



Història natural de l'ecosistema microscòpic

Jordi Catalan

Centre de Recerca Ecològica i Aplicacions Forestals (CREAF)

NATURAL HISTORY OF THE MICROSCOPIC ECOSYSTEM. – The limits of human sight correspond with a threshold in the evolutionary framework of life, particularly in aquatic ecosystems. For operative reasons, microscopic ecosystems have been studied mostly from the viewpoint of functional ecology, with much less attention given to the life history of such organisms. New observational and conceptual approaches favour a revisiting of microscopic ecosystems within a broader natural history context. Here, I address certain aspects to stimulate the curiosity of the naturalist for the very small.

Maneres complementàries de mirar els ecosistemes

En les darreres dècades l'estudi de les comunitats naturals s'ha realitzat sota dues visions que encara que comparteixen una mateixa matèria d'estudi - el desenvolupament de la vida sobre el planeta - no s'acaben de complementar i reforçar mútuament en la mesura que sembla possible i

desitjable. Són la visió biogeoquímica (o millor biogeoquímica) dels ecosistemes, la qual fa èmfasi en el transport i reacció dels materials que gestionen els éssers vius (Hutchinson, 1948), i la visió que fa èmfasi en la biodiversitat de la vida, des dels gens als ecosistemes, que es fixa més en la idiosincràsia de cada organisme i com les diverses formes de vida es distribueixen i evolucionen (Wilson, 2002). Aquesta darrera visió és la que enllaça

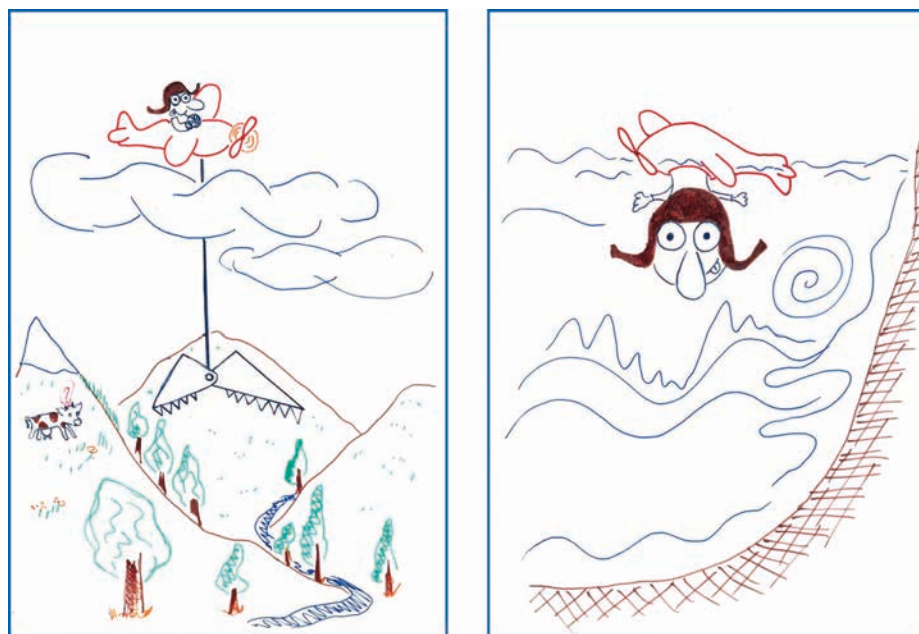


Figura 1. Il·lustració de la dificultat per percebre i estudiar l'ecosistema microscòpic aquàtic pels humans. Hom podria fer l'analogia que seria com investigar els nostres prats i boscos per sobre dels núvols, sense veure-hi i agafant amb una macrodraga bocins de territori. Nous instruments i conceptes ens permeten progressivament "veure" des de dins l'ecosistema microscòpic.

de manera més clara amb el que tradicionalment s'havia anomenat història natural. A diferència del món macroscòpic, els ecosistemes constituïts de forma predominant per microorganismes, especialment els aquàtics, han estat més fàcils d'estudiar des d'una perspectiva biogeodinàmica, mesurant els fluxos de materials i el transport a gran escala (p.e., oceanografia), que no pas mirant els detalls de la vida dels organismes que els integren (Sigeo, 2004). Portat a l'absurd, podríem dir que l'ecosistema microscòpic s'ha investigat com si haguéssim estudiat els nostres boscos i prats llançant una draga des de sobre els núvols i haver fet inferència de com són i com s'organitzen amb el que hi poguéssim recollir (fig. 1). Lamentablement, només podem considerar la història natural de l'ecosistema microscòpic, tal com ho fem amb el de la nostra escala, mitjançant l'observació parcial i la reconsideració del que hi passa a través del desenvolupament conceptual.

Recentment, tant els mètodes d'observació com el coneixement de processos a petita escala han millorat molt i han permès fer un salt endavant en la manera de constatar la diversitat taxonòmica, funcional i morfològica, la varietat de formes de reproducció, desenvolupament i de comportament, i la manera com la xarxa d'interaccions entre organismes s'organitza en l'ecosistema microscòpic. Aquest món microscòpic inclou formes de vida difícils d'imaginar en el món macroscòpic, aquest darrer, per comparació, acaba semblant massa senzill i previsible. Tot i l'atractiu d'aquesta

diversitat de tota mena, s'ha de fugir de la pura catalogació i col·leccionisme de rareses. Els detalls i varietat que ens aporta la història natural de l'ecosistema microscòpic només té sentit si s'analiza en el context evolutiu de com la vida ha anat explorant camins, amb la consideració que encara és molt lluny d'exhaurir-ne les possibilitats (Wagner, 2011).

La mida d'allò microscòpic

La propietat d'ésser microscòpic ve definida pel límit de l'ull humà per a distingir coses de mida petita, unes poques dècimes de mil·límetre (fig. 2). Això pot semblar una definició col·loquialment pràctica, però científicament arbitrària. Només ho és fins a cert punt, perquè al voltant d'aquesta mida també es produeixen transicions físiques importants per la biologia dels organismes (Dusenbery, 2009). És la mida més gran en la qual la influència de la viscositat de l'aigua encara pesa força sobre el desplaçament dels organismes (ho tractarem amb més detall més endavant) i, també, on l'obtenció d'oxigen per part de l'organisme per simple difusió, té aproximadament el seu límit. Amb aquestes dues propietats ja trobem definides les principals característiques del món dels organismes microscòpics; és a dir, viuen en un món enganxós i en el qual el transport desordenat per simple difusió pot ser suficient i prou eficient per obtenir els recursos. Tot molt diferent del nostre món macroscòpic.

