esquemàtic del bacteri *Bacillus subtilis*

En aquest article presentaré els resultats que he obtingut durant els darrers anys el grup del professor M. Matsushita, del qual formo part des de fa un parell d'anys. Com veureu, hi ha moltes coses que encara no es poden entendre. Espero que les preguntes que queden obertes siguin tan estimulants com algunes de les respostes que hem anat trobant.

Un eixam de *Bacillus subtilis* lliscant sobre agar

El bacteri que utilitzem en aquests experiments s'anomena *Bacillus subtilis* (vegeu la figura 1). Es pot trobar

correntment als aliments o bé al sòl; no és nociu per als humans. Té forma de cilindre, amb un diàmetre entre $0,5$ i $1,0 \mu\text{m}$ i una longitud entre 2 i $5 \mu\text{m}$. Per moure's activament, el *Bacillus subtilis* disposa de dos recursos: (i) fonamentalment d'uns flagels que li permeten nedar en un medi líquid i lliscar en un medi semisòlid; (ii) la secreció d'un surfactant, una substància que redueix la tensió superficial de l'aigua i facilita, per tant, la penetració del bacteri a noves regions del medi en què es mou.

Estudiem les colònies de bacteris que es formen en un medi d'agar, una substància filamentosa que s'extreu de les algues i que, mesclada amb aigua en quantitats convenients, crea una gelatina per efecte de l'emmaranyament dels diminuts filaments. Perquè els bacteris puguin créixer sobre la superfície de l'agar, cal que a la dissolució inicial hi haguem afegit també una certa quantitat de sals (5 g/l de NaCl , 5 g/l de K_2HPO_4) i de nutrients, i que el medi sigui neutre (ajustem el pH a $7,1$ amb unes gotes de HCl). Com a nutrient escollim peptona, un preparat que inclou proteïnes, sucres, vitamines i tot el que faci falta per assegurar el creixement de les colònies, com qui diu una mena de *ranxo* per a bacteris.

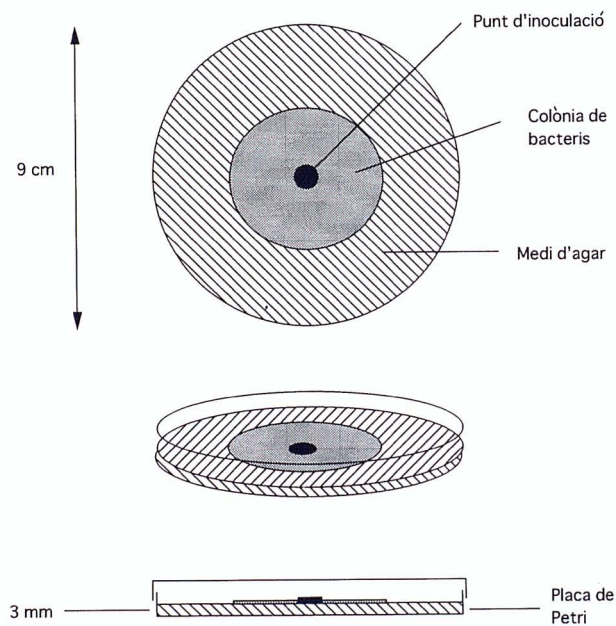


Figura 2: Dibuix esquemàtic d'una placa de Petri amb un medi d'agar i una colònia en procés de creixement. El petit disc al centre representa l'àrea on s'inocula la suspensió líquida de bacteris

El procediment experimental és el que segueix (vegeu la figura 2): (a) Dissolem en aigua una certa quantitat de sals, agar i peptona i n'ajustem el pH a $7,1$. (b) Esterilitzem la dissolució en una cambra d'alta pressió i temperatura (autoclau, a 121°C durant 15 minuts). (c)

Posem la dissolució en platets de vidre (les plaques de Petri, de 9 cm de \varnothing) fins que se solidifica i forma una gelatina de 3 mm de gruix. (d) Fem assecar la superfície de la gelatina durant dues hores en una incubadora a 50°C . (e) Inoculem una gota d'una suspensió de bacteris en medi líquid al centre del medi d'agar. (f) Dipositam la placa d'agar en una incubadora a 35°C i 90% d'humitat. Al cap de poques hores els milers de bacteris de la gota s'hauran reproduït repetides vegades fins a esdevenir uns quants milions i començaran a expandir-se per la superfície de l'agar. Unes hores o uns dies més tard, hauran colonitzat tota la placa.

Les estructures de les colònies han estat enregistrades amb fotografies i mitjançant la gravació en vídeo de tot el procés de creixement, fent ús d'una incubadora transparent. Observem el moviment dels bacteris individuals amb un microscopi invertit.

La diversitat de les formes

Com a físics volem fer una recerca quantitativa sobre com els canvis en les condicions del medi impliquen canvis (o no) en les formes amb què creixen les colònies. Tanmateix, en el sistema que estem estudiant, les condicions ambientals depenen de tants factors –temperatura, pH, humitat, etc.– que un estudi que volgués ser exhaustiu podria acabar ofegat de tanta diversitat. Intentem fer les coses simples i canviem només dos paràmetres: la concentració d'agar, C_a , i la concentració de nutrients (peptona), C_n . La resta de factors els mantindrem ben fixos per assegurar la reproductibilitat dels experiments. Una concentració més gran d'agar fa que el medi sigui més sòlid i que, per tant, els bacteris tinguin més dificultats per moure's. La concentració de nutrients facilita la bona vida dels bacteris: com més nutrients hi ha, més capacitat tenen els bacteris per reproduir-se i desplaçar-se. Les estructures estudiades són pràcticament bidimensionals. Les colònies estan formades per un nombre molt petit de capes de bacteris superposades sobre l'agar, de l'ordre de les $10 \mu\text{m}$. Els nutrients disposen de 3 mm de gruix per difondre's, mentre que en la direcció horitzontal tant els nutrients com els bacteris s'estenen sobre més de 5 cm . La direcció vertical, la tercera dimensió és, per tant, negligible i podem treballar amb la hipòtesi que el sistema és bidimensional.

La figura 3 presenta esquemàticament les diverses formes amb què creixen les colònies depenent de les concentracions d'agar i nutrients. Aquesta figura és el que s'anomena un *diagrama de fases morfològiques*. Les abscisses mostren l'invers de la concentració d'agar; a més agar, més sòlid és el medi, per la qual cosa la part esquerra del diagrama representa formes obtingudes en un medi més consistent, mentre que a la part dreta el medi és semisòlid, és tou. Les ordenades, preses en la concentració de nutrients en una escala logarítmica. Cal prendre's els valors numèrics de les coordenades amb una

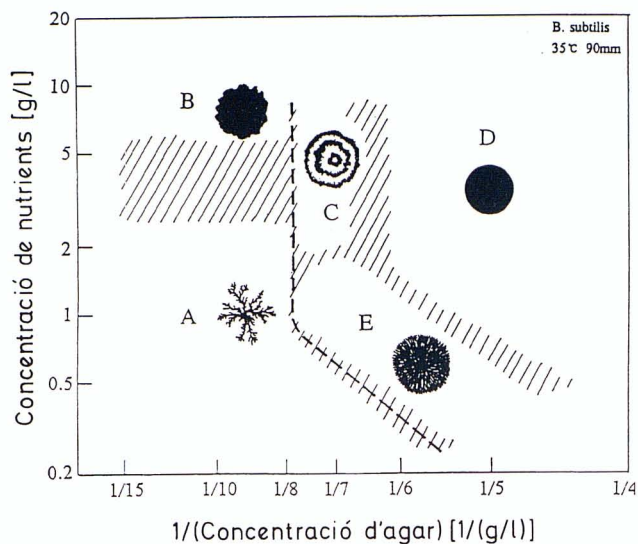


Figura 3: Diagrama de fases morfològiques de les colònies de *Bacillus subtilis* obtingut variant tant la concentració d'agar, C_a , com la concentració de nutrients, C_n . L'esquerra de les abscisses correspon a un medi sòlid; la part dreta, a un medi semisòlid. La part superior de les ordenades correspon a un medi ric en nutrients, mentre que la part inferior assenyala un medi pobre

bona dosi de relativitat; les fronteres entre les diverses fases morfològiques no estan gens ben definides, tant per errors experimentals en el control d'altres paràmetres que mantenim constants (com ara la temperatura), com per la mateixa naturalesa heterogènia dels bacteris (és a dir, perquè no tots els *Bacillus subtilis* que utilitzem són exactament iguals).

De totes maneres, lluny de les zones frontereres, les diverses morfologies són absolutament reproduïbles i distingibles, la qual cosa ens permet classificar-les en cinc tipus de morfologies, etiquetades amb les lletres A-E a la figura 3 i breument presentades a la taula 1. A les properes seccions descriurem en detall cadascuna de les morfologies i ens preguntarem per què els canvis quantitativs en les condicions ambientals determinen formes de creixement dràsticament diferents.

