

# RELACIONS ENTRE L'ECOLOGIA MICROBIANA I LA TEORIA GENERAL D'ECOSISTEMES

*RICARD GUERRERO*

Membre de la Secció de Ciències Biològiques de l'Institut d'Estudis Catalans  
Professor de la Universitat de Barcelona

## SUMMARY

Microbial ecology is a new interdisciplinary science which studies the characteristics of microbial population in their natural habitats, along with their activities and interrelations with other organisms and with the ecosystem itself. Factors such as the spatial and temporal heterogeneity of microbial communities, as well as the complexity of biological processes in nature, make microbial ecology studies difficult to carry out in the laboratory. Special techniques have been adopted for that purpose. Microorganisms, which are present in any kind of ecosystem, were the first living beings on Earth. Nowadays it is still possible to find microbial ecosystems similar to those in the Archean eon; their study can contribute to understand the evolution of life. The main features of microbial communities in fresh-water ecosystems are analysed according to the general theory of ecosystems. Microorganisms play a crucial role both in geochemical cycles and in the flux of energy through the global ecosystem. Thus, a better understanding of their ecology can be of great help to tackle most environmental problems.

## INTRODUCCIÓ

L'ecologia microbiana estudia les interaccions dels microorganismes entre ells, amb altres organismes i amb el seu ambient. Fins a gairebé la meitat d'aquest segle, la microbiologia i l'ecologia eren dues ciències força allunyades l'una de l'altra. Els microbiòlegs no se sentien interessats per les teories ecològiques; els ecòlegs, per la seva part, no tenien en compte els processos ecològics en què intervenen els microorganismes, com ara la descomposició, la formació de detrits i el reciclatge de nutrients minerals, tot i la importància del reciclatge en la producció primària. Quan els uns i els altres estudiaven poblacions que ocupaven hàbitats comuns, ho feien de manera independent i les seves tècniques no s'interferien. Els ecòlegs basaven els seus estudis en l'observació de camp, mentre que els microbiòlegs ho feien mitjançant l'experimentació amb cultius al laboratori. Malgrat aquestes diferències, cal tenir en compte que la microbiologia i l'ecologia han tingut sempre en comú una característica distintiva molt impor-

tant. En ambdues disciplines, la unitat d'estudi és normalment la població, i no l'individu aïllat.

El terme "ecologia microbiana" comença a emprar-se a la dècada dels seixanta, que és quan, per diverses causes, aquesta disciplina científica es comença a desenvolupar. D'una banda, hom reconegué l'important paper dels microorganismes en el flux de matèria i energia a l'ecosistema global, per la seva capacitat de transformació de compostos orgànics i inorgànics. D'altra part, l'activitat humana ha anat perturbant cada vegada més les interaccions existents entre els microorganismes i l'ambient. Les conseqüències negatives d'aquestes perturbacions han fet necessari el desenvolupament de noves disciplines científiques encaminades a esbrinar-ne la possible reparació. L'augment exponencial de la població humana ha provocat necessitats alimentàries que no podien ésser satisfetes amb les tècniques tradicionals de producció d'aliments per l'agricultura, la ramaderia i la pesca tradicionals.

El progrés de les societats occidentals desencadenà una gran crisi d'energia al començament de la dècada dels setanta. Mots i expressions com ara biodeterioració, bioremei, biodegradació, biomagnificació, plaguicides, biotecnologia, recalcitrància, esgotament de la capa d'ozó, eutrofització, marea negra, etc., han estat encunyats o han adquirit especial importància les últimes dècades per designar problemes i processos en els quals són implicades l'ecologia i també la microbiologia. L'exploració de l'espai interplanetari també fou un estímul per al desenvolupament de l'ecologia microbiana, en haver-se de dissenyar instruments capaços de detectar l'existència de vida microbiana fora de la Terra. La disponibilitat d'aquests nous mètodes d'estudi i de l'instrumental adient féu augmentar l'interès per l'estudi dels microorganismes que habiten ambients extrems, com ara els gels de l'Antàrtida, les aigües termals, les salines i les surgències submarines.

El primer llibre de text amb el títol *Microbial Ecology* aparegué l'any 1966. Al seu prefaci, l'autor, el conegut microbiòleg nord-americà Thomas D. Brock, escriví: "El camp de la microbiologia ha experimentat canvis revolucionaris els darrers anys, a causa de l'impacte dels nous desenvolupaments de la biologia cel·lular i molecular. Els microbis són unes eines excel·lents per a l'estudi de molts problemes biològics fonamentals, i ara es comença a treballar vigorosament seguint aquestes línies... La tasca de l'ecologia microbiana és investigar el lloc dels microorganismes en la natura i en la societat humana. En el passat, l'ecologia microbiana havia estat fragmentada en moltes diferents subdisciplines, tals com la microbiologia del sòl, la microbiologia alimentària, la microbiologia marina, la microbiologia mèdica, etc. Crec que ara és possible, i desitjable, integrar tots aquests camp..." (Brock, 1966).

Els ecòlegs "grans" han prescindit (amb molt poques i nostrades excepcions) del paper dels microorganismes als ecosistemes. Com a màxim, els han tancat en una "caixa negra" que ha servit més per a amagar ignoràncies que per explicar reciclatges. Els exemples que utilitzen són normalment animals o plantes "superiors". Les algues no són més que "plantes inferiors", i els ciliats, les

amebes i altres protists, "animals inferiors". Amb quin criteri es qualifica els bacteris d'organismes "inferiors"? No serà per la seva capacitat metabòlica? O per la seva capacitat de multiplicació? Freqüentment, l'ecologia no té en compte que la unitat d'activitat biològica és la cèl·lula, des dels processos ràpids i immediats de la pròpia cèl·lula fins als processos biogeoquímics més extensos en el temps i en l'espai. Ni els microbiòlegs s'escapen de la inexactitud terminològica, i parlen de "flora" (intestinal, vaginal, etc.). Per què no anomenar "microbiota" (intestinal, vaginal, etc.) aquestes comunitats de bacteris, protists i llevats? La taula 1 (Pedrós-Alió i Guerrero, 1993) presenta una petita mostra de la situació.

La microbiologia, per la seva banda, fins fa molt poc ha ignorat els mètodes, el raonament i la curiosa planificació que caracteritzen la recerca ecològica. Al llarg de sis simposis internacionals sobre ecologia microbiana celebrats fins ara (l'últim tingué lloc a Barcelona, el setembre de 1992), molt poques conferències o participacions tractaven temes d'interès ecològic general. La llista de temes corresponia més aviat a la dispersa i fragmentada col·lecció de matèries exposada per Brock, que no pas a una discussió global i interactiva entre problemes concrets discutits amb un enfocament interdisciplinari. La taula 2 (Pedrós-Alió i Guerrero, 1993) indica la situació d'ignorància ecològica general per part dels ecòlegs microbians.

TAULA 1. Proporció de capítols o seccions de llibres d'ecologia general dedicats als bacteris o que els mencionen (les referències poden trobar-se a Erlich i Roughgarden, 1987).

Any	Autors	Proporció
1980	Cooley i Gooley	2/15
1984	Shorrocks	2/16
1985	Strong <i>et al.</i>	0/29
1986	Kikkawa i Anderson	1/15
1986	Diamond i Case	0/33
1987	Gee i Giller	4/23
1987	Gray <i>et al.</i>	0/21
1989	Cherrett	2/11
1989	Roughgarden <i>et al.</i>	1/23
Total		12/186 és a dir: 7%

TAULA 2. Proporció de capítols o seccions de llibres d'ecologia microbiana dedicats a l'ecologia general o teòrica (les referències poden trobar-se a Atlas i Bartha, 1993).