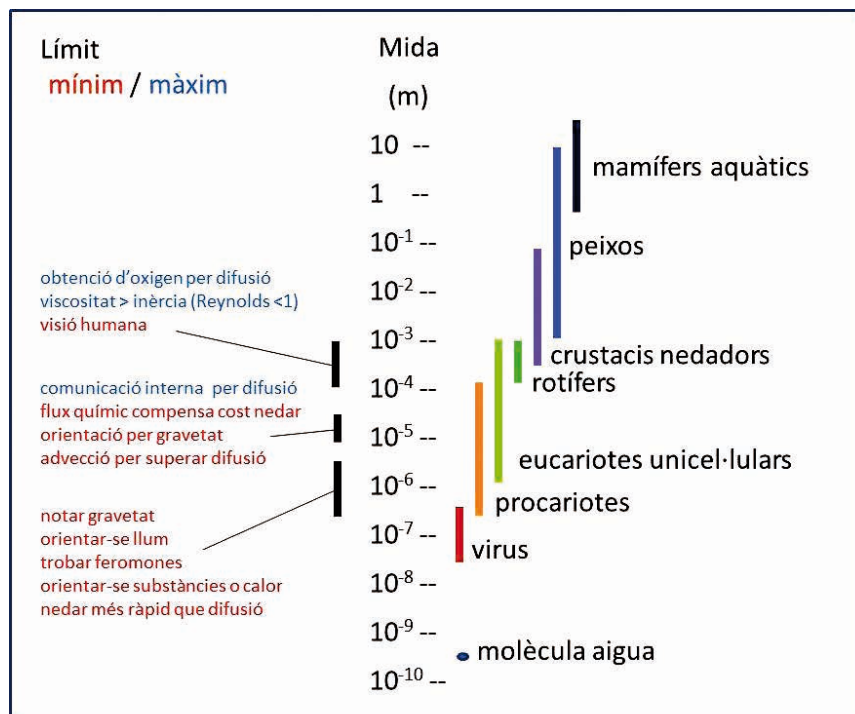


Figura 2. El límit de la visió humana coincideix amb alguns límits de les característiques físiques del medi aquàtic. Aquest fet té com a conseqüència que la comprensió purament intuïtiva de l'ecosistema microscòpic sigui molt difícil. A més a més, el rang de mides d'organismes microscòpics també se solapa amb d'altres límits físics, de tal manera que podem dir que hi ha més d'una realitat en el món microscòpic.

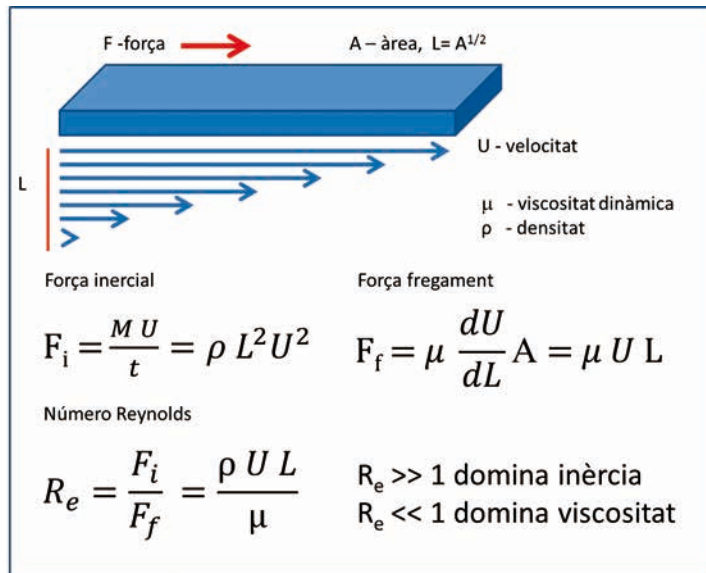


Figura 3. Una manera d'aproximar si domina la inèrcia o el fregament (viscositat) en el moviment d'un cos en l'aigua és l'ús d'un número adimensional (número de Reynolds, R_e) que relaciona les dues magnituds. En l'ecosistema microscòpic, la viscositat esdevé protagonista.

Si encara considerem mides més petites, apareixen nous llinars físics que també condicionen la manera com són els organismes (fig. 2). Cap a la centèsima de mil·límetre (10 μm) és la mida més petita on l'advecció (moviment dirigit) pot superar la difusió, el flux químic pot compensar el cost de nedar per augmentar els recursos, i és possible orientar-se per la gravetat, o dit d'una altra manera, per sota d'aquesta mida desplaçar-se activament té poc sentit. També és el límit de mida per a una cèl·lula on la comunicació interna exclusivament per difusió té sentit. Cap a la mil·lèsima de mil·límetre (1 μm), ens acostem al límit de les cèl·lules més petites, un ordre de magnitud per sota del qual ja només hi ha els virus. Les cèl·lules més petites pràcticament no experimenten gravetat, i difícilment tenen cap capacitat per orientar-se (llum, feromones), viuen estrictament en un món de difusió. La mida de la molècula d'aigua encara està dos ordres de magnitud per sota dels virus. En aquests dos ordres de magnitud l'aigua és plena d'altres molècules que també tenen un paper actiu en l'ecosistema microscòpic: sia com a recurs, senyals o determinants de les condicions físiques i químiques en les quals els microorganismes han de viure.

Un món viscos

Els organismes que presenten una mida al límit de la nostra visió ens resulten alhora familiars i estranys. Molts d'aquesta mida són crustacis, alguns amb morfologies semblants als seus parents macroscòpics i d'altres amb formes bastant més allunyades. Quan els observem mentre es desplacen o mengen, els moviments ens resulten familiars, per exemple, en les trajectòries que realitzen o com s'apropen als objectes; però si ens fixem

en el detall veiem que la majoria de moviments són espasmòdics. Ben bé sembla com si miréssim una d'aquelles primeres pel·lícules de pocs fotogrames per segon. Això és una constant en l'ecosistema microscòpic i es deu al fet que en disminuir de mida, la influència de la viscositat de l'aigua es posa de manifest (fig. 3). El que per a nosaltres és un medi molt fluid, per als organismes microscòpics és com un oli o, fins i tot, quasi un greix, si són molt molt petits.

Quan un cos es desplaça per l'aigua a una certa velocitat, per fregament, arrossega l'aigua del seu voltant (fig. 3). L'aigua més propera es desplaça a la mateixa velocitat que el cos i a mesura que ens hi allunyem, la velocitat disminueix fins a fer-se zero. L'esforç que el cos ha de fer és proporcional a aquest gradient de velocitats que es desenvolupa. El factor de proporcionalitat entre el gradient de velocitat i l'esforç és el que s'anomena viscositat dinàmica (μ). El valor de la viscositat depèn del tipus de líquid i de la temperatura. En el cas de l'aigua, a 20°C la viscositat és un 23% menor que a 10°C.