Un floc de neu de bacteris

Mireu la figura 4a. No, és veritat, no és ben bé com un floc de neu. Però s'hi assembla prou i em concedireu, almenys, que té, com el floc de neu, una força estètica vivíssima. És la mena de colònia de bacteris que es forma a la regió A del diagrama de fases, quan les condicions del medi són molt adverses, quan hi ha molt pocs nutrients i l'agar és tan sòlid que els bacteris no poden moure-s'hi activament. També s'assembla a una planta de fullam infinit, a un hipotètic pulmó circular o a un corall. Algú pensarà que una forma tan capriciosa només

pot ser fruit d'un procés de milions d'anys d'adaptació sàviament escrit al vell llibre del codi genètic. S'equivoca de mig a mig. El procés que fa créixer aquesta colònia és prodigiosament simple.

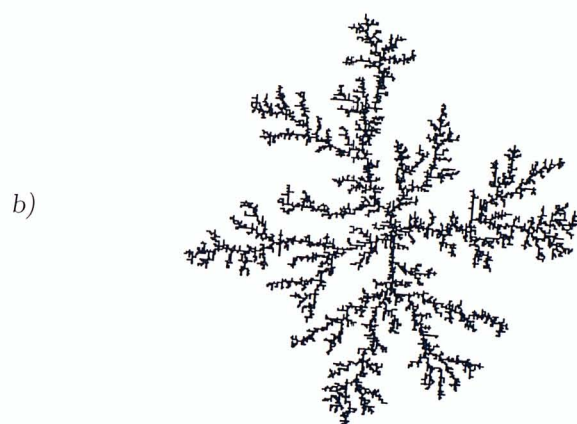
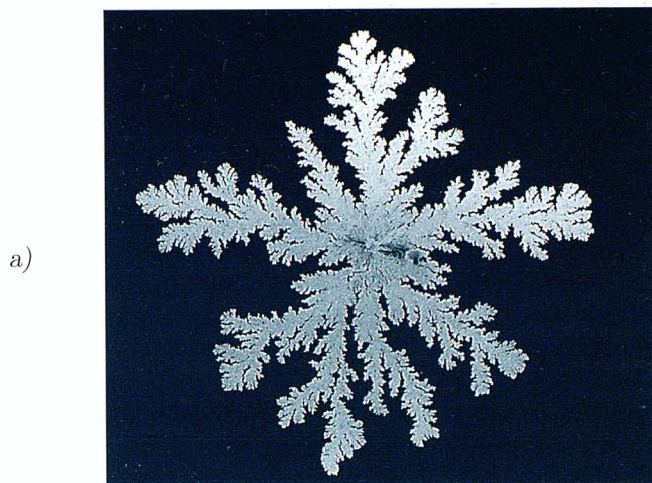


Figura 4: a) Colònia de *Bacillus subtilis* en un medi pobre en nutrients i molt sòlid incubada durant un mes a 35°C en plaques d'agar de $C_a = 10 \text{ g/l}$ i $C_n = 1 \text{ g/l}$. b) Exemple d'estructura obtinguda per simulació d'ordinador d'un model d'agregació limitada per difusió (DLA), amb 10^4 partícules

Quan observem la colònia al microscopi, veiem que els bacteris no presenten moviment actiu. Consumeixen els nutrients que els arriben allà on es troben i quan poden (necessiten nutrients per fer-ho) es reproduïxen per divisió cel·lular. Com que la concentració de nutrients és molt baixa, els aliments s'exhaureixen de seguida prop d'on hi ha bacteris. Per continuar reproduint-se, els bacteris han d'esperar que els arribin nous nutrients. I com arriben els nous nutrients? Per simple difusió en l'agar: de la mateixa manera que la tinta xinesa es difon en l'aigua, els nutrients es difonen per l'agar fins que topen amb un bacteri que se'ls menja i creix. Sembla, doncs, que el mecanisme fonamental que regeix en aquesta morfologia és la difusió dels nutrients. El creixe-

Regió	Solidesa del medi	Conc. de nutrients	Temps de creixement	Mobilitat	Característiques de l'estructura	Mecanisme principal
A	Sòlid	Pobre	30-40 dies	Passiva	Brançatge autosimilar Apantallament	Agregació limitada per difusió (DLA)
B	Sòlid	Ric	5-7 dies	Passiva	Disc compacte Alta densitat de bacteris	Divisió cel·lular
C	Menys sòlid	Ric	2 dies	Activa i passiva	Formació d'anells Creixement periòdic	Desconegut
D	Semi-sòlid	Ric	1 dia	Activa	Disc d'expansió homogènia Baixa densitat de bacteris	Difusió activa de bacteris
E	Semi-sòlid	Pobre	2 dies	Activa	Brançatge dens i simètric (/DBM) Branques d'amplada fixa	Desconegut

Taula 1: Quadre esquemàtic de les característiques de les diverses morfologies

ment és lentíssim; calen tres o quatre setmanes perquè es formi una colònia de 5 cm de diàmetre com la de la fotografia. D'altra banda, l'anàlisi matemàtica de l'estructura revela una propietat singular: la colònia és autosimilar, és una estructura fractal. Això significa que si tallem una branqueta d'un branca de la colònia i la comparem amb la branca sencera inicial, veiem exactament el mateix però a escala més petita. I si tallem una branqueta de la branqueta succeeix el mateix. La mateixa estructura es repeteix sobre un ampli rang d'escales de longitud: percebem la mateixa forma tant si observem una branqueta d'un mil·límetre com si n'observem una de cent. Durant els anys vuitanta hom va adonar-se que aquesta mena d'estructures autosimilars, els fractals, són molt més comunes en la natura del que hom podria imaginar-se (Ben-Jacob, 1994).

Doncs bé, sabem que el creixement d'aquesta morfologia és regit per la difusió dels nutrients i som capaços de fer una descripció matemàtica compacta de la forma pel fet que és fractal. Serem capaços de fer una descripció rigorosa de la dinàmica del creixement? Els processos de difusió han estat molt estudiats i se sap que es descriuen amb una simple equació (2a llei de Fick):

$$\frac{\partial n}{\partial t} + D_n \nabla^2 n = 0, \quad (1)$$

on n és la densitat de nutrients i D_n és el coeficient de difusió dels nutrients. Com que el procés és lentíssim, podem suposar que els canvis temporals són negligibles ($\partial n / \partial t = 0$, l'aproximació quasiestàtica) i reduir el problema a una equació de Laplace:

$$\nabla^2 n = 0. \quad (2)$$

Fins aquí tot és d'una senzillesa aclaparadora. I tanmateix no s'ha aconseguit resoldre analíticament l'equació de Laplace, encara que sí mitjançant tècniques numèriques, per tal que en derivin estructures com la de la figura 4a. Això és degut a la complexitat de les condicions de contorn.

Davant de la impotència de la matemàtica tradicional, el següent pas és intentar entendre la dinàmica del creixement amb simulacions per ordinador. Imaginem que tenim un gran tauler d'escacs. Al centre hi fixem una partícula (fem el model universal parlant de partícules en general i no únicament de nutrients). Després posem una altra partícula en qualsevol casella dels límits laterals del tauler i li fem fer un passeig aleatori. Un *passeig aleatori* (un *random walk*) significa que la partícula es mou a l'atzar. Tirem dues monedes a l'aire: si és cara-cara es mou una casella cap al nord; si és creu-creu cap al sud; si surt cara-creu va cap a l'oest i amb creu-cara avança vers l'est. (Això és el que es coneix per *moviment brownià*, que és més o menys el que succeeix a nivell microscòpic quan tenim un procés de difusió com el d'una gota de tinta en aigua.) Al cap d'un estona, la partícula que passeja aleatòriament topa amb la partícula fixa al centre del tauler. Després de la topada amb la partícula fixa, s'hi queda enganxada i passa a formar part del nucli central. Aleshores posem una tercera partícula a passejar fins que topa amb el nucli i s'hi agrega. I repetim el procés una vegada i una altra, de manera que el nucli central va creixent per agregació. Aquest model s'anomena agregació limitada per difusió o DLA (*Diffusion-Limited Aggregation*). El model DLA consisteix bàsicament en dos processos: (i) el moviment brownià de les partícules, (ii) el procés irreversible d'ancorament de les partícules al nucli central.

La figura 4b mostra una estructura obtinguda per simulació de DLA. A part de ser molt similar a l'estructura de la colònia experimental de la figura 4a, presenta una mateixa dimensió fractal, $D \simeq 1,71$. La característica principal de la regió A, el que la fa créixer en branques autosimilars, és l'*efecte d'apantallament*. Es podria pensar que l'agregació per atzar dóna lloc a un nucli central circular. En els primers estadis de creixement així és: observem una circumferència de traç irregular. Però de mica en mica, el traç de la circumferència esdevé més i més irregular fins que apareixen branques. Per què? Doncs perquè les parts d'estruc-

tura que sobresurten cap a l'exterior tenen més probabilitat de rebre una nova partícula que no pas les parts interiors. A la llarga les branques exteriors fan com de pantalla, i impedeixen que les branques interiors rebin noves partícules, amb la qual cosa se n'atura el creixement. Aquest efecte es pot observar a la figura 5. A la figura 6 podem veure que l'apantallament també pot ser produït per una colònia veïna.