Any	Autors	Proporció
1980	Ellwood <i>et al.</i>	2/19
1984	Klug i Reddy	4/19
1985	Fletcher i Floodgate	0/6
1986	Megusar i Gantar	12/111
1987	Fletcher <i>et al.</i>	4/14
1988	Lynch i Hobbie	2/17
1989	Hattori <i>et al.</i>	12/126
Total		40/312 és a dir: 13%

## INFAL·LIBILITAT MICROBIANA I LLEI DE LIEBIG

L'ecologia microbiana és una ciència interdisciplinària estretament connectada amb la fisiologia i la genètica dels microorganismes i amb l'ecologia d'animals i plantes. Tal com s'ha dit, s'encarrega d'esbrinar les interrelacions existents entre els microorganismes, entre els microorganismes i els "macroorganismes" i les relacions de tots ells amb el medi ambient. D'una manera clàssica, tracta amb especial interès l'efecte que els factors del biòtop tenen sobre cada tipus de microorganisme, especialment els d'aquells que han permès l'evolució dels microorganismes que anomenem extremòfils.

L'ecologia microbiana estudia les propietats dels microorganismes en el seu medi natural, juntament amb les activitats que hi desenvolupen. L'elevat nombre de microorganismes existents, la complexitat de les seves relacions amb altres microorganismes, animals, plantes i fongs, i, també, la gran quantitat d'activitats que porten a terme no els feia al principi un objecte d'estudi atractiu per a molts microbiòlegs, els quals preferien orientar el seu treball cap a la bioquímica i la biologia molecular microbianes. La situació ha canviat en augmentar l'interès de la societat pels problemes del medi ambient i, com a conseqüència, en emprendre's programes específics de recerca en ecologia microbiana amb dotacions econòmiques importats.

Els microorganismes proliferen en hàbitats molt diversos, tant en els de gran diversitat biològica com en ambients extrems, sense animals ni plantes i amb una baixa diversitat. A més, pràcticament qualsevol microorganisme es pot aïllar en tots els tipus d'hàbitat, si s'apliquen els mètodes (medis i condicions de cultiu) apropiats. Aquest principi de la "infal·libilitat microbiana", com ha estat qualificat, probablement d'una manera exagerada, permet que l'acció biogeoquímica dels microorganismes pugui destruir pràcticament qualsevol tipus de residus, si se'ls dona el temps necessari. L'única limitació seria la que imposa la llei de Liebig: "El rendiment o biomassa d'un organisme està determinat pel nutrient present en la concentració mínima, en relació als requeriments propis d'aquell organisme" (Atlas i Bartha, 1993).

El concepte "hàbitat natural", molt utilitzat a la bibliografia més o menys especialitzada, no es restringeix als ambients lliures de la influència humana (més aviat escassos) sinó a qualsevol medi on es donin les condicions mínimes per a la vida. Des de temperatures inferiors a  $-3^{\circ}\text{C}$  (si la concentració de sal permet un descens crioscòpic suficient per sota del punt de congelació de l'aigua) fins a d'altres per sobre dels  $110^{\circ}\text{C}$  (si la pressió hidrostàtica és suficient, com ara a les surgències hidrotèrmiques de les crestes submarines), sempre hi ha algun grup de bacteris que viu i metabolitza activament. Els microorganismes ocupen totes les zones de la biosfera, i porten a terme una funció molt important en l'ecologia global. Juntament amb les plantes verdes, participen en la producció primària, tant en condicions aeròbiques (cianobacteris) com anaeròbiques (bacteris fototròfics del sofre). Garanteixen, a més, la continuïtat de les condicions adequades per a la vida a la Terra mitjançant els processos de "mineralització"

dels compostos orgànics i del reciclatge dels bioelements. El món on vivim està envoltat de microorganismes que, amb la seva activitat, provoquen canvis biogeoquímics essencials. Un altre aspecte important de l'ecologia microbiana és el paper dels microorganismes com a simbionts o patògens, però aquest és un tema que no pot ésser tractat adequadament en els reduïts límits d'aquest article.

## APROXIMACIONS A L'ESTUDI DE L'ECOLOGIA MICROBIANA

La investigació en ecologia microbiana, que fou identificada inicialment amb la microbiologia d'aigües i del sòl i amb la fisiologia bacteriana general, ha contribuït al coneixement de les activitats microbianes essencials per a l'equilibri de la natura. Cal, però, admetre que hi ha aproximacions metodològiques que són considerades fonamentals per a l'estudi dels microorganismes, com ara l'aïllament de cultius axènics i el seu creixement en medis sintètics, que no condueixen a observacions ecològiques o al tipus de recerca que els ecòlegs poder fer fàcilment amb plantes i animals en els seus ambients naturals. La utilització de cultius axènics evita el creixement d'altres organismes, que podrien confondre els resultats que es volen obtenir. "Fora del cultiu pur, tot és confusió i *Penicillium glaucum*", diuen que digué en un to un xic burlaner el descobridor de l'estreptomicina, Selman A. Waksman.

Però el cultiu "pur" també impedeix les interaccions biològiques que són essencials en les relacions ecològiques. No és sorprenent que algunes observacions importants relacionades amb l'ecologia microbiana precedissin les tècniques de cultiu pur (per exemple, molts treballs de Louis Pasteur) o fossin realitzades més tard per investigadors que, sense voler-ho o per necessitat, treballaren amb poblacions mixtes en comptes de fer-ho amb cultius axènics (per exemple, molts estudis sobre bacteris metanogènics).

Hi ha diferents camins per a recórrer l'ecologia microbiana. L'autoecologia és una aproximació analítica que tracta les espècies individuals, en les seves relacions amb els factors ambientals biòtics i abiòtics. La sinecologia postula una visió integradora de les múltiples interaccions existents entre les diferents espècies d'organismes i llur relació amb l'ambient abiòtic.

Els estudis d'autoecologia microbiana, per regla general, es porten a terme al laboratori, en cultius axènics i considerant la influència de factors químics i físics diversos. Cal recordar que el nostre coneixement actual sobre la morfologia, l'estructura, les propietats fisiològiques, la genètica i les activitats metabòliques dels microorganismes prové essencialment d'experiments de laboratori. En principi també es poden realitzar estudis de camp d'autoecologia, tot partint de la inoculació d'un microorganisme definit en un medi natural i del seguiment durant un període de temps. Els experiments d'aquest tipus, com ara els relacionats amb la inoculació de bacteris fixadors de  $N_2$  o amb la disseminació controlada de bacteris manipulats genèticament, reben cada vegada més atenció (Lynch i Hobbie, 1988).

L'heterogeneïtat espacial i temporal, juntament amb la complexitat dels processos que tenen lloc a la natura, dificulten els estudis de camp propis de la sinecologia. Els mètodes i instruments de què hom disposa no són encara adequats i les activitats microbianes que hom pot determinar amb ells són molt limitades i inexactes. Aquesta és una de les raons per les quals els experiments de laboratori hagin estat dissenyats per a apropar-se a les condicions naturals, aproximació que hom pot aconseguir operant amb quimiòstats amb cultius mixtos. Malgrat això, cal tenir present que els experiments d'aquest tipus no poden reproduir totalment les condicions naturals. A diferència d'altres experiments, el quimiòstat també permet estudis sota condicions molt baixes de nutrients, que és la situació més freqüent als ambients naturals (Andrews, 1991). Recentment, la utilització de tècniques d'anàlisi i amplificació molecular, concretament d'àcids nucleics i de proteïnes, i especialment el mètode de la reacció en cadena de la polimerasa, han obert unes perspectives insospitades en la detecció, la identificació i l'estudi funcional d'una gran varietat de microorganismes dels quals, fins fa poc, solament se sabia que eren escassos, inconspicuos i indetectables.

