

Microecologia del plàncton, o de com la física governa la vida dels microorganismes

Òscar Guadayol, Fouad El Baidouri i Rudi Schuech

Physical Ecology Lab, School of Life Sciences, University of Lincoln, Regne Unit.

Correspondència: Òscar Guadayol, University of Lincoln, Joseph Banks Laboratories, Green Lane, Lincoln, LN6 7DL, Regne Unit. Adreça electrònica: oscar@guadayol.cat.

DOI: 10.2436/20.1501.02.177

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

<http://revistes.iec.cat/index.php/TSCB>

Rebut: 19/01/2018

Acceptat: 12/04/2018

Resum

La física que experimenten els microorganismes ens és contraintuïtiva. Aspectes sense importància a escales grans, com ara la viscositat, la difusió molecular, el moviment brownià i la reversibilitat cinemàtica, afecten moltes facetes de la vida dels organismes del plàncton, des de la dinàmica de nutrients fins a les interaccions entre individus. Les conseqüències per a la seva ecologia i evolució són, doncs, transcendents. En aquest article repassem breument les particularitats de la física de nombres de Reynolds i de com afecten la motilitat dels microorganismes i la captació de nutrients, i ho il·lustrem amb exemples concrets de la nostra recerca sobre la funció de la morfologia cel·lular. La incorporació d'aquests conceptes a l'ecologia planctònica, en conjunció amb el desenvolupament de models numèrics i de tecnologies per a l'anàlisi i experimentació individual, ens està portant a un salt qualitatiu en la nostra comprensió mecanicista de com el comportament dels microorganismes afecta el sistema planctònic.

Paraules clau: plàncton, nombre de Reynolds, viscositat, morfologia bacteriana.

Imagineu-vos un bacteri normal d'un micròmetre de llargada nedant a una velocitat normal de 30 $\mu\text{m/s}$. S'ha calculat que si parés de rotar el flagell que el propulsa s'aturaria completament en una distància de 0,1 àngstroms (Purcell, 1977). Això és una cinquena part del diàmetre d'un àtom d'hidrogen! Posats a imaginar, imagineu-vos una petxina microscòpica obrint lentament les valves i després tancant-les ràpidament per expulsar un raig d'aigua a pressió. Doncs bé, la petxina efectuarà un moviment recíproc endavant i enrere sense anar enlloc. Què ho fa que la nostra intuïció de com funciona la física ens falli tan catastròficament quan l'apliquem als microorganismes? El fet és que nosaltres vivim en un món en què la inèrcia, és a dir, la resistència d'un objecte a canviar el seu estat de moviment, és omnipresent i té una importància cabdal. Però a escales molt petites esdevé menys rellevant, mentre que la viscositat ho és cada cop més. Dit d'una altra manera, la raó entre les forces inercials i

les viscoses (això és, el cèlebre nombre de Reynolds) és minúscula, i per això un microorganisme del plàncton nedant en aigua experimenta el que per a nosaltres seria fer-ho en una piscina plena de melassa.

A escales molt petites, doncs (desenes de micròmetres o inferiors), la viscositat mana. No hi ha inèrcia ni turbulència, i el desplaçament de molècules i partícules està dominat pel moviment brownià i és difusiu, cosa que vol dir que el transport de soluts és molt ràpid i eficient en distàncies curtes (de micròmetres), però esdevé lentíssim a escales de centímetres. Tot plegat dibuixa un escenari físic que, tot i que ens és contraintuïtiu, és prou determinista i, per tant, modelitzable. Al laboratori d'ecologia física de la Universitat de Lincoln explorem amb un enfocament multidisciplinari el paper que té la física de baixos nombres de Reynolds en l'ecologia i evolució dels microbis. Com i per què es mouen els microorganismes del plàncton? Quin paper hi juga la forma

cel·lular? Com es genera i dissipa l'heterogeneïtat física i química en un món dominat per la difusió molecular? Com es distribueix la viscositat i quines implicacions té això per a la vida dels microorganismes de l'aigua i el sòl? En aquest article farem un repàs de com la peculiar física de la microescala afecta l'ecologia del plàncton, amb especial èmfasi en els bacteris i les algues, donarem un tast de la nostra recerca sobre la funció de la forma en microorganismes, i discutirem breument com aquesta aproximació mecanicista està canviant la nostra comprensió del sistema planctònic.

Física per a microbis

La mecànica de fluids governa un ampli espectre de funcions en els organismes planctònics, entre les quals hi ha la propulsió, l'adquisició de nutrients i les interaccions entre individus, com ara la depredació i la reproducció. Comencem, doncs, fent un repàs d'algunes nocions simples de mecànica de fluids amb un im-

Plankton microecology, or how physics rules the life of microorganisms

Abstract

The physics experienced by microorganisms is non-intuitive to us. Aspects that bear no importance at large scales, such as viscosity, molecular diffusion, Brownian movement and kinematic reversibility, have a profound impact in all aspects of planktonic life, from nutrient dynamics to individual interactions. The consequences for the ecology and evolution of microorganisms are transcending. Here we briefly review the peculiarities of low Reynolds numbers physics and their implications to nutrient uptake and motility, and illustrate them with examples from our own research on the function of microbial shape. The incorporation of these concepts, along with new developments in numerical modelling, microfluidics and single-cell analyses, are leading us to a qualitative leap in our mechanistic understanding of how individual behaviour affects the entire planktonic system.

