

PREMIS DE LA SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES, I

# Metacomunitats microbianes: la dispersió i la connectivitat com a factors determinants de la diversitat i la funció dels microorganismes aquàtics

CLARA RUIZ-GONZÁLEZ

Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques  
Pius Font i Quer de Ciències de la Vida 2020



Institut  
d'Estudis  
Catalans

SECCIÓ  
DE CIÈNCIES  
BIOLÒGIQUES



Metacomunitats microbianes:  
la dispersió i la connectivitat com  
a factors determinants de la diversitat  
i la funció dels microorganismes aquàtics



PREMIS DE LA SECCIÓ DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES, I

# Metacomunitats microbianes: la dispersió i la connectivitat com a factors determinants de la diversitat i la funció dels microorganismes aquàtics

CLARA RUIZ-GONZÁLEZ

Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques  
Pius Font i Quer de Ciències de la Vida 2020

Barcelona, 2020



Institut  
d'Estudis  
Catalans

SECCIÓ  
DE CIÈNCIES  
BIOLÒGIQUES

**Ruiz-González, Clara, autor**

Metacomunitats microbianes : la dispersió i la connectivitat com a factors determinants de la diversitat i la funció dels microorganismes aquàtics = Microbial metacommunities : dispersal and connectivity as key drivers of the diversity and function of aquatic microorganisms. —

Primera edició. — (Premis de la Secció de Ciències Biològiques ; 1)

Publicació capiculada. — Bibliografia. — Text en català i anglès. — Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques Pius Font i Quer de Ciències de la Vida 2020

ISBN 9788499655727

I. Ruiz-González, Clara. Metacomunitats microbianes II. Ruiz-González, Clara. Metacomunitats microbianes. Anglès III. Institut d'Estudis Catalans. Secció de Ciències Biològiques IV. Títol

V. Títol: Microbial metacommunities VI. Col·lecció: Premis de la Secció de Ciències Biològiques ; 1

1. Ecologia microbiana 2. Ecologia aquàtica 3. Aigua — Microbiologia

4. Microorganismes — Dispersió 5. Diversitat microbiana

579.26

574.5

579.68

579.8

© Clara Ruiz-González

© de les imatges, l'autora

© 2020, Institut d'Estudis Catalans, per a aquesta edició

Carrer del Carme, 47. 08001 Barcelona

Primera edició: desembre de 2020

Disseny de la coberta: Azcunce | Ventura

Imatge de la coberta: Representació conceptual de la connectivitat natural entre sistemes aquàtics (rierols, rius, llacs, aiguamolls i l'oceà) i les comunitats microbianes que els habiten

Text revisat lingüísticament per la Unitat de Correcció del Servei Editorial de l'IEC

Compost per la Unitat de Producció del Servei Editorial de l'IEC

Imprès a Open Print, SL

ISBN: 978-84-9965-572-7

Dipòsit Legal: B 21959-2020

Són rigorosament prohibides, sense l'autorització escrita dels titulars del *copyright*, la reproducció total o parcial d'aquesta obra per qualsevol procediment i suport, incloent-hi la reprografia i el tractament informàtic, la distribució d'exemplars mitjançant lloguer o préstec comercial, la inclusió total o parcial en bases de dades i la consulta a través de xarxa telemàtica o d'Internet. Les infraccions d'aquests drets estan sotmeses a les sancions establertes per les lleis.

A proposta de la ponència formada pels senyors i les senyores Joan-domènec Ros i Aragonès (president de l'Institut d'Estudis Catalans), Josep Enric Llebot Rabagliati (secretari general de l'Institut d'Estudis Catalans) i els membres de la Secció de Ciències Biològiques Montserrat Agudé i Porres, M. Teresa Estrach i Panella, Xavier Turon Barrera, Dolors Vaqué Vidal i Miquel Vilardell i Tarrés, el Consell Permanent de l'Institut d'Estudis Catalans, en la sessió tinguda el dia 5 de març de 2020, acordà de concedir el Premi IEC de la Secció de Ciències Biològiques Pius Font i Quer de Ciències de la Vida a la senyora Clara Ruiz González pel projecte *Metacomunitats microbianes: la dispersió i la connectivitat com a factors determinants de la diversitat i la funció dels microorganismes aquàtics*.

Així mateix, el Consell de Govern de la Secció de Ciències Biològiques, en la sessió del dia 12 de maig de 2020, prengué l'acord de publicar la dita obra, la qual, amb el títol *Metacomunitats microbianes: la dispersió i la connectivitat com a factors determinants de la diversitat i la funció dels microorganismes aquàtics*, és editada a cura del senyor Ramon Bartrons i Bach, membre de l'Institut d'Estudis Catalans.





# Taula

Resum	9
1. El bacterioplàncton: actors clau als ecosistemes aquàtics	10
2. El desenvolupament de tècniques i l'origen de la biogeografia microbiana	12
3. Biogeografia microbiana i el concepte <i>metacomunitat</i>	16
4. Dispersió microbiana als ecosistemes d'aigua dolça: transport direccional per fluxos d'aigua i connectivitat amb el paisatge terrestre	17
5. Dispersió microbiana als ecosistemes marins: corrents, masses d'aigua, enfonsament de partícules i connexió amb el continent	26
6. Implicacions de la dispersió microbiana per a la nostra comprensió de la biogeografia i del funcionament de les comunitats microbianes	30
7. Observacions finals i direccions futures	32
Agraïments	34
Referències bibliogràfiques	35
Curriculum de Clara Ruiz-González	43



## RESUM

Els microorganismes tenen un paper clau en els ecosistemes terrestres i aquàtics, controlant els principals fluxos biogeoquímics. Tot i que ja fa diverses dècades que s'estudia l'ecologia microbiana, la nostra capacitat d'entendre o de predir les respostes taxonòmiques i funcionals de les comunitats microbianes als canvis en les condicions ambientals encara és molt limitada. És possible que una de les raons sigui que les comunitats microbianes contenen espècies que no estan ben adaptades a l'ambient local i no contribueixen al funcionament de la comunitat, ja que els microorganismes poden dispersar-se pertot arreu i poden romandre inactius fora dels seus hàbitats durant llargs períodes de temps. El desenvolupament de tecnologies de seqüenciació massiva d'àcids nucleics ha permès un accés millor a la diversitat microbiana i ha eixamplat l'escala dels estudis, que revelen que els microbis sovint formen part de metacomunitats en què les comunitats locals estan connectades per la dispersió de les espècies. Tot i això, disciplines com la limnologia i l'oceanografia microbianes (l'estudi dels microorganismes d'aigua dolça i marina, respectivament) sovint duen a terme estudis de manera aïllada, la qual cosa proporciona una visió fragmentada d'un món microbià que està connectat naturalment. Aquesta publicació resumeix el que hem après en els darrers anys sobre la dispersió i la connectivitat microbianes i el paper que tenen en l'estructuració i en el funcionament de les comunitats aquàtiques centrant-nos en el bacterioplàncton. Aquesta recerca ha revelat que els microbiomes terrestres, els d'aigua dolça i els marins estan íntimament connectats per raó del transport de tàxons per l'aigua, l'aire o altres processos, com ara l'enfonsament de partícules al mar. Per tant, per comprendre els factors que determinen la biogeografia microbiana i les seves conseqüències ecològiques cal anar més enllà dels límits hipotètics dels ecosistemes. Compartir coneixement i experiència entre disciplines tradicionalment independents és fonamental per avançar cap a una visió holística de l'ecologia microbiana que consideri els vincles d'espècies entre diferents ecosistemes.

## 1. EL BACTERIOPLÀNCTON: ACTORS CLAU ALS ECOSISTEMES AQUÀTICS

La Terra és un planeta microbià. Els microbis són presents a tota mena d'hàbitats, i són responsables d'innombrables reaccions químiques que afecten el nostre entorn i el nostre organisme. Malgrat la mida minúscula, la seva biomassa col·lectiva supera la dels humans o les balenes, i les seves diverses funcions impacten en cicles biogeoquímics d'importància global (Whitman *et al.*, 1998; Falkowski *et al.*, 2008).

El funcionament biogeoquímic i el de les xarxes tròfiques als ecosistemes aquàtics estan íntimament vinculats a les comunitats microbianes. A la base de les xarxes alimentàries, els bacteris en suspensió (és a dir, el bacterioplàncton), que són els microorganismes aquàtics de vida lliure més abundants, controlen el flux i el destí del carboni i dels nutrients; poden incorporar gran part de la matèria orgànica dissolta (MOD) present a l'entorn, i poden respirar-la com a diòxid de carboni (CO<sub>2</sub>) o incorporar-la a la seva biomassa. Aquest carboni bacterià es transfereix després a nivells tròfics superiors, atès que els bacteris aquàtics són consumits activament per altres microorganismes, com els flagel·lats o els ciliats (figura 1). Als ecosistemes aquàtics, la MOD disponible per al bacterioplàncton prové de diferents fonts: pot ser produïda autòctonament per les algues o el fitoplàncton (microalgues i cianobacteris), que, de la mateixa manera que les plantes terrestres, converteixen CO<sub>2</sub> en matèria orgànica mitjançant la fotosíntesi, o també pot arribar de manera al·lòctona a l'ecosistema aquàtic en forma de carboni provinent dels ecosistemes terrestres circumdants (figura 1). Altres processos tròfics, com les interaccions depredador-presa i la lisi viral, també resulten en la producció de MOD (Nagata, 2000).

El descobriment d'aquesta via del carboni i de l'energia controlada per bacteris, coneguda com el *bucle microbià* (*microbial loop*) (Azam *et al.*, 1983), va comportar un canvi important de paradigma respecte de la xarxa tròfica clàssica, una visió que considerava que els organismes del fitoplàncton estaven situats a la base de la xarxa tròfica i els bacteris hi tenien un paper insignificant. Avui dia, però, està ben establert que els processos a escala de comunitat, com la respiració bacteriana o la producció de biomassa, tenen implicacions en l'àmbit de l'ecosistema (Del Giorgio i Williams, 2005; Gasol *et al.*, 2008). Per exemple, s'ha estimat que els bacteris fotosintètics marins (per exemple, els cianobacteris unicel·lulars pertanyents als gèneres *Synechococcus* o *Prochlorococcus*) són responsables de fins a un 25 % de la producció primària del planeta (Kirchman, 2012), ja que produeixen una quantitat important de l'oxigen que respirem. A més, l'activitat de bacteris i arqueus (altres microorganismes unicel·lulars que també són procariotes, com els bacteris) pot explicar les emissions netes de metà i CO<sub>2</sub> dels llacs a l'atmosfera, tots dos importants gasos amb efecte d'hivernacle amb rellevància en els cicles

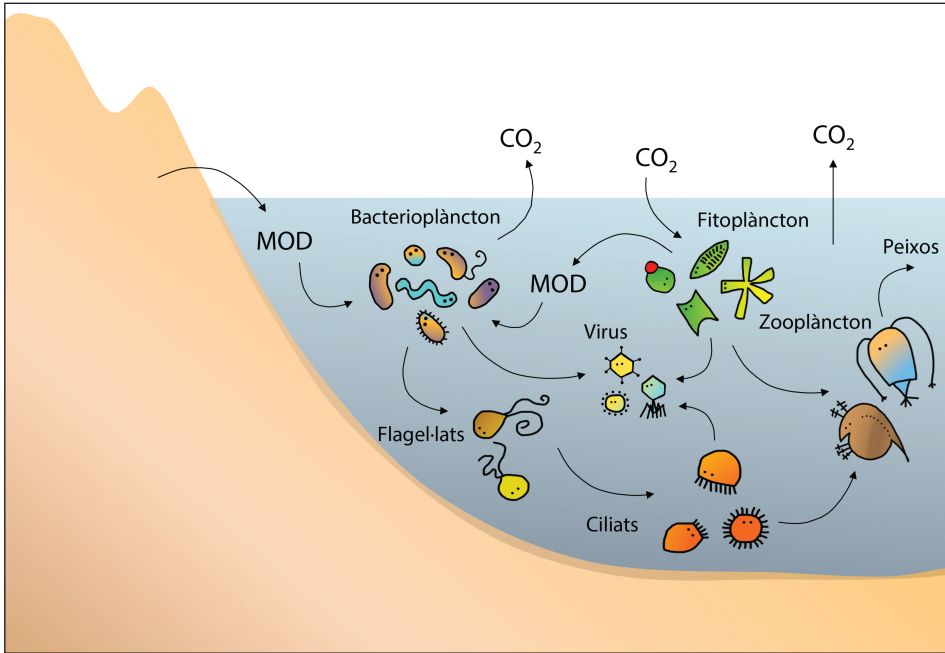


FIGURA 1. Representació esquemàtica d'una xarxa tròfica microbiana aquàtica, en què es mostra com el bacterioplàncton consumeix gran part de la matèria orgànica dissolta (MOD) produïda internament per organismes fotosintètics (fitoplàncton), alliberada durant diferents processos en la xarxa tròfica, com la predació o la lisi viral, o transportada des dels ecosistemes terrestres circumdants. Els bacteris respiren una part del carboni que incorporen, alliberen  $\text{CO}_2$  i contribueixen a les emissions de  $\text{CO}_2$  des dels llacs, per exemple. En canvi, el carboni incorporat a la biomassa bacteriana es pot transferir a nivells tròfics superiors mitjançant l'anomenat *bucle microbià* (Azam *et al.*, 1983).

globals de carboni (Duarte i Prairie, 2005; Bastviken *et al.*, 2008; McCallister i Del Giorgio, 2008; Raymond *et al.*, 2013). Alguns grups bacterians com els metanòtrofs, que consumeixen el metà produït pels arqueus metanogènics als llacs, poden reduir fins a un 99 % aquest gas amb efecte d'hivernacle abans que s'escapi a l'atmosfera (Bastviken *et al.*, 2008). Els microorganismes aquàtics i les seves interaccions tenen, per tant, papers essencials en processos biogeoquímics d'importància global, la qual cosa explica l'interès per comprendre'n l'ecologia i la funció en els ecosistemes.

Durant més de tres dècades, aquesta consciència de la rellevància dels microbis ha motivat moltes investigacions sobre la seva distribució i el seu funcionament en tota mena d'ecosistemes, i el coneixement sobre l'ecologia, la diversitat i la biogeografia dels microorganismes aquàtics i terrestres ha crescut enormement

des d'aleshores. Tanmateix, la nostra capacitat d'entendre i/o predir les respostes de les comunitats microbianes als canvis en les condicions ambientals és encara limitada, i establir els vincles entre l'estructura de la comunitat microbiana i la funció dels ecosistemes continua sent un repte fonamental en l'ecologia microbiana (Fuhrman, 2009). Això és degut al fet que els canvis en la composició d'espècies microbianes no sempre es tradueixen en canvis en la funció de les comunitats (i, en conseqüència, en el funcionament dels ecosistemes, Bier *et al.*, 2015; Rocca *et al.*, 2015). A més, ara sabem que, per la petita mida cel·lular dels microbis i les seves nombroses poblacions, els microbis es poden dispersar molt més eficientment que organismes més grans, i són capaços de persistir inactius fora dels seus hàbitats durant períodes llargs (Jones i Lennon, 2010; Martiny, 2015; Langenheder *et al.*, 2016; Sebastián *et al.*, 2018). Això implica que alguns tàxons dins de les comunitats poden ser bacteris al·lòctons inactius que han estat transportats des d'altres llocs, i això vol dir que la seva presència no reflecteix l'adaptació al medi i que poden no contribuir al funcionament de la comunitat. Com que la major part del coneixement actual sobre comunitats microbianes naturals deriva d'estudis que consideren un sol tipus d'ecosistema (és a dir, només sòls, només rius, només l'oceà), rarament es tenen en compte les implicacions potencials de la dispersió microbiana entre ecosistemes diferents.