La dificultat, i també el risc, de l'extrapolació de les dades de laboratori a les condicions naturals, són la causa que els avenços en ecologia microbiana depenguin enormement del progrés de la metodologia. La complementarietat dels estudis de laboratori i de camp resulta indispensable per a la comprensió dels complexos processos microbiològics que tenen lloc a la natura.

## COMUNITATS I ECOSISTEMES MICROBIANS

Els microorganismes no solament formen part de tots els sistemes ecològics integrats a la biosfera sinó que en foren els fundadors. Els primers ecosistemes establerts al nostre planeta eren constituïts exclusivament per microorganismes procariontics, és a dir, bacteris. La vida sorgí (biopoesi) al nostre planeta fa uns 3.900 milions d'anys (o 3,9 Ga, o *giga-anni*), al començament de l'eó Arqueà. Però la biopoesi potser també tingué lloc al planeta Mart. I potser a la Terra va donar-se més d'una vegada, sense èxit de continuïtat. Però un tret característic de la Terra és que també s'hi produí una ecopoesi, o formació d'ecosistemes. Aquest fet es produí segurament molt aviat en la història de la vida, entre els suara esmentats 3,9 Ga i els 3,5 Ga, moment en el qual tota la superfície emergida de la Terra estava coberta per comunitats bacterianes molt complexes i desenvolupades del tipus dels actuals tapissos microbians. A més, hom calcula en uns 300 milions d'anys el temps màxim possible d'utilització dels bioelements de l'escorça terrestre sense reciclament. És a dir, sense ecopoesi, la vida s'hauria extingit per manca de materials estructurals després dels primers 300 milions d'anys (a tot estirar) de la seva existència.

L'ecopoesi implica l'existència de cadenes tròfiques, en les quals els productes resultants del metabolisme d'uns bacteris serveixen de font de matèria (i, en molts casos, també de font d'energia) a d'altres, fins a establir-se un cicle. Els

bacteris foren els únics hàbitats de la Terra durant quasi 2.000 milions d'anys. En aquest llarg període s'originaren gairebé tots els sistemes metabòlics existents a l'actualitat. L'evolució fou pròdiga amb els bacteris i, avui dia, són els únics éssers vius que poden trobar-se a qualsevol tipus d'hàbitat i en els quals hom pot observar tota mena de tipus de nutrició biològicament imaginable, fins i tot les que no existeixen en el món eucariòtic, com ara la fotoorganotròfia i la quimilitotròfia.

Un ecosistema és, des del punt de vista de la termodinàmica, un sistema obert que es troba força allunyat de l'equilibri. Té bàsicament tres components: els éssers vius que conté, els productes resultants de l'activitat dels individus i l'entorn físic, que pot ésser alterat per la mateixa activitat dels organismes. Una característica de tot ecosistema és la possibilitat de reproducció o duplicació dels subsistemes que el componen. A través de l'ecosistema, existeix un flux d'energia i els seus components materials són reciclats per les diverses poblacions de la comunitat.

Els ecosistemes solen estar organitzats d'una manera característica en relació a un eix vertical que es correspon a la direcció de la gravetat. La llum juga un paper molt important en l'organització vertical; és en la zona fòtica on se situen els productors primaris. Per sota, hi ha els organismes heterotròfics. La distribució vertical de diverses variables físico-químiques i biològiques causa un gradient en el potencial d'oxidació-reducció. Les comunitats que componen aquests ecosistemes es troben normalment estratificades horitzontalment. Els boscos tropicals, els tapissos microbians i les comunitats planctòniques dels llacs són exemples diferents d'aquesta disposició. Als boscos tropicals la capa fotosintètica s'estén al llarg de bastants metres; el seu estudi és complicat per les complexes relacions tròfiques existents entre els seus components. Les comunitats planctòniques estratificades s'estenen uns quants centímetres o uns pocs metres i els tapissos microbians només uns quants mil·límetres (figura 1).

Dins el vocabulari de l'ecologia hi ha una sèrie de termes, com ara associació, població, comunitat i ecosistema, que sovint no són utilitzats amb precisió i que cal definir d'antuvi. Associació és una relació de qualsevol mena establerta entre individus d'espècies diferents. Població és un conjunt d'individus de la mateixa espècie que coincideixen en l'espai i el temps. Les comunitats són agrupacions de poblacions heterogènies; comprenen membres d'espècies diferents, que coincideixen en l'espai i el temps. Els ecosistemes són unitats biològiques més grans constituïdes per comunitats. Per tal que un conjunt d'associacions formi un ecosistema, cal que hi hagi un reciclatge complet dels elements biològics més importants, com ara el carboni, l'hidrogen, l'oxigen, el fòsfor, el nitrogen, el sofre, el potassi, etc. (Gerrero i Mas-Castellà, 1995).

Una característica definitiva d'un ecosistema és l'existència d'un component productor, que pot ésser fotòtrof o quimiòtrof. En un ecosistema il·luminat els productors fotosintètics són bacteris (generalment cianobacteris), algues o plantes, mentre que als ecosistemes que es desenvolupen en l'obscuritat els productors primaris són bacteris quimioautotròfics, com ara els que oxiden els