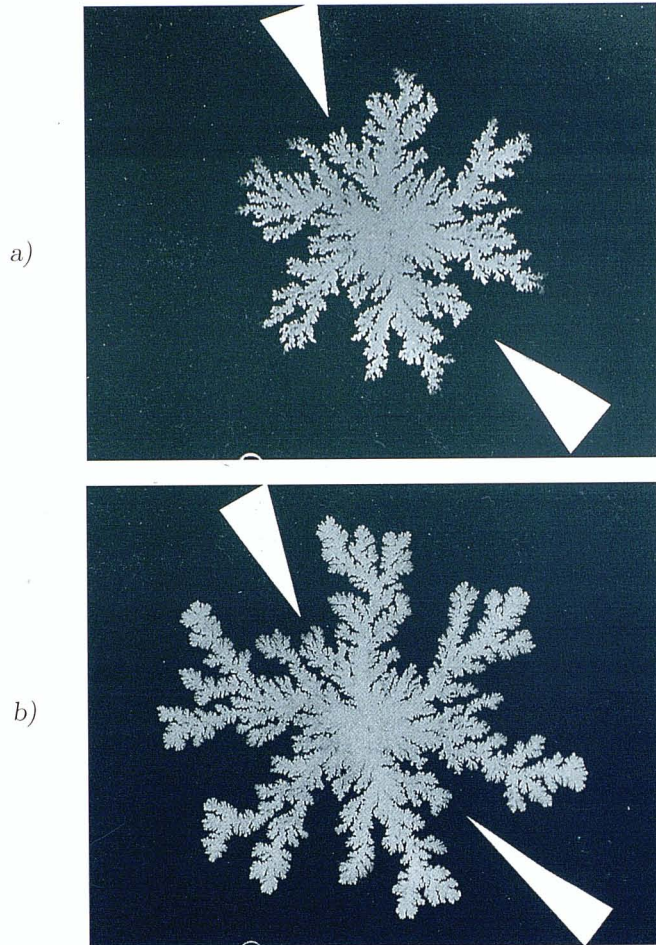


Figura 5: Creixement d'una colònia a la regió A (DLA): a) al cap de 12 dies d'inoculació i b) al cap de 35 dies. $C_a = 10$ g/l i $C_n = 1$ g/l. Fixeu-vos que les branques interiors (com les que senyalem amb fletxes) gairebé no presenten cap mena de creixement a causa de l'efecte d'apantallament

La gràcia d'aquest model és que, malgrat la seva ingenuïtat, pot explicar no només la formació de colònies de bacteris en condicions adverses, sinó tota una sèrie de fenòmens de creixement aparentment llunyans i inconexos, com ara creixement dendrític de cristalls (flocs de neu i similars), electrodeposició química (deposició de partícules sobre un elèctrode –metall– a causa d'una reacció electroquímica –vegeu Mas *et al.*, 1992– o digitació viscosa (*viscous fingering*, estructures que apareixen quan s'injecta a pressió un líquid o gas no miscible en un altre líquid de viscositat diferent).

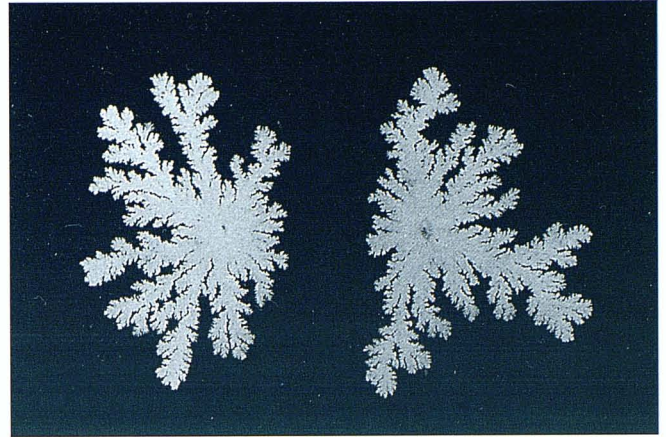


Figura 6: Dues colònies veïnes inoculades simultàniament i incubades durant un mes. $C_a = 10$ g/l i $C_n = 1$ g/l. A la zona central entre les colònies, els nutrients s'exhaureixen aviat, per la qual cosa gairebé no es produeix creixement. El fenomen és anàleg a la repulsió elèctrica –que també és governada per l'equació de Laplace

El disc compacte

A mesura que augmentem la concentració de nutrients, C_n , tot mantenint a nivells alts la concentració d'agar, observem que les estructures que es formen presenten branques més i més gruixudes, fins que les diverses branques es fusionen i formen el disc compacte característic de la regió B (vegeu la figura 7). El creixement és molt més ràpid que a la regió A (colonitza tot l'agar en menys d'una setmana), però un cop d'ull al microscopi ens confirma que els bacteris continuen sense moure's activament, ja que el medi és molt sòlid. La colònia avança essencialment a causa de la reproducció.

Si a la regió A dèiem que la difusió dels nutrients governava el creixement, a la regió B és la reacció dels bacteris la que el limita. Efectivament, si hi ha molts nutrients, el temps τ_n que el bacteri ha d'esperar fins que li arriben els nutrients necessaris per a la reproducció és molt més petit que el temps τ_b que el bacteri necessita per dur a terme el procés de reproducció ($\tau_n \ll \tau_b$). Hi ha tants nutrients que el bacteri els pot consumir sense haver d'esperar. És, per tant, la capacitat de reacció dels bacteris la que limita el creixement (figura 7a), i com que la colònia creix només per acumulació lateral, l'estructura és avorridament homogènia i circular. La velocitat de creixement sí que vindrà donada en aquest cas pel metabolisme del bacteri.

Si disminuïm una mica la concentració dels nutrients, comencen a aparèixer branques gruixudes (figura 7c). Per a distàncies curtes, els nutrients triguen menys a arribar als bacteris que no pas el temps que els bacteris necessiten per reproduir-se ($\tau_n < \tau_b$) i el creixement encara és homogeni i regit pel temps de divisió cel·lular. Però per a distàncies més llargues, succeeix al contrari

($\tau_n > \tau_b$) i el creixement passa a ser limitat pel temps de difusió dels nutrients. És a dir, que en una mateixa colònia a escales petites (més petites que el gruix d'una branca) hi domina el procés de reacció dels bacteris, mentre que a escales més grans hi domina el procés de difusió dels nutrients.

En disminuir encara més la concentració de nutrients, recuperem l'estructura descrita a la regió A, on tenim branques de totes les mides.

cosa confirma que les morfologies de les regions C, D i E són fruit del moviment actiu.

La morfologia més simple de totes és la que s'observa per a altes concentracions de nutrients ($2 \text{ g/l} < C_n < 25 \text{ g/l}$) i baixes concentracions d'agar ($4 \text{ g/l} < C_a < 6 \text{ g/l}$), a la regió D. La colònia creix com un disc expansiu, un cercle de traç regular que es va fent més i més gran (vegeu la figura 8a). És una expansió homogènia que colonitza tota la placa de Petri en menys d'un dia. El