En aquest assaig revisaré el paper, en gran part ignorat, de la dispersió en l'ecologia i la biogeografia microbianes, i mostraré diversos exemples que confirmen que és essencial considerar la connectivitat entre les comunitats i els ecosistemes per interpretar correctament l'estructura de les comunitats i els patrons de biodiversitat que s'observen. En particular, cal superar els límits hipotètics dels ecosistemes, atès que els microbiomes terrestres, d'aigua dolça i marins, i els seus processos, estan íntimament connectats a la natura (Xenopoulos *et al.*, 2017; Doods *et al.*, 2020).

## **2. EL DESENVOLUPAMENT DE TÈCNiques I L'ORIGEN DE LA BIOGEOGRAFIA MICROBIANA**

El descobriment del *bucle microbià* data del 1974 (Pomeroy, 1974), quan els científics van començar a ser conscients de la rellevància d'aquests microorganismes en els ecosistemes naturals (vegeu Williams i Ducklow, 2019, per a un repàs complet de les investigacions inicials que van donar lloc a l'establiment del concepte *bucle microbià*). Aquest descobriment, així com gairebé tots els altres descobriments en el camp de la microbiologia, va estar vinculat als desenvolupaments metodològics.

La creença inicial que els bacteris eren poc importants en els ecosistemes aquàtics es devia al fet que la seva biomassa havia estat molt subestimada. Les pri-

meres estimacions d'abundàncies bacterianes es basaven en el creixement d'aïllats en plaques d'agar, és a dir, plaques que contenen un medi de creixement solidificat amb nutrients afegits on les cèl·lules bacterianes creixen i formen colònies detectables visualment (per exemple, ZoBell, 1946, figura 2). Més tard, es va demostrar que aquesta tècnica subestima molt el nombre real de bacteris viables presents en una comunitat, ja que només unes poques espècies poden créixer en aquestes condicions de cultiu; de fet, actualment està ben establert que no s'ha pogut cultivar la major part de la diversitat bacteriana present a la majoria de biomes (Steen *et al.*, 2019). Més endavant, el desenvolupament de la microscòpia d'epifluorescència (per exemple, Hobbie *et al.*, 1977) va permetre visualitzar cèl·lules bacterianes individuals tenyint-les amb colorants fluorescents, i els investigadors van començar a tenir una idea més real de l'abundància bacteriana a l'oceà i a altres ecosistemes (figura 2).

La identificació de grups bacterians basats en la seva morfologia (per exemple, coccoides, en forma de vareta, cèl·lules allargades, figura 2), en altres característiques fenotípiques, com ara la presència de pigments (per exemple, els diferents colors de les colònies bacterianes en la figura 2), o en característiques químiques o

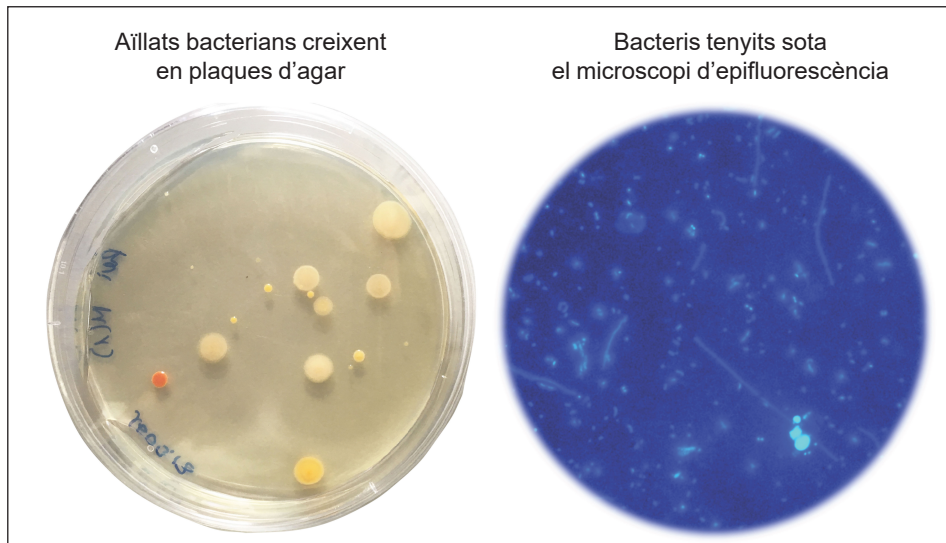


FIGURA 2. Les primeres estimacions de l'abundància de bacteris dels ecosistemes naturals es basaven en el nombre d'aïllats bacterians que creixien en plaques d'agar, cosa que va subestimar les mesures d'abundància bacteriana perquè només una petita part dels tàxons bacterians poden créixer en aquestes plaques. Més endavant, el desenvolupament de la microscòpia d'epifluorescència va permetre visualitzar bacteris en mostres naturals mitjançant el marcatge amb tincions fluorescents, i així es van obtenir les primeres estimacions acurades del nombre real de bacteris en els ecosistemes naturals.

estructurals de les parets cel·lulars bacterianes (per exemple, Saida *et al.*, 1998) té una resolució molt limitada, i no permet classificar l'enorme diversitat d'espècies presents a les comunitats bacterianes naturals.

La revolució en la taxonomia dels bacteris va començar amb el microbiòleg Carl R. Woese, que va crear una nova classificació molecular basada en la comparació d'un gen entre espècies, el gen de l'RNA ribosòmic (rRNA) 16S (Woese i Fox, 1977). Woese creia que la informació continguda al DNA podria descobrir les relacions evolutives ocultes entre tots els organismes vius, perquè quan les cèl·lules es divideixen i copien el seu DNA hi ha errors que s'acumulen amb el pas del temps en les seqüències gèniques. Els gens que muten a un ritme conegut es poden utilitzar com a rellotges evolutius per determinar el moment en què dues espècies es diferencien d'un avantpassat comú, la qual cosa permet situar tots els organismes vius en un sol arbre evolutiu de la vida. Es va triar el gen de l'rRNA 16S perquè és present i té la mateixa funció en tots els organismes (en eucariotes, és a dir, en tots els animals, plantes, fongs i protists, el gen és una mica més gran i s'anomena *gen de l'rRNA 18S*) i perquè se sap que canvia lentament amb el temps. Aquest gen codifica la subunitat petita dels ribosomes, estructures fetes d'rRNA i proteïnes que tradueixen l'expressió dels gens en proteïnes. Comparant les seqüències d'aquests rRNA en diferents cultius microbians, Woese i Fox (1977) van trobar que els tàxons bacterians individuals es podrien distingir en funció de les seves seqüències gèniques d'rRNA 16S. A més, van descobrir una nova branca de l'arbre de la vida, els arqueus, que es diferenciaven clarament dels bacteris i dels eucariotes. Aquesta va ser l'espurna per a l'explosió posterior d'estudis i de desenvolupaments metodològics que ens han portat a l'estat actual de l'ecologia bacteriana, i nombrosos avenços en l'ecologia i la biogeografia de microorganismes en ecosistemes naturals es basen en estudis dels marcadors genètics rRNA 16S i 18S (per exemple, Salazar i Sunagawa, 2017).

Inicialment, els estudis que avaluaven la diversitat bacteriana utilitzaven biblioteques de clons dels gens rRNA 16S o mètodes d'empremta genètica (*genetic fingerprinting methods*), com ara l'anomenada *DGGE* (electroforesi en gel de gradient desnaturalitzant, de l'anglès *denaturing gradient gel electrophoresis*, Muyzer *et al.*, 1993), que van permetre les primeres comparacions entre comunitats naturals. Actualment, sabem que aquests mètodes només detecten els membres més abundants de la comunitat, però la seva aplicació a les comunitats microbianes naturals va fer avançar la nostra comprensió dels factors biològics i ambientals que determinen la composició de les comunitats bacterianes. Aquests estudis van revelar que, de la mateixa manera que les plantes i els animals, els microbis estan sotmesos a forces ecològiques com la selecció ambiental d'espècies i les interaccions biològiques que n'expliquen la distribució a la natura. Per exemple, la composició d'espècies de les comunitats microbianes canvia clarament al llarg de gradients de



salinitat o temperatura (Bouvier i Del Giorgio, 2002; Lozupone i Knight, 2007; Barberán i Casamayor, 2012; Logue *et al.*, 2015a). Els processos biològics, com les interaccions amb el fitoplàncton, la depredació per bacterívors o la infecció per virus, també poden afectar significativament la composició d'espècies de les comunitats bacterianes (Bouvier i Del Giorgio, 2007; Boras *et al.*, 2009; Sarmiento i Gasol, 2012).

Més recentment, l'arribada de plataformes de seqüenciació d'alt rendiment, com ara les tecnologies 454 o Illumina, que permeten una seqüenciació massiva del DNA ambiental, va revolucionar el camp de l'ecologia microbiana en permetre una avaluació extremament detallada de la diversitat dins de les comunitats microbianes. Des de llavors, grups científics de tot el món han generat una gran quantitat de coneixement i una acumulació massiva d'informació genètica a les bases de dades públiques. Avui sabem que els bacteris i els arqueus s'estenen per gairebé tot l'arbre de la vida, amb una enorme diversificació d'espècies, i les plantes i els animals són només una branca minúscula de l'arbre (Hug *et al.*, 2015). Cada any es descobreixen nous grups microbians (per exemple, 47 fílums nous de bacteris i arqueus descoberts en un sol aquífer, Anantharaman *et al.*, 2016), de manera que sembla que estem lluny de tenir una visió completa de la diversitat microbiana.

Un dels principals descobriments relacionats amb aquesta revolució tècnica va ser que, en comparació amb les plantes o amb els animals, les comunitats bacterianes contenen un nombre excepcionalment alt de tàxons rars (tàxons presents a abundàncies molt baixes), i representen el reservori més gran de diversitat biològica i metabòlica de la biosfera (Pedrós-Alió, 2012; Locey i Lennon, 2016). Aquests avenços metodològics van permetre anar més enllà de la descripció de només els tàxons dominants i van donar a conèixer que, com més profundament es caracteritzen les comunitats microbianes, més espècies rares apareixen. Aquest reservori de bacteris rars (l'anomenada *biosfera rara*, Sogin *et al.*, 2006) va cridar molt l'atenció, ja que es va proposar que podria incloure un *banc de llavors* microbià (Lennon i Jones, 2011, vegeu l'apartat 4). A més, l'accessibilitat a aquestes tecnologies va augmentar el nombre d'estudis microbians i va cobrir gradients ambientals i espaciotemporals cada cop més grans, passant, per exemple, de la descripció de les comunitats microbianes d'un sol llac (Crump *et al.*, 2003) fins a la caracterització de comunitats de centenars de llacs (Niño-García *et al.*, 2016b; Ortiz-Álvarez *et al.*, 2020). Aquesta expansió en l'escala dels estudis, unida a la millora de la caracterització de la diversitat microbiana, va destapar que, a més de les condicions ambientals o biològiques locals, altres mecanismes relacionats amb la dispersió d'espècies tenen un paper en l'estructura de les comunitats microbianes molt més important que el que es creia anteriorment (Martiny *et al.*, 2006; Lindström i Langenheder, 2012; Martiny, 2015; Langenheder i Lindström, 2019).

### 3. BIOGEOGRAFIA MICROBIANA I EL CONCEPTE METACOMUNITAT

Com en les comunitats vegetals i animals, les comunitats bacterianes connectades per la dispersió d'espècies constitueixen les anomenades *metacomunitats* (Leibold *et al.*, 2004). Aquest marc de la metacomunitat estableix que les diferències taxonòmiques entre les comunitats poden derivar de diferents processos, com ara la selecció d'espècies per les condicions ambientals o biològiques locals, o la dispersió o manca de dispersió entre elles (figura 3): per exemple, taxes baixes de dispersió entre dues comunitats exposades a ambients diferents tindran com a resultat diferències taxonòmiques causades principalment per la selecció local d'espècies. La immigració intensa o el transport d'espècies d'una comunitat a una altra pot homogeneïtzar les comunitats independentment de les condicions ambientals locals, un mecanisme conegut com a *efectes de massa* (*mass effects*). I, finalment, la limitació de la dispersió a causa de l'aïllament geogràfic o les barreres físiques pot provocar que, com més llunyanes siguin dues comunitats, més diferents en termes de composició taxonòmica seran, independentment de les condicions ambientals locals (figura 3).

El marc conceptual de la metacomunitat es va desenvolupar per a plantes i animals, però la seva aplicació a les comunitats microbianes ha estat essencial per a la comprensió de la biogeografia microbiana. En els darrers anys, hi ha hagut un nombre creixent d'estudis que intenten aplicar conceptes d'ecologia teòrica a les comunitats microbianes per interpretar els patrons observats en la composició de la comunitat (per exemple, Barberán *et al.*, 2014; Logue *et al.*, 2015b). Tanmateix, l'aplicació a les comunitats microbianes continua sent un repte; d'una banda, el concepte *espècie* no és clar per als bacteris, i sabem que els marcadors taxonòmics usats (per exemple, el gen rRNA 16S) no tenen prou resolució i poden amagar tàxons ecològicament diferents però que tenen seqüències idèntiques del gen (Acinas *et al.*, 2009). A més, com més profund seqüenciem, més tàxons detectem, de manera que ni tan sols tenim estimacions precises del nombre d'espècies que hi ha dins una comunitat determinada, cosa que òbviament impedeix definir-ne les àrees de distribució reals. Finalment, malgrat tots els avenços tècnics i teòrics, la majoria de treballs actuals sobre biogeografia microbiana es limiten a un sol tipus d'ecosistemes, sense tenir en compte els vincles potencials entre comunitats de diferents hàbitats. Per tots aquests motius, l'estudi de la biogeografia microbiana encara està molt per darrere de la dels macroorganismes.

A continuació, he recopilat alguns dels descobriments recents sobre el paper de la dispersió i la connectivitat en els ecosistemes d'aigua dolça i marins, que han estat possibles situant l'estudi de les comunitats microbianes dins d'aquest marc teòric de la metacomunitat. En particular, m'he centrat en el transport direccional dels microbis a través del moviment de l'aire o de l'aigua, que ha rebut molta menys atenció que l'efecte de la limitació de la dispersió a causa de la distància geogràfica.