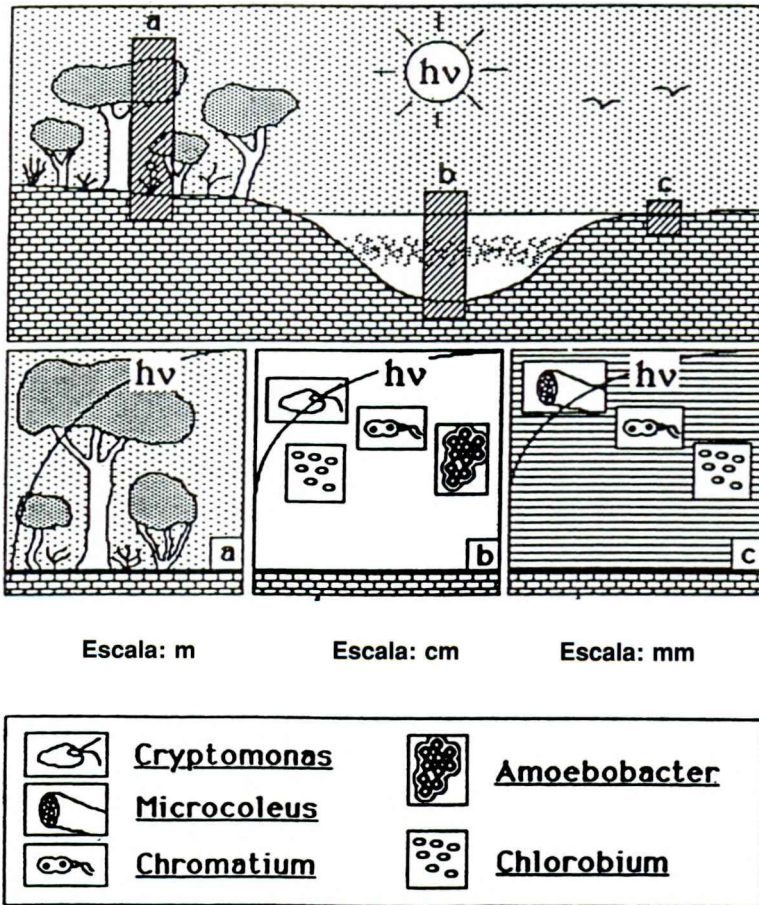


FIGURA 1. Tres ecosistemes de dimensió vertical i composició taxonòmica molt diferents, però amb una estructura d'utilització energètica molt similar. L'escala vertical abasta metres, centímetres o mil·límetres segons l'ecosistema. A tots tres, la llum del Sol és la font primària d'energia ( $h\nu$ ). En els quadres superiors de la figura estan esquematitzats: (a) una comunitat boscosa, en la qual els components fotosintètics s'estenen verticalment desenes de metres; (b) una comunitat microbiana multilaminar (CMM) planctònica (els microorganismes fototròfics d'un llac càrstic amb sulfat), en la qual els components fotosintètics s'estenen verticalment alguns centímetres; (c) una CMM bentònica (un tapís microbià d'una zona costanera), en la qual els components fotosintètics s'estenen verticalment alguns mil·límetres. En el quadre inferior hom representa els principals microorganismes que integren les poblacions fotosintètiques de les CMM esmentades. (Figura presa, amb modificacions, de Guerrero i Mas, 1989).



composts de sofre, de ferro o de nitrogen o el metà. No totes les comunitats microbianes constitueixen un ecosistema. Per exemple, les comunitats bacterianes que es desenvolupen a l'intestí dels insectes xilòfags no poden ésser considerades un ecosistema perquè no contenen productors primaris. I, encara que ha estat molt debatut, les noves (descobertes el 1977) comunitats d'animals (*Riftia*, *Calypptogena*, etc.) i els seus bacteris simbiotes (quimiolitòtrofs del sofre) característics de les surgències submarines no poden ésser considerats un ecosistema autònom perquè la producció primària procedeix de les capes fòtiques superiors.

## MICROBIOLOGIA DELS ECOSISTEMES D'AIGUA DOLÇA

El volum d'aigua dolça continguda als llacs, rius i aigües subterrànies representa menys de l'1% de l'aigua de la Terra. Malgrat això, l'impacte dels processos microbians en aquests sistemes és molt més gran que la importància volumètrica de l'aigua dolça a la hidrosfera, a causa de la magnitud i la diversitat d'entrada de nutrients dels corrents del voltant. Encara que aquesta afirmació es refereix principalment a llacs i rius, treballs recents sobre ambients subterranis hi han mostrat una presència important de poblacions microbianes. És probable que aquesta presència comporti una intervenció també important en els processos físico-químics de les aigües freàtiques (Ford, 1993).

Als llacs de llocs temperats hi ha heterogeneïtats temporals i verticals en la columna d'aigua degudes a processos físics com ara la barreja i l'estratificació periòdiques. Aquestes heterogeneïtats afecten la distribució i les seqüències de reaccions, tant les microbiològiques com les que són purament químiques. A més, els microbis han desenvolupat adaptacions fisiològiques que els permeten suportar les heterogeneïtats temporals i verticals de disponibilitat de nutrients degudes als processos físics de les aigües.

La densitat de l'aigua és una funció de la seva temperatura. L'aigua calenta de la superfície és menys densa que l'aigua profunda, que també és més freda i, per tant, cal una acció física per barrejar aquestes aigües. Si el gradient de densitat és suficientment gran per reduir la turbulència vertical, la barreja quedarà confinada a l'epilímnion. Així, mentre que la barreja vertical en una escala de metres pot tenir lloc en molt menys d'un dia a l'epilímnion, a la termoclina pot necessitar més d'un mes. Durant el període d'estratificació tèrmica, els gradients d'espècies químiques i microbiològiques a la part superior de la columna d'aigua permeten una alta activitat microbiana basada en processos aeròbics (tots els microorganismes) a la vegada que oxigènics (els microorganismes fotosintètics). A causa de la temperatura més alta i de l'elevada activitat fotosintètica (que té com a conseqüència la producció de fotosintat i la renovació de l'oxigen dissolt), els processos microbians són actius i complexos. En canvi, a l'hipolímnion, a l'estiu, l'oxigen dissolt s'esgota ràpidament (a causa de l'activitat microbiana), i no pot ésser renovat per la fotosíntesi de les algues, ja que normalment no hi ha energia suficient per a la fotosíntesi eucariòtica. L'aigua es fa anòxica i els

processos microbians passen a ésser anaeròbics. I encara que normalment no es produeix limitació de nutrients, ja que hi ha matèria orgànica procedent de l'epilímnion, els microorganismes disminueixen llur activitat. Aquesta activitat solament es recuperarà a la tardor, quan tingui lloc la mescla vertical.

En alguns llacs, es poden originar gradients de densitat a la part profunda per diferències de la salinitat de l'aigua. En aquest cas, la part inferior, més densa, no es barreja cada any; la part d'aigua que no es mescla s'anomena monimolímnion. Aquests llacs es diuen meromíctics; les capes que estan per sota del gradient de salinitat (quimioclina) no es barregen amb les capes superiors. La quimioclina es pot originar a causa de la intrusió d'aigua salada o de la dissolució dels materials del terreny, com ara guixos, que eleven el contingut mineral de l'aigua i, per tant, la seva densitat. Aquest darrer és el cas de les cubetes meromíctiques de l'estany de Banyoles (Guerrero *et al.* 1985).

La profunditat de l'estratificació tèrmica en un llac depèn fonamentalment de la morfometria de la cubeta. Si el llac és poc profund i extens, la força del vent provocarà la barreja turbulenta de la columna d'aigua cap al fons i no es produirà estratificació tèrmica. La profunditat de la capacitat de barreja del vent es pot predir a partir de la longitud efectiva de recorregut del vent, és a dir, els dos punts més distants sobre els quals el vent i les onades poden actuar sense interrupcions. La localització geogràfica afecta el cicle anual d'estratificació tèrmica. Els llacs que es troben en latituds altes són sovint dimíctics, és a dir, estan sotmesos a dos períodes de barreja completa (a la primavera i a la tardor), amb períodes d'estratificació per la diferent densitat a l'estiu, i a l'hivern. A l'estiu la situació és comparable a la dels llacs temperats, però a l'hivern el gel o l'aigua amb temperatures entre 0 i 4 °C estan superposats a una capa d'aigua més densa a 4 °C.

## ESTRATIFICACIÓ I SEDIMENTACIÓ

El gradient de densitat produït per l'estratificació tèrmica origina gradients químics en el metalímnion i en l'hipolímnion. Aquests gradients químics són sovint producte del metabolisme microbià. La distribució vertical de l'oxigen és un excel·lent exemple d'aquest procés. Després del màxim d'estratificació tèrmica el fotoplàncton s'estableix a l'epilímnion i la seva matèria orgànica és mineralitzada pels bacteris quimioheterotròfics de l'hipolímnion o, i això és molt important, de la interfície sediment-aigua.

Si a l'hipolímnion no s'hi produeix fotosíntesi neta, que és el cas més freqüent, l'oxigen consumit no pot ésser renovat, ja que l'hipolímnion està físicament aïllat de l'atmosfera, i, per tant, el transport solament pot tenir lloc per difusió molecular. Si la massa de matèria orgànica que arriba a l'hipolímnion i al sediment és suficientment gran, hi haurà anòxia durant l'estiu. Aquest és el cas normal. La taxa de consum d'oxigen hipolimnètic no és solament funció del flux de matèria orgànica a l'hipolímnion, sinó també de la concentració microbiana inicial (alta, per exemple, en casos de contaminació bacteriana prèvia), de la temperatura a l'hipolímnion i de la morfometria de la cubeta.