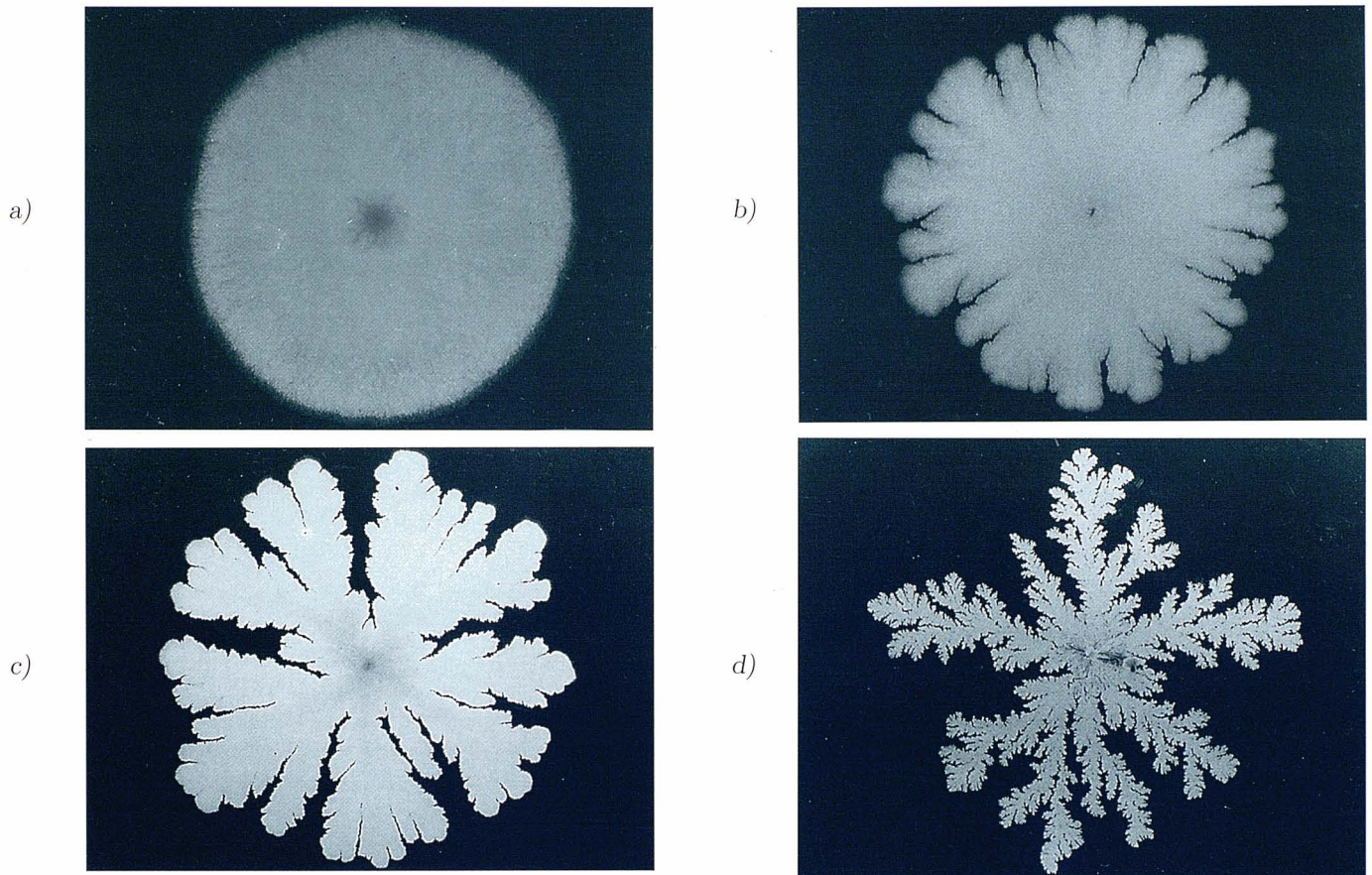


Figura 7: Diverses colònies en un medi sòlid de més a menys nutrients (a-d). S'observa una evolució progressiva des d'una estructura de disc compacte (regió B) cap a una estructura amb brancatge remissiu d'un procés d'agregació limitada per difusió (DLA, regió A). a) $C_a = 10 \text{ g/l}$ i $C_n = 20 \text{ g/l}$. b) $C_a = 10 \text{ g/l}$ i $C_n = 8 \text{ g/l}$. c) $C_a = 10 \text{ g/l}$ i $C_n = 2 \text{ g/l}$. d) $C_a = 10 \text{ g/l}$ i $C_n = 1 \text{ g/l}$

Bacteris en moviment

Fins ara hem observat les colònies en un medi tan sòlid que no permetia el moviment actiu dels bacteris. En disminuir la concentració d'agar, arriba un punt en què els bacteris són capaços de moure's per si mateixos, individualment. Això té com a primera conseqüència un increment sobtat en la velocitat de creixement de les colònies: per $C_a < 8 \text{ g/l}$ els bacteris colonitzen tot l'agar en menys de dos dies, enfront de la setmana sencera o les diverses setmanes que necessitaven en les regions A i B, de medi molt sòlid. Experiments amb mutants sense flagels han donat lloc únicament a colònies de tipus DLA (regió A) i disc compacte (regió B), la qual

procés té dos estadis. Primer hi ha un període d'incubació durant el qual la concentració de bacteris augmenta per divisió cel·lular només a la petita regió d'inoculació. Després els bacteris comencen a bellugar-se activament en un moviment essencialment brownià, com un passeig aleatori. A la figura 8b podem observar els bacteris movent-se dins la colònia. En tot cas no és un passeig aleatori normal (isòtrop) perquè els bacteris tenen més dificultats per avançar cap a les zones d'agar que encara no han estat colonitzades (vegeu la figura 8c). Malgrat això, aquest procés de creixement pot ser entès com una simple difusió dels bacteris, amb la diferència que així com en una difusió de tinta en aigua la quantitat de tinta es manté constant, els bacteris es van

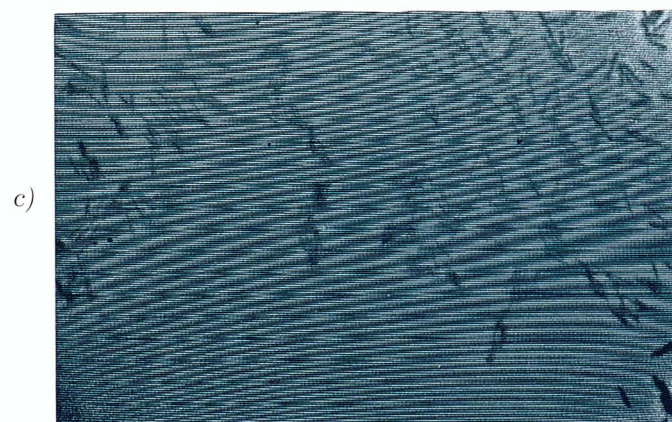
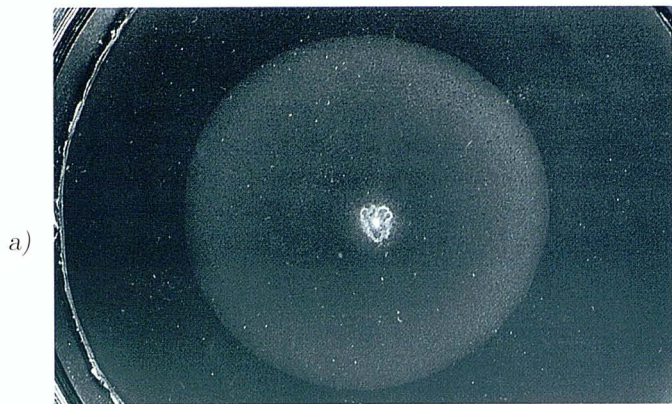


Figura 8: a) Disc d'expansió homogènia (regió D). $C_a = 5$ g/l i $C_n = 10$ g/l. b) Imatge microscòpica dels bacteris en un punt interior en una colònia de la regió D. c) Detall de bacteris en el front de creixement de la mateixa colònia

reproduint a mesura que avancen i el seu nombre va augmentant. Això dóna lloc a una difusió molt més ràpida, amb molta més capacitat expansiva.

Colònies de brancatge dens

Mantenint a nivells baixos la concentració d'agar però disminuint la concentració de nutrients fins a nivells infe-

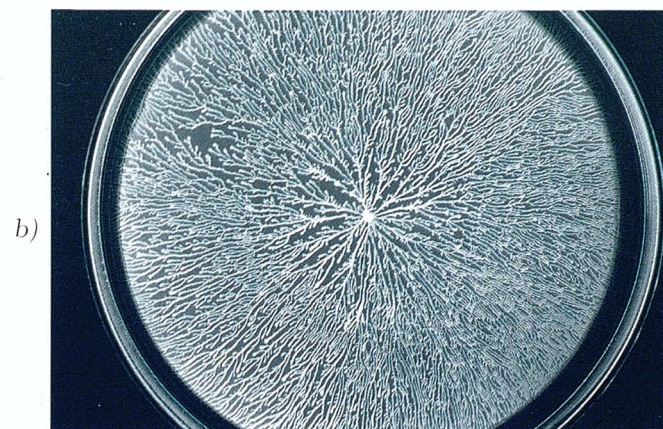
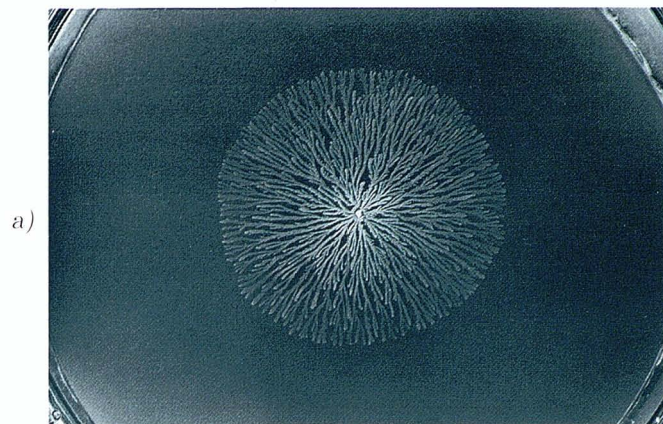


Figura 9: Colònia de dens brancatge (DBM o morfologia de ramificació densa, regió E) a) Al cap de poques hores. $C_a = 5$ g/l i $C_n = 0,5$ g/l. b) Després de colonitzar tota la superfície. $C_a = 6,5$ g/l i $C_n = 0,5$ g/l

riors a 1 g/l (regió E), s'obté el que s'anomena la morfologia de ramificació densa (*Dense Branching Morphology*) o DBM, una colònia que creix tot formant un brancatge dens (figura 9). La característica principal d'aquesta estructura és aquest brancatge que colonitza tot l'espai. Les branques són llargues i estirades i presenten moltes bifurcacions que sovint no arriben a créixer gaire perquè els ho impedeixen altres branques. D'un cop d'ull és possible adonar-se a més, que, fixades les condicions, el gruix de les branques es manté constant dins d'una mateixa estructura (en contrast amb la regió A, on teníem branques de totes les mides).