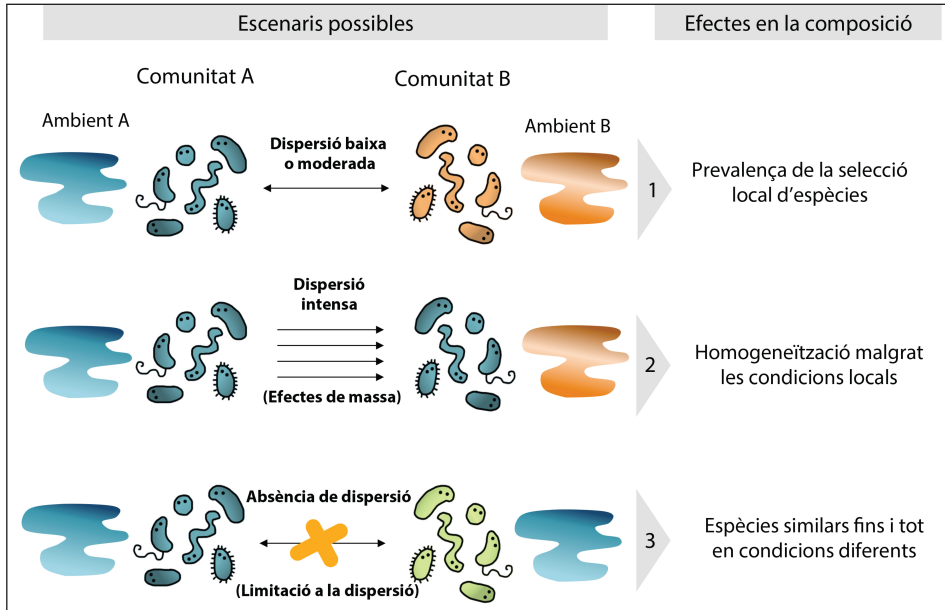


FIGURA 3. Exemples d'escenaris potencials inclosos dins del marc de la metacomunitat, que estableix que les diferències entre comunitats poden derivar de processos diferents, com la selecció d'espècies per les condicions locals, o la dispersió o manca de dispersió entre comunitats. Per exemple, taxes baixes de dispersió entre dues comunitats exposades a condicions ambientals diferents donen lloc a diferències espacials en la composició taxonòmica degudes, principalment, a la selecció local d'espècies (indicada amb colors coincidents entre l'ambient i la comunitat, 1). El transport intens d'espècies des d'una comunitat fins a una altra pot homogeneïtzar les comunitats independentment de les condicions ambientals o biòtiques locals, un mecanisme conegut com a *efectes de massa*, que pot resultar en comunitats amb un gran nombre de tàxons al·lòctons mal adaptats (2). I, finalment, la limitació de la dispersió (absència de dispersió) entre dues comunitats a causa d'un aïllament geogràfic pot fer que dues comunitats llunyanes difereixin en la seva composició taxonòmica fins i tot si estan exposades a condicions ecològiques similars (3).

#### 4. DISPERSIÓ MICROBIANA ALS ECOSISTEMES D'AIGUA DOLÇA: TRANSPORT DIRECCIONAL PER FLUXOS D'AIGUA I CONNECTIVITAT AMB EL PAISATGE TERRESTRE

Els ecosistemes d'aigua dolça varien des de llacs o estanys molt aïllats fins a xarxes complexes on llacs, rius i aiguamolls estan connectats pel flux direccional d'aigua a través del paisatge. En aquests sistemes, les comunitats locals de bacterioplàncton d'aigua dolça es poden considerar part de metacomunitats aquàtiques més grans, ja que estan connectades pel moviment direccional de l'aigua. L'estructura taxonòmica de les comunitats de bacterioplàncton en una massa d'aigua con-

creta i en un moment donat pot ser el resultat, per tant, de l'equilibri entre: 1) la immigració de bacteris dels ecosistemes que es troben aigües amunt i 2) la selecció d'espècies a causa de les condicions aquàtiques o les interaccions biòtiques locals. Intuïtivament, la importància relativa d'aquests dos processos en l'estructuració de la composició taxonòmica del bacterioplàncton hauria de canviar gradualment en funció de la velocitat del flux d'aigua, ja que els bacteris dels sistemes de flux ràpid no tindrien temps per adaptar-se i respondre a les característiques del medi local.

Aquest paper de la hidrologia en l'estructuració del bacterioplàncton d'aigua dolça es va proposar a partir d'estudis en què s'utilitzaven mètodes d'empremta genètica. Bergström i Jansson (2000) van mostrar, per exemple, que els episodis de flux elevat estimulaven la producció bacteriana en un llac mitjançant la importació de grans quantitats de material degradable i que aquells bacteris transportats al llac podrien servir d'inòcul si alguns tàxons hi poguessin tenir èxit i créixer, però no van aprofundir en la qüestió. Alguns estudis posteriors van establir un paper rellevant del temps de residència de l'aigua en la composició taxonòmica del bacterioplàncton de llacs, la qual cosa va demostrar que les comunitats de llacs petits amb temps de residència curts eren molt similars a les que hi envien els riuets i corrents d'aigua que desemboquen al llac, mentre que les comunitats dels llacs amb temps llargs de residència de l'aigua tenien comunitats que diferien de les comunitats microbianes dels fluxos d'entrada (Lindström i Bergström, 2004; Lindström *et al.*, 2005 i 2006). Això significa que els llacs reben contínuament comunitats bacterianes dels rius que hi van a parar i, només si els bacteris tenen prou temps, s'adaptaran a les condicions del llac i es diferenciaran de les comunitats immigrants. En un altre estudi en què es va mostrejar una sèrie de llacs i rierols connectats en un paisatge de tundra àrtica, Crump *et al.* (2007) van observar que, mentre que les comunitats dels rierols que drenaven els llacs s'assemblaven a les comunitats dels llacs, les comunitats dels rierols que drenaven la tundra eren molt diferents. Aquests autors van concloure que la connectivitat hidrològica i el temps de residència d'aigua dels sistemes aquàtics influïen de manera important en els patrons espacials de les comunitats bacterianes, fins i tot a escales espacials molt petites (< 10 km). L'estudi individual de diferents tipus de sistemes, com ara només llacs o només rius, pot conduir, per tant, a una comprensió parcial o esbiaixada d'aquests mecanismes d'estructuració de les comunitats. Malgrat això, tot i que el nombre d'estudis que adrecen qüestions de metacomunitats en sistemes aquàtics ha augmentat els darrers anys, els diferents tipus d'ecosistemes s'estudien gairebé sempre de manera independent (vegeu-ne referències a Heino *et al.*, 2015).

Per complicar una mica més la història, uns quants anys més tard, es va demostrar que les comunitats bacterianes d'un llac àrtic i les del seu rierol estaven dominades per tàxons que es trobaven en aigua dels sòls situats aigües amunt,

cosa que significa que alguns d'aquests bacteris terrestres transportats des de la conca van poder créixer i ser part important de la comunitat del llac (Crump *et al.*, 2012). Això va ser possible mitjançant el mostreig simultani de llocs terrestres i d'aigua dolça, i fent un seguiment de la presència de tàxons terrestres al medi aquàtic. Aquesta troballa implica que les comunitats terrestres que envolten els sistemes aquàtics també poden formar part de les metacomunitats aquàtiques i, per tant, no serà possible comprendre completament la composició i la distribució de les comunitats microbianes d'aigua dolça tret que es consideri aquesta font terrestre de dispersió microbiana.

Per tant, els sistemes aquàtics es podrien classificar en un gradient hidrològic, que va des de petits rierols de capçalera que flueixen ràpidament amb temps de residència de l'aigua curts, fins a rius més grans, llacs i, finalment, l'oceà. Alhora, es podrien col·locar al llarg d'un gradient de connectivitat amb el paisatge terrestre circumdant, que hauria de ser màxim en els rierols més petits i mínim a l'oceà (figura 4). Aquesta connectivitat terrestre hauria de variar molt entre masses d'aigua dependent de característiques com són l'àrea i el pendent de la conca, el temps de residència de l'aigua, la precipitació, les propietats del sòl, etc. En conseqüència, els mecanismes dominants d'estructuració de les comunitats han de variar al llarg d'aquest contínuum, passant de comunitats fortament sotmeses a efectes de massa en el cas dels petits rierols fins a comunitats on prevaldrà la selecció local d'espècies (figura 4).

Durant molt de temps, no es va saber si aquestes primeres observacions representaven patrons generals o localitzats, ni fins a quin punt aquestes comunitats terrestres podrien ser considerades part de les metacomunitats aquàtiques. Amb l'objectiu de donar llum a aquest tema, vam dur a terme un mostreig a gran escala en una regió boreal i vam caracteritzar més de 200 comunitats bacterianes al llarg de tot el contínuum terrestre-aquàtic, des de sòls, aigües del sòl, petits rierols, grans rius i, finalment, llacs (Ruiz-González *et al.*, 2015a). Aquesta connectivitat entre ecosistemes boreals terrestres i aquàtics havia estat molt estudiada des del punt de vista de la biogeoquímica del carboni (per exemple, Lapierre *et al.*, 2013; Lapierre i Del Giorgio, 2014), però no se'n sabia gairebé res pel que fa a la dispersió dels microbis. Els nostres resultats van revelar que les comunitats bacterianes estudiades estaven organitzades seqüencialment, seguint una estructura direccional que canviava gradualment des de sòls i aigües del sòl, a través dels rierols de capçalera més petits, cap als rius i finalment als llacs (Ruiz-González *et al.*, 2015a). A més, vam observar que, tot i que la proporció de tàxons de procedència terrestre va disminuir des dels rierols més petits cap als llacs, totes les comunitats estaven consistentment dominades per aquests tàxons amb presència en sòls, fins i tot en llacs amb temps de residència de l'aigua molt llargs. Aquest patró era degut a un mecanisme dual: d'una banda, la majoria de bacteris terrestres es diluïen progressivament, cosa que

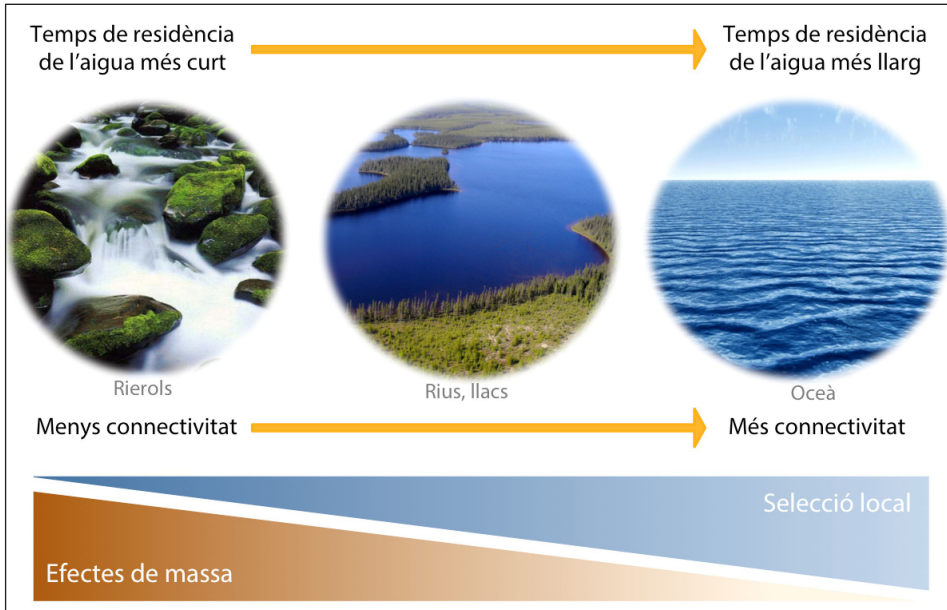


FIGURA 4. Els sistemes aquàtics es poden classificar al llarg d'un gradient hidrològic, des dels petits corrents d'aigua de capçalera que flueixen ràpidament amb temps de residència de l'aigua curts fins a llacs i rius més grans i, finalment, l'oceà. Alhora, aquests sistemes varien en el seu grau de connectivitat amb els components del paisatge terrestre o aquàtic circumdant, una connectivitat que serà màxima en petits rierols, de flux ràpid, i mínima a l'oceà. En conseqüència, la influència relativa dels mecanismes d'estructuració de les comunitats variarà gradualment al llarg d'aquest continuïum, des de comunitats fortament sotmeses a efectes de massa (per exemple, immigració intensa de tàxons dels sistemes circumdants) fins a comunitats de grans rius, llacs o l'oceà, on predominarà la selecció local d'espècies perquè els bacteris tindran el temps suficient per créixer i adaptar-se al medi local.

significa que probablement eren incapaços de créixer en el medi aquàtic; d'altra banda, l'abundància d'alguns d'aquests tàxons de sòl augmentava gradualment fins a rius de mida mitjana, més enllà dels quals representaven al voltant del 70 % de les comunitats de rius i llacs més grans. Curiosament, aquesta estabilització de les seves abundàncies es donava més o menys a un temps local de residència de l'aigua de 10 dies, cosa que donava suport a la idea que la hidrologia determina el temps que els bacteris passen en un determinat ecosistema i, per tant, la seva capacitat per créixer en resposta a les condicions locals. Vam concloure que les variacions en la hidrologia controlaven els canvis en els sistemes amb temps de residència d'aigua inferiors als 10 dies. En sistemes amb temps de residència d'aigua més llargs, la hidrologia ja no hi té cap paper i, per tant, qualsevol canvi a les comunitats

ha de ser degut a la selecció d'espècies a causa de les condicions ambientals o biòtiques locals (Ruiz-González *et al.*, 2015a). Això indica que el paper relatiu dels *efectes de massa* i la selecció ambiental canvia gradualment al llarg del contínuum aquàtic; tot plegat és controlat en última instància per la hidrologia (figura 4).

