

Maria Montserrat Sala

Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC)

Correspondència: Maria Montserrat Sala. Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC). Passeig Marítim de la Barceloneta, 37-49. 08003 Barcelona. Adreça electrònica: msala@icm.csic.es.

DOI: 10.2436/20.1501.02.185

ISSN (ed. impresa): 0212-3037

ISSN (ed. digital): 2013-9802

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

Rebut: 27/03/2019

Acceptat: 29/07/2019

Resum

Els oceans cobreixen aproximadament el 71 % de la superfície terrestre i, amb una mitjana de 3,4 km de fondària, representen l'hàbitat més gran per a la vida. Quan pensem en aquesta vida marina, de seguida ens venen al cap tot un seguit d'organismes, tant animals com plantes de mida gran. En realitat, però, els organismes que predominen al mar són invisibles als ulls, el 90 % dels organismes marins són microorganismes. De fet, si agafem una cullerada d'aigua de qualsevol ambient, sigui polar, tropical, costaner, de mar obert, etc., típicament trobarem que aquest conté deu milions de virus, un milió de bacteris, cent mil arqueus i deu mil microeucariotes. Els microorganismes marins, però, no són únicament importants per la seva enorme abundància i ubiqüitat, sinó també pel paper fonamental que tenen en els cicles biogeoquímics al mar. Aquesta revisió vol donar a conèixer els microorganismes marins, els seus components, la seva funció a l'oceà, i els reptes en el seu coneixement que afronten els científics en aquest segle.

Paraules clau: bacteris, virus, arqueus, diversitat, funció, canvi global i microplàstics.

Ja al 1845, Charles Darwin va explicar en una de les seves cartes la seva sospita de la existència de microorganismes al mar, ja que haurien de servir com a aliment als «infusoris» que observava en microscopis rudimentaris a les mostres recollides als mars per on navegava. Des dels temps de Darwin, el coneixement dels microorganismes marins ha avançat enormement, en paral·lel al de les tècniques en microscòpia, biologia molecular, bioquímica i oceanografia. Aquest treball mostra una revisió dels coneixements actuals sobre els microorganismes marins, i exposa alguns reptes de futur que planteja el seu estudi.

1. Qui són els microorganismes marins

Dins del terme *microorganismes marins* s'inclou tot un seguit de grups molt diversos tant pel que fa a la taxonomia com a la funció que tenen. Típicament en formen part organismes de mida inferior a deu micres pertanyents a grups taxonòmicament tan diferents com virus, bacteris, arqueus o eucariotes. De fet, una de les característiques més importants dels microorganismes marins és la seva gran diversitat. Les noves tècniques moleculars, com la seqüenciació del gen 16S rRNA, han revolucionat el camp de l'ecologia microbiana i han donat estimacions de milers d'OTUS (unitats

taxonòmiques operacionals, l'equivalent a espècie) per litre. La gran diversitat, junt amb les diferents característiques ecològiques i les preferències ambientals fan que els microorganismes hagin estat capaços de colonitzar qualsevol nínxol a l'oceà. En aquest article ens centrarem sobretot en els procariotes i virus.

1.1. Virus Els virus són les partícules biològiques més abundants de l'oceà (amb un rang des de 3×10^6 virus ml^{-1} al mar profund fins a 10^8 virus ml^{-1} en aigües riques, Suttle, 2005). A més, els virus són el reservori de diversitat genètica més gran de la Terra, la qual cosa els dona la capacitat de poder infectar qualsevol organisme marí, des de plantes fins a balenes, tot i que la major part dels virus marins infecten bacteris. Malgrat ser minúsculs, els virus tenen un paper clau a l'oceà per la seva regulació de l'abundància de certes espècies, l'intercanvi de material genètic entre espècies i per l'alteració en els cicles biogeoquímics degut a l'alliberament de matèria orgànica i nutrients que comporta la lisi cel·lular (Fuhrman, 1999).

1.2. Arqueus o arqueobacteris Els arqueus són, com els bacteris, microorganismes unicel·lulars procariotes (sense nucli ni orgànuls) i, de fet, abans eren considerats un tipus

A microbial sea

Summary

Oceans cover approximately 71 % of the Earth's surface and, with an average depth of 3.4 km, they are the largest habitat for life. When we talk of marine life, we quickly think of large organisms, including both animals and plants. The fact is that the predominant organisms in the sea are invisible to the naked eye: 90 % of all marine organisms are microorganisms. Indeed, if we take a spoonful of seawater from any environment, i.e. polar, tropical, coastal, open sea, etc., we typically find about 10 million viruses, 1 million bacteria, 100,000 archaea and 10,000 microeukaryotes. Marine microorganisms, however, are not only important because of their great abundance and ubiquity, but because they play a key role in marine biogeochemical cycles. This review briefly introduces marine microorganisms, their components and their function, together with some of the challenges that scientists face in their study in this century.