A nivell microscòpic s'observa que, igual que en l'expansió homogènia de la regió D, els bacteris presenten un moviment actiu i individual, però que ara s'accentuen les dificultats que troben per accedir a la superfície de l'agar que encara no ha estat colonitzada. D'altra banda, havíem observat que a la regió D, rica en nutrients, el front de creixement (la interfície de la colònia) era

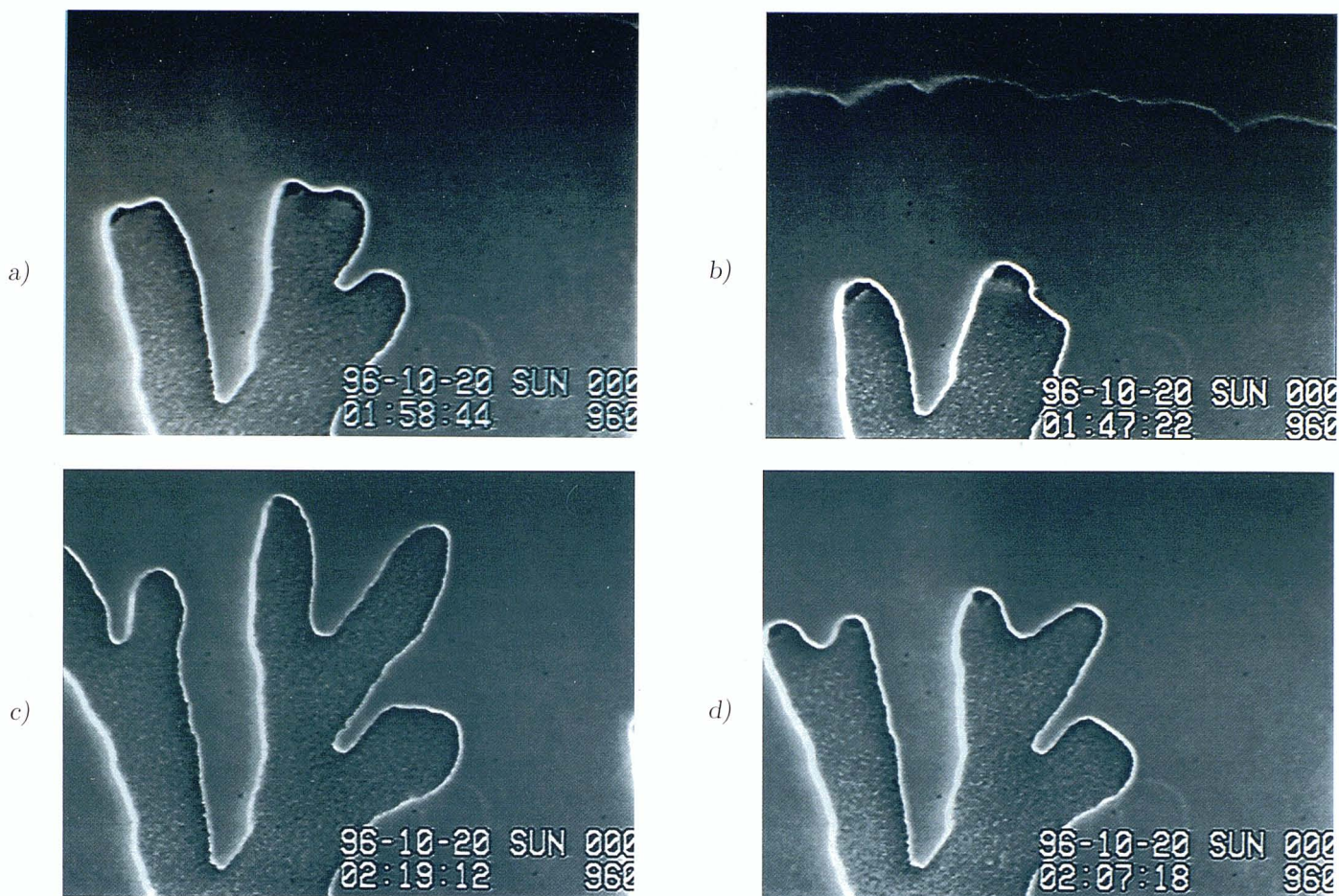


Figura 10: Bifurcació del front de creixement en una colònia de brancatge dens (regió E). $C_a = 6,5$ g/l i $C_n = 0,5$ g/l. Entre imatges consecutives (a-d) hi ha uns deu minuts d'interval. L'ample de la fotografia correspon a uns 2 mm

circular i estava poc definit (figura 8c). En canvi, a la regió E, pobra en nutrients, el front de la colònia queda definit per una petita acumulació de bacteris que formen una mena de mur, i que es va obrint per bifurcació en diverses branques (*tip splitting*) a mesura que avança. Un exemple del procés de bifurcació es mostra a la figura 10a.

Tot i que morfologies de ramificació densa (DBM) també han estat observades en molts altres sistemes no vius (com els ja citats abans d'electrodeposició i digitació viscosa), en l'estadi actual de recerca no entenem encara quins són els mecanismes que generen el brancatge dens en colònies de bacteris. L'anàlisi de les estructures experimentals revela que l'amplada de les branques de la colònia augmenta a mesura que disminueix la concentració de nutrients. El mateix, però, succeeix respecte a l'espai entre les diverses branques, per la qual cosa el quocient entre el gruix d'una branca i l'espai entre branques és independent de la concentració de nutrients.

Una de les hipòtesis amb què treballem és que el gruix del brancatge vingui determinat per la tensió superficial entre la colònia i l'aigua. Com es pot observar a la figura 10a, una mica avançada al front de bacteris s'aprecia una interfície més tènue. Creiem que està formada per substàncies secretades pels bacteris. Entre aquestes sa-

bem que hi ha un surfactant que disminueix la tensió superficial de l'aigua i facilita l'avanç dels bacteris. La idea és que per poca concentració de nutrients, hi ha menys densitat de bacteris, menys secreció de surfactant i, en conseqüència, la tensió superficial és més alta. Això es manifesta en unes branques més gruixudes. Una altra hipòtesi que explicaria la morfologia de brancatge dens és la difusió i l'exhauriment dels nutrients, com veurem en el models de reacció-difusió que presentarem més endavant.

L'enigma del anells

Per a concentracions d'agar intermèdies (7 g/l $< C_a < 8$ g/l) i altes concentracions de nutrients (5 g/l $< C_n < 25$ g/l), a la regió C, s'obtenen colònies circulars amb anells (vegeu la figura 11). Els anells reflecteixen la dinàmica periòdica del creixement: l'estructura creix com un disc, s'atura, augmenta la densitat al front –la qual cosa forma l'anell–, torna a créixer com a disc, es torna a aturar i així repetidament.

A nivell microscòpic observem el comportament següent (vegeu la figura 12). Primerament, igual que en les colònies de brancatge dens (regió E), els pocs milers de bacteris inoculats al centre realitzen successives divisions cel·lulars fins que, assolida una certa densitat,

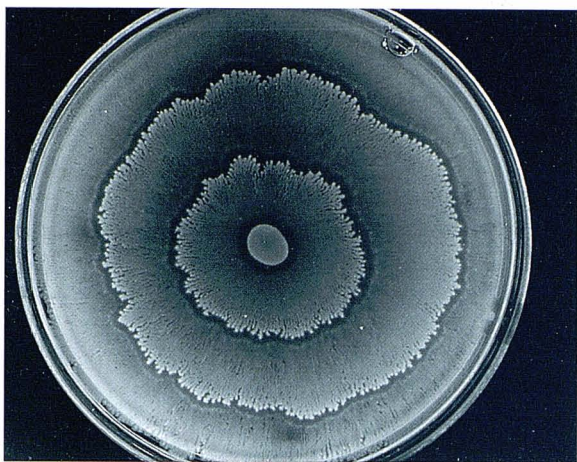


Figura 11: Imatge d'una estructura d'anells (regió C). $C_a = 8 \text{ g/l}$ i $C_n = 25 \text{ g/l}$. El procés de creixement és periòdic: la colònia s'expandeix circularment durant mig període, s'atura mig període, es torna a expandir i repeteix aquest comportament. Les causes de la periodicitat són desconegudes

comencen a créixer en dits o branques formades per bacteris que es mouen activament. La diferència és que al principi el moviment dins les branques és molt actiu i després, en canvi, els bacteris es queden literalment *clavats* i el creixement de les branques s'atura en sec (vegeu la figura 12a). Els bacteris perden la capacitat de moure's individualment per raons que se'ns escapen. En aquest estadi es produeix una consolidació de la colònia. Tot i que no hi ha moviment, el procés de divisió cel·lular continua i augmenta la densitat –el comportament és similar a la regió B, on la colònia avança passivament (vegeu la figura 12b i 12c). El cas és que al cap d'unes hores, apareixen de nou bacteris individuals amb mobilitat i es formen altra vegada branques que fan créixer ràpidament la colònia (vegeu la figura 12d i 12e). I el procés es repeteix una i altra vegada: la colònia avança, s'atura, es consolida i avança de nou.