Per tant, vam poder determinar que els sòls formen part de les comunitats aquàtiques: en primer lloc, proporcionen molts bacteris que no poden prosperar en el medi aquàtic i que desapareixen progressivament a través de les xarxes hídriques, però que, tanmateix, es detecten amb la seqüenciació de DNA. A més d'influir en la nostra percepció de la composició taxonòmica local, alguns d'aquests bacteris també podrien representar una font de carboni per a les comunitats receptores quan moren o quan són consumits per depredadors. Al mateix temps, alguns d'aquests tàxons transportats des del sòl semblen capaços de créixer i dominar les comunitats aquàtiques aigües avall. Aquesta observació implica que alguns bacteris aquàtics tenen el potencial de persistir en sòls secs. Aquests bacteris conformarien un *banc de llavors*, que és un dipòsit de cèl·lules latents o inactives que persisteixen en abundàncies baixes i que es poden reactivar quan es produeixen canvis en les condicions (Lennon i Jones, 2011), com quan es transporten dels sòls a l'aigua. Aquest concepte es va desenvolupar inicialment per a les plantes, fent referència a totes les llavors viables contingudes en els sòls (Roberts, 1981), però va guanyar importància en l'ecologia microbiana, ja que es va suggerir que els bacteris rars podrien formar part d'un banc de llavors microbianes (Pedrós-Alió, 2006). Els bancs de llavors impliquen dormància (*dormancy*), que és la capacitat d'entrar en un estat reversible d'activitat metabòlica baixa, i ara sabem que totes les comunitats microbianes contenen un gran nombre de bacteris inactius o latents, i que els sòls mostren percentatges més elevats de cèl·lules latents que altres ecosistemes (Lennon i Jones, 2011). A tall d'exemple, després de mullar sediments de rius secs amb aigua estèril de riu es van recuperar fins a 4 milions de bacteris per mil·lilitre en menys de 30 hores, cosa que demostra que els sediments i sòls secs contenen bacteris aquàtics inactius però viables (Fazi *et al.*, 2008). Més recentment, Langenheder *et al.* (2016) van poder recuperar comunitats bacterianes marines vives de sediments de llacs profunds que s'havien dipositat quan els llacs formaven part del mar Bàltic (fa més de 8.000 mil anys), la qual cosa indica una capacitat impressionant dels bacteris per persistir en dormància o amb una activitat metabòlica extremament baixa durant períodes molt llargs. La identificació de la mida real dels bancs de llavors bacterianes, els seus límits i el seu paper a la natura és encara una qüestió oberta a l'ecologia microbiana. En particular, ateses les capacitats de persistència dels bacteris, encara no es coneix bé quants dels tàxons rars que formen la *biosfera bacteriana rara* poden actuar en realitat com a llavors en el mateix hàbitat o entre hàbitats diferents (Ruiz-González *et al.*, 2017b).

Curiosament, l'estructuració direccional de les comunitats que vam observar en agrupar totes les nostres mostres de rius i llacs boreals també s'ha trobat al llarg de rius individuals. Per exemple, seguint les comunitats bacterianes al llarg de 16 km d'un petit rierol, es va poder demostrar que algunes poblacions bacterianes disminuïen ràpidament, mentre que d'altres, que eren molt rares a les capçaleres, augmentaven (Teachey *et al.*, 2019). A una escala molt més gran, l'abundància relativa de bacteris terrestres va disminuir progressivament al llarg de 2.600 km del riu Danubi, mentre que la proporció relativa de tàxons típics d'aigua dolça va augmentar (Savio *et al.*, 2015). Les aigües que flueixen representen així un escenari ideal per explorar qüestions relacionades amb la colonització i la successió microbiana, ja que cada gota d'aigua en moviment continuarà una comunitat inoculada recentment que comença a créixer al llarg del camí i que es configura progressivament en funció de les condicions locals que va trobant.

Aquests canvis seqüencials a les comunitats bacterianes aquàtiques es mantenen fins i tot a l'escala regional. Vam fer un mostreig a gran escala durant el qual es va caracteritzar la composició taxonòmica de vora 400 comunitats de bacterioplàncton boreal que habitaven sistemes d'aigua dolça situats a set regions diferents del nord del Quebec (Canadà), en una àrea d'aproximadament 900.000 km<sup>2</sup>. Els sistemes d'aigua mostrejats cobrien tot el contínuum hidrològic, des dels rierols de capçalera més petits fins als rius i llacs més grans, però aquesta vegada no vam recollir mostres de sòl. Un cop més, els resultats van mostrar una estructuració seqüencial de les comunitats de bacterioplàncton aquàtic, que van canviar gradualment des dels rierols fins als grans rius i finalment els llacs (Niño-García *et al.*, 2016b), i s'assemblaven fortament a l'organització de la metacomunitat que havíem observat per a una sola regió (Ruiz-González *et al.*, 2015a). Això confirma que el control hidrològic de les comunitats de bacterioplàncton d'aigua dolça és, en realitat, un patró consistent, amb una estructura espacial a escales que van des de rius individuals fins a conques hidrogràfiques senceres i fins i tot a través de regions diferents. A més, vam observar una resposta molt més forta de les comunitats microbianes a les condicions fisicoquímiques locals en llacs, que no pas en els petits rierols de capçalera, la qual cosa confirma una altra vegada la idea que la hidrologia modula la influència relativa dels efectes de massa enfront de la selecció local en l'estructuració de les comunitats (figura 4). Finalment, el fet que aquest efecte hidrològic fos més important que la distància geogràfica suggereix que els microbis poden dispersar-se a llargues distàncies i que hi podria haver un reservori regional de diversitat bacteriana a partir del qual les condicions locals seleccionen els tàxons que acaben sent dominants (Niño-García *et al.*, 2016b).

Les modificacions artificials de les condicions hidrològiques, com la canalització i la construcció de preses als rius, haurien de tenir un impacte profund en les



comunitats microbianes. De fet, els embassaments al riu Ebre han provocat canvis dràstics en l'estructura i en el funcionament de les comunitats bacterianes al llarg del seu recorregut (Artigas *et al.*, 2012; Ruiz-González *et al.*, 2013 i 2015b), cosa que dona lloc a comunitats dominades per grups molt diferents aigües amunt i aigües avall de l'embassament. Més important encara, aquests canvis estructurals en les comunitats bacterianes causats pels embassaments es van mantenir al llarg de 100 km, gairebé fins a arribar a la desembocadura del riu (Ruiz-González *et al.*, 2013). Això suggereix que les comunitats bacterianes que sortien de l'embassament no es van transformar de nou en una comunitat similar a la del riu que entrava a l'embassament. Per tant, els canvis microbians a causa de l'embassament poden tenir efectes duradors a les seccions situades aigües avall.

Un dels patrons que sembla que es manté entre estudis és que aquests canvis direccionals concorden amb una disminució de la diversitat i la riquesa (és a dir, nombre de tàxons bacterians) de les comunitats de bacterioplàncton, des de les comunitats de capçalera fins a zones aigües avall (Crump *et al.*, 2012; Ruiz-González *et al.*, 2015a; Niño-García *et al.*, 2016b; Ruiz-González *et al.*, 2017a), i això sembla que també succeeix en comunitats de biofilms de rierols (microorganismes adherits a roques i substrats en els rierols, Besemer *et al.*, 2013). Notablement, vam observar que els rierols de capçalera presentaven la diversitat taxonòmica més gran del paisatge, fins i tot més elevada que els sòls i les aigües del sòl, cosa que significa que els rierols canalitzen aquesta diversitat terrestre tan heterogènia cap al medi aquàtic (Ruiz-González *et al.*, 2015a). Tot i això, alguns estudis han demostrat que aquesta disminució de la riquesa taxonòmica bacteriana al llarg dels rius pot ser més o menys acusada en funció dels canvis estacionals o esporàdics en la hidrologia i la precipitació, ja que aquests factors afecten la intensitat de la connectivitat terrestre-aquàtica (Hassell *et al.*, 2018).

Aquest patró de disminució de la diversitat no és necessàriament evident; atès que els llocs aigües avall reben aigua de conques molt més grans i heterogènies que els rierols de capçalera, les comunitats aigües avall haurien d'acumular espècies (figura 5). De fet, alguns estudis sobre fitoplàncton, invertebrats i peixos reporten augments de la diversitat cap a les seccions mitjanes o inferiors dels rius. Això coincideix amb les tendències previstes per la teoria del riu com a contínuum (*river continuum concept*), que planteja que els canvis previsibles de les condicions al llarg del riu comporten ajustaments biòtics (Vannote *et al.*, 1980). El patró oposat que mostren els bacteris indica que les seves característiques intrínseques, com ara l'alta capacitat de dispersar-se i de persistir inactius fora dels seus hàbitats preferents, poden trencar patrons ecològics observats per a altres organismes (figura 5). Per tant, cal tenir en compte aquestes peculiaritats microbianes quan s'intenta interpretar els patrons biogeogràfics observats en les comunitats del bacterioplàncton d'aigua dolça.

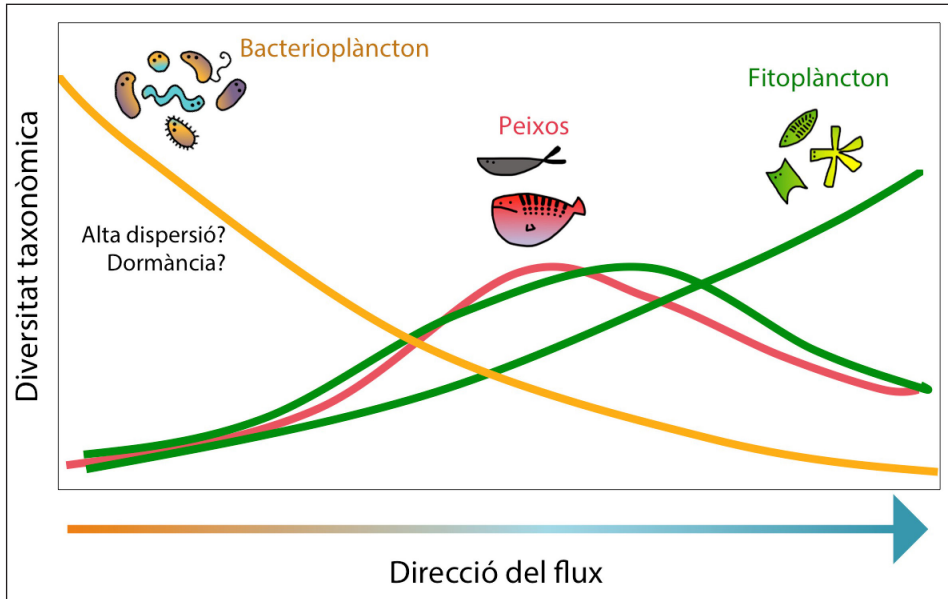


FIGURA 5. Patrons de diversitat o riquesa (nombre d'espècies) taxonòmica observats per a diferents grups d'organismes al llarg dels rius. Els patrons bacterians reportats són oposats a les tendències observades o hipotetitzades per a altres organismes, probablement a causa del fet que els bacteris es poden dispersar fàcilment i poden persistir fora dels seus hàbitats durant molt de temps. Aquestes característiques microbianes s'han de tenir en compte quan s'intenten treure conclusions dels patrons biogeogràfics observats a les comunitats del bacterioplàncton d'aigua dolça.

A més d'aquesta connectivitat terrestre i aquàtica, les comunitats d'aigua dolça estan sotmeses a immigració de moltes altres fonts potencials. Per exemple, el vent pot transportar microorganismes a llargues distàncies, que semblen ser viables: tàxons típics d'aigua dolça van créixer en inocular aigua estèril de diferents llacs pirinencs amb pols transportada des del Sàhara (Hervàs *et al.*, 2009). Curiosament, segons els orígens i les trajectòries de les masses d'aire, l'aire pot carregar-se amb microbis de diferents fonts terrestres i/o aquàtiques, i aquesta composició taxonòmica de les comunitats bacterianes aèries canvia previsiblement al llarg de les estacions (Cáliz *et al.*, 2018). Per tant, és probable que la contribució i les implicacions de la dispersió atmosfèrica a les comunitats de les aigües superficials també canviïn amb el pas del temps, però gairebé no se sap res sobre la influència real que tenen en l'estructura i en el funcionament de les comunitats aquàtiques. En particular, es desconeix si els microbis transportats d'altres fonts poden competir amb les comunitats aquàtiques ja establertes.

Utilitzant l'anàlisi de seguiment de fonts microbianes (*microbial source tracking*), que permet assignar l'hàbitat més plausible a diferents tàxons bacterians, Ortiz-Álvarez *et al.* (2020) van mostrar grans variacions espacials en la contribució de diferents fonts de dispersió microbiana a les comunitats lacustres. Van caracteritzar l'origen potencial dels tàxons bacterians trobats a 300 llacs d'alta muntanya del Pirineu i van observar que tots els llacs presentaven una fracció significativa de seqüències associades a fonts externes (aigües subterrànies, aiguamolls, sediments, sòl). La contribució relativa de les diferents fonts va variar entre diferents llacs, probablement per les característiques del paisatge, grau de connectivitat, hidrologia, etc. De la mateixa manera, es va trobar que la importància de diferents fonts de dispersió microbianes (barreja de la columna d'aigua, pluja, escorrentia superficial i resuspensió de sediments) variava estacionalment dins de dos llacs, encara que en general l'efecte semblava petit; només ocasionalment, l'aparició de certes poblacions bacterianes es podria explicar per inoculació des del rierol (Comte *et al.*, 2017). També s'han demostrat que altres fonts com la neu i el desglaç de les glaceres poden afectar les comunitats microbianes aquàtiques receptores (Hauptmann *et al.*, 2016; Comte *et al.*, 2018).

Atesa l'elevada capacitat de dispersió i persistència dels bacteris, una qüestió que es planteja és si hi ha límits reals a les metacomunitats microbianes. En realitat, no tenim resposta a aquesta pregunta, però sembla intuïtiu pensar que alguns components dins de les metacomunitats haurien d'estar molt més intensament connectats que d'altres. Com a exemple, quan vam comparar totes les nostres comunitats bacterianes terrestres i aquàtiques boreals amb 20 comunitats bacterianes de fulles d'arbres vius (és a dir, comunitats de la fil·losfera) recollides a la mateixa zona, vam observar que aquestes últimes estaven molt menys connectades a tots els altres ecosistemes aquàtics i terrestres (Ruiz-González *et al.*, 2017b). Vam trobar, però, que la fil·losfera i les comunitats del sòl compartien diversos tàxons, cosa que significa que també hi havia un cert intercanvi d'espècies entre elles. De fet, la pluja que passa a través de les capçades de diferents arbres es carrega amb comunitats bacterianes diferents segons les espècies arbòries (Charles Nock, dades inèdites) i, al seu torn, això influeix en la composició taxonòmica de les comunitats del sòl receptores, que varien en funció de les espècies arbòries presents (Ruiz-González *et al.*, 2018). Malgrat això, quan vam inocular experimentalment l'aigua del llac amb aquestes comunitats bacterianes de sòls, no vam veure una marca clara de les comunitats que creixien al llac en funció de l'origen del sòl, probablement perquè no van poder competir amb la comunitat de bacterioplàncton ja establerta al llac (Ruiz-González *et al.*, 2018). En qualsevol cas, tot això il·lustra que es poden connectar múltiples components del paisatge mitjançant el transport de microbis, però la intensitat d'aquestes connexions variarà en gran manera segons les vies de dispersió, la direcció i les taxes de transport. Aquest fet desafia

completament el nostre enfocament actual, que és «específic d'ecosistema», a l'hora d'estudiar les comunitats bacterianes i indica que no és possible comprendre com s'estructuren les comunitats sense considerar els límits reals de les meta-comunitats microbianes.