Keywords: plankton, Reynolds number, viscosity, bacterial morphology.

pacte profund en la vida a la microescala. Concretament definirem breument què és el nombre de Reynolds, què vol dir reversibilitat cinemàtica, i els conceptes de moviment brownià i difusió molecular.

Per als microorganismes planctònics, l'aigua és, en la majoria dels casos, un líquid newtonià incompressible. L'equació bàsica que regeix la dinàmica de fluids incompressibles és l'equació de Navier-Stokes,

$$\rho \left(\frac{\delta u}{\delta t} + (u \cdot \nabla)u \right) = -\nabla P + \eta \nabla^2 u,$$

on ρ és la densitat del fluid, u n'és la velocitat, t , el temps, P , la pressió i η , la viscositat dinàmica, això és, la resistència del fluid a ser deformat. L'equació de Navier-Stokes relaciona la densitat i l'acceleració (a l'esquerra de l'equació) amb les forces degudes a la viscositat ($\eta \nabla^2 u$) i a diferències de pressió ($-\nabla P$). En essència, doncs, no és res més que l'expressió en dinàmica de fluids de la segona llei de Newton.

El nombre de Reynolds (Re) és la raó de les forces viscoses i les forces inercials que actuen sobre un objecte o una parcel·la d'aigua. Es pot simplificar com:

$$Re = \frac{\rho u l}{\eta},$$

on l fa referència a la longitud característica del moviment (per exemple, el diàmetre de l'organisme). Quan aquest nombre és alt, és a dir, quan les forces inercials són molt més importants que les viscoses, ens trobem amb un flux turbulent, caracteritzat per una estructura complexa de remolins de diferents mides que interaccionen (Figura 1). La turbulència és un fenomen ubic en tots els sistemes aquàtics i és un element fonamental, definitori, en la vida planctònica (vegeu l'article d'en Francesc Peters i col·laboradors en aquest mateix número). En general, però, els microorganismes experimenten règims de Re baixos, perquè la velocitat de l'organisme respecte de l'aigua és molt lenta i/o la mida de l'organisme és molt petita. En aquestes condicions el que tenim és flux laminar, és a dir, ordenat i predictable, en què el fluid es mou en làmines paral·leles i sense arremolinar-se (Figura 1). La viscositat hi és la força dominant. En el cas dels microorganismes del plàncton més petits, Re esdevé tan baix que es poden ignorar els components inercials en

l'equació de Navier-Stokes, la qual cosa la simplifica enormement. En aquest règim especial (en anglès, *creeping* o *stokes flow*), només les diferències de pressió són importants. En eliminar els components inercials de l'equació de Navier-Stokes eliminem també qualsevol dependència del temps, i això comporta un fenomen molt divertit anomenat reversibilitat cinemàtica. La seva expressió més popular és potser el teorema de la petxina, al qual hem alludit breument al principi. Però potser l'exemple més espectacular l'observem en el següent experiment. Posem per cas que tenim dos cilindres concèntrics transparents, i entre ells tenim un líquid viscos en el qual fem taques de pigments de diferents colors. Si el líquid és prou viscos i la distància entre els cilindres prou curta, en fer girar un dels cilindres en relació amb l'altre prou lentament creem un flux laminar que estira i barreja els pigments creant una línia horitzontal de color indefinit. Fins aquí tot prou intuïtiu. Però si ara invertim la direcció de rotació, la línia de pigments es re-trau, els colors se separen i acaben col·lapsant exactament en el mateix punt on havíem posat els pigments originalment. O sigui, a nombres de Reynolds molt baixos, els processos cinemàtics són aproximadament reversibles! És fàcil trobar vídeos a la xarxa d'aquest experiment (vegeu per exemple la lliçó magistral de G. I. Taylor sobre flux a nombres de Reynolds a baixos: <http://web.mit.edu/hml/ncfmf.html>).