Keywords: bacteria, virus, archaea, diversity, function, global change, microplastics.

de bacteris. Avui en dia, però, se sap que la seva història evolutiva és independent i dins el sistema de tres dominis presentat per Carl Woese (Woese *et al.*, 1990), les tres branques evolutives principals corresponen als bacteris, els eucariotes i els arqueus. Respecte a la distribució, abans es creia que els arqueus eren microorganismes extremòfils i la seva distribució se centrava en ambients extrems de temperatura, salinitat o anòxia, com les fonts hidrotermals. Ara sabem, però, que són microorganismes ubics al mar (DeLong, 1992) i que, en alguns casos, poden arribar a ser inclús dominants al fons de l'oceà (Karner *et al.*, 2001, Santoro *et al.*, 2019).

1.3. Bacteris Els bacteris han estat capaços de colonitzar tot tipus de nínxols al mar, la qual cosa és indicativa de la seva enorme diversitat. Hi ha, però, alguns bacteris que trobem en molts llocs de l'oceà. El bacteri més abundant als oceans (25-50 % del total) és el SAR11 i pertany al grup *Alphaproteobacteria* (Giovannoni i Rappé, 2000). Es tracta d'un bacteri molt petit i capaç de viure en condicions oligotròfiques, molt pobres en nutrients i matèria orgànica. La seva estratègia per sobreviure en les baixes concentracions de nutrients que hi ha al mar, i que es poden assemblar a les d'un desert, és tenir un genoma

extremament petit, sense algunes funcions que podríem pensar que són bàsiques per als bacteris marins, i utilitzar estratègies per minimitzar els requeriments de carboni per poder-se replicar en condicions mínimes de nutrients.

En aigües més riques, com són les aigües costaneres, o en situacions de proliferacions algals on hi ha molta matèria orgànica disponible, les comunitats bacterianes estan dominades per uns altres tipus de bacteris com *Roseobacter* o el grup *Flavobacteria*. Els genomes d'aquests bacteris, a diferència del de SAR11, són grans i proporcionen a les cèl·lules una flexibilitat metabòlica i unes estratègies d'adquisició de carboni i energia molt variades, la qual cosa els permet explotar un ampli ventall de nínxols ecològics i sobreviure en diferents condicions ambientals (Moran *et al.*, 2007).

Altres bacteris marins de gran significació tant per l'abundància com per la importància ecològica són els cianobacteris, principalment *Prochlorococcus* i *Synechococcus*. Els cianobacteris sovint representen un elevat percentatge de la comunitat bacteriana en la part superficial de l'oceà (fins a 100-150 m). *Prochlorococcus* en concret és l'organisme fotòtrof més abundant de la Terra, i responsable d'una fracció significativa de la fotosíntesi a l'oceà, especialment a les regions tropicals oceàniques on domina (Chisholm *et al.*, 1988). L'altre cianobacteri, *Synechococcus*, en canvi, és més cosmopolita i es

pot trobar en elevades concentracions en aigües costaneres (Waterbury *et al.*, 1979).