##### **5. DISPERSIÓ MICROBIANA ALS ECOSISTEMES MARINS: CORRENTS, MASSES D'AIGUA, ENFONSAMENT DE PARTÍCULES I CONNEXIÓ AMB EL CONTINENT**

Els ambients oceànics representen un dels extrems del contínuum presentat en la figura 4, en què el temps de residència de l'aigua és extremament llarg i la connectivitat amb l'entorn circumdant és molt inferior que en els ecosistemes d'aigua dolça. En conseqüència, els patrons biogeogràfics del bacterioplàncton marí haurien de ser determinats principalment per la selecció local d'espècies. Tot i això, pel que sabem de les comunitats bacterianes de l'oceà, sembla que els tàxons dominants es troben arreu. Per exemple, utilitzant dades de l'expedició Malaspina 2010, que va ser una expedició de circumnavegació global feta durant el 2010 a tot l'oceà tropical i subtropical (Duarte, 2015), vam observar que la majoria de comunitats del bacterioplàncton de la superfície oceànica estaven dominades per uns quants tàxons de bacteris abundants i omnipresents que vam trobar a totes les estacions, independentment de les variacions dels factors fisicoquímics (Ruiz-González *et al.*, 2019). De la mateixa manera, altres estudis suggereixen que una sola mostra marina pot contenir gairebé tota la diversitat dominant durant tot l'any en un mateix lloc (Caporaso *et al.*, 2012) o present en diferents hàbitats marins (Gibbons *et al.*, 2013) si s'hi aplica una seqüenciació suficientment profunda, necessària per detectar els tàxons més rars. Aquesta ubiqüitat aparent de molts tàxons bacterians implica que hi ha d'haver mecanismes de dispersió que operin a l'oceà, com, per exemple, el moviment de masses d'aigua i els corrents. Tot i que rarament es considera aquesta dimensió hidrològica en els estudis biogeogràfics de microbis marins, algunes investigacions recents han demostrat que l'advecció o l'enfonsament de masses d'aigua pot estructurar les comunitats microbianes i permetre la colonització de nous hàbitats (Wilkins *et al.*, 2013; Luna *et al.*, 2016). Altres estudis han demostrat que característiques oceàniques, com els límits entre diferents masses d'aigua, actuen com a barreres importants i delimiten la distribució dels microbis a l'oceà (Baltar *et al.*, 2010 i 2016). També s'ha proposat que les trajectòries de les comunitats microbianes transportades amb els corrents a l'oceà superficial en determinen la seva exposició tèrmica intergeneracional, la qual cosa genera comunitats amb diferents toleràncies tèrmiques i evidencia la necessitat de considerar la història de la dispersió dels microorganismes per comprendre'n les respostes ecològiques (Doblin i Seville, 2016).

A més de la hidrografia, també s'han proposat altres mecanismes de dispersió a l'oceà. Per exemple, Mayol *et al.* (2017) van recollir mostres de bacteris de l'aire durant l'expedició Malaspina, i van trobar evidència de transport atmosfèric de llarg abast de bacteris terrestres i marins sobre l'oceà, cosa que demostra que els microbis poden transportar-se milers de quilòmetres abans de tornar a entrar al medi marí. Entre altres coses, això podria explicar la distribució generalitzada d'alguns tàxons bacterians oceànics, atès que alguns estudis experimentals han demostrat que és possible recuperar bacteris marins típics a les mostres d'aire (Comte *et al.*, 2014).

Una altra via de dispersió que s'havia passat per alt fins fa poc és l'enfonsament de partícules marines. Les partícules que s'enfonsen formen part d'un mecanisme conegut com a *bomba biològica de carboni* (*biological carbon pump*), que es refereix als processos mitjançant els quals el carboni capturat pel fitoplàncton a la superfície il·luminada de l'oceà s'enfonsa a capes més profundes en forma de matèria orgànica morta i material fecal (figura 6), on pot quedar acumulat durant centenars o milers d'anys. Aquest enfonsament de partícules és un procés generalitzat a tot l'oceà global. La qualitat, la quantitat i les taxes d'enfonsament de les partícules depenen en gran manera de la naturalesa de les comunitats fitoplanctòniques i d'altres processos com la depredació per part del zooplàncton. Aquest material constitueix una font important de carboni per als organismes de l'oceà profund, que han de sobreviure en un ecosistema dur on la falta de llum impedeix la producció fotosintètica de matèria orgànica dissolta (figura 6, vegeu-ne referències a Herndl i Reinthaler, 2013). Tot i que hi ha hagut moltes investigacions sobre l'enfonsament de partícules marines, la majoria s'han ocupat de la biogeoquímica del carboni (Aristegui *et al.*, 2009; Herndl i Reinthaler, 2013). Només recentment es va demostrar que aquestes partícules semblen actuar com a vectors de dispersió de diversitat procariota (Mestre *et al.*, 2018). Això es va aconseguir caracteritzant la composició de les comunitats microbianes associades a partícules de diferents mides des de la superfície fins a l'oceà batipelàgic fosc (aproximadament 4.000 m de profunditat) durant l'expedició Malaspina, i explorant si era possible detectar la presència de tàxons bacterians superficials en les comunitats d'aigües profundes. Vam trobar que totes les comunitats de l'oceà profund estaven dominades numèricament per tàxons bacterians que també es detectaven a l'oceà superficial. Això apunta una gran connectivitat vertical de les comunitats microbianes, que vam trobar causada sobretot per l'enfonsament de les partícules més grans (Mestre *et al.*, 2018). De manera destacada, es van detectar cèl·lules de fitoplàncton superficial intactes a 4.000 m durant aquesta mateixa expedició (Agustí *et al.*, 2015), cosa que indica taxes ràpides d'enfonsament a la majoria de les zones estudiades i explica la prevalença de bacteris derivats de la superfície a l'oceà fosc. A més, recentment hem demostrat que la biogeografia d'aquestes co-

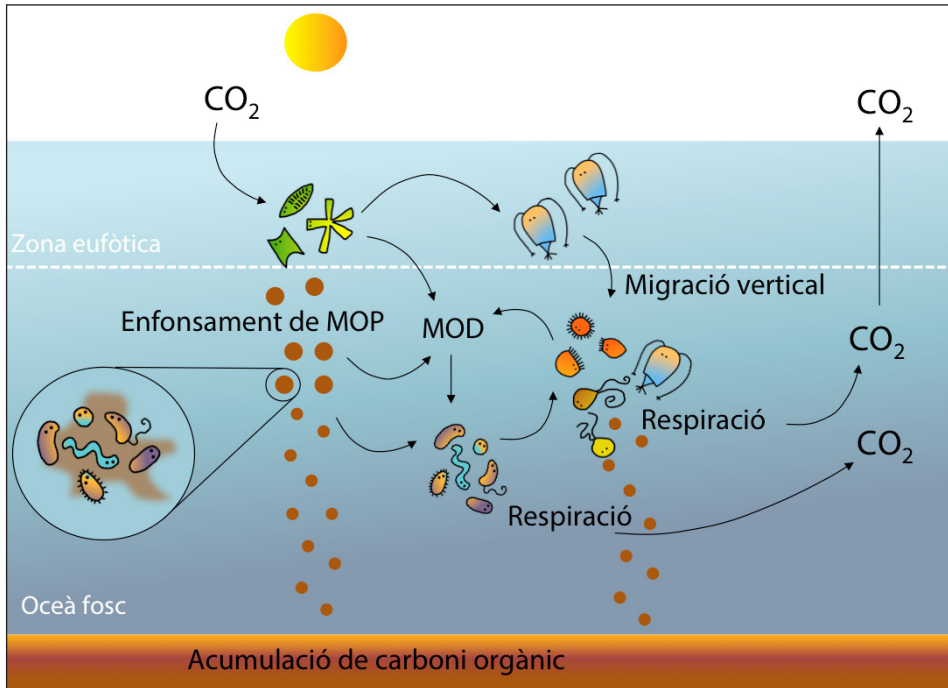


FIGURA 6. Representació simplificada de la bomba biològica de carboni (modificada a partir de Herndl i Reinthaler, 2013). Els microorganismes fitoplànctons agafen diòxid de carboni ( $\text{CO}_2$ ) a la superfície il·luminada de l'oceà gràcies a l'energia solar i produeixen biomassa (material orgànic particulat, MOP). Entre l'1 % i el 40 % de la producció primària superficial exportada fora de la zona solar (eufòtica) ho fa en forma de partícules enfonsades que són degradades progressivament pels microbis, i només una fracció molt petita de la producció superficial arriba al fons marí. Altres processos com la depredació i la producció de pèllets fecals (femtes) per part del zooplàncton i altres organismes que migren verticalment també poden lliurar MOP a l'oceà profund. Aquestes partícules les colonitzen ràpidament comunitats bacterianes molt diverses, però només recentment s'ha tingut en compte aquest paper de les partícules que s'enfonsen com a vectors de diversitat microbiana des de les aigües superficials fins a l'oceà profund.

munitats de l'oceà profund s'explica per propietats superficials relacionades amb la formació de partícules i el seu enfonsament (és a dir, gradients superficials en la producció primària, abundància de diferents grups de fitoplàncton, etc.) molt més que per les condicions fisicoquímiques locals de l'oceà profund (Ruiz-González *et al.*, 2020). Això implica que no podem entendre totalment l'ecologia i el funcionament d'aquestes comunitats oceàniques profundes sense considerar aquesta inesperada via de dispersió vertical.

Finalment, tot i que la influència relativa de la connectivitat amb el medi terrestre és molt més petita que en els sistemes d'aigua dolça (figura 4), en general l'oceà rep grans quantitats de material dels continents a través de rius o a través d'altres components hidrològics menys estudiats com la descàrrega d'aigua subterrània submarina. Aquests enllaços terrestre-marins, però, han estat molt poc estudiats en termes de dispersió microbiana. D'altra banda, tot i que la contribució dels rius, rierols i estuaris superficials als cicles geoquímics oceànics és ben coneguda, només recentment s'ha parat atenció al paper de la descàrrega d'aigua subterrània a l'oceà. Històricament, aquestes aportacions es consideraven negligibles, tot i que en els últims anys s'ha demostrat que, a escala mundial, la descàrrega d'aigües subterrànies a l'oceà pot ser superior a la dels rius, la qual cosa afecta notablement la biota marina i els cicles biogeoquímics (Kwon *et al.*, 2014; Lecher i Mackey, 2018).

Aquests lligams amb el medi continental tenen una gran importància en zones costaneres i en mars semitancats pobres en nutrients com la mar Mediterrània. Per raó de la gran longitud de costa respecte a la seva superfície, la influència de les aportacions continentals sobre el funcionament dels ecosistemes i l'estructuració de les comunitats serà més gran que a l'oceà obert. Encara que tradicionalment la deposició atmosfèrica i els rius s'havien considerat les principals fonts externes de carboni i nutrients a la Mediterrània, recentment s'ha demostrat que l'intercanvi d'aigua subterrània entre terra i mar (l'anomenada *descàrrega submarina d'aigües subterrànies*, SGD, de les sigles en anglès *submarine groundwater discharge*) és un component principal del cicle hidrològic en aquest sistema, i les entrades de nutrients associats són de magnitud similar a les procedents de rius o fonts atmosfèriques (Rodellas *et al.*, 2015). Diversos estudis a la Mediterrània han demostrat que el carboni al·lòcton derivat de fonts continentals és important per sostenir el metabolisme planctònic (Duarte *et al.*, 2004; Regaudie-de-Gioux *et al.*, 2009), però no se sap quina proporció d'aquest carboni usat biològicament deriva de fonts d'aigua subterrània. Finalment, mai no s'ha esbrinat si la dispersió de microorganismes associats a l'SGD té alguna influència en la diversitat i el funcionament de les comunitats microbianes costaneres. Tot i que hi ha proves experimentals que demostren que és possible recuperar comunitats bacterianes marines a partir d'aigua dolça o sediments de llacs (Comte *et al.*, 2014), fins a quin punt els continents són reservoris de diversitat marina és un tema que mereix atenció en el futur (Ruiz-González *et al.*, en revisió).

## 6. IMPLICACIONS DE LA DISPERSIÓ MICROBIANA PER A LA NOSTRA COMPRENSIÓ DE LA BIOGEOGRAFIA I DEL FUNCIONAMENT DE LES COMUNITATS MICROBIANES

Una de les implicacions fonamentals de tot això que hem explicat és que les comunitats aquàtiques poden acollir molts tàxons que tenen una presència accidental i que, per tant, no estan adaptats a les condicions aquàtiques. Per exemple, com hem vist, els rius poden contenir grans quantitats de bacteris terrestres que es dilueixen progressivament perquè no poden prosperar en entorns aquàtics (Ruiz-González *et al.*, 2015a; Savio *et al.*, 2015; Niño-García *et al.*, 2016a; Wisnoski *et al.*, 2020) i les comunitats oceàniques profundes poden incloure tàxons bacterians típics de superfície que arriben a aigües més profundes units a partícules quan s'enfonsen ràpidament (Mestre *et al.*, 2018; Ruiz-González *et al.*, 2020). Per entendre això, és important tenir en compte que quan caracteritzem les comunitats microbianes basades en marcadors genètics de DNA (per exemple, seqüenciant el gen de l'rRNA 16S), detectem, a més dels tàxons procariotes actius, també els components inactius i latents o inclús bacteris morts. Fins i tot s'ha demostrat que és possible detectar DNA extracel·lular (l'anomenat *DNA relicte*, de l'anglès *relic DNA*), que pot persistir durant anys als sòls i que pot representar una gran part de la diversitat detectada, cosa que enfosqueix les nostres estimacions del nombre d'espècies presents en una comunitat determinada (Carini *et al.*, 2016). Aquest DNA relicte no sembla crear grans sobreestimacions de la diversitat en comunitats aquàtiques ben establertes, però podria ser important en transicions ambientals com la transició terrestre-aquàtica (Lennon *et al.*, 2018).

A l'oceà, vam observar que les comunitats oceàniques profundes situades per dessota de zones altament productives eren molt similars a les comunitats de les aigües superficials, mentre que això no passava en estacions situades sota de llocs menys productius (Ruiz-González *et al.*, 2020). Això pot voler dir que, en situacions de fluxos de partícules elevats, les comunitats de l'oceà profund poden contenir una fracció important de bacteris típics de superfície que són només un llegat d'una dispersió intensa, sense que hi tinguin cap paper ecològic. De manera semblant, l'aparició periòdica de bacteris d'aigua dolça a les comunitats del bacterioplàncton costaner es va associar a fluctuacions de la descàrrega d'aigua subterrània (Lee *et al.*, 2017), però aquests autors no van comprovar si alguns d'aquests tàxons d'aigua subterrània romanien actius al medi marí.

Aquests components actius i inactius de les comunitats (figura 7) haurien de tenir patrons espacials i temporals diferents al llarg dels gradients ambientals, atès que els actius haurien de ser sotmesos a variabilitat en les condicions locals i els inactius, a processos de dispersió o estocàstics. Vam intentar distingir aquests dos grups explorant els patrons espacials dels tàxons bacterians en 200 llacs boreals i



seguint les seves abundàncies al llarg dels rius i rierols adjacents. L'anàlisi va revelar que les comunitats de llacs en tenien de tots dos tipus: uns quants tàxons dominants, és a dir, tàxons abundants adaptats a les condicions locals del llac que responien als gradients ambientals, i una fracció molt gran de bacteris rars, la presència dels quals semblava accidental i vinculada al transport hidrològic dels rius cap als llacs (Niño-García *et al.*, 2016a). En conseqüència, més del 90 % de la diversitat bacteriana detectada en aquests 200 llacs era probablement només el resultat de la dispersió hidrològica i, per tant, no hauria de ser rellevant quan s'intenta comprendre el funcionament de la comunitat (figura 7).