Quan la interfície sediment-aigua s'ha tornat anòxica, els productes reduïts del metabolisme microbià anaeròbic dels sediments (sulfur d'hidrogen i metà) es difondran des del sediment cap amunt formant gradients a la columna d'aigua. Les profunditats a les quals aquests gradients verticals s'intersecten uns amb altres (per exemple, el sulfur d'hidrogen i la llum) proporcionen nínxols que poden ésser explotats per grups de microbis fisiològicament específics. Quan la massa d'aigua és òxica (que és el cas de les llacunes, extenses però poc profundes), aquestes interseccions es produeixen a la interfície sediment-aigua. En llacs amb hipolimnion anòxic, la interfície entre el metalimnion i l'hipolimnion és la més important. Les interseccions de gradients proporcionen una zona estreta on tenen lloc determinats processos microbians i, com a conseqüència, s'originen capes discretes de gremis de microbis especialitzats fisiològicament.

En el cas dels microorganismes fototròfics oxigènics, com ara els cianobacteris (o "algues blaves") i les algues eucariòtiques, els determinants principals de la taxa de producció i de les quantitats de biomassa en un llac són la llum i els macronutrients en forma de fòsfor i nitrogen. La densitat cel·lular o específica (que no s'ha de confondre amb la "densitat poblacional", tan sovintejada en els escrits microbiològics) dels organismes varia tant en l'aspecte taxonòmic (diferents espècies) com en el fisiològic (en una mateixa espècie, segons les circumstàncies). Per exemple, les diatomees, que tenen frústuls de sílice, són més denses que altres organismes fotoplànctònics. L'acumulació de polímers també augmenta notablement la densitat específica (Guerrero *et al.*, 1984; Pedrós-Alió *et al.*, 1985). Però el factor més important en la sedimentació és la mida de la cèl·lula. La llei d'Stokes indica que la velocitat de sedimentació augmenta amb el quadrat del radi cel·lular. D'acord amb això, un bacteri unicel·lular amb un radi d'1  $\mu\text{m}$  es pot enfonsar amb una velocitat aproximada d'1 mm d<sup>-1</sup>, i la taxa d'enfonsament d'una alga unicel·lular de 10  $\mu\text{m}$  de diàmetre seria d'aproximadament 10 cm d<sup>-1</sup>. El fotoplàncton constituït per cèl·lules més grans, o per colònies (característiques molt freqüents), podria tenir velocitats d'enfonsament que hom pot mesurar en metres per dia (Pedrós-Alió *et al.*, 1989).

Els organismes més grans, amb capacitat de formar capes estratificades, tenen mitjans per mantenir-se a la columna d'aigua. Les algues eucariòtiques, de les quals se sap que formen capes estratificades, inclouen organismes com ara *Ceratium hirundinella* i *Cryptomonas* (Gasol *et al.*, 1992). Tots aquests organismes tenen motilitat flagel·lar i poden portar a terme moviments controlats per mantenir la seva posició dintre les capes discretes. Les espècies d'algues eucariòtiques sense motilitat que s'estratifiquen en capes estables tenen velocitats baixes d'enfonsament, perquè presenten beines mucilaginoses hidratades que redueixen la densitat de la colònia a un valor proper al de l'aigua. Diferents bacteris, com ara els cianobacteris *Anabaena* o *Microcystis*, o els bacteris heteròtrofs *Microcylus*, presenten vesícules de gas, que poden omplir o buidar. Aquest mecanisme els permet, no solament la flotació en la superfície, sinó la recerca ràpida de la posició vertical més convenient d'acord amb els requeriments fisiològics del moment.

## POBLACIONS FOTOSINTÈTIQUES ANOXIGÈNIQUES

Els requisits per al creixement de fotòtrofs anoxigènics (bacteris vermells i verds del sofre) són llum, absència d'oxigen i un donador adequat d'electrons (per exemple, el sulfur d'hidrogen). Els fotòtrofs anoxigènics poden portar a terme una fotosíntesi activa amb una energia lumínica d'entre 1 i 10  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , que és del 0,1 a l'1% de la radiació existent a les capes superficials. Aquest fet demostra que poden tenir un creixement net a profunditats molt més grans que les algues eucariòtiques. En llacs petits i profunds, protegits de la barreja causada pel vent, els bacteris fototròfics es troben formant capes estratificades. Malgrat això, hi ha un conjunt de factors físics, químics i biològics que determinen la quantitat i la qualitat de la llum que arriba a la zona anòxica del llac, com també la presència o absència de sulfur d'hidrogen i d'oxigen. S'han trobat capes amb una densitat poblacional que donava més de 100  $\mu\text{g}$  de bacterioclorofil·la per litre.

Encara que aparentment estranya des del punt de vista fisiològic, i amb uns colors espectaculars, la contribució de la fotosíntesi bacteriana anoxigènica a la producció primària total a la columna d'aigua és freqüentment petita. Això és degut a l'eficiència més baixa de la fotosíntesi que solament utilitza el fotosistema I i a la baixa radiació que arriba a les profunditats en què s'estratifiquen les poblacions fotosintètiques anaeròbiques.

Als llacs d'aigües sulfatades pot haver-hi diferents grups de fotòtrofs anoxigènics, que es poden estratificar a diferents profunditats. Els principals factors ambientals que determinen les espècies presents semblen ésser la quantitat i la qualitat de la llum i la concentració de sulfur d'hidrogen. Si la intensitat lumínica que arriba a la capa de sulfur és relativament elevada, es formarà una capa de bacteris vermells del sofre (per exemple, de *Chromatium*) molt a prop de la superfície, perquè aquests bacteris necessiten més quantitat de radiació per a créixer a la mateixa taxa que els bacteris verds. La qualitat espectral de la llum que travessa la capa vermella de *Chromatium* solament permet el creixement d'espècies verdes de *Chlorobium*. Als llacs on la radiació que arriba a l'estrat que conté sulfur d'hidrogen és < 0,01% de la irradiació superficial, dominen les poblacions de *Pelodictyon* o consorcis de *Chlorobium* i bacteris heterotròfics mòtils, si la concentració de sulfur es troba al marge micromolar. Mentre que, si la concentració de sulfur es troba al marge mil·limolar, dominen poblacions menys diverses de *Chlorobium* sp.

## COMUNITATS MICROBIANES MULTILAMINARS

A diferents ambients aquàtics naturals, com ara els llacs càrstics o les llacunes costaneres, els bacteris procariòtics fotosintètics formen comunitats multilaminades. Aquestes comunitats necessiten una estructura física que impedeixi la barreja de les diferents capes; i la naturalesa d'aquesta estructura determina l'estabilitat i la persistència de les capes. Els organismes fototròfics es col·-

loquen en diferents posicions en aquestes estructures segons la distribució vertical dels factors ambientals. Els principals factors, com ara la llum i l'oxigen, van disminuint des de la superfície a les capes bèntiques, i determinen la distribució i l'abundància dels microorganismes. El sulfur d'hidrogen, el nivell del qual augmenta en funció de la profunditat, també és important per als bacteris fototròfics anoxigènics.

Els ecosistemes que depenen de la llum com a font d'energia primària tenen normalment una disposició espacial en capes horitzontals, conseqüència de la disminució lumínica lligada a la profunditat. Les comunitats laminars són molt freqüents entre comunitats microbianes i vegetals. Les selves tropicals, els tapisos microbians i les comunitats planctòniques als llacs estratificats es consideren formes similars que han evolucionat per tal d'aprofitar al màxim la llum. Les selves tropicals són difícils d'estudiar a causa de les complexes relacions tròfiques que hi intervenen. Els tapisos microbians i les comunitats microbianes planctòniques, més petits, menys diversos, i molt més antics, són més fàcils d'analitzar (Guerrero i Mas, 1989).