Resultats experimentals preliminars indiquen que una disminució en la concentració de nutrients sovint té com a resultat uns anells més irregulars i un creixement més inestable. Aquesta mena de dependència es pot apreciar a la figura 13. Tanmateix, sembla que ni el temps de creixement de les branques, ni el temps de consolidació no depenen de la concentració de nutrients o d'agar. És a dir que el període d'aquesta dinàmica oscil·latòria està fixat. Es pot argumentar que, sent així, la periodicitat podria ser deguda a alguna mena de relloctge biològic, relacionat amb el metabolisme particular del *Bacillus subtilis*. Fins i tot si assumíssim aquesta hipòtesi com a vàlida, quedaria per explicar com és que el "relloctge" pot fer coordinar els milions de bacteris que formen el front de la colònia i que tenen edats diferents.

Es desconeix, doncs, quin és el mecanisme que genera aquesta dinàmica periòdica. Es tracta del fenomen

menys entès de tot el creixement de colònies del *Bacillus subtilis*. La gran influència que té l'element temps en la formació d'aquesta estructura d'anells fa que sigui una de les més interessants. Un altre bacteri que ha estat profusament estudiat, el *Proteus mirabilis*, presenta la mateixa mena de comportament periòdic que dona lloc a la formació d'anells. Tampoc en aquest altre cas s'ha tret l'entrellat del que podríem anomenar l'*enigma dels anells*.

Una descripció matemàtica i unificada?

Fins aquí he anat presentant les diverses estructures que s'observen en el cultiu de *Bacillus subtilis* i he anat explicant més o menys peregrinament els diversos mecanismes que les poden generar. Estic convençut, però, que a més d'un i a més deu, tot plegat els ha fet la impressió de ser un estudi molt especulatiu, poc fonamentat, una mica bufanúvols, una recerca, en fi, més aviat de pa sucat amb oli. Ens mata –o ens redimeix– el virus del rigor. Els biòlegs demanen rigor: volen una descripció detallada dels processos químics i genètics que donen lloc a la diversitat de morfologies. Els físics exigeixen rigor: volen una relació matemàtica i unificada entre els bacteris i el déu geomètra que ens parla en equacions.

Noaltres pensem que la descripció del detall –reduccionista– dels processos químics i la genètica implicada no pot explicar les diverses morfologies. Dit això, i malgrat que exercim de físics, també hem de tenir la humilitat de suposar que cap conjunt reduït d'equacions serà capaç de reproduir amb pèls i senyals totes les estructures que ens ofereixen els experiments. No cal conèixer tota la bioquímica per entendre les estructures, però en alguna ocasió un procés bioquímic determinat pot ser decisiu en la selecció de l'estructura particular en què creix la colònia, i més sovint encara processos secundaris poden matisar les morfologies que es creen a causa del mecanisme de creixement principal.

L'altra gran qüestió és la possibilitat o no de descriure tota la diversitat de morfologies amb un conjunt reduït d'equacions. Ningú no discuteix que es pugui descriure una determinada morfologia amb un parell d'equacions (una altra cosa és que tal descripció tingui res a veure amb processos reals). Però que un parell d'equacions expliquin formes tan diverses com el floc de neu de bacteris (regió A) i el disc d'expansió homogènia (regió D) sembla més discutible.

En aquesta secció veurem que, invocant simples processos de difusió i reacció i fent atenció a quatre processos de natura estrictament biològica, es poden reproduir grosso modo les diverses estructures de les colònies de *Bacillus subtilis*. El marc matemàtic que s'utilitza és el d'una dinàmica de població. La notació és la següent:

$n = n(\vec{r}, t)$: Densitat de nutrients en el punt \vec{r} a l'instant t .

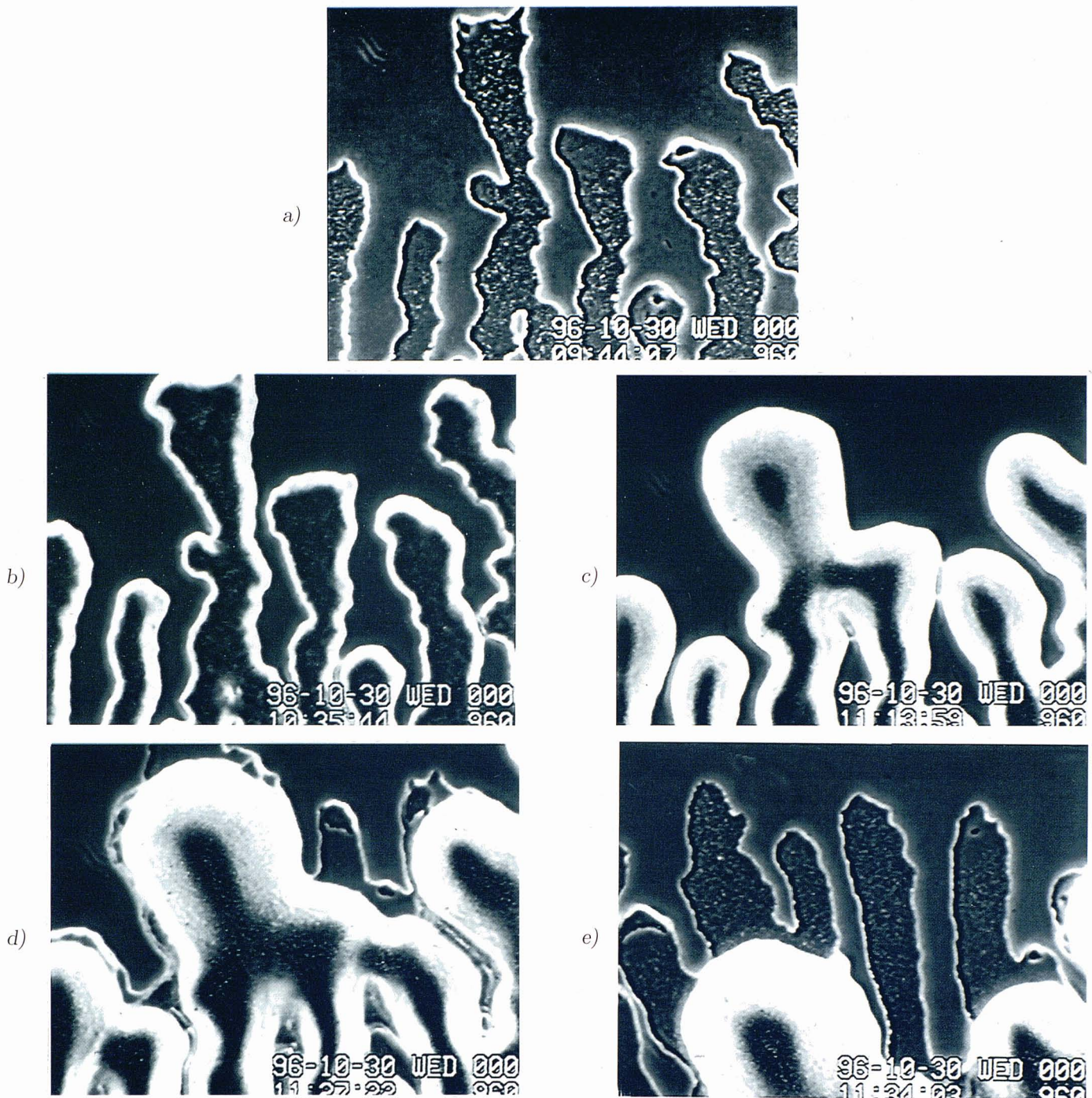


Figura 12: Observació microscòpica d'un procés de consolidació en l'estructura d'anells, regió C. $C_a = 7,6 \text{ g/l}$ i $C_n = 20 \text{ g/l}$. L'amplada de cada fotografia correspon a uns 2 mm. $C_a = 7,6 \text{ g/l}$ i $C_n = 20 \text{ g/l}$. a) Imatge del moment en què els dits o branques aturen el seu creixement. b) Procés de consolidació. La colònia no avança gairebé gens però la densitat de bacteris augmenta. c) Situació de les branques pocs minuts abans que tornin a aparèixer bacteris amb moviment actiu. d) Es formen noves branques de bacteris que es mouen activament. e) En deu minuts la colònia ha conquerit més espai que en l'hora i mitja anterior

$b = b(\vec{r}, t)$: Densitat de bacteris actius en el punt \vec{r} a l'instant t . Anomenem *bacteris actius* els que són capaços de reproduir-se i de moure's activament.

D_n : Coeficient de difusió dels nutrients. Podem suposar que no depèn ni de la concentració de nutrients, ni de la concentració de bacteris.

$D_b(n, b)$: Coeficient de difusió dels bacteris.

En aquest cas sí que podria molt ben ser que tingués una dependència de n o b . Experimentalment sabem que augmenta a mesura que disminueix la concentració d'agar, és a dir, que $D_b \sim C_a^{-1}$.

$f(n, b)$: Velocitat de consum de nutrients.