Una altra característica fonamental de la física a Re molt baixos és el moviment brownià. Qualsevol fluid, ja sigui líquid o gas, està compost per partícules (àtoms i molècules, però també microorganismes), que tenen una certa energia cinètica i es mourien, si estiguessin en el buit, en línia recta. Com que estan envoltades d'altres partícules, col·lideixen contínuament i canvien de direcció, efectuant el que es diu una ruta aleatòria (*random walk*). A aquest moviment, que vist amb el microscopi s'assembla a un tremolor, l'anomenem moviment brownià (vegeu-ne una descripció a l'article d'en Fèlix Ritort en aquest mateix volum). És important no només perquè limita i condiciona la motilitat dels microorganismes, com ja veurem més endavant, sinó també perquè està íntimament lligat al fenomen de la difusió molecular. Quan hi ha un gradient espacial, aquest moviment brownià fa que les partícules difonguin, de mitjana, d'on n'hi ha més a on n'hi ha menys. Com que les trajectòries no són lineals sinó aleatòries, el desplaçament mitjà de les partícules no és directament proporcional al temps, sinó a l'arrel quadrada del temps:

$$\langle x^2 \rangle^{1/2} = (2Dt)^{1/2},$$

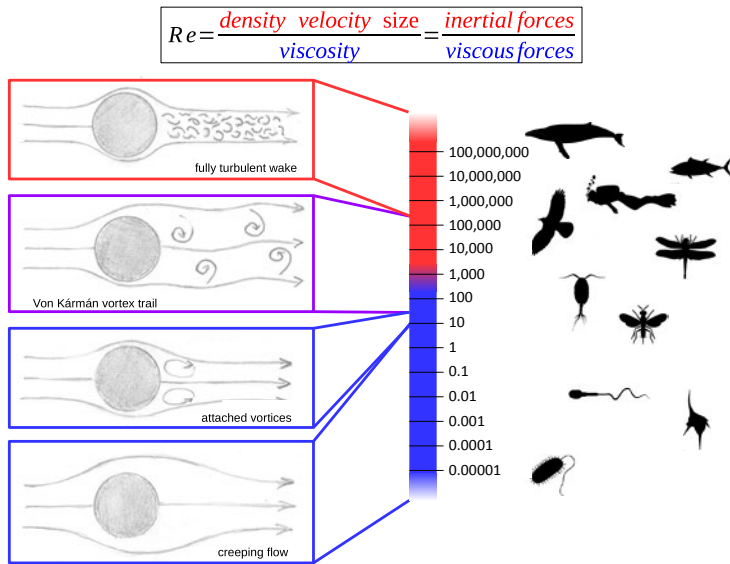
on $\langle x^2 \rangle^{1/2}$ és la mitjana quadràtica del desplaçament en una dimensió d'una població de partícules, D és el coeficient de difusió i t és el temps. Així, com molt bé saben els publicistes de perfums i colònies i altres venedors de fum, la difusió molecular és molt ràpida en la distància curta, però lenta i ineficient a distàncies llargues. Per posar un exemple, una molècula petita en aigua a temperatura ambient, es mourà de mitjana un micròmetre (l'amplada d'un bacteri normal) en mig mil·l·lisegon, però trigarà 14 hores a desplaçar-se un centímetre (Berg, 1993). L'equació de Stokes-Einstein del moviment brownià estableix que la difusió molecular depèn inversament de la mida de la partícula i de la viscositat del medi, i directament de la temperatura. Així, molècules de baix pes molecular difondran ràpidament, i igualment microorganismes molt petits es dispersaran prou eficientment fins i tot sense nedar activament.

La vida a nombres de Reynolds baixos

Aquests quatre conceptes físics que hem descrit —viscositat, moviment brownià, difusió molecular i reversibilitat cinemàtica— tenen una profunda influència en la vida a la microescala. Els microorganismes presenten adaptacions i estratègies per esquivar o aprofitar al màxim les peculiaritats d'aquests aspectes a l'hora de dur a terme les principals funcions vitals, des de l'adquisició de nutrients fins a la interacció amb altres individus (que no discutirem aquí).

El flux de soluts cap a i des de les cèl·lules està controlat en última instància per la difusió molecular. Això és perquè al voltant de la cèl·lula, fins i tot en els casos en què aquesta es mou activament o passivament, sempre hi ha una capa d'aigua solidària, que no es mou respecte de l'organisme (*no-slip condition*, en anglès). L'únic efecte directe de l'advecció en l'adquisició de nutrients, que a més només és important per al fitoplàncton més gran de 60 μm (Karp-Boss *et al.*, 1996), és el d'estretir-ne el gradient i, per tant, accelerar indirectament el transport de soluts a la cèl·lula (vegeu la Figura 1 a Peters *et al.* en aquest mateix volum).

Malgrat això, hi ha una gran quantitat de microorganismes mòbils tant en sistemes aquàtics com als sòls. La proporció de bacteris



↑ Figura 1: Esquema conceptual del nombre de Reynolds. A dalt, l'equació del nombre de Reynolds. A l'esquerra, patrons del flux al voltant d'un cilindre circular en diferents nombres de Reynolds (adaptat de Vogel, 1994). La barra de color al mig mostra el rang de nombres de Reynolds d'organismes volant o nedant activament. A l'esquerra, una mostra representativa d'organismes amb diferents nombres de Reynolds: (de dalt a baix) balena geperuda, tonyina, submarinista, au de presa, libèl·lula, copèpode, calcídic, espermatozou humà, alga dinoflagel·lada i bacteri.