A tall d'exemple, un sondeig recent a gran escala de la diversitat de bacteris metanotròfics d'aigua dolça (bacteris que consumeixen metà) va revelar que els dos grups principals de metanòtrofs de llacs, que pertanyen als grups gammaproteobacteris i alfaproteobacteris, semblen diferir en l'origen: mentre que els metanòtrofs que pertanyen als gammaproteobacteris dels llacs eren majoritàriament

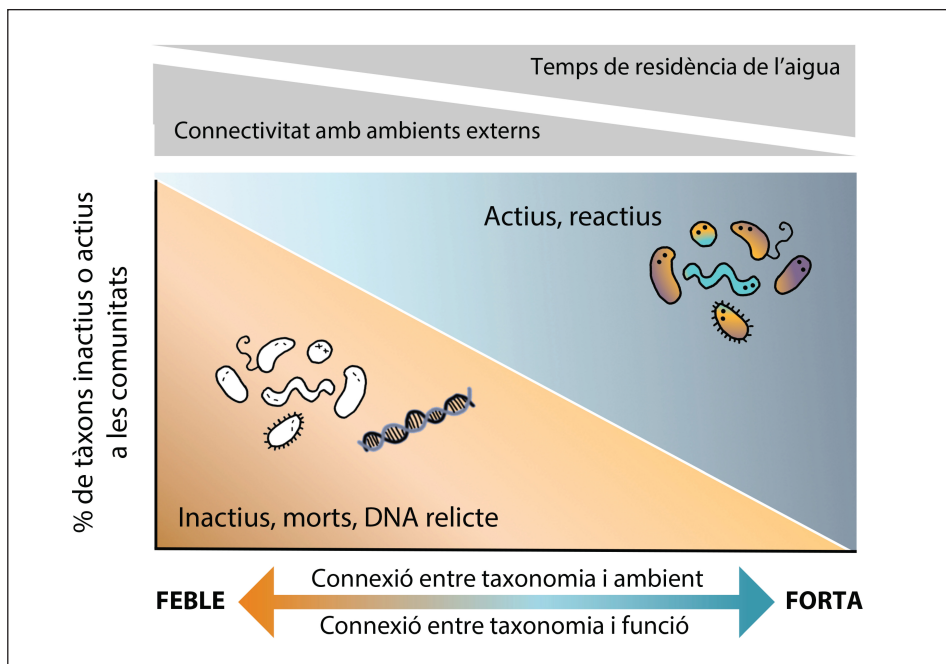


FIGURA 7. Segons el grau de connectivitat amb l'origen de la diversitat microbiana al·lòctona, les taxes de dispersió i el temps de residència de l'aigua, les comunitats microbianes poden contenir diferents proporcions de components actius i inactius que poden impedir detectar enllaços clars entre la composició taxonòmica i les condicions ambientals o biòtiques, o entre la composició taxonòmica i el funcionament de la comunitat.

aquàtics, sense presència als sòls adjacents, la majoria dels metanòtrofs pertanyents als alfa-proteobacteris lacustres semblaven d'origen terrestre (Crevecoeur *et al.*, 2019). Això suggereix que els alfa-proteobacteris metanòtrofs són probablement inactius en aquests sistemes aquàtics i no haurien de contribuir al consum de metà als llacs. Donant suport a aquesta idea, en un estudi diferent vam trobar que els gamma-proteobacteris metanòtrofs correlacionaven molt millor amb l'oxidació de metà mesurada durant incubacions experimentals que no pas els alfa-proteobacteris metanòtrofs, la qual cosa suggeria un paper més important del primer grup en la metanotrófia dels llacs (Reis *et al.*, 2020). La presència d'aquests tàxons inactius allòctons impediria detectar vincles entre les variacions en la composició de les comunitats bacterianes metanotrófiques del llac i el consum de metà o la mitigació de les emissions de metà, i així quedaria limitada la nostra capacitat d'entendre'n i predir-ne el paper que tenen a la natura. De la mateixa manera, l'exploració dels factors que configuren la distribució de les comunitats metanotrófiques als llacs també es confondria per la presència de tàxons que no responen a aquestes condicions locals (figura 7).

Un estudi recent, enfocat tant a la porció activa com a la total (activa + inactiva) de les comunitats bacterianes al llarg d'un embassament, assenyala que la majoria de tàxons terrestres que entren a l'embassament no es detecten a la fracció activa i decauen progressivament quan ens allunyem de la interfície terrestre-aquàtica (Wisnoski *et al.*, 2020). La fracció activa es va detectar seqüenciant l'RNA, no només el DNA, atès que l'RNA és el constituent dels ribosomes necessaris per sintetitzar proteïnes i, per tant, indica activitat. Aquesta comparació entre els components actius i els inactius confirma que una gran part de les comunitats pot no contribuir al funcionament global de la comunitat, i que la importància relativa d'aquest component inactiu variarà al llarg del continuu aquàtic dependent, de nou, de la connectivitat amb els ecosistemes situats aigües amunt i del temps de residència de l'aigua (figura 7).

## 7. OBSERVACIONS FINALS I DIRECCIONS FUTURES

El desenvolupament de les metodologies de seqüenciació massiva, que han permès descobrir els membres més rars de les comunitats i l'expansió en l'escala dels estudis, ha revolucionat en els darrers anys la nostra comprensió de l'estructuració de les comunitats microbianes. Hem avançat progressivament des d'una perspectiva en què la selecció per condicions locals semblava ser el factor més important per explicar la presència de tàxons microbians en un lloc determinat (una percepció motivada, en gran manera, pel fet que amb mètodes tradicionals només es detectaven els tàxons més abundants, Pedrós-Alió, 2012), cap a una visió en la qual la dispersió de microbis entre les comunitats locals, i la selecció pos-

terior, sembla tenir una importància cabdal. Tot i això, les investigacions actuals en ecologia microbiana massa freqüentment no tenen en compte les possibles connexions entre comunitats de diferents hàbitats, que s'estudien per separat, i llavors s'obté una visió força fragmentada de la biogeografia microbiana.

La recerca recent que ha considerat aquestes connexions entre hàbitats ha revelat que les metacomunitats microbianes sovint traspassen les fronteres dels ecosistemes. Per exemple, les comunitats del bacterioplàncton d'aigua dolça que viatgen amb l'aigua que flueix estan controlades en gran manera per la hidrologia, que determina la influència relativa dels efectes de massa enfront de la selecció local al llarg del contínuum aquàtic, incloent-hi rierols, rius, aiguamolls o llacs. La comparació, en termes d'espècies, de comunitats microbianes terrestres i d'aigua dolça ha revelat que els bacteris del sòl formen part de les metacomunitats aquàtiques i que, a causa de la dormància i la persistència dels bacteris, els sòls poden representar dipòsits de diversitat microbiana per a les aigües dolces. A l'oceà, l'enfonsament de partícules ha aparegut com una via de transport de diversitat que promou la connectivitat vertical entre les comunitats oceàniques. Altres fonts de dispersió, com les connexions amb els continents, requereixen més atenció. Finalment, el transport atmosfèric (així com altres processos no considerats en aquesta revisió, com ara el transport mitjançant aus migratòries, peixos, etc.) pot representar importants vies de dispersió a llarga distància, però cal valorar-ne la influència sobre les comunitats locals d'aigua dolça o marina.

Els paisatges microbians són, doncs, molt més complexos i estan molt més interconnectats del que es creia fins fa poc, de manera que estudiar parcel·les aïllades d'aquesta complexitat (figura 8) pot conduir a una comprensió incompleta de l'ecologia i la biogeografia microbianes. Segons les taxes de dispersió, les vies de connectivitat i el temps de retenció de l'aigua, una part important de la diversitat microbiana pot no reflectir adaptació local, sinó ser el resultat de la dispersió passiva, la qual cosa pot limitar la nostra capacitat d'entendre les respostes microbianes als gradients ambientals o les implicacions per al funcionament dels ecosistemes. A més, la capacitat dels bacteris de persistir fora dels seus hàbitats preferits implica que els hàbitats externs poden representar reservoris i fonts sostingudes d'espècies potencialment colonitzadores. Ara és necessari millorar la quantificació de les taxes de dispersió de diferents poblacions bacterianes i aprofundir en la comprensió de les capacitats de persistència i reactivació dels tàxons. A més, cal comprovar com les activitats humanes, que han obert noves rutes de dispersió que mouen els microbis al voltant del món (Zhu *et al.*, 2017), afecten i modifiquen els límits i les connexions de les metacomunitats microbianes naturals. Afortunadament, els escenaris tècnics i científics actuals ens permeten avançar cap a una variant més completa i transversal de l'ecologia microbiana que reflecteix millor la complexitat natural del món microbià.

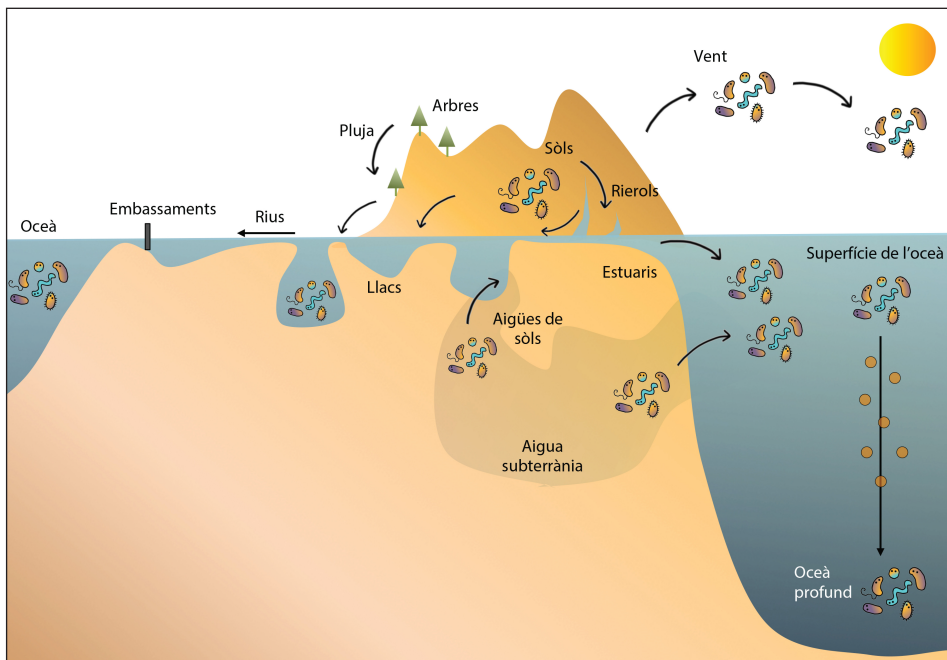


FIGURA 8. Representació esquemàtica d'algunes de les principals rutes de dispersió microbiana entre hàbitats naturals terrestres i aquàtics, que posa de manifest que les metacomunitats microbianes transcendeixen clarament els límits clàssics dels ecosistemes. En conseqüència, l'estudi de parcel·les aïllades d'aquesta complexitat natural portarà a una comprensió incompleta de l'ecologia i la biogeografia microbiana, i la dels seus factors de control.

Arribo al final de la meua xerrada, conscient que no he respost res que pugui ser significatiu per a la defensa o la protecció de la biodiversitat. Correspon a vosaltres imaginar formes i mitjans per frenar o, almenys, no accelerar gaire el ritme de canvi imposat a la nostra biosfera actual.

Traducció de MARGALEF, 1999

## AGRAÏMENTS

He de donar les gràcies a tants companys i amics que m'han guiat o ajudat durant la meua carrera que seria impossible anomenar-los tots aquí, però, òbviament, tot això no hauria estat possible sense l'ajuda i l'esforç d'equips diversos i multidisciplinaris de persones increïbles. Agraïments especials a Paul A. Del Giorgio, de la

Universitat del Quebec a Montreal (UQAM), amb qui vaig aprendre una nova manera de mirar les comunitats microbianes (una manera que va fer possible gran part de la recerca presentada aquí), i a Josep M. Gasol, per ajudar-me a continuar amb aquesta línia de recerca a la meua tornada a l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC). Gràcies a tots els altres companys i amics de l'ICM-CSIC, de la UQAM, de la Universitat de Girona i de la Universitat Autònoma de Barcelona per haver contribuït directament o indirectament a aquesta trajectòria i als seus èxits; a Francisco M. Cornejo-Castillo pels seus comentaris útils i constructius sobre aquest text i el seu suport i entusiasme permanent, i a Sara Zamora-Terol i a Josep M. Gasol per l'ajuda amb la traducció de l'estudi. Agraïments especials a l'Institut d'Estudis Catalans (IEC) pel seu amable reconeixement.

Actualment, tinc el suport del projecte GRAMMI (RTI2018-099740-J-I00, MICINN, Espanya).

## REFERÈNCIES BIBLIOGRÀFIQUES

- ACINAS, S. G.; HAVERKAMP, T. H. A.; HUISMAN, J.; STAL, L. J. (2009). «Phenotypic and genetic diversification of *Pseudanabaena* spp. (cyanobacteria)». *The ISME Journal*, vol. 3, p. 31-46.
- AGUSTÍ, S.; GONZÁLEZ-GORDILLO, J. I.; VAQUÉ, D.; ESTRADA, M.; CEREZO, M. I.; SALAZAR, G.; GASOL, J. M.; DUARTE, C. M. (2015). «Ubiquitous healthy diatoms in the deep sea confirm deep carbon injection by the biological pump». *Nature Communications*, vol. 6, p. 7608.
- ANANTHARAMAN, K.; BROWN, C. T.; HUG, L. A.; SHARON, I.; CASTELLE, C. J.; PROBST, A. J.; THOMAS, B. C.; SINGH, A.; WILKINS, M. J.; KARAOX, U.; BRODIE, E. L.; WILLIAMS, K. H.; HUBBARD, S. S.; BANFIELD, J. F. (2016). «Thousands of microbial genomes shed light on interconnected biogeochemical processes in an aquifer system». *Nature Communications*, vol. 7, p. 13219.
- ARÍSTEGUI, J.; GASOL, J. M.; DUARTE, C. M.; HERNDL, G. J. (2009). «Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm». *Limnology and Oceanography*, vol. 54, p. 1501-1529.
- ARTIGAS, J.; SOLEY, S.; PEREZ-BALIERO, M. C.; ROMANÍ, A. M.; RUIZ-GONZÁLEZ, C.; SABATER, S. (2012). «Phosphorus use by planktonic communities in a large regulated Mediterranean river». *Science of the Total Environment*, vol. 426, p. 180-187.
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J. G.; GRAY, J. S.; MEYER-REIL, L. A.; THINGSTAD, F. (1983). «The ecological role of water-column microbes in the sea». *Marine Ecology-Progress Series*, vol. 10, p. 257-263.
- BALTAR, F.; ARÍSTEGUI, J.; GASOL, J. M.; LEKUNBERRI, I.; HERNDL, G. J. (2010). «Mesoscale eddies: Hotspots of prokaryotic activity and differential community structure in the ocean». *The ISME Journal*, vol. 4, p. 975-988.
- BALTAR, F.; CURRIE, K.; STUCK, E.; ROOSA, S.; MORALES, S. E. (2016). «Oceanic fronts: Transition zones for bacterioplankton community composition». *Environmental Microbiology Reports*, vol. 8, p. 132-138.