La importància de la viscositat en el moviment depèn de la mida de l'organisme i la inèrcia que porta el seu moviment. En hidrodinàmica és molt comú utilitzar números adimensionals per valorar els llinars que determinen canvis dels règims físics (Imberger, 2012). Per caracteritzar el pas del règim on domina la inèrcia a on domina la viscositat es fa servir el número de Reynolds (R_e , fig. 3). Aquest número confronta la força inercial del cos que es desplaça (numerador) amb la força de fregament associada a la viscositat (denominador). L'expressió se simplifica molt i acaba depenent només de tres variables: la velocitat a què es desplaça el cos, la seva longitud característica i la viscositat. Cal tenir en compte que els núme-

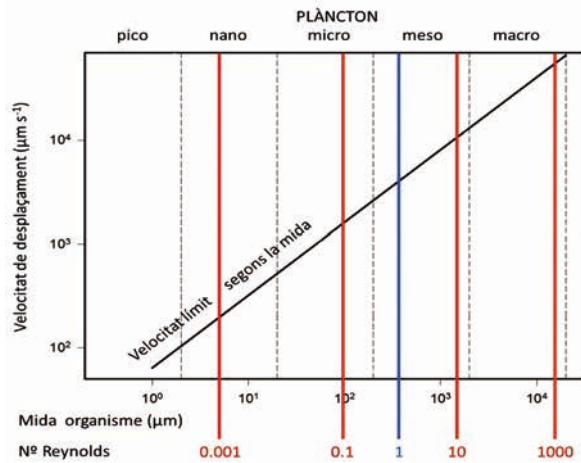


Figura 4. Tradicionalment en el plàncton s'ha distingit unes classes segons la mida dels organismes. Aquestes classes corresponen més a criteris operatius que no pas a discontinuïtats que tinguin sentit ecològic. De tota manera, com la velocitat màxima a la qual un organisme es pot desplaçar està relacionada amb la seva mida, podem observar que pràcticament tot el plàncton es troba en condicions on la viscositat és molt rellevant ($R_e < 1$) i això condiona la seva manera de moure's.

ros adimensionals són aproximacions d'ordre de magnitud; en aquest cas, per $R_e \gg 1$ sabem que domina la inèrcia del cos i la viscositat es pot obviar; per $R_e \ll 1$ la viscositat dominarà i la manera de desplaçar-se (ja veurem que és possible) dependrà d'ella. Al voltant de $R_e \approx 1$ es produeix una transició entre els dos règims. Una bona part de l'ecosistema microscòpic es troba en números de Reynolds baixos.

La velocitat màxima a què es pot desplaçar un organisme té relació amb la seva mida (fig. 4). Aquest és un fet molt interessant perquè permet associar a cada mida un número de Reynolds aproximat i així establir la influència de la viscositat de l'aigua en el microcosmos d'aquell organisme. El problema rau en què vol dir exactament $R_e \approx 1$. L'anàlisi dimensional té aquesta limitació. En realitat, on la viscositat influeix de manera notable sobre la inèrcia pot ser un número força per sobre o per sota de 1. Com s'ha esmentat abans, els organismes propers al mil·límetre presenten un moviment espasmòdic (mouen els apèndixs per nedar a batzacades). Això és indicador que si més no per $R_e \approx 10$, la viscositat ja és important. En terminologia del plàncton, la viscositat influiria del mesoplàncton cap a mides més petites. Fent un símil amb la nostra escala, per al plàncton gros, seria com si nosaltres haguéssim de nedar en un medi d'oli de motor, i per al plàncton de mida més petita, com si ho féssim en un medi de mel.

Per què el moviment espasmòdic és indicador que la viscositat té influència? Aquest moviment permet que la inèrcia superi el fre de la viscositat, perquè el temps característic en manifestar-se els efectes de les dues forces és diferent (Dusenbery,

2009). Per tant, en el món viscos, encara que la viscositat acabaria frenant un moviment, si l'impuls es produeix prou de pressa, hi pot haver un moviment efectiu. Les "pampallugues" del moviment en el món microscòpic no cal interpretar-les cercant explicacions complicades de comportament, és una necessitat física. Això no treu, que després, sobre aquest condicionant físic, s'hi pugui desenvolupar variants motores (tant mecàniques com de comportament) que obeeixin a pressions de selecció diverses segons el tipus de vida de l'organisme i el seu entorn d'interrelacions. Nedar activament només deixa de tenir sentit quan la velocitat del moviment advection, que es pot aconseguir per l'organisme, és menor que l'associada a la difusió d'una partícula de la seva mida (fig. 2). Això potser només passa per procarïotes molt molt petits ($< 1 \mu\text{m}$) i en el món dels virus.

Un món de sensacions no-visuals

La nostra percepció del món està molt condicionada per la capacitat visual. En l'ecosistema microscòpic, malgrat que molts organismes tenen òrgans sensors de llum, el comportament de relació amb els altres individus de la mateixa o d'altres espècies està molt condicionat pels estímuls mecànics i químics. L'aigua ofereix un medi de "comunicació" més adient que l'aire en aquest sentit, ja que els senyals que es deixen (voluntària o involuntàriament) triguen més en esvaïr-se (unes mil vegades més lentament que en l'aire). Per tant, molts organismes microscòpics, sobretot els pluricel·lulars i els unicel·lulars de mida més grossa, estan plens d'apèndixs mecanoreceptors, són com grans antenes ambulants, per captar ones produïdes per altres individus en la seva proximitat i amb els que els hi interessa interaccionar (p.e., aparellar-se, caçar-los) o escapar-se'n.

Els mecanoreceptors són molt efectius en la distància curta i en situacions que exigeixen una resposta molt ràpida. Els senyals químics permeten seguir pistes a distàncies més llargues o més antigues. Actualment, hi ha imatges ben il·lustratives d'aquests fets (Kjørboe, 2009). En una població del copèpode *Centropages typicus* de vegades es veu un individu que comença a fer giravoltes com un ximple, aparentment sense cap sentit, fins que al final s'atura al costat d'un altre i el segueix. Mirant les imatges amb més detall, es veu que l'individu és un mascle que segueix l'estela de senyals químics ("perfums") deixats per una femella. Aquest cas, és un exemple de cerca de la femella molt elemental biològicament, però hi ha casos, com el d'un altre copèpode, *Pseudocalanus elongatus*, on el comportament es fa complex, mascle i femella executen danses de festeig molt sofisticades on els receptors químics i mecànics permeten una interacció espacial gens trivial (Kjørboe, 2009).