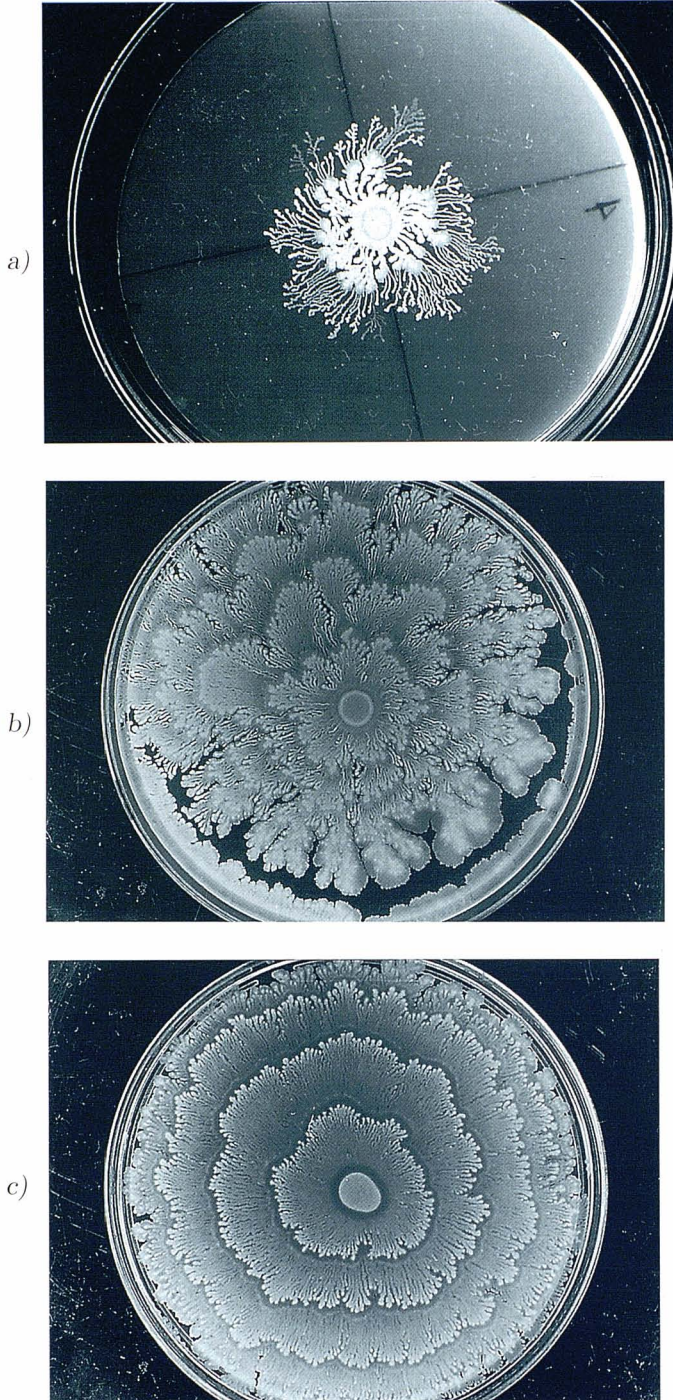


Figura 13: L'estructura d'anells (regió C) per concentracions decreixents de nutrients de (a) a (c). Es pot observar que els anells esdevenen cada vegada més irregulars. a) $C_a = 8$ g/l i $C_n = 20$ g/l. b) $C_a = 8$ g/l i $C_n = 10$ g/l. c) $C_a = 8$ g/l i $C_n = 5$ g/l

θ : Coeficient que indica com el consum de nutrients, $f(n, b)$, repercuteix en un augment de la densitat de bacteris a causa de la reproducció.

$a(n, b)$: Paràmetre que descriu la probabilitat que un bacteri actiu esdevingui inactiu per efecte de les condicions ambientals.

Parlem d'equacions de reacció-difusió perquè (i) d'una banda hi ha el simple procés de difusió en el medi de cadascun dels components del sistema (nutrients i bacteris); (ii) de l'altra, hi ha la reacció que un component causa sobre l'altre. La idea fonamental és que les variables involucrades s'influencien fortament l'una a l'altra. Efectivament, en el nostre cas la densitat de nutrients i la de bacteris estan estretament lligades. Una densitat de nutrients alta provocarà un ràpid creixement del nombre de bacteris; una alta densitat de bacteris farà que la quantitat de nutrients caigui en picat; etcètera. Es diu que les equacions estan *acobrades*. Això ho expressem amb equacions de la manera següent:

Canvi densitat nutrients = difusió – consum

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D_n \nabla^2 n - f(n, b) \quad (3)$$

Canvi densitat bacteris actius = difusió + reproducció – transformació en bacteri inactiu

$$\frac{\partial b}{\partial t} = \nabla(D_b(n, b)\nabla b) + \theta f(n, b) - a(n, b)b \quad (4)$$

La hipòtesi forta és que dins del marc teòric de processos de difusió-reacció representat per aquestes dues equacions es pot explicar qualitativament i reproduir escadusserament el diagrama de fases de la figura 3. El pas al buit –l'acte de fe– és creure que només amb la densitat de bacteris, la densitat de nutrients, les seves difusions i la seva interacció podem descriure un procés en el qual hi ha en joc un reguitzell de reaccions químiques i un doll d'informació genètica.

Les hipòtesis, diguem-ne *dèbils*, es refereixen a la forma particular que prenen les funcions $f(n, b)$, $D_b(n, b)$ i $a(n, b)$. Jugant amb aquestes funcions, s'han desenvolupat diverses temptatives que han tingut cert èxit a reproduir estructures particulars. La que presentaré aquí és deguda a M. Mimura i té el mèrit especial d'aconseguir una descripció unificada. Correspon a suposar que la difusió dels bacteris és constant (que es difonen com la tinta, per entendre'ns), que la velocitat de consum de nutrients depèn del producte de les concentracions de bacteris i nutrients, $f(n, b) = \kappa nb$, i que la transformació dels bacteris actius en inactius disminueix quan augmenta la concentració de nutrients o la concentració de bacteris, $a(n, b) = a_0/(\alpha + n)(\beta + b)$. Cal admetre que aquestes hipòtesis no tenen unes bases experimentals sòlides; ara per ara, en el millor dels casos només en tenim indicis.

Aquest és l'aspecte final que tenen les equacions:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = D_c \nabla^2 n - \kappa nb \quad (5)$$

$$\frac{\partial b}{\partial t} = D_b \nabla^2 b + \theta \kappa nb - a_0 b / (\alpha + n)(\beta + b). \quad (6)$$

Abans de resoldre-les, ens podríem preguntar si són coherents amb els mecanismes de creixement de les morfologies que entenem. Comencen per la regió A, on sabem que el procés d'agregació limitada per difusió és governat per una equació de tipus $\partial n/\partial t = \nabla^2 n$. Intentem arribar a la mateixa conclusió partint de les equacions 5 i 6. En la regió A, la concentració de nutrients és mínima, la qual cosa farà que la concentració de bacteris també ho sigui. Sent així, podem menysprear el terme $\kappa n b$ de l'equació 5, i retrobar el resultat ja conegut d'abans. De la mateixa manera podem deduir de les equacions 5 i 6 un comportament d'expansió homogènia per a la regió D, amb un coeficient de difusió de bacteris, D_b , molt gran i una concentració de nutrients pràcticament constant.

Passem a les solucions. Les condicions inicials que s'imposen són anàlogues a les dels experiments. Estableixen una distribució uniforme de nutrients, $n(\vec{r}, 0) = n_0$, i una distribució puntual de bacteris actius, $b(\vec{r}, 0) = b_0(\vec{r})$, cosa que correspondria al punt d'inoculació. Es resolten les equacions acoblades (numèricament, és clar) per a diversos valors de n_0 i D_b . El paràmetre n_0 fa el paper de C_n , la concentració de nutrients experimental; D_b , el coeficient de difusió dels bacteris, ja hem comentat que experimentalment disminueix quan augmenta la concentració d'agar C_a . Els resultats obtinguts es mostren a la figura 14. Per a la figura 14b, D_b deixa de ser constant i pren una forma $D_b \sim n$. Tot i l'èxit del model per reproduir la geometria de les estructures experimentals, el seu grau de validesa no ha estat exhaustivament contrastat i encara és objecte d'investigació.

Partint de les mateixes idees de reacció-difusió, però aplicant-les a simulacions per ordinador semblants al passeig aleatori que hem vist anteriorment (d'aquesta mena de simulacions se'n diu *autòmat cel·lular*), es poden obtenir igualment resultats encoratjadors amb menys temps de càlculs d'ordinador. Tenen, a més, l'avantatge de no requerir gaires coneixements matemàtics i ser molts intuïtius. L'exemple més brillant és el model proposat per E. Ben-Jacob i T. Vicsek en un article llegívol i elegant (Ben-Jacob, 1994).

Un cultiu experimental d'analogies

Arribem a port sense acabar d'entendre el viatge. I ens sentim, tanmateix, més humils i més savis. Què hem après amb aquest estudi de les estructures de colònies de bacteris? Què hem entès i què volem saber encara?