mòbils al mar, per exemple, està entre el 10% i el 80% (Mitchell *et al.*, 1995). Moltes algues microscòpiques, com ara les dinoflagel·lades, són capaces de nedar. D'altres, tot i no nedar activament a la columna d'aigua, com ara les diatomees, poden modificar la seva densitat cel·lular per desplaçar-se verticalment (Villareal *et al.*, 2014). La funció de la motilitat en els microorganismes més petits no és tant la de maximitzar la incorporació de nutrients com la de buscar regions més favorables. Per exemple, les dinoflagel·lades efectuen migracions verticals diàries per evitar depredadors i per maximitzar la seva exposició als dos recursos més importants —nutrients i llum—, que tenen distribucions oposades en la columna d'aigua. Igualment, els bacteris i el fitoplàncton més petit nedan activament per trobar regions més riques en nutrients.

Això implica que els organismes nedadors disposen d'una sèrie de mecanismes per percebre tant les característiques físiques o químiques de l'aigua que els envolta com els canvis temporals o espacials en aquestes característiques. Aquests mecanismes els permeten distingir si s'estan movent cap a una àrea més o menys favorable i, per tant, seguir gradients. A aquest comportament se l'anomena, en general, taxi (del grec antic τάξις, que significa 'arranjament'). Depenent de quin paràmetre esti-

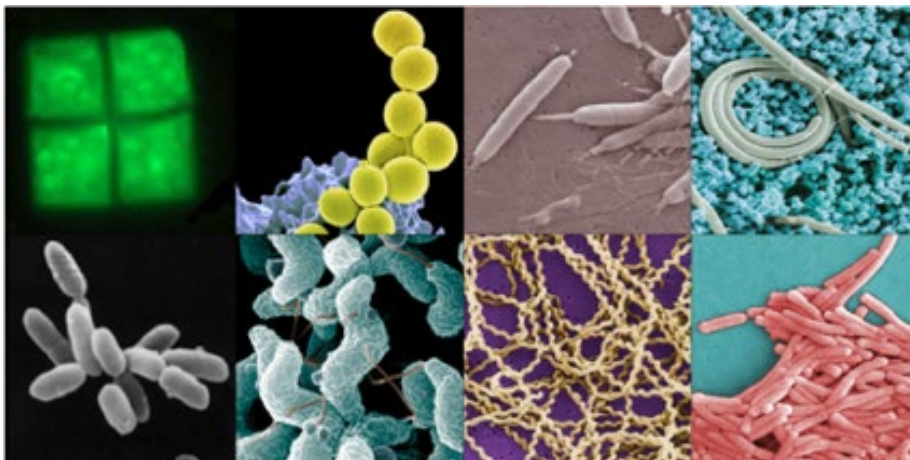
guin mesurant en nedar hi afegim un prefix o un altre, de manera que parlem de magnetotaxi, aerotaxi o fototaxi, per exemple. D'entre tots els modes de taxi, el més important i estudiat és la quimiotaxi: la capacitat de detectar i seguir gradients químics.

El gran problema de seguir un gradient quan ets tan petit és que no pots nedar en línia recta durant gaire temps, perquè el moviment brownià fa que et desviïs de la teva trajectòria. S'ha calculat, per exemple, que una cèl·lula d'*Escherichia coli* d'uns dos micròmetres de llargada perd completament la seva orientació inicial al cap d'un segon (Berg, 1993). Aquest efecte és tan important que posa un límit a com de petit (0,6 µm ø) pot ser un bacteri perquè nedar segueixi sent avantatjós (Dusenbery, 1997). Els virus i bacteris molt petits, en general, han de confiar en el moviment brownià per a la seva dispersió. Per tal de resoldre aquest problema, els nedadors més petits han desenvolupat diferents estratègies de ruta aleatòria esbiaixada. Tots aquests patrons de motilitat tenen en comú que estan compostos d'una successió de carreres (*runs*, en anglès), en què la cèl·lula es mou ràpidament en línia aproximadament recta a la vegada que mesura les propietats de l'aigua, i reorientacions, en què la cèl·lula canvia de direcció de forma més o menys aleatòria. Els individus varien

la durada de la carrera en funció dels canvis detectats en la concentració de la substància atraient o repel·lent. En bacteris, que són, de llarg, els organismes quimiotàctics més estudiats, s'han observat diversos patrons de motilitat que es diferencien, bàsicament, en com es produeix la reorientació. Alguns canvien aleatòriament de direcció mitjançant el moviment dessincronitzat dels seus flagels (*run-and-tumble*), d'altres s'aturen uns microsegons i deixen que el moviment brownià els reorienti (*run-and-stop*), i d'altres inverteixen la direcció de rotació dels flagels (*run-and-reverse*). Aquest últim és el patró més comú en sistemes aquàtics i en el sòl.