Les comunitats microbianes multilaminades, o CMM (és a dir els tapisos microbians, que són bentònics, i les comunitats de bacteris anaeròbics fotosintètics, que són planctòniques) necessiten alguna estructura física que estabilitzi i suporti la laminació. A les comunitats planctòniques, aquest suport el proporciona l'estratificació tèrmica o química al llarg de l'eix vertical. En canvi, els tapisos microbians es formen sobre els substrats sòlids per accreió biològica. En ambdós casos, l'alineació de microorganismes té lloc al llarg del gradient de llum, i com que proporciona gradients continus d'altres factors ambientals fa possible l'existència simultània de diferents poblacions situades al llarg d'aquests.

L'anàlisi de l'estructura, de la composició i de l'ecofisiologia dels tapisos microbians s'ha vist dificultada pel problema tècnic de prendre mostres de comunitats complexes compreses en pocs mil·límetres. Les tècniques habituals es basen en aproximacions directes: mesures *in situ* de variables ambientals amb microsondes, microscòpia electrònica per examinar seccions ultrafines de transectes sencers, fraccionament d'isòtops estables de carboni i sofre i anàlisis de pigments, sofre elemental, sulfur d'hidrogen volàtil i activitat de la nitrogenasa en mostres laminades. Tot i que la resolució obtinguda utilitzant microelectrodes és molt bona (ca. 10  $\mu\text{m}$ ), les mostres obtingudes després de tallar els cilindres de mostratge no són suficientment primes ( $\geq 1$  mm) per donar la informació necessària per interpretar l'estructura fina de les capes.

Les comunitats planctòniques són més fàcils d'estudiar en detall, i això es deu a la seva extensió vertical, que fa que s'estenguin en centímetres i en metres, i no en mil·límetres com fan els tapisos. Amb tècniques relativament senzilles, es poden aconseguir resultats que permeten disposar d'un model general per estudiar altres sistemes estratificats i àdhuc entendre ecosistemes microbians més complexos en els quals els microorganismes no s'ordenen espacialment de cap manera característica ni presenten clares fluctuacions temporals.

Els estudis realitzats fins ara a la zona càrstica de l'estany de Banyoles han analitzat principalment l'estructura vertical de la comunitat fototròfica i les variacions temporals de la producció primària. Manquen estudis que permetin una avaluació dels principals factors que determinen les variacions observades en

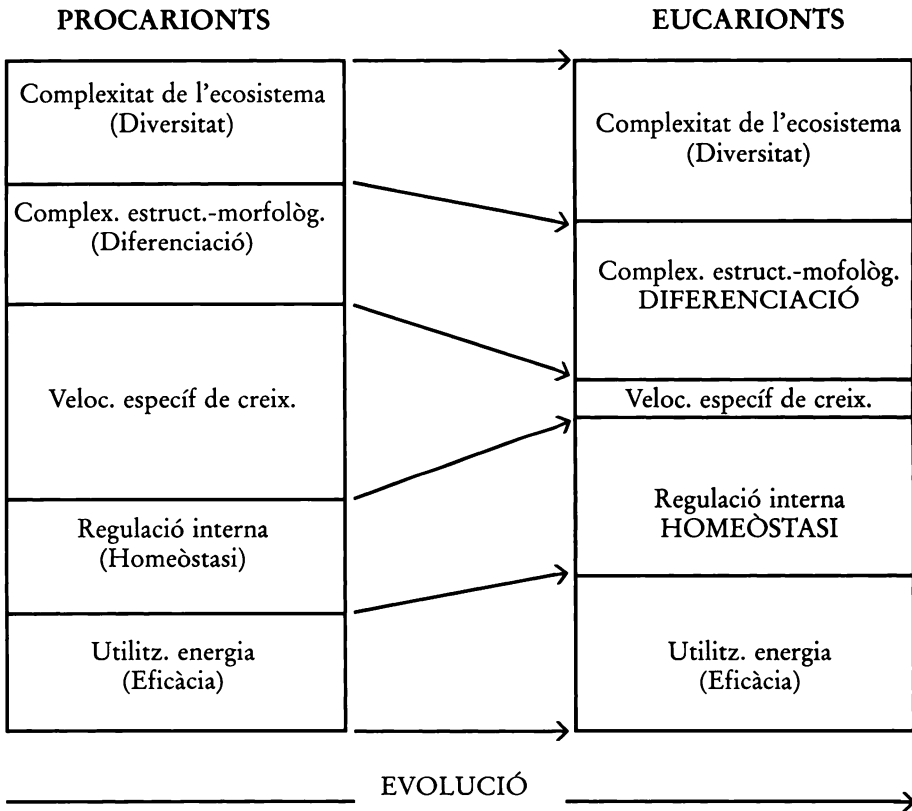


FIGURA 2. Estratègies evolutives comparades entre procarionts i eucarionts. S'indiquen algunes característiques biològiques significatives de les espècies, tant d'un grup com de l'altre. L'alçada vertical de cada rectangle indica la importància relativa de cada característica en els dos grups. La gran capacitat i la diversificació metabòlica (no representades) i la gran velocitat de creixement i reproducció són les característiques principals dels procarionts, i les que els proporcionen la seva gran capacitat d'adaptació a molts ambients diferents. La gran capacitat de diferenciació estructural i morfològica i la seva gran independència de l'ambient extern (homeòstasi) han permès l'evolució dels eucarionts. Les estratègies i organismes de l'esquerra (procarionts), dominaren els ecosistemes durant més del 85% de la història de la vida sobre la Terra, pràcticament fins al Cambrià, fa 550 milions d'anys.

l'espai i el temps, d'una banda, i els factors que determinen la pèrdua de poblacions, de l'altra.

## VARIACIONS TEMPORALS A LES COMUNITATS MICROBIANES MULTILAMINARS

La natura procariòtica de les CMM fa que hom consideri aquestes comunitats com els primers ecosistemes del nostre planeta. Per aquesta raó, el seu estudi pot contribuir a millorar el nostre coneixement de l'ecologia microbiana i dels mecanismes que han regulat l'evolució de les relacions ecològiques al llarg de la història de la Terra. A la figura 2 s'indiquen els canvis que han experimentat diferents paràmetres biològics, comparant la situació en els procarionts i els eucarionts.

L'analogia entre comunitats planctòniques i els tapissos microbians es fa palesa quan es considera el sediment anaeròbic (Eh, ca. -300 mV) del fons del llac. En aquest sediment, principal lloc de la producció de sulfur d'hidrogen, es troba una població ben desenvolupada de bacteris reductors de sulfat. El sulfat, que es troba al llac a concentracions entre 10 i 15 mM, prové de la dissolució del guix ( $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ) i entra al llac amb l'aigua subterrània d'alimentació. La matèria orgànica de les capes superiors és degradada al fons mitjançant la reducció de sulfat, que actua com a acceptor d'electrons. A l'estanyol del Cisó gran part de la matèria orgànica que és utilitzada al fons pels bacteris reductors de sulfat està constituïda per les denses poblacions de bacteris verds i vermells del sofre, que van sedimentant-se constantment. La reducció del sulfat produeix sulfur d'hidrogen, el qual es combina amb el ferro del terreny i dona sulfur de ferro, que és de color negre. Aquest sediment negre es correspon exactament amb les capes negres que es troben sovint a la part inferior dels tapissos microbians. En ambdós casos el color es deu a l'acumulació de sulfur de ferro.