El món microscòpic tridimensional, el plàncton, presenta una molt baixa densitat d'organismes, fins i tot quan ens sembla que n'hi ha molts, l'espai entre ells és molt elevat. La manera de moure's i el tipus de trajectòries descrites condiciona la probabilitat de trobar-se (Bartumeus *et al.*, 2005). En molts organismes es pot distingir un seguit de patrons de moviment o estereotips que poden diferenciar-se clarament. S'estima que cadascun d'ells, o combinacions entre ells, s'han seleccionat per millorar l'èxit en l'alimentació i la reproducció (Bartumeus i Catalan, 2009). A un mateix individu se'l pot veure fent giravoltes; saltant i deixant-se enfonsar; nedant en trajectòries persistents o fent altres moviments segons les condicions en què es troba (Kjørboe, 2008). Quina mena de moviment optimitza la possibilitat de trobar-se amb un mínim de despesa energètica (o d'algun altre recurs) és un actiu camp d'investigació, amb aplicacions molt més enllà de la comprensió de l'ecosistema microscòpic. Fonamentalment, es tracta de solucionar el dilema que suposa insistir en buscar bé al nostre voltant, o decidir que és millor explorar un lloc més llunyà on potser n'hi haurà més del que estem buscant.

Reproduir-se o persistir

Com els organismes es reproduïxen és un dels temes predilectes de la història natural. La reproducció sexual és present en l'ecosistema microscòpic, però molt sovint és l'excepció i no pas la norma. Formes de reproducció partenogenètiques són molt comuns en els organismes microscòpics, fins i tot en els pluricel·lulars (Likens, 2010). Atribuir-ho a la dificultat de trobar-se dels individus sembla excessivament agosarat; però potser no ha estat pas evolutivament innocu. El cas és que, organismes ben diferents presenten

femelles partenogenètiques, entre els més comuns, per exemple, cladòcers (puces d'aigua) i rotífers, que formen ous d'on sortirà un altre adult sense la intervenció d'un mascle. Femella i ous van junts fins a darrera hora, essent de vegades el volum dels darrers quasi la meitat de la primera. Els individus que en surten tenen les característiques morfològiques dels adults. Aquesta és la forma habitual de reproducció en les poblacions i només ocasionalment apareixen mascles perquè es produeixi reproducció sexual. Hi ha espècies, però, que aquesta reproducció sexual no s'ha observat mai. En les formes unicel·lulars, el predomini de la reproducció asexual també és ubíqua. Per tant, en bona mesura, l'ecosistema microscòpic està format per poblacions d'individus que són clònics. Les conseqüències ecològiques i evolutives d'això, probablement encara no s'han explorat en prou profunditat.

Com hem vist abans, moltes de les característiques i "normes de joc" físiques en el món microscòpic van lligades a la mida. Entre els organismes unicel·lulars és comú trobar espècies en les quals les cèl·lules, després de dividir-se, no se separen, sinó que continuen enganxades d'alguna manera, però no de qualsevol manera (Reynolds, 1984). Per exemple, entre les algues verdes (cloròfits clorococcales) és comú que les cèl·lules filles quedin dintre de la paret de la cèl·lula mare o que facin servir aquesta paret com estructura d'unió d'una colònia formada per successives divisions. En les diatomees, on la cèl·lula està envoltada per una estructura silícica (caixa de vidre), hi ha espècies en què les noves cèl·lules s'enganxen per les cantonades d'aquesta estructura i acaben formant conjunts de centenars o milers d'individus. En conjunt, configuren una mena de gran "esponja" que, naturalment, no pot interaccionar amb el medi i amb altres espècies, de la mateixa manera

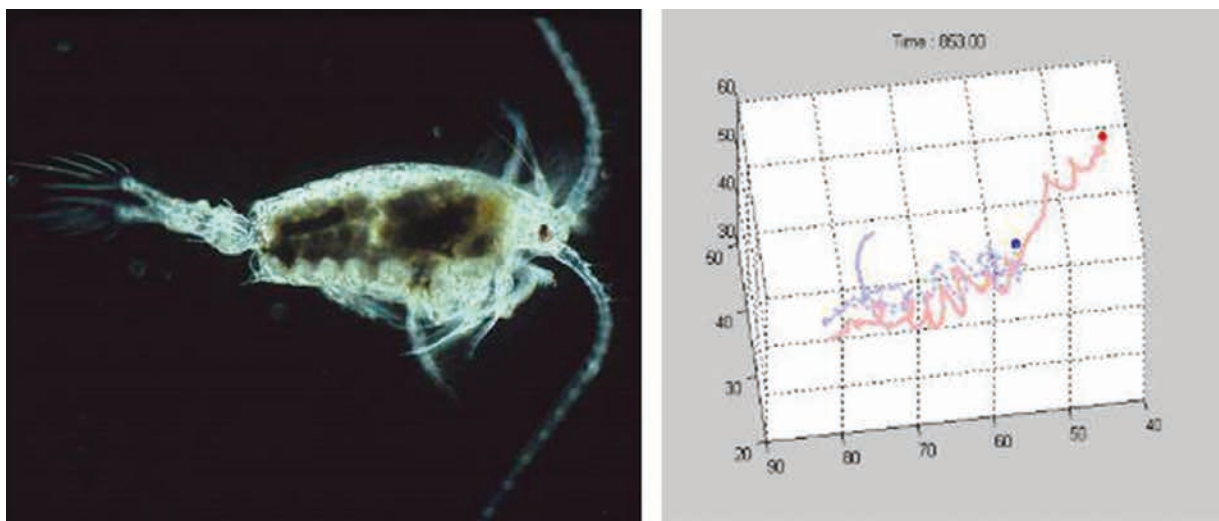


Figura 5. La interacció en l'ecosistema microscòpic depèn en bona part de la capacitat de captar senyals químics abans que la difusió els esborri. En la figura es mostra la trajectòria d'un mascle de *Centropages typicus* (punt blau) seguint l'estela d'una femella (punt vermell) (Kjørboe, 2009). Fotografia: Albert Calvet.



Figura 6. Alguns organismes unicel·lulars poden formar colònies amb característiques molt particulars. Com es pot haver originat la capacitat constructiva en alguns casos es tot un misteri (p.e. *Dinobryon divergens*, crisofícia). Fotografia: Frank Fox (CC).

que ho faria la mateixa població en cèl·lules deslligades. En alguns casos, la construcció de la colònia, frega els límits del que podríem arribar a imaginar. És el cas de les colònies de *Dinobryon* (fig. 6), per exemple. En aquest organisme les cèl·lules se situen dintre d'una teca en forma de copa, les cèl·lules filles van enganxant les seves copes a la punta de la copa de la cèl·lula mare i progressivament configuren una estructura ramificada amb desenes d'individus. En la mateixa espècie també trobem moments en que cada individu neda lliurement. La diferència de mida i condicionaments de motilitat i interacció amb el medi i els depredadors és molt diferent per l'estructura colonial i els individus lliures. A més a més, aquests organismes són alhora fotosintètics i fagotròfics, atès que també ingereixen procarïotes. Els condicionants com a depredadors també deuen variar d'estar en una forma o en l'altra.