2. Funció dels microorganismes marins

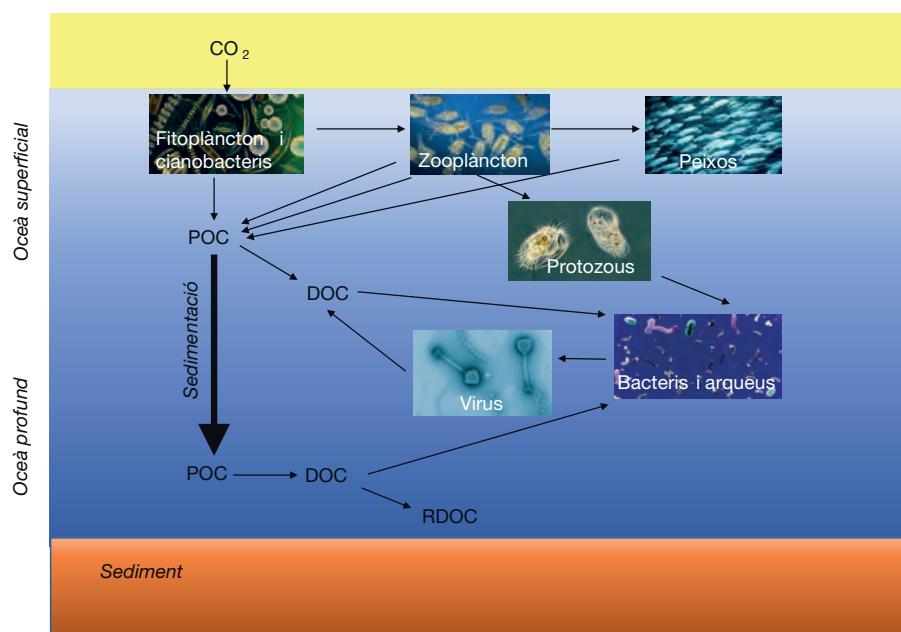
Els microorganismes marins controlen, amb la seva activitat, la renovació de nutrients i carboni que finalment regula els principals cicles biogeoquímics a l'oceà. Els microorganismes fotòtrofs, que inclouen els cianobacteris a més del fitoplàncton eucariòtic, s'encarreguen de fixar CO₂ utilitzant la llum del sol i convertir-lo en biomassa viva, de manera similar a com ho fan les plantes. De fet, la meitat de la producció primària del planeta té lloc a l'oceà, i d'aquesta, el 90 % la fan els microorganismes (Duarte i Cebrián, 1996). La fixació de carboni que duen a terme els microorganismes fotòtrofs representa un 40 % de la fixació del carboni global al planeta, malgrat que en termes de biomassa els microorganismes fotòtrofs representin només al voltant d'un 1 % de la biomassa de les plantes terrestres.

Aquest carboni que ha estat fixat fotosintèticament pot seguir després diferents vies (vegeu la figura 1). Una part pot ser transferida a nivells superiors de la xarxa tròfica marina per la via de la depredació per part del zooplàncton, que posteriorment pot ser consumit pels peixos. Una altra part pot ser transferida en forma d'exsudats de carboni orgànic dissolt (DOC) a

l'aigua. Una fracció d'aquest carboni en forma de DOC alliberat a l'aigua pot ser, llavors, utilitzada pels bacteris heteròtrofs i transferida a la cadena tròfica mitjançant la via anomenada *bucle microbià* (Azam *et al.*, 1983), en la qual els bacteris heteròtrofs que han incorporat el DOC de l'aigua són consumits per protozous, que després són consumits per zooplàncton més gran, i és la via cap a nivells tròfics superiors. Els virus, principalment els bacteriòfags (els que infecten els bacteris), s'incorporen a aquesta xarxa alliberant DOC amb la lisi dels bacteris infectats i, al mateix temps, aquest DOC alimenta els bacteris restants, i es crea així un cicle d'alliberament i consum de DOC (Fuhrman, 1999).

A part del carboni que es canalitza a través de la xarxa tròfica o del bucle microbià en forma de DOC, una fracció significativa del carboni sedimenta cap al fons del mar en forma de partícules de carboni orgànic particulat (POC), provinents de fitoplàncton senescent o de detritus d'organismes, seguint el procés anomenat *bomba de carboni biològica* (*biological carbon pump*). Aquest POC que s'havia creat en forma de biomassa a la superfície de l'oceà pot arribar als sediments del fons marí (que poden estar fins a més de 6.000 m de fondària) on quedarà segrestat durant mil·lennis. Aquest flux de sedimentació de POC comporta un segrest de tres-cents milions de tones de carboni cada any al fons del mar. Degut al potencial de segrest de carboni del flux de sedimentació, es va plantejar la possibilitat d'augmentar aquest flux per reduir les concentracions de CO₂ a l'atmosfera i així mitigar els efectes del canvi climàtic. La principal mesura assajada va ser l'addició de ferro en zones del mar pobres en aquest nutrient per estimular el creixement de les algues i així la conversió de CO₂ en POC en forma de fitoplàncton i la consegüent sedimentació i segrest de carboni al fons del mar. Es van portar a terme més d'una desena de campanyes oceanogràfiques internacionals amb el propòsit de fertilitzar amb ferro regions oceàniques pobres, però els resultats no mostren un augment clar del flux i, a més, la fertilització va plantejar qüestions ètiques entre els científics.