L'estructura de la comunitat multilaminar es produeix solament en els períodes en els quals els llacs estan estratificats. L'estratificació, però, sovint s'altera, per exemple traient els organismes del seu lloc òptim i estimulant el creixement d'altres organismes més ben adaptats al nou conjunt de condicions ambientals. En el període d'estratificació, les condicions ambientals estan fins i tot subjectes a canvis. Com a conseqüència, cal esperar alguns tipus de variacions temporals de les poblacions al llac. Les mesures de biovolum cel·lular integrades dels principals components de la comunitat planctònica a l'estanyol del Cisó, preses al llarg de l'any, mostren que poden produir-se variacions d'aquests tipus.

Els mesos d'estiu, quan el llac s'estratifica, es troben grans poblacions de *Cryptomonas* adaptades a concentracions altes d'oxigen i baixes de sulfur. A l'hivern, però, s'observa una forta reducció de la biomassa de *Cryptomonas*, que

hom relaciona amb la reducció de disponibilitat lumínica i amb l'exposició a concentracions altes de sulfur d'hidrogen.

Els canvis específics de població no es poden interpretar solament en relació al factors ambientals que afecten el creixement. Les variacions en l'abundància de població són també conseqüència de diversos canvis en la intensitat dels processos de pèrdua. En la comunitat del llac Cisó aquests processos són: rentatge, sedimentació, descomposició (mort i autòlisi) i predació (vegeu la

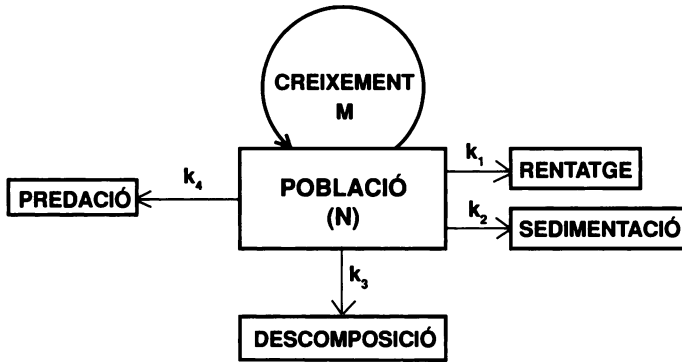


FIGURA 3. Model dels principals processos que determinen el creixement poblacional dels components d'una comunitat microbiana multilaminar (CMM). D'una manera similar a l'equació de Monod per al quimiòstat, la variació de cada població al llarg del temps ( $N$ ) és funció directa de la taxa específica de creixement ( $\mu$ ), i inversa de les taxes ( $k_1, k_2, k_3, k_4, k_n$ ) dels factors que disminueixen la població (rentat, descomposició, sedimentació, depredació, etc). El resultat final dona creixement positiu si

$$\mu > k_1 + k_2 + k_3 + k_4 + k_n$$

La sedimentació és l'origen del reciclament de la matèria orgànica i de la producció de  $H_2S$  en el cas de les CMM planctòniques (bacteris fototròfics d'un llac), i del creixement vertical de les CMM bentòniques (tapissos microbians), el qual pot conduir a la formació d'estromatòlits. (Figura presa, amb modificacions, de Guerrero i Mas, 1989).

figura 3). Un estudi dels factors ambientals que afecten el creixement i la pèrdua, com també una avaluació del seu impacte, són requisits previs per a comprendre els mecanismes que regulen les poblacions microbianes a la natura.

El creixement dels organismes que formen comunitats planctòniques depèn en gran part de la llum. Freqüentment, existeix una relació estreta entre l'activitat fotosintètica i la profunditat a la qual es troba una capa determinada. Aquesta relació és conseqüència de l'extinció de la llum amb la profunditat, per l'efecte combinat d'absorció per l'aigua i per les poblacions planctòniques. Els



microorganismes fototròfics poden modificar la seva capacitat de recollida de la llum mitjançant canvis en el seu contingut específic de pigments. Els estudis duts a terme en ambients naturals han mostrat que el contingut específic de pigments canvia al llarg de l'any seguint un patró que està correlacionat amb la intensitat de llum que arriba a la capa.

No solament la quantitat, també la composició espectral de la llum afecta el creixement dels organismes fototròfics. Als llacs amb concentracions elevades de substàncies húmiques, que absorbeixen específicament la llum vermella i blava, els bacteris verds del sofre són seleccionats amb preferència sobre les espècies vermelles. Un efecte cromàtic similar s'ha descrit a les comunitats planctòniques on els bacteris vermells del sofre absorbeixen les longituds d'ona necessàries per al creixement de *Chlorobium phaeobacteroides*, i seleccionen així a favor de *Chlorobium limicola*, que fa servir una part diferent de l'espectre. Els organismes fototròfics poden compensar els efectes cromàtics mitjançant canvis en la composició dels seus pigments complementaris, especialment dels carotenoides.

La intensitat de la llum i la concentració de sulfur fan un paper bàsic en el control de la taxa de creixement de les poblacions de CMM. A la major part dels casos, però, aquesta taxa de creixement es diferencia molt de la taxa a la qual els nivells de poblacions canvien en la realitat. Tal com s'ha indicat, aquestes diferències s'expliquen fins a un cert punt per processos de pèrdua com ara rentatge, sedimentació, descomposició i predació.

Els canvis temporals dels factors ambientals tenen lloc en un ampli marge de temps, des d'escala que comprenen dècades (són els canvis climàtics a llarg termini), fins a estacions (canvis anuals en l'estratificació tèrmica), dies (com ara els fets meteorològics locals) i minuts (les conseqüències de barreja vertical turbulenta a la columna d'aigua). Els processos biològics afectats pels canvis temporals en aquestes escales variables són diferents. Per a les aigües superficials, alguns autors han interrelacionat les escales de variabilitat temporal i espacial a la superfície de l'aigua amb el temps sobre el qual operen els processos biològics específics. Mentre que els processos fisiològics, com ara la incorporació de nutrients, poden respondre a canvis ambientals que tenen lloc en escales de temps de minuts o dies, els canvis en la composició de la comunitat haurien de reflectir canvis ambientals que es produirien en períodes de setmanes a mesos.

El joc de temps i espai, la interacció de factors abiòtics i biòtics, l'alternança de poblacions i comunitats, constitueixen una bella mostra de l'activitat i la riquesa dels ecosistemes microbians, que compensen la seva més petita diversitat amb una antiguitat notable. Aquests canvis i interaccions han estat descrits, d'una manera magistral alhora que entranyable, per un poeta, bon coneixedor, per altra part, dels mecanismes del raonament científic. David Jou, en un poema de la seva obra *El vent i el naturalista* (1989), ha narrat la bellesa intangible dels ecosistemes precambrians i descriu la vida i el reciclatge dels elements en un petit estany de Catalunya, amb tant d'afecte com si es tractés d'un *Walden* arqueà:

De cop i volta, la profunditat.  
Estany entre tants arbres, amagat  
més que pel boscatge per l'ofrena  
d'aquest mirall tan tèrbol on alena  
l'oreig murmuriós i fatigat!

Enllà d'aquesta dansa de les fulles  
a mig podrir, la vida! Les despulles  
—oh cúpula que cau a nous gresols,  
matèria bastida per tants sols!—  
obliden els fiblons i les agulles

d'insectes i pinasses i cedeixen  
residus i cadàvers, que es podreixen,  
a l'aigua i al futur —i són ja no  
esglai, desistiment, corrupció,  
sinó materials que s'enalteixen.