Les condicions en el medi aquàtic, particularment en el medi pelàgic, són poc persistents. Temperatura, llum, disponibilitat de recursos i altres factors canvien molt ràpidament. Com que els organismes microscòpics tenen un temps de generació potencialment també molt curt, la con-

seqüència és una successió, substitució d'unes comunitats per unes altres. On van els que aparentment desapareixen? El cycle vital de molts organismes microscòpics inclou formes de resistència. En alguns casos, aquestes formes són molt més atractives, des d'una visió plàstica, que no pas l'organisme en el seu estat vegetatiu. Un bon exemple, és el cas de les crisofícies (Pla, 2001). En aquestes algues, les formes vegetatives són generalment organismes unicel·lulars nedadors amb molt poca estructura; en canvi, formen uns cist silícics amb una ornamentació ben espectacular (fig. 7). És difícil imaginar que tota aquesta varietat de formes tingui cap mena d'utilitat (sentit?) per la supervivència de l'organisme. Probablement, forma part d'allò que s'ha anomenat el barroc de la natura. És a dir, una diversitat selectivament neutre que resulta d'una deriva aleatòria per morfologies que no penalitzen la supervivència.

Preses i depredadors

La història natural de caire més literari feia èmfasi en les relacions de predació. I encara ara és una manera atractiva d'introduir les xarxes tròfiques en el món escolar i la divulgació. Les estructures piramidals de nivells tròfics s'allunyen però de la realitat en el medi aquàtic i en l'ecosistema microscòpic encara és més palès. La mida de l'organisme té poc a veure amb el seu paper com a presa o depredador, de fet si considerem els ordres de magnitud que cobreix l'ecosistema microscòpic, veiem que pràcticament qualsevol combinació de mides és possible.

La relació de mida entre la presa i el depredador influeix molt en la probabilitat d'encontre i també en les necessitats de captura. El consum de preses similars o més grosses que el mateix cos del depredador permet que la captura es pugui produir amb baixa freqüència. De la mateixa manera que una boa pot sobreviure molt de temps sense alimentar-se, un cop ha ingerit un organisme de mida superior al seu cos, també en el món microscòpic trobem organismes que són capaços de deformar-se i ingerir preses de forma i mida aparentment impossibles de ser menjades (Du Yoo *et al.*, 2009). Naturalment, si el depredador és força més gran que la presa, la captura es fa més fàcil, però ha de ser força més freqüent (Catalan, 1999). No hi ha una solució millor que les altres i la vida ha explorat múltiples combinacions.

Entre els organismes fagotròfics més petits es troben els coanoflagel·lats, poc abundants però molt comuns. Aquests petits flagel·lats de poques micres, viuen en números de Reynolds ben baixos, per tant, la captura dels bacteris dels que s'alimenten implica vèncer els impediments de l'acostament de dues partícules en un món molt viscos (Pettitt *et al.*, 2002). Bacterívors molt més grossos que les seves preses (ciliats, heliozous, alguns rotífers) sovint han solucionat el problema de la captura amb el desenvolupament d'apèn-

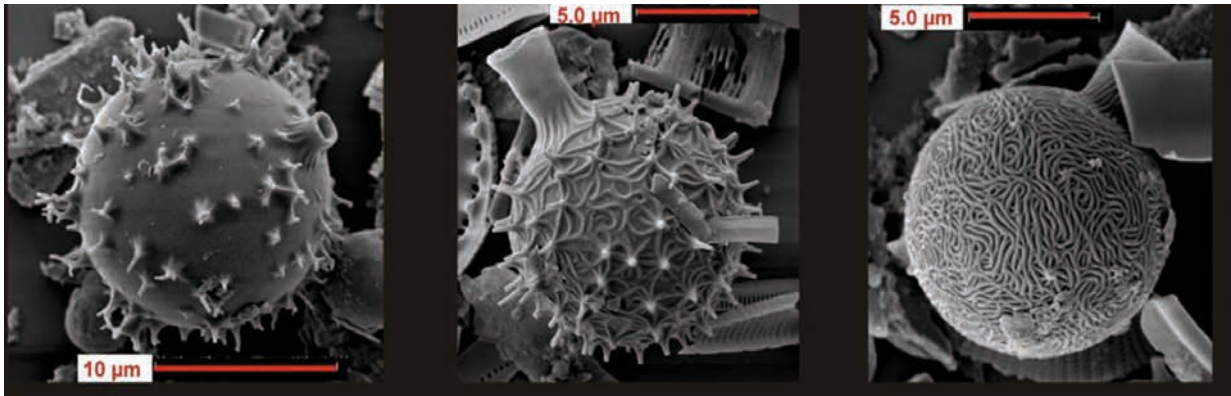


Figura 7. La morfologia de les formes de resistència de les crisofícies (estomatocists) és molt més variada que la de les formes vegetatives. L'associació entre unes i altres encara està per establir per a una gran part de les espècies. Fotografia: Sergi Pla.

dixs radials que augmenten molt la seva mida efectiva, sense augmentar de la mateixa manera la despesa metabòlica que suposaria un volum massís de la mateixa mida. Els bacteris s'acaben enganxant en els apèndixs portats pel moviment difusiu que experimenten com a partícules. Amb estratègies similars també poden capturar organismes de mida més grossa, quasi semblant a la d'ells mateixos, la digestió completa de les quals els pot portar quasi mig dia (Patterson i Hausmann, 1981).

En el món microscòpic, els conceptes de planta i animal es difuminen. Hi ha molts organismes que són fotosintètics i, al mateix temps ingereixen altres organismes. Fins i tot, algunes formes exclusivament heterotròfiques han derivat secundàriament d'organismes autotròfics. De fet, els plastids dels eucariotes autotròfics provenen d'una simbiosi entre una presa i un depredador. Aquesta associació és en la majoria de casos molt íntima i la informació genètica del plastid ha quedat molt reduïda i, en bona mesura, s'ha traspasat al nucli dels fagotròfics. Hi ha casos, però, en què l'associació és més recent i la distinció de dos tipus d'organismes encara és prou clara. Algunes d'aquestes associacions han esdevingut una mena de superorganismes, si considerem les seua capacitat de créixer (Gustafson *et al.*, 2000; Modenutti *et al.*, 2005).