Finalment, per tal d'esquivar el perill de la reversibilitat cinemàtica, els microorganismes aquàtics han desenvolupat una gran varietat d'aparells locomotors (cilis, pili, flagels, pseudòpodes, etc.) que resulten en diversos modes de locomoció. Tots, però, tenen un element en comú: d'una manera o altra efectuen un moviment asimètric. En el medi planctònic els més importants sens dubte són els flagels rotatoris de bacteris i arqueus (l'únic cas conegut de motor rotatori en sistemes biològics), i els flagels i cilis ondulatoris dels eucariotes.

La funció de la bellesa és un misteri
Podem mirar ara d'entendre com aquests reptes imposats per la física de la microescala es manifesten en una qüestió més concreta: el de la forma bacteriana. Els microorganismes en general presenten una enorme diversitat morfològica. En alguns casos, com ara el d'alguns grups d'algues, aquesta magnífica variabilitat ha estat l'objecte d'admiració i estudi des de fa segles. Però en el cas dels bacteris, s'ha tendit a reduir aquesta variabilitat a dues categories, cocs i bacils, i com a conseqüència s'ha explorat molt poc quina funció hi té la forma cel·lular. Tanmateix, els bacteris també presenten una extraordinària diversitat de formes (Figura 2). A què es deu aquesta diversitat? ¿És, com proposa Bonner (2013), un exemple d'evolució neutral perquè la forma en els microbis no té influència en l'aptitud biològica i, per tant, els canvis morfològics no estan sotmesos a pressions de selecció i poden quedar fixats aleatòriament? ¿O potser és el resultat de la combinació de molt diverses pressions de selecció? Tot i que encara no podem descartar que es produeixi evolució neutral en algun cas, cada cop és més clar que les diverses formes responen a diferents pressions de selecció que inclouen la motilitat, la incorporació de nutrients, la dispersió, l'agregació i la depredació, en les quals



↑ Figura 2: Diversitat morfològica en procarïotes.

la física de nombres de Re baixos hi té un paper cabdal.

Probablement les pressions de selecció més importants venen, ja sigui directament o indirectament, de la necessitat d'incorporar eficientment nutrients. Quan els organismes unicel·lulars estan limitats per la difusió, la manera més senzilla d'augmentar el flux de nutrients és incrementant la seva superfície cel·lular sense variar-ne el volum. Així poden empaquetar més unitats transportadores a la paret cel·lular sense augmentar les necessitats metabòliques. Donat un mateix volum, hi ha formes que tenen més superfície que d'altres. Per exemple, els el·lipsoïdes tenen una raó superfície/volum (S/V) més alta que les esferes. Això explica en part que les formes allargades, tant si són bacils com filaments, siguin tan abundants en molts ecosistemes aquàtics (Dusenbery, 1998). S'ha calculat, per exemple, que la relació d'aspecte (això és, la raó entre la llargada i l'amplada d'un organisme) dels bacteris al mar és, de mitjana, 3 (Dusenbery, 1998). Els microorganismes planctònics també poden incrementar la S/V amb protuberàncies, com en el cas del bacteri d'aigua dolça *Caulobacter crescentus* o amb invaginacions de la membrana, com en l'*Epulopiscium fishelsoni* (Young, 2006).

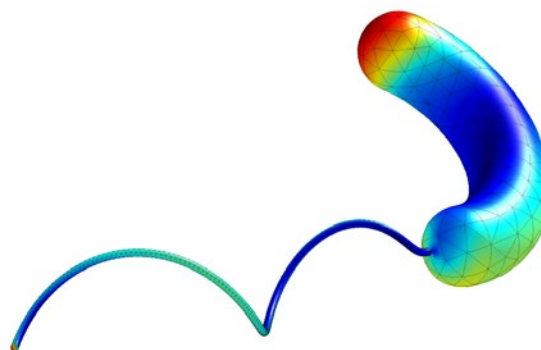
La motilitat és una altra funció bàsica en què la forma té un paper essencial, i que està íntimament lligada a la necessitat d'incorporar nutrients. La mida dels microorganismes fa que les preguntes sobre les conseqüències físiques de la morfologia en relació amb la motilitat siguin especialment difícils de respondre. Els principis d'optimització hidrodinàmica que expliquen la forma de molts animals neda-

dors no funcionen de la mateixa manera a la microescala. De fet, en aquestes escales la morfologia més eficient energèticament per nedar és la d'una pilota de rugbi (Shum *et al.*, 2010) i no, com sembla intuïtiu, una forma allargada. El fet que la majoria de bacils siguin més aviat allargats probablement ens està indicant que l'eficiència energètica no és el factor més determinant en la seva evolució. Per exemple, Dusenbery (1998) suggereix que els bacteris mòbils estan sotmesos a una forta pressió de selecció que els fa allargar-se sense límits per tal de resistir a canvis de trajectòria aleatoris i indesitjats imposats pel moviment brownià. Tanmateix, l'allargament també té un cost, perquè limita la capacitat dels bacteris de reorientar-se. Tant és així que la simple elongació de les cèl·lules d'*E. coli* provoca un canvi en el seu patró del moviment, des del típic *run-*

and-tumble fins al *run-and-reverse* més comú en bacteris aquàtics (Guadayol *et al.*, 2017).