- BARBERÁN, A.; CASAMAYOR, E. O. (2012). «Global phylogenetic community structure and beta-diversity patterns in surface bacterioplankton metacommunities». *Aquatic Microbial Ecology*, vol. 59, p. 1-10.
- BARBERÁN, A.; CASAMAYOR, E. O.; FIERER, N. (2014). «The microbial contribution to macroecology». *Frontiers in Microbiology*, vol. 5, p. 203.
- BASTVIKEN, D.; COLE, J. J.; PACE, M. L.; BOGERT, M. C. van de (2008). «Fates of methane from different lake habitats: Connecting whole-lake budgets and CH<sub>4</sub> emissions». *Journal of Geophysical Research*, vol. 113, G02024.
- BERGSTRÖM, A. K.; JANSSON, M. (2000). «Bacterioplankton production in humic lake Ortrasket in relation to input of bacterial cells and input of allochthonous organic carbon». *Microbial Ecology*, vol. 39, p. 101-115.
- BESEMER, K.; SINGER, G.; QUINCE, C.; BERTUZZO, E.; SLOAN, W.; BATTIN, T. J. (2013). «Headwaters are critical reservoirs of microbial diversity for fluvial networks». *Proceedings of the Royal Society B*, vol. 280, 20131760.
- BIER, R. L.; BERNHARDT, E. S.; BOOT, C. M.; GRAHAM, E. B.; HALL, E. K.; LENNON, J. T.; NEMERGUT, D. R.; OSBORNE, B. B.; RUIZ-GONZÁLEZ, C.; SCHMEL, J. P.; WALDROP, M. P.; WALLENSTEIN, M. D. (2015). «Linking microbial community structure and microbial processes: An empirical and conceptual overview». *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 91, fiv113.
- BORAS, J. A.; SALA, M. M.; VÁZQUEZ-DOMÍNGUEZ, E.; WEINBAUER, M. G.; VAQUÉ, D. (2009). «Annual changes of bacterial mortality due to viruses and protists in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean)». *Environmental Microbiology*, vol. 11, p. 1181-1193.
- BOUVIER, T.; DEL GIORGIO, P. A. (2002). «Compositional changes in free-living bacterial communities along a salinity gradient in two temperate estuaries». *Limnology and Oceanography*, vol. 47, p. 453-470.
- (2007). «Key role of selective viral-induced mortality in determining marine bacterial community composition». *Environmental Microbiology*, vol. 9, p. 287-297.
- CÁLIZ, J.; TRIADÓ-MARGARITA, X.; CAMARERO, L.; CASAMAYOR, E. O. (2018). «A long-term survey unveils strong seasonal patterns in the airborne microbiome coupled to general and regional atmospheric circulations». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 115, p. 12229-12234.
- CAPORASO, J. G.; PASZKIEWICZ, K.; FIELD, D.; KNIGHT, R.; GILBERT, J. A. (2012). «The Western English Channel contains a persistent microbial seed bank». *The ISME Journal*, vol. 6, p. 1089-1093.
- CARINI, P.; MARSDEN, P. J.; LEFF, J. W.; MORGAN, E. E.; STRICKLAND, M. S.; FIERER, N. (2016). «Relic DNA is abundant in soil and obscures estimates of soil microbial diversity». *Nature Microbiology*, vol. 2, p. 16242.
- COMTE, J.; BERGA, M.; SEVERIN, I.; LOGUE, J. B.; LINDSTROM, E. S. (2017). «Contribution of different bacterial dispersal sources to lakes - population and community effects in different seasons: Bacterial dispersal in lakes». *Environmental Microbiology*, vol. 19, p. 2391-2404.
- COMTE, J.; CULLEY, A. I.; LOVEJOY, C.; VINCENT, W. F. (2018). «Microbial connectivity and sorting in a High Arctic watershed». *The ISME Journal*, vol. 12, p. 2988-3000.
- COMTE, J.; LINDSTRÖM, E. S.; EILER, A.; LANGENHEDER, S. (2014). «Can marine bacteria be recruited from freshwater sources and the air?» *The ISME Journal*, vol. 8, p. 2423-2430.

- CREVECOEUR, S.; RUIZ-GONZÁLEZ, C.; PRAIRIE, Y. T.; DEL GIORGIO, P. A. (2019). «Large-scale biogeography and environmental regulation of methanotrophic bacteria across boreal inland waters». *Molecular Ecology*, vol. 28, p. 4181-4196.
- CRUMP, B. C.; ADAMS, H. E.; HOBBIE, J. E.; KLING, G. W. (2007). «Biogeography of bacterioplankton in lakes and streams of an Arctic tundra catchment». *Ecology*, vol. 88, p. 1365-1378.
- CRUMP, B. C.; AMARAL-ZETTLER, L. A.; KLING, G. W. (2012). «Microbial diversity in arctic freshwaters is structured by inoculation of microbes from soils». *The ISME Journal*, vol. 6, p. 1629-1639.
- CRUMP, B. C.; KLING, G. W.; BAHR, M.; HOBBIE, J. E. (2003). «Bacterioplankton community shifts in an Arctic Lake correlate with seasonal changes in organic matter source». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 69, p. 2253-2268.
- DEL GIORGIO, P. A.; WILLIAMS, P. J. (2005). «The global significance of respiration in aquatic ecosystems: From single cells to the biosphere». A: DEL GIORGIO, P. A.; WILLIAMS, P. J. (ed.). *Respiration in aquatic ecosystems*. Nova York: Oxford University Press, p. 267-303.
- DOBLIN, M. A.; SEBILLE, E. van (2016). «Drift in ocean currents impacts intergenerational microbial exposure to temperature». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 113, p. 5700-5705.
- DOODS, W. K.; ZEGLIN, L. H.; RAMOS, R. J.; PLATT, T. G.; PANDEY, A.; MICHAELS, T.; MASIGOL, M.; KLOMPEN, A. N.; KELLY, M. C.; JUMPPONEN, A.; HAUSER, E.; HANSEN, P. M.; GREER, M. J.; FATTAHI, N.; DELAVALUX, C. S.; CONNELL, R. K.; BILLINGS, S.; BEVER, J. D.; BARUA, N.; AGUSTO, F. B. (2020). «Connections and feedback: Aquatic, plant, and soil microbiomes in heterogeneous and changing environments». *BioScience*, vol. 70, p. 548-562.
- DUARTE, C. M. (2015). «Seafaring in the 21st century: The Malaspina 2010 Circumnavigation Expedition». *Limnology and Oceanography Bulletin*, vol. 24, p. 11-14.
- DUARTE, C. M.; AGUSTÍ, S.; VAQUÉ, D. (2004). «Controls on planktonic metabolism in the Bay of Blanes, northwestern Mediterranean littoral». *Limnology and Oceanography*, vol. 49, p. 2162-2170.
- DUARTE, C. M.; PRAIRIE, Y. T. (2005). «Prevalence of heterotrophy and atmospheric CO<sub>2</sub> emissions from aquatic ecosystems». *Ecosystems*, vol. 8, p. 862-870.
- FALKOWSKI, P. G.; FENCHEL, T.; DELONG, E. F. (2008). «The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles». *Science*, vol. 320, p. 1034.
- FAZI, S.; AMALFITANO, S.; PICCINI, C.; ZOPPINI, A.; PUDDU, A.; PERNTHALER, A. (2008). «Colonization of overlaying water by bacteria from dry river sediments». *Environmental Microbiology*, vol. 10, p. 2760-2772.
- FUHRMAN, J. A. (2009). «Microbial community structure and its functional implications». *Nature*, vol. 459, p. 193-199.
- GASOL, J. M.; PINHASSI, J.; ALONSO-SAEZ, L.; DUCKLOW, H.; HERNDL, G. J.; KOBLIZEK, M.; LABRENZ, M.; LUO, Y.; MORAN, X. A. G.; REINTHALER, T.; SIMON, M. (2008). «Towards a better understanding of microbial carbon flux in the sea». *Aquatic Microbial Ecology*, vol. 53, p. 21-38.
- GIBBONS, S. M.; CAPORASO, J. G.; PIRRUNG, M.; FIELD, D.; KNIGHT, R.; GILBERT, J. A. (2013). «Evidence for a persistent microbial seed bank throughout the global ocean». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 110, p. 4651-4655.

- HASSELL, N.; TINKER, K. A.; MOORE, T.; OTTESEN, E. A. (2018). «Temporal and spatial dynamics in microbial community composition within a temperate stream network». *Environmental Microbiology*, vol. 20, p. 3560-3572.
- HAUPTMANN, A. L.; MARKUSSEN, T. N.; STIBAL, M.; OLSEN, N. S.; ELBERLING, B.; BÆLUM, J.; SICHERITZ-PONTÉN, T.; JACOBSEN, C. S. (2016). «Upstream freshwater and terrestrial sources are differentially reflected in the bacterial community structure along a small Arctic river and its estuary». *Frontiers in Microbiology*, vol. 7, p. 1474.
- HEINO, J.; MELO, A. S.; SIQUEIRA, T.; SOININEN, J.; VALANKO, S.; BINI, L. M. (2015). «Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: Patterns, processes and prospects». *Freshwater Biology*, vol. 60, p. 845-869.
- HERNDL, G. J.; REINTHALER, T. (2013). «Microbial control of the dark end of the biological pump». *Nature Geoscience*, vol. 6, p. 718-724.
- HERVÀS, A.; CAMARERO, L.; RECHE, I.; CASAMAYOR, E. O. (2009). «Viability and potential for immigration of airborne bacteria from Africa that reach high mountain lakes in Europe». *Environmental Microbiology*, vol. 11, p. 1612-1623.
- HOBBIE, J. E.; DALEY, R. J.; JASPER, S. (1977). «Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 33, p. 1225-1228.
- HUG, L. A.; BAKER, B. J.; ANANTHARAMAN, K.; BROWN, C. T.; PROBST, A. J.; CASTELLE, C. J.; BUTTERFIELD, C. N.; HERNSDORF, A. W.; AMANO, Y.; ISE, K.; SUZUKI, Y.; DUDEK, N.; RELMAN, D. A.; FINSTAD, K. M.; AMUNDSON, R.; THOMAS, B. C.; BANFIELD, J. F. (2015). «A new view of the tree of life». *Nature Microbiology*, vol. 1, p. 16048.
- JONES, S. E.; LENNON, J. T. (2010). «Dormancy contributes to the maintenance of microbial diversity». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 107, p. 5881-5886.
- KIRCHMAN, D. L. (2012). *Processes in microbial ecology*. Nova York: Oxford University Press.
- KWON, E. Y.; KIM, G.; PRIMEAU, F.; MOORE, W. S.; CHO, H. M.; DEVRIES, T.; SARMIENTO, J. L.; CHARETTE, M. A.; CHO, Y. K. (2014). «Global estimate of submarine groundwater discharge based on an observationally constrained radium isotope model». *Geophysical Research Letters*, vol. 41, p. 8438-8444.
- LANGENHEDER, S.; COMTE, J.; ZHA, Y.; SAMAD, M. S.; SINCLAIR, L.; EILER, A.; LINDSTRÖM, E. S. (2016). «Remnants of marine bacterial communities can be retrieved from deep sediments in lakes of marine origin». *Environmental Microbiology Reports*, vol. 8, p. 479-485.
- LANGENHEDER, S.; LINDSTRÖM, E. S. (2019). «Factors influencing aquatic and terrestrial bacterial community assembly». *Environmental Microbiology Reports*, vol. 11, p. 306-315.
- LAPIERRE, J. F.; DEL GIORGIO, P. A. (2014). «Partial coupling and differential regulation of biologically and photochemically labile dissolved organic carbon across boreal aquatic networks». *Biogeosciences*, vol. 11, p. 5969-5985.
- LAPIERRE, J. F.; GUILLETTE, F.; BERGGREN, M.; DEL GIORGIO, P. A. (2013). «Increases in terrestrially derived carbon stimulate organic carbon processing and CO<sub>2</sub> emissions in boreal aquatic ecosystems». *Nature Communications*, vol. 4, p. 2972.
- LECHER, A. L.; MACKAY, K. R. M. (2018). «Synthesizing the effects of submarine groundwater discharge on marine biota». *Hydrology*, vol. 5, p. 60.



- LEE, E.; SHIN, D.; HYUN, S. P.; SEOK, K.; MOON, H. S.; KOH, D.; HA, K.; KIM, B. (2017). «Periodic change in coastal microbial community structure associated with submarine groundwater discharge and tidal fluctuation». *Limnology and Oceanography*, vol. 62, p. 437-451.
- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZÁLEZ, A. (2004). «The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology». *Ecology Letters*, vol. 7, p. 601-613.
- LENNON, J. T.; JONES, S. E. (2011). «Microbial seed banks: the ecological and evolutionary implications of dormancy». *Nature Reviews Microbiology*, vol. 119, p. 119-130.
- LENNON, J. T.; MUSCARELLA, M. E.; PLACELLA, S. A.; LEHMKUHL, B. K. (2018). «How, when and where relic DNA affects microbial diversity». *MBio*, vol. 9, e00637-18.
- LINDSTRÖM, E. S.; BERGSTRÖM, A. K. (2004). «Influence of inlet bacteria on bacterioplankton assemblage composition in lakes of different hydraulic retention time». *Limnology and Oceanography*, vol. 49, p. 125-136.
- LINDSTRÖM, E. S.; FORSLUND, M.; ALGESTEN, G.; BERGSTRÖM, A. (2006). «External control of bacterial community structure in lakes». *Limnology and Oceanography*, vol. 51, p. 339-342.
- LINDSTRÖM, E. S.; KAMST-VAN AGTERVELD, M. P.; ZWART, G. (2005). «Distribution of typical freshwater bacterial groups is associated with pH, temperature, and lake water retention time». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 71, p. 8201-8206.
- LINDSTRÖM, E. S.; LANGENHEDER, S. (2012). «Local and regional factors influencing bacterial community assembly». *Environmental Microbiology Reports*, vol. 4, p. 1-9.
- LOCEY, K. J.; LENNON, J. T. (2016). «Scaling laws predict global microbial diversity». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 113, p. 5970-5975.
- LOGUE, E.; FINDLAY, S. E. G.; COMTE, J. (2015a). «Microbial responses to environmental changes». *Frontiers in Microbiology*, vol. 6, p. 1364.
- LOGUE, J. B.; MOUQUET, N.; PETER, H.; HILLEBRAND, H.; GROUP, T. M. W. (2015b). «Empirical approaches to metacommunities: A review and comparison with theory». *Trends in Ecology & Evolution*, vol. 26, p. 482-491.
- LOZUPONE, C. A.; KNIGHT, R. (2007). «Global patterns in bacterial diversity». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 104, p. 11436-11440.
- LUNA, G. M.; CHIGGIATO, J.; QUERO, G. M.; SCHROEDER, K.; BONGIORNI, L.; KALENITCHENKO, D.; GALAND, P. E. (2016). «Dense water plumes modulate richness and productivity of deep sea microbes». *Environmental Microbiology*, vol. 18 (12), p. 4537-4548.
- MARGALEF, R. (1999). «The play diversity/biodiversity in the construction of the biosphere, as exemplified in the Mediterranean phytoplankton and as expression of the operation of very general principles». *Journal of Mediterranean Ecology*, vol. 1, p. 3-10.
- MARTINY, J. B. H. (2015). «Dispersal and the microbiome: Learning how fast and how far microorganisms move will help us better understand the diversity of microbial communities». *Microbe*, vol. 10, p. 191-196.
- MARTINY, J. B. H.; BOHANNAN, B. J. M.; BROWN, J. H.; COLWELL, R. K.; FUHRMAN, J. A.; GREEN, J. L.; HORNER-DEVINE, M. C.; KANE, M.; KRUMINS, J. A.; KUSKE, C. R.; MORIN, P. J.; NAEEM, S.; ØVREÅS, L.; REYSENBACH, A. L.; SMITH, V. H.; STALEY, J. T. (2006).