La interpretació dels avantatges de la mixotròfia no és pas energètica, ja que la fotosíntesi aporta molta més energia que la ingestió de preses. Tot i així es dona el cas que, en determinats moments del cycle vital, algun mixòtrof sobreviu exclusivament de la fagotròfia (Matantseva i Skarlato, 2013). Tret d'això, el més admès és que la fagotròfia serveix com a font de nutrients essencials per mantenir el creixement en situacions en què la disponibilitat d'energia i carboni és suficient per la divisió cel·lular, però altres elements (p.e. P, N,...) no ho són (Raven *et al.*, 2009). En els ecosistemes microscòpics oligotròfics, els flagel·lats mixotròfics de diversos grups taxonòmics (p.e., crisofícies, criptòfits, dinoflagel·lats) són molt abundants.

Sovint, força més abundants que flagel·lats i cilis estrictament heterotròfics, de tal manera que són els organismes que exerceixen més depredació sobre els procarïotes. En aquest sentit, l'anomenat "bucle microbià" de la xarxa tròfica, com una via alternativa a la dels autòtrofs, queda ben aviat anastomosada a la via clàssica. Aquest maniqueisme de les dues vies en la xarxa tròfica és en bona mesura un tema obsolet. La xarxa tròfica de l'ecosistema microscòpic és un conjunt complex d'interaccions amb entrades d'energia i nous materials a diferents nivells i de formes molt diverses.

La ingestió de procarïotes en els flagel·lats mixòtrofs no és una activitat indiscriminada. Encara no és un tema estudiat amb prou profunditat, però queda clar que hi ha una depredació diferencial sobre els diferents grups de procarïotes i que diferents espècies de flagel·lats tenen preferències variades (Ballen-Segura, 2012). La constància de les preferències és una qüestió per resoldre. Inicialment, hom pensava que la mida era molt determinant i, efectivament, sembla que hi ha llindars de mida molt petita o molt grossa que serveixen de "refugi" a la depredació; però també hi ha altres factors de selecció, més enllà de la mida, que queden per determinar. Les conseqüències biogeoquímiques del fet que alguns grups de procarïotes rebin, si més no puntualment, molta més pressió de selecció que d'altres encara són desconegudes.

La mida dels organismes unicel·lulars eucariotes cobreix tres ordres de magnitud (fig. 2). Això permet molta diversitat d'interaccions de depredació entre ells, a la qual s'ha d'afegir la pressió que pot venir de multicel·lulars com rotífers i crustacis, per exemple. Probablement, la depredació ha estat un factor evolutiu important en l'aparició de tota mena de "closques" protectores (teques, valves). Aquestes estructures extracel·lulars són sorprenents pel contrast que suposa la seva complexitat respecte de la simplicitat de la cèl·lula nua i com la cèl·lula és capaç d'organitzar la seva construcció.

La depredació també podria estar en l'origen de les formes colonials del fitoplàncton que ja

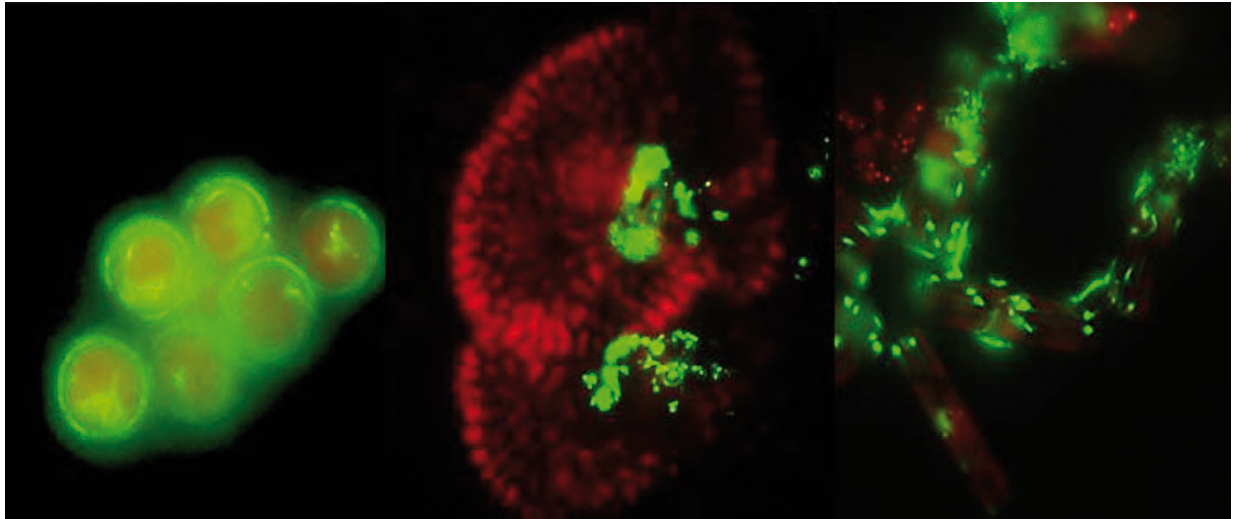


Figura 8. Un dels avantatges de les colònies respecte de formes unicel·lulars podria ser el millor aprofitament de l'activitat dels enzims extracel·lulars produïts per alguns dels membres de la colònia. L'activitat de la fosfatasa es pot posar de manifest amb un substrat fluorescent. Aquesta activitat es dona en condicions de molta demanda de fòsfor i poca disponibilitat d'aquest element en el medi. La trobem present en espècies de grups ben diferents, en la fotografia: *Coenococcus* (cloròfit), *Gomphosphaeria* (cianobacteri) i *Tabellaria* (diatomea). Fotografia: Tatiana Caraballo.

haviem comentat. Pel que fa a creixement, capacitat de captar recursos, no hi ha cap avantatge en l'agregació de cèl·lules, més aviat es complica perquè suposa una reducció de la superfície, per on entren els recursos, respecte del volum, on hi ha la despesa (demanda) d'aquests recursos. Estudis recents mostren que els filaments són el tipus morfològic que assoleix biomasses més elevades en el plàncton dels estanys i això passa en grups tan diferents com els cianobacteris i les diatomees (Caraballo, 2013). Altres formes colonials, plaques o colònies globulars, tenen unes distribucions de biomassa poblacional similars als unicel·lulars. L'èxit de la forma filamentosa s'interpreta pel fet que és la forma que fa créixer més la susceptibilitat a ser menjada amb una pèrdua de superfície respecte de volum menor. Per tant, pot mantenir taxes de creixement similars als unicel·lulars, mentre que les pèrdues per predació són menors que en ells. No és estrany doncs que una bona part dels pics de producció i acumulació de biomassa en estanys, embassaments i al medi marí vagi lligat a formes filamentoses. Els cenobis, a més a més de reduir la depredació, poden tenir avantatges lligades a l'existència d'un espai intercel·lular que obre possibilitats a què l'activitat d'algunes cèl·lules s'aprofitin pel conjunt. Un exemple seria l'alliberament de fosfatases extracel·lulars per actuar sobre compostos amb fòsfor que no són directament assimilables (fig. 8).