Aquest fons marí (a partir de 1.000 m) on arriben les partícules, el podem imaginar com un desert on no arriba la llum per fer la fotosíntesi i que està gairebé només ocupat per microorganismes que viuen en condicions dures de baixa temperatura, alta pressió i escassetat de carboni l'àbil. Els bacteris del fons del mar depenen altament, doncs, de la matèria orgànica de les partícules que es formen a la superfície i que cauen fins a aquestes fondàries. Les



† Figura 1. Estructura microbiana de l'ecosistema marí. Modificada a partir d'Azam i Malfatti, 2007.

DOC: carboni orgànic dissolt; POC: carboni orgànic particulat; RDOC: carboni orgànic recalitrant.

aportacions de matèria orgànica a aquestes fondàries poden fer que microorganismes que es troben en estat latent puguin arribar a activar-se (Sebastián *et al.*, 2018). A més, com s'ha vist recentment, aquestes partícules, a part de contenir matèria orgànica, porten també microorganismes de la capa superior de l'oceà, que poden servir com a inòcul al fons del mar i créixer en aquestes inhòspites fondàries (Mestre *et al.*, 2018).

Abans que el carboni acabi segregat als sediments durant mil·lennis, els bacteris heteròtrofs del fons marí en metabolitzen una part significativa a la columna d'aigua i el retornen a la xarxa tròfica, on es transforma en CO₂ mitjançant la respiració. Recents estudis, però, mostren que no tot el carboni del fons marí és respirat, sinó que una part important es converteix en DOC refractari, RDOC (no utilitzable pels organismes). Aquest procés, anomenat *bomba de carboni microbiana* (*microbial carbon pump*), fa que el DOC refractari quedi segregat, ja que no pot ser utilitzat pels microorganismes, i pugui ser emmagatzemat durant milions d'anys (Jiao *et al.*, 2010).

3. Reptes de futur en l'estudi dels microorganismes marins

3.1. Processament de dades «-òmiques»

El neologisme anglès *omics* fa referència als camps d'estudi que inclouen les paraules acabades en «-òmica» com són la genòmica (estudi dels genomes) la proteòmica (estudi de les proteïnes) i la metabolòmica (estudi dels metabòlits), que s'utilitzen per caracteritzar les molècules que es tradueixen en estructura, funció i dinàmica dels organismes. L'arribada de tècniques moleculars com la seqüenciació d'alt rendiment, la proteòmica o la metabolòmica ens permet catalogar la diversitat dels microorganismes amb un nivell de detall extraordinari. El que ara ens cal és processar l'allau de dades obtingudes i utilitzar aquest coneixement per poder entendre la dinàmica i la funció de les comunitats microbianes i les seves interaccions (Gasol i Kirchman, 2018).

3.2. Nous hàbitats per explorar

Tot i que les zones costaneres són aquelles de les quals disposem de més informació, amb el millor accés a vaixells oceanogràfics cada cop tenim dades de més zones i inclús de campanyes que han donat la volta al món fent una circumnavegació de l'oceà com la Malaspina 2010 (Duarte, 2015). Queden encara, però, hàbitats, dels microorganismes dels quals tenim poca informació. El mar profund és molt probable-

ment l'ecosistema més gran de la Terra, que ha estat, però, molt poc estudiat, possiblement perquè és molt més difícil prendre-hi mostres. Les seves condicions d'absència de llum, baixa temperatura, altes pressions i baixes concentracions de carboni làbil fan que sigui un ambient molt inhòspit, on gairebé només sobreviuen bacteris, arqueus, virus i microeucariotes (Aristegui, 2009). D'altres ecosistemes com els sediments, les fonts hidrotermals o fins i tot els microbiomes d'animals són hàbitats encara molt desconeguts que caldrà explorar en les properes dècades.

3.3. Resposta al canvi climàtic Els microorganismes que governen els canvis biogeoquímics de l'oceà s'estan enfrontant a tota una sèrie de canvis antropogènics sense precedent (Hutchins i Fu, 2017), principalment un augment de la temperatura de l'aigua i una disminució del seu pH per l'augment del CO₂ atmosfèric.

Els efectes de l'increment de temperatura sobre la vida marina, ja siguin directes o indirectes, són molts i provoquen principalment el desplaçament d'espècies que viuen a baixes latituds o canvis fisiològics dels organismes. Quant als microorganismes, sembla que l'augment de temperatura de l'aigua del mar farà que creixi la contribució de productors primaris de mida petita (Morán *et al.*, 2010) i potser també la d'alguns patògens, com és el cas del bacteri del gènere *Vibrio* (Vezulli *et al.*, 2012).