- «Microbial biogeography: putting microorganisms on the map». *Nature Reviews Microbiology*, vol. 4, p. 102-112
- MAYOL, E.; ARRIETA, J. M.; JIMENEZ, M. A.; MARTÍNEZ-ASENSIO, A.; GARCÍAS-BONET, N.; DACHS, J.; GONZÁLEZ-GAYA, B.; ROYER, S. J.; BENITEZ-BARRIOS, V. M.; FRAILE-NUEZ, E.; DUARTE, C. M. (2017). «Long-range transport of airborne microbes over the global tropical and subtropical ocean». *Nature Communications*, vol. 8, p. 201.
- MCCALLISTER, S. L.; DEL GIORGIO, P. A. (2008). «Direct measurement of the  $\delta^{13}\text{C}$  signature of carbon respired by bacteria in lakes: Linkages to potential carbon sources, ecosystem baseline metabolism, and  $\text{CO}_2$  fluxes». *Limnology and Oceanography*, vol. 53, p. 1204-1216.
- MESTRE, M.; RUIZ-GONZÁLEZ, C.; LOGARES, R.; DUARTE, C. M.; GASOL, J. M.; SALA, M. M. (2018). «Sinking particles promote vertical connectivity in the ocean microbiome». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 115, E6799-E6807.
- MUYZER, G.; DE WAAL, E. C.; UITTERLINDEN, A. G. (1993). «Profiling of complex microbial populations by denaturing gradient gel electrophoresis analysis of polymerase chain reaction-amplified genes coding for 16S rRNA». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 59, p. 695-700.
- NAGATA, T. (2000). «Production mechanisms of dissolved organic matter». A: *Microbial ecology of the oceans*. Nova York: Wiley-Liss, p. 121-152.
- NIÑO-GARCÍA, J. P.; RUIZ-GONZÁLEZ, C.; DEL GIORGIO, P. A. (2016a). «Landscape-scale spatial abundance distributions discriminate core from random components of boreal lake bacterioplankton». *Ecology Letters*, vol. 19, p. 1506-1515.
- (2016b). «Interactions between hydrology and water chemistry shape bacterioplankton biogeography across boreal freshwater networks». *The ISME Journal*, vol. 10, p. 1755-1766.
- ORTIZ-ÁLVAREZ, R.; CÁLIZ, J.; CAMAREMO, L.; CASAMAYOR, E. O. (2020). «Regional community assembly drivers and microbial environmental sources shaping bacterioplankton in an alpine lacustrine district (Pyrenees, Spain)». *Environmental Microbiology*, vol. 22 p. 297-309.
- PEDRÓS-ALIÓ, C. (2006). «Marine microbial diversity: Can it be determined?» *Trends in Microbiology*, vol. 14, p. 257-263.
- (2012). «The rare bacterial biosphere». *Annual Review of Marine Science*, vol. 4, p. 449-466.
- POMEROY, L. R. (1974). «The ocean's food web, a changing paradigm». *Bioscience*, vol. 24, p. 499-504.
- RAYMOND, P. A.; HARTMANN, J.; LAUERWALD, R.; SOBEK, S.; McDONALD, D.; HOOVER, M.; BUTMAN, D.; STRIEGL, R. G.; MAYORGA, E.; HUMBORG, C.; KORTELAINEN, P. L.; DURR, H.; MEYBECK, M.; CIAIS, P.; GUTH, P. (2013). «Global carbon dioxide emissions from inland waters». *Nature*, vol. 503, p. 355.
- REGAUDIE-DE-GIOUX, A.; VAQUER-SUNYER, R.; DUARTE, C. M. (2009). «Patterns in planktonic metabolism in the Mediterranean Sea». *Biogeosciences*, vol. 6, p. 3081-3089.
- REIS, P. C. J.; THOTTATHIL, S. D.; RUIZ-GONZÁLEZ, C.; PRAIRIE, Y. T. (2020). «Niche separation within aerobic methanotrophic bacteria across lakes and its link to methane oxidation rates». *Environmental Microbiology*, vol. 22, p. 738-751.
- ROBERTS, H. A. (1981). «Seed banks in soil». *Advanced Applied Biology*, vol. 6, p. 1-55.

- ROCCA, J. D.; HALL, E. K.; LENNON, J. T.; EVANS, S. E.; WALDROP, M. P.; COTNER, J. B.; NEMERGUT, D. R.; GRAHAM, E. B.; WALLENSTEIN, M. D. (2015). «Relationships between protein-encoding gene abundance and corresponding process are commonly assumed yet rarely observed». *The ISME Journal*, vol. 9, p. 1693-1699.
- RODELLAS, V.; GARCIA-ORELLANA, J.; MASQUÉ, P.; FELDMANE, M.; WEINSTEINE, Y. (2015). «Submarine groundwater discharge as a major source of nutrients to the Mediterranean Sea». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 112, p. 3926-3930.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; ARCHAMBAULT, E.; LAFOREST-LAPOINTE, I.; DEL GIORGIO, P. A.; KEMBEL, S. W.; MESSIER, C.; NOCK, C. A.; BEISNER, B. E. (2018). «Soils associated to different tree communities do not elicit predictable responses in lake bacterial community structure and function». *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 94, fiy115.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; LOGARES, R.; MESTRE, M.; RODRÍGUEZ-MARTÍNEZ, R.; GALÍ, M.; SALA, M. M.; ACINAS, S. G.; DUARTE, C. M.; GASOL, J. M. (2019). «Higher contribution of globally rare bacterial taxa reflects environmental transitions across the surface ocean». *Molecular Ecology*, vol. 28, p. 1930-1945.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; MESTRE, M.; ESTRADA, M.; SEBASTIÁN, M.; AGUSTÍ, S.; MORENO-OSTOS, E.; RECHE, I.; ÁLVAREZ-SALGADO, X.; MORÁN, X.; DUARTE, C.; SALA, M.; GASOL, J. (2020). «Major imprint of surface plankton on deep ocean prokaryotic structure and activity». *Molecular Ecology*, vol. 29, p. 1820-1838.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; NIÑO-GARCÍA, J. P.; BERGGREN, M.; DEL GIORGIO, P. A. (2017a). «Contrasting dynamics and environmental controls of dispersed bacteria along a hydrologic gradient». *Advances in Oceanography and Limnology*, vol. 8, p. 222-234.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; NIÑO-GARCÍA, J. P.; DEL GIORGIO, P. A. (2015a). «Terrestrial origin of bacterial communities in complex boreal freshwater networks». *Ecology Letters*, vol. 18, p. 1198-1206.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; NIÑO-GARCÍA, J. P.; KEMBEL, S. W.; DEL GIORGIO, P. A. (2017b). «Identifying the core seed bank of a complex boreal bacterial metacomunity». *The ISME Journal*, vol. 11, p. 2012-2021.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; PROIA, L.; FERRERA, I.; GASOL, J. M.; SABATER, S. (2013). «Effects of large river dam-regulation on bacterioplankton community structure». *FEMS Microbiology Ecology*, vol. 84, p. 316-331.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; RODELLAS, V.; GARCIA-ORELLANA, J. [en revisió]. «The microbial dimension of submarine groundwater discharge: Current challenges and future directions». *FEMS Microbiology Reviews*.
- RUIZ-GONZÁLEZ, C.; SALAZAR, G.; LOGARES, R.; PROIA, L.; GASOL, J. M.; SABATER, S. (2015b). «Weak coherence in abundance patterns between bacterial classes and their constituent OTUs along a regulated river». *Frontiers in Microbiology*, vol. 6, p. 1293.
- SAIDA, H.; YTOW, N.; SEKI, H. (1998). «Photometric application of the gram stain method to characterize natural bacterial populations in aquatic environments». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 64, p. 742-747.
- SALAZAR, G.; SUNAGAWA, S. (2017). «Marine microbial ecology». *Current Biology*, vol. 27, R431-R510.
- SARMENTO, H.; GASOL, J. M. (2012). «Use of phytoplankton-derived dissolved organic carbon by different types of bacterioplankton». *Environmental Microbiology*, vol. 14, p. 2348-2360.

- SAVIO, D.; SINCLAIR, L.; IJAZ, U. Z.; PARAJKA, J.; REISCHER, G. H.; STADLER, P.; BLASCHKE, A. P.; BLÖSCHL, G.; MACH, R. L.; KIRSCHNER, A. K. T.; FARNLEITNER, A. H.; EILER, A. (2015). «Bacterial diversity along a 2600 km river continuum». *Environmental Microbiology*, vol. 17, p. 4994-5007.
- SEBASTIÁN, M.; AUGUET, J. C.; RESTREPO-ORTIZ, C. X.; SALA, M. M.; MARRASÉ, C.; GASOL, J. M. (2018). «Deep ocean prokaryotic communities are remarkably malleable when facing long-term starvation». *Environmental Microbiology*, vol. 20, p. 713-723.
- SOGIN, M. L.; MORRISON, H. G.; HUBER, J. A.; MARK WELCH, D.; HUSE, S. M.; NEAL, P. R.; ARRIETA, J. M.; HERNDL, G. J. (2006). «Microbial diversity in the deep sea and the underexplored “rare biosphere”». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 103, p. 12115-12120.
- STEEN, A. D.; CRITS-CHRISTOPH, A.; CARINI, P.; DEANGELIS, K. M.; LLOYD, K. G.; THRASH, J. C. (2019). «High proportions of bacteria and archaea across most biomes remain uncultured». *The ISME Journal*, vol. 13, p. 3126-3130.
- TEACHEY, M. E.; McDONALD, J. M.; OTTESEN, E. A. (2019). «Rapid and stable microbial community assembly in the headwaters of a third-order stream». *Applied and Environmental Microbiology*, vol. 85, e00188-19.
- VANNOTE, R. L.; MINSHALL, G. W.; CUMMINS, K. W.; SEDELL, J. R.; CUSHING, C. E. (1980). «The river continuum concept». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 37, p. 130-137.
- WHITMAN, W. B.; COLEMAN, D. C.; WIEBE, W. J. (1998). «Prokaryotes: the unseen majority». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 95, p. 6578-6583.
- WILKINS, D.; SEBILLE, E. van; RINTOUL, S. R.; LAURO, F. M.; CAVICCHIOLI, R. (2013). «Advection shapes Southern Ocean microbial assemblages independent of distance and environment effects». *Nature Communications*, vol. 4, p. 2457.
- WILLIAMS, P. J. L. B.; DUCKLOW, H. W. (2019). «The microbial loop concept: A history, 1930-1974». *Journal of Marine Research*, vol. 77, supplement, p. 23-81.
- WISNOSKI, N. I.; MUSCARELLA, M. E.; LARSEN, M. L.; PERALTA, A. L.; LENNON, J. F. (2020). «Metabolic insight into bacterial community assembly across ecosystem boundaries». *Ecology*, vol. 101, e02968.
- WOESE, C. R.; FOX, G. E. (1977). «Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: The primary kingdoms». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 7, p. 5088-5090.
- XENOPOULOS, M. A.; DOWNING, J. A.; KUMAR, M. D.; MENDEN-DEUER, S.; VOSS, M. (2017). «Headwaters to oceans: Ecological and biogeochemical contrasts across the aquatic continuum». *Limnology and Oceanography*, vol. 62, S3-S14.
- ZHU, Y. G.; GILLINGS, M.; SIMONET, P.; STEKEL, D.; BANWART, S.; PENUÉLAS, J. (2017). «Microbial mass movements: Wastewater, tourism, and trade are moving microbes around the globe at an unprecedented scale». *Science*, vol. 357, p. 1099.
- ZOBELL, C. E. (1946). *Marine microbiology: A monograph on hydrobacteriology*. Waltham, MA: Chronica Botanica Co. 240 p.

## **CURRÍCULUM DE CLARA RUIZ-GONZÁLEZ**

Vaig fer la meva tesi doctoral a l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC) a Barcelona (2006-2011), durant la qual vaig estudiar la influència de la llum sobre l'activitat de diferents grups de bacterioplàncton i fitoplàncton marí. Mitjançant l'aplicació de tècniques moleculars que permeten visualitzar i quantificar la incorporació de compostos orgànics per cèl·lules individuals sota el microscopi, vaig identificar les respostes dels microorganismes marins exposats a règims de llum diferents. Durant l'etapa postdoctoral, vaig moure el focus de la meva recerca cap a l'estudi de les comunitats bacterianes d'aigua dolça a través de l'ús de tècniques de seqüenciació massiva del DNA, les quals permeten una descripció molt detallada de les comunitats microbianes. Primer, a la Universitat de Girona (2011-2012), vaig investigar els efectes de les preses sobre les comunitats bacterianes de rius i, posteriorment, a la Universitat del Quebec a Montreal (Canadà, 2013-2015), em vaig centrar en l'estudi de la biogeografia a gran escala de les comunitats bacterianes aquàtiques i terrestres, així com en la seva connectivitat a través del paisatge.

Des de 2015 desenvolupo la meva recerca a l'ICM-CSIC a Barcelona. Aquí, continuant amb l'estudi de l'ecologia microbiana al llarg de la interfície terrestre-aquàtica, he iniciat una línia de recerca sobre la descàrrega de l'aigua subterrània a la Mediterrània i els seus efectes sobre les comunitats microbianes costaneres. A més, estic interessada en el paper de la dispersió microbiana en l'estructuració de les comunitats bacterianes a l'oceà global, així com en l'ecologia i la diversitat dels ultramicrobacteris, bacteris minúsculs que escapen a la majoria de tècniques de mostreig actuals, però que podrien desenvolupar funcions importants als ecosistemes o quan són dispersats entre hàbitats diferents. En general, la meva experiència científica s'ha consolidat entre camps de recerca que rarament es comuniquen, com la limnologia, l'oceanografia i l'ecologia teòrica. Aquesta trajectòria m'ha proporcionat un balanç inusual entre aquestes disciplines que intento mantenir en la meva recerca.