El 2-D canvia molt les coses

El món microscòpic aquàtic sembla per naturalesa tridimensional si tenim en compte la viscositat i la lenta sedimentació en un medi on els organismes tenen una densitat molt propera al fluid que els envolta. En aquest ambient 3-D

és generalment molt difícil de trobar-se. En canvi, en quan apareix una superfície on els materials i els organismes es poden amuntegar, la interacció es pot fer molt intensa. Podríem fer l'analogia que es desenvolupen boscos microscòpics sobre els substrats, on els organismes viuen uns sobre els altres i encara d'altres neden entre els espais lliures que deixa l'embolic. És probable que aquesta característica d'augmentar la interacció sigui el més remarcable evolutivament del que passa en el bentos (Wintermute i Silver, 2010). Les relacions de mutualisme hi han de ser freqüents amb les possibilitats d'innovació biològica que això ofereix (Hansen *et al.*, 2007). En qualsevol racó del món microscòpic bentònic, la diversitat de formes i maneres de viure és extraordinària. El món macroscòpic resulta monòton comparat amb la riquesa que en aquí s'hi troba. Una part d'aquesta diversitat potser és gratuïta, en el sentit que no va lligada a cap funcionalitat ni respon a una pressió de selecció clara; però de ben segur que encara hi ha molt per comprendre.

L'arbre de la vida és una xarxa

Una ullada a l'arbre de la vida ens indica que la seva història ha estat essencialment microscòpica i ho continua essent. Només un petit nombre de branques han donat lloc a organismes macroscòpics. Tot i així, el món macroscòpic ha condicionat extraordinàriament la visió de l'evolució i ha generat un esquema excessivament basat en una filogènia on les branques van divergint i dividint-se sense retrobaments. La realitat del món microscòpic és un altre i, si aquest és el més comú, també ho és la del procés vital en el seu conjunt. Més que d'un arbre de la vida, hauríem de parlar de la xarxa de la vida (Dagan i Martin, 2009).

La seqüenciació de genomes de procariotes ha posat de manifest que l'intercanvi lateral de gens entre línies filogenètiques ha estat una constant (Nelson-Sathi *et al.*, 2014). Els estudis citològics i genètics han demostrat, d'altra banda, l'existència de nombrosos processos d'endosimbiosi. Entre aquests processos hi ha la incorporació de cianobacteris com a plastis. En aquí tornem a la depredació com a motor evolutiu. L'interessant és que trobem organismes amb plastis en branques molt diferents de l'arbre de la vida. No va estar, per tant, un fet únic, accidental, sinó que és un procés que s'ha anat repetint. La història evolutiva de diversos grans grups de flagel·lats autotròfics (glaucòfits, criptofícies, dinofícies) inclou endosimbiosi repetides, com indica, entre altres caràcters, l'acumulació de membranes al voltant dels plastis i altres orgànuls cel·lulars (Raven, 2013).

En l'origen de la cèl·lula eucariòtica hi ha l'endosimbiosi (Thiergart *et al.*, 2012), i perquè això es produís, hi havia d'haver fagotròfia. És lícit doncs especular sobre on es podria haver produït l'origen de la fagotròfia, atès que els procariotes tenen una paret rígida que envolta la cèl·lula i no permet la ingestió de partícules. Havia de ser en unes condicions on la pèrdua de les parets no fos un problema. Potser en una matriu d'acumulació de productes d'excreció extracel·lular en una superfície, que no constituís un medi hostil? D'això fa uns 1.200 milions d'anys, uns 2.400 milions d'anys després de les primeres cèl·lules de procariotes.

En el món més petit, la diversitat química substitueix a la física

Més de la meitat de la història de la vida ha estat, no solament exclusivament microscòpica, sinó procariòtica. Podriem dir que abans que la vida comencés a explorar la diversitat física va estar explorant la diversitat química. Tot i que hi ha alguns procariotes que donen formacions macroscòpiques, és difícil reconèixer fins i tot microscòpicament a la majoria d'aquests organismes. Els organismes vius es caracteritzen per treure l'energia per mantenir-se i reproduir-se d'un flux d'electrons des d'uns compostos donadors a uns compostos receptors. Segons se n'utilitzin uns o d'altres el rendiment energètic és molt diferent. L'ús d'oxigen com a acceptor final d'electrons té molt més bon rendiment, per exemple, que l'ús de sulfats. Al llarg de la història de la terra, la disponibilitat d'uns i d'altres compostos ha anat canviant molt, fonamentalment com a conseqüència de les innovacions evolutives de la mateixa vida. Malgrat això, la diversitat de condicions en la superfície del planeta segueix permetent la coexistència d'aquesta gran diversitat química (Pace, 1997), la qual, encara que és difícil de visualitzar, té un paper extraordinàriament rellevant en el cicle dels elements biològicament més importants. Per exemple, gairebé tot el cicle

del nitrogen està en mans d'organismes procariotes (lliures o en associació), des de la fixació de N_2 que hi ha en el gran reservori atmosfèric, fins a les diverses transformacions entre formes reactives per la vida (NH_4^+ , NO_x^-) i el retorn cap aquell reservori inicial utilitzant-los com a acceptors d'electrons (desnitrificació). En les darreres dècades, els humans hem ficat el nas en aquest cicle d'una manera inimaginable fa unes poques generacions (Fowler *et al.*, 2013). La invenció d'un mètode de fixació química de nitrogen i la disponibilitat d'una gran quantitat d'energia (combustibles fòssils), atès que el procés és energèticament costós, ha portat que en l'actualitat circuli per la biosfera, com a mínim, el doble de nitrogen reactiu (assimilable per les plantes) del que circulava abans de 1950. Les conseqüències d'aquest fet, entre d'altres que estan passant, són molt difícils de valorar. En tot cas, fa pensar que potser l'ecosistema microscòpic l'hauríem de conèixer millor, en tota la seva diversitat de formes i funcionalitat.