Primerament, hem entès que té sentit estudiar les colònies de bacteris des del punt de vista del físic, com a fenomen col·lectiu regit per simples mecanismes físics com ara processos de difusió. Potser –o potser no– aquestes eines són massa pobres per entendre tota la diversitat de morfologies, però s'han demostrat útils. Hi ha qui es queixa perquè són vagues i no descriuen *el que passa de debò*, al sistema. Jo els responc que la termodinàmica tampoc no parla de partícules i explica, en

canvi, acuradament, el comportament dels gasos. Mirat de l'altre costat del mirall, també ens hem adonat que les colònies ofereixen a la física una singular riquesa de fenòmens de formació d'estructures. La nostra agenda de recerca és en aquesta direcció: passa per caracteritzar experimentalment l'evolució espaciotemporal de l'estructura d'anells (regió C) i de la colònia de brancatgens (regió E) i desenvolupar models de reacció-difusió que assoleixin una descripció unificada qualitativament coherent amb les mesures.

En segon lloc, hem après que no tot en biologia és cosa de genètica i química molecular. Podem afirmar amb seguretat que almenys algunes de les estructures que hem vist no són producte de l'adaptació al medi. Ho confirma el fet que colònies d'altres bacteris presentin la mateixa mena d'estructures que hem observat en el *Bacillus subtilis*. Els diagrames de fases morfològiques no són universals, però diagrames de bacteris diferents presenten certes característiques comunes. Així doncs, per entendre les colònies de bacteris (i els bacteris en estat natural viuen gairebé sempre en colònies), la genètica pot ser una eina poderosa però no pas omnipotent. I havent comprovat això per a colònies de bacteris, es té la temptació de pensar-ho en general per a organismes pluricel·lulars –temptació confirmada per certs investigadors, (Goodwin, 1994). L'estudi de les colònies de bacteris pot ajudar a entendre com van aparèixer els éssers pluricel·lulars, com creixen i com s'organitzen des d'una nova perspectiva: amb la sospita que la concepció darwiniana segons la qual els organismes adopten certes formes per adaptar-se al medi és una veritat a mitges. La meitat de veritat que falta és que la manifestació d'unes formes i no d'unes altres (dins del ventall de morfologies que s'adaptarien bé al medi) és fruit de processos dinàmics fisicoquímics (com la reacció-difusió que hem presentat). En aquesta direcció l'estudi de les colònies de bacteris també promet: hi ha grups que investiguen com mutacions espontànies en els bacteris donen lloc a noves morfologies en les colònies.

Finalment, crec que també ens hem adonat que les colònies de bacteris són un camp de recerca apassionant, lluny dels camins fressats de la ciència i prop dels penya-segats on es fan les descobertes noves. Ja n'hem vist l'interès científic immediat i rigorós, però en aquest sistema hi batega encara un estímul més intens i una capacitat de fascinació més fonda: les colònies de bacteris es poden comparar fàcilment amb altres sistemes complexos, permeten múltiples analogies. Són, si em perdoneu un últim abús de llenguatge, un *cultiu experimental d'analogies*. Amb això vull dir que permeten ser pensades des de molts punts de vista, no sé si tots fructífers, però tots ben seductors. Tan seductors que t'arrossegueu a obrir la inquietud científica cap a terrenys insospitats. Com diu George Cowan, un membre del Santa Fe Institute: "Gairebé per definició, les ciències físiques són un camp

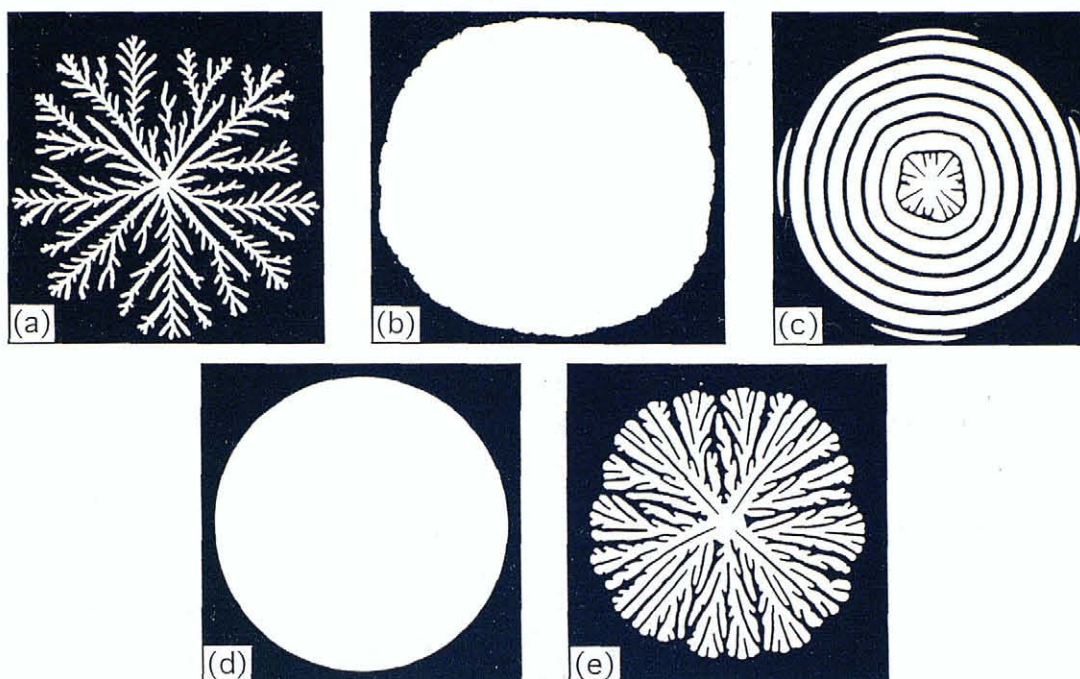


Figura 14: Estructures produïdes pel total dels bacteris (actius més inactius) amb el model de Mimura. a) Regió A, reminiscent a un procés DLA (agregació limitada per difusió). b) Regió B, disc compacte. c) Regió C, estructura d'anells. d) Regió D, disc d'expansió homogènia. e) Regió E, estructura de ramificació densa (DBM)

caracteritzat per l'elegància conceptual i la simplicitat analítica, de manera que fas una virtut d'evitar tractar amb altra mena de coses. Però una vegada t'emboliques amb la senyora biologia, deixes enrere l'elegància, t'oblides de la simplicitat i acabes fet un nyap. A partir d'aquí no hi ha cosa més fàcil que difondre el pensament cap a l'economia i els temes socials. Una vegada has començat a mullar-te, tant per tant, et poses a nedar."

Nedem. El que nosaltres hem esguardat com una reacció-difusió, no podria ser mirat com un joc de competició i cooperació entre bacteris? Competició perquè dos bacteris veïns tenen al seu abast els mateixos nutrients; cooperació perquè sembla que en algunes de les estructures hi ha coordinació de milers de bacteris. Aquesta mirada entroncaria amb la teoria de jocs. També podem pensar un bacteri com un individu social. És clar que és molt lluny de la complexitat d'una formiga o d'una persona humana, però no és pas menys lluny de la simplicitat d'una molècula d'aigua i malgrat això a vegades presenta un comportament col·lectiu similar –tan similar que creix gairebé com un floc de neu. Fins a quin punt les estructures de les colònies no són estructures socials? Etcètera. Cal aturar l'entusiasme: segurament aquestes analogies no són encertades, però em concedireu que són certament seductores i potser amb això n'hi ha ben bé prou. Una vegada has començat a mullar-te, tant per tant, et poses a nedar. Si gosem imaginar les colònies de bacteris com a olles que s'assemblen als testos, per què no podem imaginar que els testos s'assemblen a les olles?

Agraïments

Agraeixo a M. Matsushita, T. Matsuyama, J. Wakita, I. Moriyama i H. Ito la col·laboració en la realització d'aquest article. A J. Wakita en especial, per la cessió d'una bona part de les fotografies. Si entenguessin el català també figurarien com a autors. La figura 14 és de H. Sakaguchi i M. Mimura. La meua recerca és finançada pel Ministeri d'Educació japonès.

Referències

- BEN-JACOB, E., SCHOCHET, O., TENENBAUM, A., COHEN, I., CZIRÓK, A. i VICSEK, T., Generic modelling of cooperative growth patterns in bacterial colonies, *Nature*, **368**, 46-49 (1994).
- GELL-MANN, M., *El quark y el jaguar*, Metatemas, Tusquets (Barcelona, 1995).
- GOODWIN, B., *How the Leopard Changed Its Spots*, Phoenix Giant (London, 1994).
- MAS, F., SAGUÉS, F., CLARET, J. i TRIGUEROS, P. P., Fractals en sistemes químic-físics: electrodeposició, *Revista de Física*, **2**, 24-34 (1992).
- MATSUSHITA, M. i FUJIKAWA, H., Diffusion-Limited Growth in Bacterial Colony Formation, *Physica A*, **168**, 498-506 (1990).
- SHAPIRO, J. A., Las bacterias organismos pluricelulares, *Investigación y ciencia*, **Agosto**, 56 (1988).
- SHAPIRO, J. A. i DWORKIN, M. (ed.), *Bacteria as Multicellular Organisms*, Oxford U. P. (1997).