L'augment del CO₂ atmosfèric que comporta el canvi climàtic està causant l'acidificació dels oceans i la consegüent baixada del pH. Els efectes de l'increment de CO₂ sobre els microorganismes són encara poc clars i poden dependre de diferents factors, però els més evidents són l'efecte negatiu sobre els organismes amb coberta calcària, que es dissol a pH baixos, com els cocolitofòrids (Riebesell *et al.*, 2000, Hofmann *et al.*, 2010), i l'augment de la producció primària (Riebesell, 2004). De moment, però, els experiments d'acidificació han durat només setmanes o mesos (vegeu, per exemple, Sala *et al.*, 2016) i sabem que els microorganismes tenen la capacitat d'aclimatar-se en condicions ambientals canviant, de manera que són necessaris experiments de més llarga durada per tal de poder extreure conclusions realistes i, especialment, que combinin diferents d'aquests factors (vegeu Vaqué *et al.*, 2019).

El repte dels microbiòlegs marins serà predir com s'expressarà la resposta dels microorganismes marins al conjunt de canvis que pro-

voqui el canvi climàtic, així com les seves interaccions, en funció de la biogeografia, l'estructura de la comunitat i l'alteració dels cicles biogeoquímics.

3.4. Microorganismes i microplàstics

Darrerament, la societat ha pres consciència de la gravetat de la contaminació amb plàstics al mar i s'estan portant a terme moltes iniciatives per mirar de reduir-la. La major part de plàstics que es troben al mar, però, són microplàstics (partícules de plàstic de mida inferior a 5 mm). La difusió d'aquests microplàstics té lloc tant de forma directa, (en exfoliants, dentífrics, abrasius industrials), com de forma indirecta, provinents de la degradació de macroplàstics (Andrady, 2011). La concentració de microplàstics és cada vegada més elevada; segons algunes prediccions es doblarà en deu anys (Isobe *et al.*, 2019) i la seva presència sembla universal al mar (sediments, platges, fons del mar, etc.). Sabem que els microplàstics poden tenir efectes sobre la fauna marina (Paul-Pont, 2018) i, a través del seu consum, poden arribar als humans i causar-los efectes nocius per l'absorció dels contaminants que contenen.

Quant als microorganismes marins, però, sembla que els microplàstics tenen un efecte estimulador del creixement bacterià degut a l'alliberament de carboni orgànic dissolt directament del plàstic (Romera-Castillo *et al.*, 2018). A més, la superfície del plàstic és un nínxol important per als microorganismes, que fa que el colonitzin tot tipus de microorganismes, la qual cosa dona lloc a l'anomenada «plastisfera» (Zettler *et al.*, 2013). Degut al fet que són molt menys biodegradables que moltes de les altres partícules al mar, els microplàstics són un vehicle de transport entre ecosistemes que pot afavorir la propagació de microorganismes patògens i la introducció d'espècies invasores. La identificació, l'aïllament i el creixement en bioreactors de microorganismes que siguin capaços d'accelerar la biodegradació dels microplàstics (Yoshida *et al.*, 2016) es planteja com a repte científic de futur per contribuir a la reducció de plàstics del planeta.

Com va dir Louis Pasteur, microbiòleg francès del segle XIX, «la vida no seria possible en absència dels microorganismes». Això és ben cert també al mar, on precisament va començar la vida, i on els microorganismes tenen un paper clau per la seva influència sobre el clima del planeta, la seva funció principal com a productors primaris i com a reguladors dels fluxos d'energia i matèria a l'oceà.