I què en podem dir dels bacteris que no són ni cocs ni bacils rectes? Potser la següent morfologia més estudiada és l'hèlix, que sovint s'ha suggerit com a òptima per nedar en medis amb una elevada viscositat en què el problema de la reversibilitat cinemàtica es magnifica (v. gr. Magariyama i Kudo, 2002). En canvi, els avantatges selectius de les formes corbades o de coma, com els de *Pelagibacter ubique* i de *Vibrio sp.*, han estat molt poc explorats, cosa que sorprèn donada la ubiqüitat d'aquestes formes en sistemes naturals. Per exemple s'ha suggerit que la forma corbada, interaccionant amb el flux d'aigua, tant pot afavorir (Persat *et al.*, 2014) com dificultar (Bennett *et al.*, 2016) el desprendiment de cèl·lules d'una superfície, i, per tant, pot tenir un paper en la formació i establiment de biofilms. S'ha demostrat empíricament que la forma corbada pot ajudar alguns bacteris a penetrar parets mucoses d'intestins (Bartlett *et al.*, 2017) o coralls, tot i que desconeixem encara quin mecanisme físic hi ha al darrera. Cap d'aquests estudis, però, analitza el problema de si la curvatura dona un avantatge a les cèl·lules planctòniques.

Per tal d'explorar aquestes qüestions, al nostre grup utilitzem models numèrics basats en el mètode d'elements de contorn amb *stokeslets* (Cortez, 2001). A través de simulacions numèriques (Figura 3) és possible examinar, per exemple, quins són els avantatges competitius d'una forma corbada. Els resultats indiquen que les cèl·lules corbades són nedadores més eficients i es dispersen més ràpidament que les rectes. En canvi, la curvatura



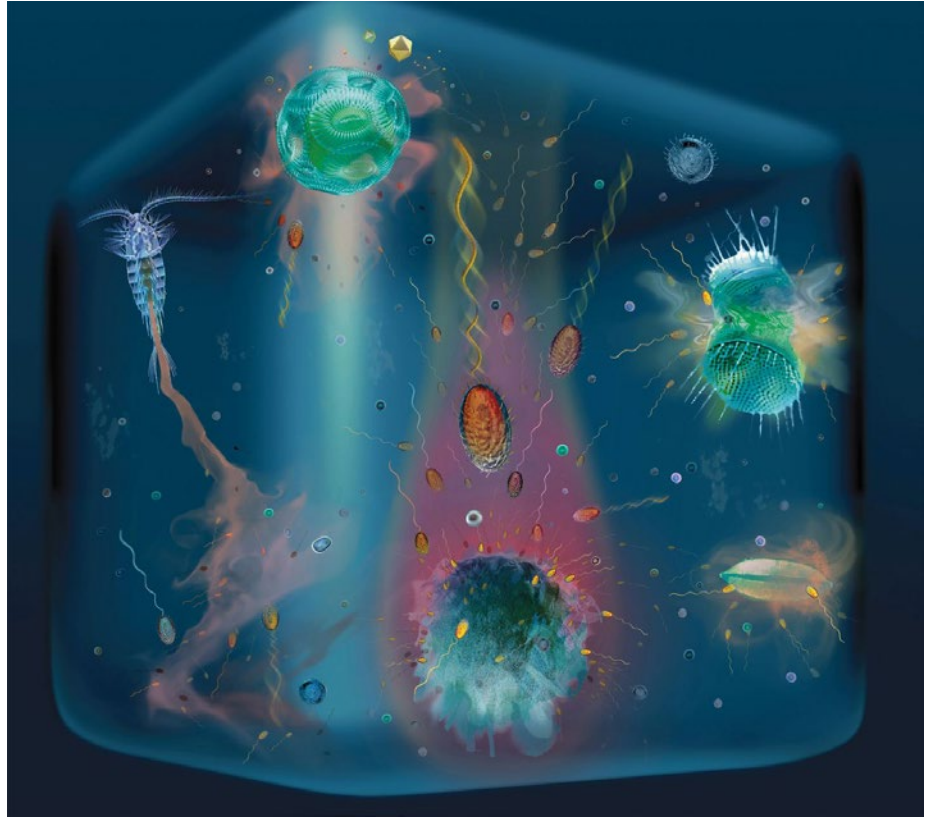
↑ Figura 3. Exemple de simulació numèrica d'un bacil corbat propulsat per un flagell helicoidal. Els colors representen la tensió hidrodinàmica en la superfície durant la natació.

afecta negativament altres funcions, com ara l'economia de construcció, és a dir, el cost metabòlic que té construir i mantenir una determinada forma. Això il·lustra el fet que cap morfologia pot ser òptima per a totes les funcions. Per tal de quantificar aquests compromisos evolutius, podem utilitzar el concepte matemàtic dels òptims de Pareto (Shoval *et al.*, 2012) per delinear un conjunt de formes teòricament òptimes. Tant les simulacions matemàtiques com les dades empíriques suggereixen que les formes Pareto-òptimes estan governades per l'eficiència natatòria, la quimiotaxi i el cost de construcció de la paret cel·lular, i que aquestes tres tasques han controlat l'evolució de tots els bacteris mòbils corbats (Schuech *et al.*, 2019).