Bibliografia

- Ballen-Segura M.A. (2012). *Estudio de la actividad fagotrófica del fitoplancton mediante técnicas de análisis celular*. Universitat de Barcelona. Tesi doctoral.
- Bartumeus F. i Catalan J. (2009). Optimal search behavior and classic foraging theory. *Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical*, 42: 34002. doi: 10.1088/1751-8113/42/43/434002
- Bartumeus F., Da Luz M.G.E., Viswanathan G.M. i Catalan J. (2005). Animal search strategies: A quantitative random-walk analysis. *Ecology*, 86: 3078-3087. doi: 10.1890/04-1806
- Caraballo T. (2013). *The ecology of colonial phytoplankton*. University of Barcelona. Tesi doctoral.
- Catalan J. (1999). Small-scale hydrodynamics as a framework for plankton evolution. *Japanese Journal of Limnology*, 60: 469-494. doi: 10.3739/rikusui.60.469
- Dagan T. i Martin W. (2009). Getting a better picture of microbial evolution en route to a network of genomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 364: 2187-2196. doi: 10.1098/rstb.2009.0040
- Du Yoo Y., Jeong H.J., Kim M.S., Kang N.S., Song J.Y., Shin W., Kim K.Y. i Lee K. (2009). Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates on the ubiquitous marine diatom *Skeletonema costatum*. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 56: 413-420. doi: 10.1111/j.1550-7408.2009.00421.x
- Dusenbery D.B. (2009). *Living at micro scale: The unexpected physics of being small*. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Fowler D., Coyle M., Skiba U., Sutton M.A., Cape J.N., Reis S., Sheppard L.J., Jenkins A., Grizzetti B., Galloway J.N., Vitousek P., Leach A., Bouwman A.F., Butterbach-Bahl K., Dentener F., Stevenson D., Amann M. i Voss M. (2013). The global nitrogen cycle in the twenty-first century. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 368: 20130164. doi: 10.1098/rstb.2013.0164
- Gustafson D.E., Stoecker D.K., Johnson M.D., Van Heukelem W.F. i Sneider K. (2000). Cryptophyte algae are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum*. *Nature*, 405: 1049-1052. doi: 10.1038/35016570

- Hansen S.K., Rainey P.B., Haagenen J.A.J. i Molin S. (2007). Evolution of species interactions in a biofilm community. *Nature*, 445: 533-536.
doi: [10.1038/nature05514](https://doi.org/10.1038/nature05514)
- Hutchinson G.E. (1948). Circular causal systems in ecology. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 50: 221-246.
doi: [10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x](https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.1948.tb39854.x)
- Imberger J. (2012). *Environmental fluid dynamics: flow processes, scaling, equations of motion, and solutions to environmental flows*. Academic Press, Oxford.
- Kjørboe T. (2008). *A mechanistic approach to plankton ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- Kjørboe T. (2009). A mechanistic approach to plankton ecology (e-lecture). *Limnology and Oceanography e-Lectures*.
doi: [10.4319/lo.2009.tkiorboe.2](https://doi.org/10.4319/lo.2009.tkiorboe.2)
- Likens G.E.E. (2010). *Plankton of Inland Waters*. Academic Press, Amsterdam.
- Matantseva O.V. i Skarlato S.O. (2013). Mixotrophy in microorganisms: Ecological and cytophysiological aspects. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 49: 377-388.
doi: [10.1134/S0022093013040014](https://doi.org/10.1134/S0022093013040014)
- Modenutti B.E., Balseiro E.G., Callieri C., Bertoni R. i Queimalinos C.P. (2005). Effect of UV-B and different PAR intensities on the primary production of the mixotrophic planktonic ciliate *Stentor araucanus*. *Limnology and Oceanography*, 50: 864-871.
doi: [10.4319/lo.2005.50.3.0864](https://doi.org/10.4319/lo.2005.50.3.0864)
- Nelson-Sathi S., Sousa F.L., Roettger M., Lozada-Chavez N., Thiergart T., Janssen A., Bryant D., Landan G., Schonheit P., Siebers B., McInerney J.O. i Martin W.F. (2015). Origins of major archaeal clades correspond to gene acquisitions from bacteria. *Nature*, 517: 77-80.
doi: [10.1038/nature13805](https://doi.org/10.1038/nature13805)
- Pace N.R. (1997). A molecular view of microbial diversity and the biosphere. *Science*, 276: 734-740.
doi: [10.1126/science.276.5313.734](https://doi.org/10.1126/science.276.5313.734)
- Patterson D.J. i Hausmann K. (1981). Feeding by *Actinophrys sol* (Protista, Heliozoa): 1 light microscopy. *Microbios*, 31: 39-55.
- Pettitt M.E., Orme B.A.A., Blake J.R. i Leadbeater B.S.C. (2002). The hydrodynamics of filter feeding in choanoflagellates. *European Journal of Protistology*, 38: 313-332.
doi: [10.1078/0932-4739-00854](https://doi.org/10.1078/0932-4739-00854)
- Pla S. (2001). *Chrysophycean cysts from the Pyrenees*. J. Cramer, Berlin.
- Raven J.A. (2013). Cells inside cells: Symbiosis and continuing phagotrophy. *Current Biology*, 23: R530-R531.
doi: [10.1016/j.cub.2013.05.006](https://doi.org/10.1016/j.cub.2013.05.006)
- Raven J.A., Beardall J., Flynn K.J. i Maberly S.C. (2009). Phagotrophy in the origins of photosynthesis in eukaryotes and as a complementary mode of nutrition in phototrophs: relation to Darwin's insectivorous plants. *Journal of Experimental Botany*, 60: 3975-3987.
doi: [10.1093/jxb/erp282](https://doi.org/10.1093/jxb/erp282)
- Reynolds C.S. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Sigee D. (2004). *Freshwater microbiology: Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment*. Wiley, Chichester.
doi: [10.1002/0470011254](https://doi.org/10.1002/0470011254)
- Thiergart T., Landan G., Schenk M., Dagan T. i Martin W.F. (2012). An evolutionary network of genes present in the eukaryote common ancestor polls genomes on rukaryotic and mitochondrial origin. *Genome Biology and Evolution*, 4: 466-485.
doi: [10.1093/gbe/evs018](https://doi.org/10.1093/gbe/evs018)
- Wagner G.P. (2011). *The origins of evolutionary innovations: a theory of transformative change in living systems*. Oxford University Press, Oxford.
doi: [10.1093/acprof:oso/9780199692590.001.0001](https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199692590.001.0001)
- Wilson E.O. (2002). *The diversity of life*. W.W. Norton & Company, New York.
- Wintermute E.H. i Silver P.A. (2010). Emergent cooperation in microbial metabolism. *Molecular Systems Biology*, 6: 407.
doi: [10.1038/msb.2010.66](https://doi.org/10.1038/msb.2010.66)