Bibliografia

- ANDRADY, A. L. (2011). «Microplastics in the marine environment». *Mar. Pollut. Bull.*, 62: 1596-1605.
- ARÍSTEGUI, J. [et al.] (2009). «Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm». *Limnology and Oceanography*, 54: 1501-1529.
- AZAM, F. [et al.] (1983). «The ecological role of water-column microbes in the sea». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263.
- AZAM, F.; MALFATTI, F. (2007). «Microbial structuring of marine ecosystems». *Nat. Rev. Micro.*, 5: 782-791.
- CHISHOLM, S.W. [et al.] (1998). «A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone». *Nature*, 334: 340-343.
- DELONG, E. F. (1992). «Archaea in coastal marine environments». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89: 5685-5689.
- DUARTE, C. M. (2015). «Seafaring in the 21st century: The Malaspina 2010 circumnavigation expedition». *Limnol. Oceanogr. Bull.*, 24: 11-14.
- DUARTE, C. M.; CEBRIÁN J. (1996). «The fate of marine autotrophic production». *Limnology and Oceanography*, 41: 1758-1766.
- FUHRMAN, J. A. (1999). «Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects». *Nature*, 399: 541-548.
- GASOL, J. M.; KIRCHMAN, D. L. (2018). «The evolution of microbial ecology of the ocean». A: GASOL, J. M.; KIRCHMAN, D. L. (ed.). *Microbial ecology of the oceans*. Nova Jersey: Wiley-Blackwell.
- GIOVANNONI, S. J.; RAPPÉ, M. S. (2000). «Evolution, diversity, and molecular ecology of marine prokaryotes». A: KIRCHMAN, D. L. (ed.). *Microbial ecology of the oceans*. Nova York: Wiley-Liss, 47-84.
- HOFMANN, G. [et al.] (2010). «The effect of ocean acidification on calcifying organisms in marine ecosystems: An organism-to-ecosystem perspective». *Ann. Rev. Ecol. Evol. System.*, 41: 127-147.
- HUTCHINS, D. A.; FU, F. (2017). «Microorganisms and ocean global change». *Nat. Microbiol.*, 2: 17058.
- ISOBE, A. [et al.] (2019). «Abundance of non-conservative microplastics in the upper ocean from 1957 to 2066». *Nat. Comm.*, 10: 417.
- JIAO, N. [et al.] (2010). «Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean». *Nat. Rev. Microbiol.*, 8: 593-599.
- KARNER, M. B. [et al.] (2001). «Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific». *Nature*, 409: 507-510.
- MESTRE, M. [et al.] (2018). «Sinking particles promote vertical connectivity in the ocean microbiome». *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*, 115: E6799-E6807.
- MORAN, M. A. [et al.] (2007). «Ecological genomics of marine *Roseobacters*». *Appl. Environ. Microbiol.*, 73: 4559-4569.
- MORÁN X. A. G. [et al.] (2010). «Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean». *Global Change Biol.*, 16: 1137-1144.
- PAUL-PONT, I. [et al.] (2018). «Constraints and priorities for conducting experimental exposures of marine organisms to microplastics». *Front. Mar. Sci.*, 5: 252.
- RIEBESELL, U. (2004). «Effects of CO₂ enrichment on marine phytoplankton». *J. Oceanogr.*, 60: 719-729.
- RIEBESELL, U. [et al.] (2000). «Reduced calcification of marine plankton in response to increased atmospheric CO₂». *Nature*, 407: 364-367.
- ROMERA-CASTILLO, C. [et al.] (2018). «Dissolved organic carbon leaching from plastics stimulates microbial activity in the ocean». *Nat. Comm.*, 9: 1430.
- SALA, M. M. [et al.] (2016). «Contrasting effects of ocean acidification on the microbial food web under different trophic conditions». *ICES Journal of Marine Science*, 73: 670-679.
- SANTORO, A. E. [et al.] (2019). «Planktonic marine archaea». *Ann. Rev. Mar. Sci.*, 11: 131-158.
- SEBASTIÁN, M. [et al.] (2018). «Deep ocean prokaryotic communities are remarkably malleable when facing long-term starvation». *Environ. Microbiol.*, 20: 713-723.
- SEYMOUR, J. R. (2014). «A sea of microbes: The diversity and activity of marine microorganisms». *Microbiology Australia*, 35: 183-187.
- SUTTLE, C. A. (2005). «Viruses in the sea». *Nature*, 7057: 356-361.
- VAQUÉ, D. [et al.] (2019). «Warming and CO₂ enhance Arctic heterotrophic microbial activity». *Front. Microb.*, 10: 494.
- VEZULLI, L. [et al.] (2012). «Long-term effects of ocean warming on the prokaryotic community: Evidence from the vibrios». *ISME J.*, 6: 21-30.
- WATERBURY, J. B. [et al.] (1979). «Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium». *Nature*, 277: 293-294.
- WOESE, C. R. [et al.] (1990). «Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria and Eucarya». *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 87: 4576-4579.
- YOSHIDA, S. [et al.] (2016). «A bacterium that degrades and assimilates poly(ethylene terephthalate)». *Science*, 351: 1196-1199.
- ZETTLER, E. R. [et al.] (2013). «Life in the "plastisphere": Microbial communities on plastic marine debris». *Environ. Sci. Tech.*, 47: 7137-7146.