En resum, estem desenvolupant un millor coneixement teòric de les limitacions físiques i mecàniques que controlen la morfologia cel·lular del plàncton, i podem, mitjançant microfluidica, analitzar experimentalment les conseqüències ecològiques d'aquestes limitacions. Ens manca, però, la perspectiva històrica perquè molt pocs estudis han explorat explícitament l'evolució de les diferents morfologies microbianes. Per exemple, no hi ha estudis que validin l'assumpció molt freqüent que, com que les formes més allargades i corbades són més eficients nedant, aquests dos trets, motilitat i morfologia, haurien d'haver coevolucinat. En el nostre grup abordem aquesta qüestió utilitzant una nova generació de mètodes comparatius que tenen en compte avantpassats comuns. Hem recollit dades de forma i motilitat de més de 300 espècies bacterianes pertanyents a un grup monofilètic dels firmicuts. Esperàvem confirmar aquesta assumpció dominant i, en canvi, per sorpresa nostra, no vam trobar cap correlació entre forma i motilitat (El Baidouri *et al.*, 2016). Això il·lustra com n'estem, de lluny, encara, almenys en la qüestió de la morfologia microbiana, d'incorporar la perspectiva històrica en la nostra comprensió de la interacció entre física i biologia. Com va dir Dobzhansky, «res en biologia té sentit, excepte a la llum de l'evolució».

Un nou paradigma

En molts sentits els microorganismes han estat, són i seran la forma de vida dominant del planeta. Són els més abundants, diversos i actius, controlen en gran part els fluxos biogeoquímics dels elements més bioreactius, com ara el carboni i el fòsfor, i, per tant, tenen un paper fonamental en la regulació del clima. Són, doncs, arquitectes del seu medi químic i



† Figura 4. Representació conceptual de l'heterogeneïtat oceànica en la microescala (Stocker 2012). Reproduïda amb permís de l'editorial.

física a molt diverses escales. A la microescala, poden modificar les propietats físiques del medi en què viuen, per exemple incrementant-ne la viscositat, generant convecció o alterant les propietats òptiques de l'aigua.

L'estudi de com viuen i interaccionen els microorganismes en ecosistemes aquàtics ha estat històricament esbiaixat. Això ha estat degut sobretot a limitacions tecnològiques, però potser també en part a la nostra tendència natural a estudiar totes les coses segons la nostra pròpia mesura. Així, hem mostrat aquests organismes a escales espacials de l'ordre de metres i temporals de l'ordre de minuts, tal vegada assumint tàcitament que a escales inferiors la turbulència s'encarrega d'homogeneïtzar-ho tot. Cada cop és més clar, però, que el sistema planctònic és increïblement heterogeni, divers, dinàmic i complex també (i sobretot!) a la microescala (Figura 4).

Per començar, el món de la microescala és extraordinàriament dinàmic. S'ha calculat, per exemple, que en un sol dia entre un 20% i un 40% dels bacteris són lisats (destruïts) per bacteriòfags (Suttle, 2005), i que la població sencera de fitoplàncton es pot renovar completa-

ment. Aquest dinamisme es tradueix en una gran heterogeneïtat química, que és causa i conseqüència de l'activitat i el comportament dels microorganismes i que determina l'ecologia del sistema planctònic. L'exsudació, senescència i lisi contínua de cèl·lules de fitoplàncton, l'alimentació descuidada (*sloppy feeding*, en anglès) i l'excreció de paquets fecals per part del zooplàncton, i la formació de partícules de neu marina, entre altres processos, creen multitud de punts d'elevada concentració de nutrients i de gradients químics a escales de centenars de micròmetres o inferiors (Stocker, 2012). La quimiotaxi permet a bacteris i algues explotar aquests recursos heterogenis d'una forma ràpida i eficient. Per exemple, recentment es va demostrar que cèl·lules de fitoplàncton senescents creen una regió al seu voltant més rica en nutrients, la ficoesfera, i que els bacteris són capaços d'acumular-s'hi i dissipar-la en qüestió de minuts (Smriga *et al.*, 2016).