I tu, l'intrús, l'estrany, véns i mesures  
indicis d'elements i d'estructures,  
escrutes novetats entre els bacteris  
—hipnòtica quimera dels misteris!—  
en aigües estancades i obscures

on busques els orígens de la vida  
—oh signes rera signes en la crida  
atàvica i insomne dels bassals!  
m'abeuro com s'abeuren animals,  
amb set de claredat, en llum fingida.

Espai, espai puríssim que es transmuta  
pel teu afany!: l'estany que no s'immuta,  
la cúpula florida i vegetal,  
es fan laboratori ideal  
per a la teva ment clara i astuta.

## APLICACIONS DE L'ECOLOGIA MICROBIANA

Fins ara s'ha parlat dels aspectes més bàsics del discurs, l'enfocament i la metodologia de la jove ciència que és l'ecologia microbiana. Cal, en finalitzar, dir quelcom de les seves possibles aplicacions.

El desenvolupament tecnològic i econòmic que seguí a la Segona Guerra Mundial produí els anys seixanta sentiments d'alarma davant l'explosió demogràfica, el deteriorament de l'ambient i la ràpida disminució dels recursos naturals no renovables. La humanitat, que havia aconseguit dominar i explotar la

Terra, no era capaç de controlar la dimensió ni l'activitat de la seva població, ni d'utilitzar els seus recursos limitats d'una forma raonable. Grups de científics i economistes llançaren patètics però convincents pronòstics de desastres imminents, en un intent de corresponsabilitzar tothom en la recerca de solucions. Els remeis proposats incidien en el control de la població, els límits del creixement econòmic i tecnològic, la reducció de la contaminació i el desenvolupament de recursos renovables com a fonts d'energia i primeres matèries.

Totes aquestes idees es presentaren en textos dirigits al gran públic, de manera que resultaren comprensibles per al major nombre possible de ciutadans i, certament, tingueren una notable influència en l'opinió pública. El canvi en les actituds socials conduí a diverses formes de legislació per tal de reduir la contaminació, conservar la natura i proposar un consumisme raonable. El 1970 es creà als Estats Units l'Agència de Protecció Ambiental (EPA), a la qual seguiren altres organitzacions de regulació ambiental en altres indrets del món. Hom decretà accions legislatives diverses sobre la contaminació de l'aire i de l'aigua i de les zones mineres amb la finalitat de conservar els recursos naturals i protegir la salut humana davant el deteriorament ambiental.

Una part de la societat considerà necessari viure en harmonia amb la natura. Això convertí l'ecologia en una paraula d'ús comú, i estimulà l'interès (real o "polític") dels governs per aquesta branca de la ciència. A la vegada, aparegué l'ecologisme, que aviat ultrapassà el llinar de l'esforç per la conservació del patrimoni natural per convertir-se en una bandera ideològica. L'interès actual de l'ecologia microbiana i el ràpid desenvolupament d'aquest camp els darrers trenta anys estan relacionats amb un augment del coneixement general de l'ecologia, tot i que el paper essencial que porten a terme els microorganismes en el manteniment d'un nivell elevat de qualitat ambiental continua essent una intuïció més que una convicció.

L'ecologia microbiana aparegué com una branca energètica i dinàmica de la ciència en admetre's que els microorganismes ocupen una posició crucial en el cycle equilibrat dels materials i en el flux ordenat de l'energia a través de l'ecosistema global. Tot en virtut de les seves potencialitats metabòliques per a transformar les substàncies orgàniques i inorgàniques. La persistència ambiental de plàstics i productes químics sintètics diversos, l'augment de contaminants biològics, l'eutrofització, el drenatge àcid de mines, la contaminació de l'aigua per metalls o per residus, la metil·lació del mercuri i altres metalls pesants, la reducció de la capa d'ozó per òxids de nitrogen o fluorocarburs a l'alta atmosfera i una plètora d'altres problemes ambientals, són producte d'interaccions no desitjades de les activitats humanes. Els microorganismes són essencials per a resoldre molts del nostres problemes ambientals, d'una manera rendible. Per exemple, l'eliminació adequada de residus líquids i sòlids; la recuperació de metalls de menes de baix grau; el control biològic de plaguicides; la producció d'aliments i de combustible a partir de productes i materials residuals. Aquestes i moltes altres implicacions pràctiques converteixen l'ecologia microbiana en una ciència de molt interès aplicat, capaç de

respondre a gran part dels problemes que, en relació amb el medi i la qualitat de vida, afecten la nostra espècie.

## REFERÈNCIES

- ANDREWS, J. H. (1991). *Comparative Ecology of Microorganisms and Macroorganisms*. Springer-Verlag, Nova York.
- ATLAS, R. M. i BARTHA, R. (1993). *Microbial Ecology. Fundamentals and Applications*. 3<sup>a</sup> edició. Addison-Wesley, Reading, Mass.
- BROCK, T. D. (1966). *Principles of Microbial Ecology*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, NJ.
- EHRlich, P. R. i ROUGHGARDEN, J. (1987). *The Science of Ecology*. MacMillan Pub. Co., Nova York.
- FORD, T. E. (ed.). (1993). *Aquatic Microbiology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GASOL, J. M., GUERRERO, R. i PEDRÓS-ALIÓ, C. (1992). Spatial and temporal dynamics of a metalimnetic *Cryptomonas* peak. *J. Plank. Res.* 14, 1565-1579.
- GUERRERO, R., MAS, J. i PEDRÓS-ALIÓ, C. (1984). Buoyant density changes due to intracellular content of sulfur in *Chromatium warmingii* and *Chromatium vinosum*. *Arch. Microbiol.* 137, 350-356.
- GUERRERO, R., MONTESINOS, E., PEDRÓS-ALIÓ, C., ESTEVE, I., MAS, J., VAN GEMERDEN, H., HOFMAN, P. A. G. i BAKKER, J. F. (1985). Phototrophic sulfur bacteria in two Spanish lakes: Vertical distribution and limiting factors. *Limnol. Oceanogr.* 30, 919-931.
- GUERRERO, R. i MAS, J. (1989). Multilayered Microbial Communities in Aquatic Ecosystems: Growth and Loss Factors. A: *Microbial Mats*. COHEN, Y. i ROSENBERG, E., eds., ASM, Washington, pp. 37-51.
- GUERRERO, R. i MAS-CASTELLA, J. (1995). The problem of excess and/or limitation of the habitat conditions – do natural assemblages exist? A: *Molecular Ecology of Aquatic Microbes*, JOINT, J. (ed.), NATO ASI, Series G, 38. Springer-Verlag, Berlín. pp. 191-204.
- LYNCH, J. M. i HOBIE, J. E. (1988). *Micro-organisms in Action: Concepts and Applications in Microbial Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- PEDRÓS-ALIÓ, C., MAS, J. i GUERRERO, R. (1985). The influence of poly-β-hydroxybutyrate accumulation on cell volume and buoyant density in *Alcaligenes eutrophus*. *Arch. Microbiol.* 143, 178-184.

PEDRÓS-ALIÓ, C., MAS, J., GASOL, J. M. i GUERRERO, R. (1989). Sinking speeds of free-living phototrophic bacteria determined with covered and uncovered traps. *J. Plankt. Res.* 11, 897-905.

PEDRÓS-ALIÓ, C. i GUERRERO, R. (1994). Prokaryotology for the limnologist. A: *Limnology Now: A Paradigm of Planetary Problems*. R. MARGALEF (ed.), Elsevier, Amsterdam.

*(Original rebut per a publicació  
el dia 14 de novembre de 1993)*