En els darrers anys hi ha hagut una explosió de noves tecnologies que ens ha obert portes a investigar i entendre aquesta heterogeneïtat de la microescala amb un detall i control

sense precedents. Per exemple, i sense voler ser exhaustius, els avenços en microfluidica i en videomicroscòpia ens permeten observar el comportament poblacional i individual dels microorganismes, i manipular-ne amb una extraordinària precisió i reproductibilitat les condicions ambientals (Son *et al.*, 2015). Noves eines en biologia molecular ens permeten anàlisis filogenètiques, metabòliques i fisiològiques, fins i tot, de cèl·lules individuals. I, finalment, el desenvolupament de sensors *in*

situ cada vegada més precisos i autònoms, i de millors algorismes, ha incrementat el volum i la qualitat de paràmetres ambientals que podem mesurar a escales molt properes a les dels mateixos microorganismes (Guadayol *et al.*, 2014). Són, doncs, temps enormement estimulants per als ecòlegs i biofísics que ens dediquem a estudiar els microorganismes, perquè tenim l'oportunitat de ser protagonistes d'aquest canvi de paradigma, i perquè tenim a l'abast eines que ens permeten elaborar ciència

basada en hipòtesis mecanicistes, cosa bastant rara en ecologia i que ens acosta al mètode hipoteticodeductiu clàssic de la física.

Agraïments

La recerca que hem presentat en aquest article ha estat finançada pel Leverhulme Trust a través del projecte «Form and function in a microbial world» atorgat a Stuart Humphries.

Bibliografia

- BARTLETT, T. M. [*et al.*] (2017). «A periplasmic polymer curves *Vibrio cholerae* and promotes pathogenesis». *Cell*, 168: 172–185. e15.
- BENNETT, R. R. [*et al.*] (2016). «Species-dependent hydrodynamics of flagellum-tethered bacteria in early biofilm development». *J. R. Soc. Interface* 13(115): 20150966.
- BERG, H. C. (1993). «*Random walks in biology*». Princeton University Press.
- BONNER, J. T. (2013). «*Randomness in evolution*». Princeton University Press.
- CORTEZ, R. (2001). «The method of regularized stokeslets». *SIAM J. Sci. Comput.*, 23: 1204–1225.
- DUSENBERY, D. B. (1997). «Minimum size limit for useful locomotion by free-swimming microbes». *PNAS*, 94: 10949–10954.
- DUSENBERY, D. B. (1998). «Fitness landscapes for effects of shape on chemotaxis and other behaviors of bacteria». *J. Bacteriol.*, 180: 5978–5983.
- EL BAIDOURI, F. E. [*et al.*] (2016). «Independent evolution of shape and motility allows evolutionary flexibility in Firmicutes bacteria». *Nat. Ecol. Evol.*, 1: 0009.
- GUADAYOL, Ò. [*et al.*] (2014). «Patterns in temporal variability of temperature, oxygen and pH along an environmental gradient in a coral reef». *PLoS ONE*, 9: e85213.
- GUADAYOL, Ò. [*et al.*] (2017). «Cell morphology governs directional control in swimming bacteria». *Sci. Rep.*, 7: s41598-017-01565-y-017.
- KARP-BOSS, L. [*et al.*] (1996). «Nutrient fluxes to planktonic osmotrophs in the presence of fluid motion». *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 34: 71–107.
- MAGARIYAMA, Y.; KUDO, S. (2002). «A mathematical explanation of an increase in bacterial swimming speed with viscosity in linear-polymer solutions». *Biophys. J.*, 83: 733–739.
- MITCHELL, J. G. [*et al.*] (1995). «Natural assemblages of marine bacteria exhibiting high-speed motility and large accelerations». *Appl. Environ. Microbiol.*, 61: 4436–4440.
- PERSAT, A. [*et al.*] (2014). «The curved shape of *Caulobacter crescentus* enhances surface colonization in flow». *Nat. Commun.*, 5: 3824.
- PURCELL, E. M. (1977). «Life at low Reynolds numbers». *Am. J. Phys.*, 45: 3–11.
- SCHUECH, R. [*et al.*] (2019). «Motile curved bacteria are Pareto-optimal». *PNAS*, 116: 14440–14447.
- SHOVAL, O. [*et al.*] (2012). «Evolutionary trade-offs, Pareto optimality, and the geometry of phenotype space». *Science*, 336: 1157–1160.
- SHUM, H. [*et al.*] (2010). «Modelling bacterial behaviour close to a no-slip plane boundary: the influence of bacterial geometry». *Proc. R. Soc. London, Ser. A*, 466: 1725–1748.
- SMRIGA, S. [*et al.*] (2016). «Chemotaxis toward phytoplankton drives organic matter partitioning among marine bacteria». *PNAS*, 113: 1576–1581.
- SON, K. [*et al.*] (2015). «Live from under the lens: exploring microbial motility with dynamic imaging and microfluidics». *Nat. Rev. Microbiol.*, 13: 761–775.
- STOCKER, R. (2012). «Marine microbes see a sea of gradients». *Science*, 338(6107): 628–633.
- SUTTLE, C. A. (2005). «Viruses in the sea». *Nature*, 437(7057): 356–61.
- VILLAREAL, T. A. [*et al.*] (2014). «Upward nitrate transport by phytoplankton in oceanic waters: balancing nutrient budgets in oligotrophic seas». *PeerJ*, 2: e302.
- YOUNG, K. D. (2006). «The selective value of bacterial shape». *Microbiol. Mol. Biol. R.*, 70: 660–703.